

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2013.01179

植物 HD-Zip 转录因子的生物学功能

王宏^{1,2}, 李刚波³, 张大勇⁴, 蔺经¹, 盛宝龙¹, 韩金龙³, 常有宏^{1,2}

1. 江苏省农业科学院园艺研究所, 南京 210014;
2. 国家农业科技华东(江苏)创新中心——高效园艺作物遗传改良实验室, 南京 210014;
3. 南京农业大学园艺学院, 南京 210095;
4. 江苏省农科院生物技术研究所, 南京 210014

摘要: HD-Zip 转录因子属于 Homeobox 蛋白家族, 是植物特异转录因子, 由高度保守的 HD(Homeodomain)结构域和 Leu zipper(Zip)元件组成, 前者与 DNA 特异结合, 后者介导蛋白二聚体的形成。HD-Zip 转录因子家族包括 4 个亚家族(HD-Zip I-IV), 其成员通过与其他蛋白互作、参与激素介导的信号途径, 从而调控植物生长发育、光形态建成、花发育、果实发育和植物对逆境应答等生物学过程。文章对近几年关于植物 HD-Zip 转录因子参与上述生物学功能方面的研究进行了综述, 以期对新功能基因的挖掘和应用研究以及 HD-Zip 调控机制的阐明奠定基础。

关键词: HD-Zip 转录因子; 生物学功能; 基因表达; 蛋白互作; 激素途径

Biological functions of HD-Zip transcription factors

WANG Hong^{1,2}, LI Gang-Bo³, ZHANG Da-Yong⁴, LIN Jing¹, SHENG Bao-Long¹,
HAN Jin-Long³, CHANG You-Hong^{1,2}

1. Institute of Horticulture, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China;
2. Efficient Horticulture Crop Genetic Improvement Laboratory, National Agricultural Science and Technology, Jiangsu Innovative Center, Nanjing 210014, China;
3. College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China;
4. Institute of Agro-biotechnology, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China

Abstract: The HD-Zip transcription factors, which are unique to plant kingdom, belong to Homeobox proteins. They are composed of highly conserved HD (Homeodomain) and Leu zipper (Zip) element. The former binds specifically to DNA and the later mediates the formation of dimerization. Based on the structure features, HD-Zip transcription factors can be classified into four subfamilies HD-Zip I-IV, which are involved in different biological processes of plants including growth and development, photomorphogenesis, flowering, fruit ripening, and adaptation response to environmental stresses. HD-Zip transcription factors act as the integrators of development and environmental cues and endogenous hormone signal pathway to regulate targeted gene expression and plants adaptation response. In this review, the most advanced researches

收稿日期: 2013-04-26; 修回日期: 2013-05-22

基金项目: 江苏省自然科学基金项目(编号: BK2011674)资助

作者简介: 王宏, 博士, 助理研究员, 研究方向: 园艺作物分子生物学。Tel: 025-84390224; E-mail: wh811006@163.com

通讯作者: 常有宏, 学士, 研究员, 研究方向: 果树栽培和新品种培育。E-mail: cyh@jaas.ac.cn

网络出版时间: 2013-8-1 17:26:45

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20130801.1726.003.html>

on biological functions of HD-Zip were summarized based on the researches of *Arabidopsis* HD-Zip transcription factors and the results from other species. The aim of this article is to provide the basis for studying the functions of new genes encoding HD-Zip proteins from other species and illustrating the molecular mechanism of HD-Zip on growth and development of plant under normal and unfavorable conditions.

Keywords: HD-Zip transcription factors; biological functions; gene expression; protein-protein interaction; hormone signal pathway

植物在适应环境生长过程中产生一系列从细胞到生理水平的应答反应, 这些反应通常被转录因子所调控^[1,2]。转录因子主要集中于NAC、AP2/EREBP、MYB、WRKY和HD-Zip/b-ZIP等的发现与研究, 其中HD-Zip转录因子属于编码含有 60 个保守氨基酸同源异型结构域(Homeodomain, HD)的同源异型盒(Homeobox)蛋白, 60 个氨基酸折叠为三螺旋结构, 与DNA特异性结合。该类蛋白普遍存在于植物、动物以及人、果蝇中, 包括 6 个家族 HD-Zip、KNOX、PHD、BELL、WOX 和ZF-HD^[3], 其中HD-Zip (Homeodomain-leucine zipper)是植物特异转录因子, 由DNA-同源结构域和附加的Leu zipper(Zip)元件组成^[1]。前者与DNA特异结合, 后者介导蛋白二聚体的形成。该转录因子参与调控正常生长条件和环境胁迫后植物的生长发育^[3,4]。编码HD-Zip蛋白的基因已经分别从拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)^[2]、水稻(*Oryza sativa* L.)^[11]、烟草(*Nicotiana tabacum* L.)^[5]、苜蓿(*Medicago truncatula* L.)^[6]、向日葵(*Helianthus annuus* L.)^[7,8]、番茄(*Lycopersicon esculentum* M.)^[3]、小立碗藓(*Physomitrella patens* H.)^[2,9]以及小麦(*Triticum aestivum* L.)^[10]中被克隆。不同物种全基因组测序分析发现, 拟南芥基因组包含 47 个HD-Zip转录因子^[11~14], 水稻 33 个^[15], 玉米(*Zea Mays* L.)55 个^[16], 杨树(*Populus trichocarpa* T&G)63 个^[17]。基于序列保守性、结构特点、功能和其他特征, HD-Zip转录因子分为 4 个亚家族(HD-Zip I - IV)^[3]。不同的亚家族成员具有不同的生物学功能, 有的参与多种激素途径(包括JA、SA、ABA、乙烯、生长素、GA等)的交叉互作, 有的与激素途径关键基因及下游基因互作来发挥作用。本文主要对HD-Zip转录因子的生物学功能进行了系统的综述, 以期对新物种功能基因的挖掘和应用以及HD-Zip调控机制的阐明奠定基础。

1 调控植物生长发育

1.1 参与植物生长发育的调控

研究表明, HD-Zip I 和HD-Zip II 成员参与调控植物生长发育。HD-Zip I 亚家族成员主要调控顶端分生组织、维管束、近轴区域横向器官的发育^[3]。HD-Zip I 类基因在植物表皮细胞特异表达, 主要调控表皮细胞分化、根的生长、花青素积累和毛状体的形成^[11]。

拟南芥HD-Zip亚家族 I 包括 5 个成员, REV/IFL1、PHB/ATHB9、PHV/ATHB14 以及ATHB8 和ATHB15。基因突变和过表达实验表明拟南芥HD-Zip I 各成员在植物生长发育过程中发挥的作用既重叠又不同^[13, 18~20], 这与不同成员各自的表达模式和特定的结构域有关^[13]。REV参与调控茎顶端分生组织(Shoot apical meristem, SAM)和花分生组织(Floral meristem, FM)的胚和胚后发育、维管组织形成、生长素极性运输、植物形态发育; 而PHB和PHV遗传距离最近, 因此功能相似, PHB、PHV和CNA也参与调控茎顶端分生组织和花分生组织胚后发育、侧向器官发育和顶端器官发育。进化分析表明, PHB、PHV和REV形成一个分支, 与转录因子KANADI 拮抗来调控叶片极性生长、横向器官发育以及维管束发育; CNA和ATHB8 形成另一个分支, 在某些组织的细胞中, ATHB8 和CNA与REV功能拮抗, 而在另一些细胞中功能重叠。*rev can/rev athb8* 的表型和*rev*的表型相似, 而*rev cna athb8* 产生了更多的侧向茎分生组织(Lateral shoot meristem, LSM)和花序。这些结果表明, CNA/ATHB8 与REV直接或间接拮抗来调控侧向茎分生组织和花分生组织的发育。过量表达*AtHB8* 导致木质部提前形成和细胞木质化出现, 而对照植物中这些细胞并不发生木质化^[21]。CNA在叶片和根的原形成层细胞^[21]、茎分生组

织、花分生组织以及子房中均有表达^[22]。过量表达 *AtHB15* 的拟南芥出现矮化、叶片不卷曲、木质化组织减少等表型^[23]。*cna* 也表现出相似的表型。反义 *AtHB8* 转基因植物表现出严重矮化、木质化组织延伸的表型^[23]。*AtHB15* 在花分生组织、侧向茎分生组织和髓细胞中均有表达。*AtHB8*、*AtHB15* 和 *PHV* 在次生维管组织发育过程中起作用, 它们在白杨 (*Populus tomentosa* C.) 的维管形成层和未成熟的次生木质部均有表达^[23]。

杨树 (*P. trichocarpa*) PCN 属于 HD-Zip 亚家族成员, 是拟南芥 CNA 同源蛋白, 参与调控木质部次生长中细胞分化过程。PCN 在次生维管组织、韧皮部纤维、形成层带、木质部中表达, 但不在初生维管组织中表达。过表达 PCN 的杨树, 茎部表现出强烈的表型改变, 表现在次生木质部分化延缓、韧皮部纤维分化严重减少, PCN 的过表达也调控了激素途径相关基因表达, 如生长素响应基因、GA 合成基因、GA 代谢途径基因均上调表达, 细胞分裂素氧化酶基因以及细胞分裂素响应因子基因下调表达。研究表明, 生长素、细胞分裂素、乙烯和 GA 参与调控次生维管组织生长发育^[24], 因此, PCN 可能是通过激素途径来调控木质部发育; 杨树 *PtaHB1* 和 *PtaHB7* 也参与初生木质部形成的调控, 过表达 *PtaHB1* 的转基因杨树延缓了初生木质部纤维的形成, 而过表达 *PtaHB7* 的转基因杨树未表现出这些症状, 这暗示杨树 HD-Zip 亚家族不同成员有不同的功能^[25]。水稻 OSHB1-5 与拟南芥 HD-Zip 类转录因子氨基酸序列高度同源, 功能相似, 也参与调控茎尖分生组织发育、木质部维管束形成、叶原基极性和叶片边缘的形态建成^[26]。鱼尾菊 (*Zinnia Peruviana* L.) *ZeHB10*、*ZeHB11* 和 *ZeHB12* 也属于 HD-Zip 亚家族基因, 在原形成层和未成熟的木质部细胞中表达。*ZeHB10* 参与调控木质素前体细胞中管状分子的形成; *ZeHB11* 则参与侧生分生组织形成, 该基因过表达促使植物侧部花序增多; 而 *ZeHB12* 参与调控木质部形成, 过表达 *ZeHB12* 导致木薄壁细胞中木质素单体合成相关基因上调表达^[27]。

对拟南芥的研究表明, 两个独立的信号途径调控顶端分生组织发育, 一个维持茎细胞分化, 另一个调控纵向器官向横向器官的发育, 涉及在这些发育过程中的信号网络相互交叉, 并被多个分子机制

所调控。在这个过程中, ZIP 蛋白 ZPR3 和 ZPR4 与 HD-Zip 亚家族成员结合, 形成没有功能的异源二聚体, 从而负调控 HD-Zip 亚家族成员活性, 而 HD-Zip 亚家族成员又正调控 ZPR3 和 ZPR4 蛋白活性, 从而形成一个反馈环调控顶端分生组织发育^[28]。推测这种互作可能与 HD-Zip 蛋白结构上的类固醇敏感的脂质调节蛋白 (StAR-related lipid transfer, START) 结构域^[29] 和 MEKHLA 结构域^[30] 有关, 前者可能与某些疏水分子 (如油菜素内酯或其他信号) 结合从而调控同源/异源二聚体的形成, 而后者介导了蛋白-蛋白互作^[31], 推测可能是外源环境因子和内在因素影响了 HD-Zip 蛋白的构象, 导致 ZPR3 能够识别 HD-Zip, 形成没有功能的异源二聚体, 最终阻止了 HD-Zip 与 DNA 结合^[32, 33], 最近的研究证实了这个推测, 基于酵母和拟南芥实验, 作者提出了 MEKLA 结构域调控 REV 二聚体形成的模式: MEKHLA 结构域通过独立于序列的离体屏蔽机制 (Steric masking mechanism) 抑制 HD-Zip REVOLUTA 形成二聚体, 而未知的分子机制识别了 MEKHLA 结构域序列, 从而释放了这种抑制作用, 这种分子开关阻止了 REV 与其他 HD-Zip 蛋白形成同源/异源二聚体, 同时阻止了 REV 与 ZPR 蛋白互作^[33]。

HD-Zip 亚家族 包括 16 个成员, 其中 GL2/ATHB10、ATML1 和 PDF2 参与调控表皮细胞基因表达, 而 ANL2 参与调控叶子表皮层花色素苷积累和根部细胞分化^[3]。*hdg11* 出现大量表皮毛, 这一表型在 *hdg11 hdg12* 中增强, 而 *hdg12* 没有毛状体表型, 表明在毛状体形成中 *HDG11* 起主要作用, 而 *HDG12* 起辅助作用, *HDG11* 是 *HDG12* 的上位基因。另一个基因 *GL2* 也在表皮细胞优先表达, *gl2* 根毛增多, 无表皮毛, *gl2 hdg11* 和 *gl2 hdg12* 都表现出这一表型^[14]。研究表明, 玉米全基因组包括 17 个 HD-Zip 类基因, 在表皮细胞优先表达, 其中有的基因调控毛状体形成, 有的基因参与表皮合成, OCL4 抑制了表皮毛的形成^[34]。这 17 个基因中, 13 个 *ZmHDZIV* 基因在 3' 非翻译区携带 19 和 21 个核苷酸保守基元。这一特点暗示玉米 HD-Zip 类基因也许被小 RNAs 调控^[35]。

1.2 参与花发育的调控

HD-Zip 类蛋白也参与调控萼片发育。La Rota

等^[36]利用数学和计算机的方法预测了分子调控网络,并阐明拟南芥萼片发育模式。该模式包括 3 个新的生物学途径:HD-Zip 亚家族基因、细胞分裂素和 ARGONAUTE 家族成员。数据表明,丧失 *AS1* 功能的突变体维持了 *miR165/1661* 活性, *miR165/1661* 抑制 *REV* 活性, *rev* 中 *AGO7* 和 *TAS3siRNA* 表达下调。*TAS3siRNA* 的下降导致 *ETT* 和 *ARF4* 上调表达。萼片发育中, *REV* 激活 *IPT5* 的活性,而 *AS1* 基因功能的丧失导致 *IPT5* 基因下调表达。简单来说,HD-Zip 亚家族成员 *REV* 蛋白通过以下方式调控萼片发育:(1)*REV* 蛋白通过 *IPT5*、*CK* 和 *GTE6* 激活 *AS1* 的活性;(2)*REV* 通过 *AGO7* 激活 *TAS3siRNA* 的活性;(3)*REV* 通过 *AGO10* 抑制 *AGO1* 的活性。

HD-Zip 类蛋白参与调控花期。*HAHB10* 是向日葵 HD-Zip 类转录因子。研究表明, *HAHB10* 诱导植物开花。过表达 *HAHB10* 的拟南芥表现出早花表型,开花相关基因 *FT*、*FUL*、*SEP3* 上调表达。生殖生长向成花转变阶段, *HAHB10* 通过调控这些开花特异基因的表达,促使早花形成^[37]。

玉米 *OCL1* 属于 HD-Zip 亚家族成员,研究表明, *START* 结构域 N 端 85 个氨基酸决定了 *OCL1* 的活性,过表达 *OCL1* 的转基因玉米表现出多种表型缺陷,同时开花时间推迟^[38]。玉米 *OCL4* 在花药细胞分化中起作用;沙冬青 (*Ammopiptanthus mongolicus* (Maxim.) Cheng f.) *AMHDG1* 也属于 HD-Zip 类蛋白,异源过表达该基因的拟南芥表现出叶片不卷曲、花药不开裂的现象,正调控花药开裂的两个基因 *AtNST1* 和 *AtNST2* 下调表达,这些结果表明 *AMHDG1* 在花药开裂中起负调控作用^[39]。

1.3 参与果实发育的调控

HD-Zip 类蛋白参与调控果实成熟。番茄 (*L. esculentum*) *LeHB-1* 基因与拟南芥 *AtHB1* 基因同源,属于 HD-Zip 亚家族基因。体外实验表明, *LeHB-1* 可以识别 *LeACO1* 启动子区 9~10 bp 的 DNA 序列,与该基因启动子区域结合,调控 *LeACO1* 的表达。*VIGS* 沉默 *LeHB-1* 基因, *LeACO1* 基因表达显著减少,抑制了果实的成熟。相反,病毒载体侵染发育的花器官,过量表达外源 *LeHB-1* 基因,花器官形态发生改变,包括一个萼片螺旋中形成多个花朵、萼片和花瓣融合、萼片转化为类心皮的结构,最后发育为成熟的

类果实的结构^[22]。

2 参与光形态建成

HD-Zip 和 类蛋白参与光形态建成以及避荫反应。自然界中,光刺激秧苗去黄化,促发了光自养生物的改变^[40]。在种子萌芽后期,远红光富裕的光源可以刺激光敏素信号系统,诱导避荫响应^[41]。蓝光受体 *Cryptochromes* 和 *Phototropins* 感知蓝光,调控茎伸长、花形成、生物钟和光形态建成^[42~44]。黑暗条件下, *AtHB3* 和 *AtHB23* 表达量上升,光下生长 3h 的种子中 *AtHB20* 表达量瞬时增加。研究表明, *ATHB20* 整合了外源光信号和内源 ABA 信号,刺激拟南芥种子发芽^[45]。*AtHB1* 过表达的烟草,黑暗下培养,转基因秧苗出现去黄化现象,不能形成栅栏细胞^[46]。蓝光下, *ATHB16* 负调控子叶延伸。蓝光下培养过表达或反义表达 *AtHB16* 的转基因植株,该基因的转录水平和子叶长度呈负相关关系^[47]。但是蓝光或 *CRYPTOCHROME1* (*CRY1*) 和 *CRY2* 并不影响 *AtHB16* 的表达, *AtHB16* 的表达也不影响 *CRYPTOCHROME1* (*CRY1*) 和 *CRY2* 的表达;白光下, *AtHB16* 在叶片中高表达,并且负调控叶片细胞扩增,反义表达 *AtHB16* 增加了叶片面积^[37]。蓝光和黑暗也诱导了 *AtHB52* 的强烈表达^[11]。拟南芥 HD-Zip II 亚家族中 5 个成员参与光形态建成^[12]。黑暗生长的黄化秧苗中, *AtHB2/HAT4* 强烈表达,而红光(R)和远红光(FR)强烈抑制了这两个基因的表达^[48]。过量表达 *AtHB2/HAT4* 的转基因植株表现出较长的胚轴和较小的子叶,而反义表达 *AtHB2/HAT4* 的转基因植株胚轴较短^[49]。白光下 *AtHB2/HAT4* 表达量升高,而低的 R:FR 也诱导了 *AtHB2/HAT4* 表达。这导致了植物的避荫响应,表现为茎伸长、叶片减小。生长在白光下的 *AtHB2/HAT4* 转基因植株表现出叶片大小减少、细胞分化抑制^[50]等现象。异源过表达 *HAT1* 和 *HAT2* 的转基因植株表现出和转 *AtHB2/HAT4* 基因类似的表型^[12]。远红光富裕的光源也强烈诱导了 *HAT1* 的表达和 *HAT2* 的表达,但是 *HAT2* 表达延后^[12]。向日葵 *HaHB10* 与 *AtHB2/HAT4* 序列高度同源,黑暗强烈诱导 *HaHB10* 上调表达,并且主要在成熟的光合成器官中表达^[49]。远红光也诱导 *AtHB4* 和 *HAT3* 的表达^[12]。白光下,过量表达 *AtHB4* 的转基因植株表现出和转 *AtHB2/HAT4* 基因相似的表型,但抑制远红光

诱导的胚轴伸长^[51]。

3 调控植物对环境胁迫的响应

研究表明, HD-Zip 家族转录因子亚家族 I 和 II 基因表达受干旱、高盐、ABA 和冷害等环境的诱导, 这两类基因参与激素信号途径, 通过与激素途径基因和下游基因互作来调控植物细胞扩增、分裂和分化, 从而提高植物耐逆性^[15]。

3.1 差异表达模式研究

对 HD-Zip 转录因子亚家族 I 和 II 的研究主要集中在拟南芥、水稻和向日葵^[4]。对拟南芥 HD-Zip 亚家族 I 的研究表明, 100 mmol/L NaCl 处理显著诱导了拟南芥 HD-Zip 亚家族 I 基因 *AtHB7* 和 *AtHB12* 的表达, 其表达量上调 12 和 25 倍。水稻 *OsHOX6*、*OsHOX22* 和 *OsHOX24* 是拟南芥 *AtHB7* 和 *AtHB12* 的同源基因, 干旱诱导了这些基因的上调表达, 但这 3 个基因在水稻中有不同的表达模式, 且与拟南芥中的同源基因表达模式不同。水分充足时, *OsHOX6* 在所有组织中高表达; 而 *OsHOX22* 主要在花序和叶片中表达; *OsHOX24* 在花序中高表达, 其他组织中微弱表达。在极端干旱的条件下, *OsHOX22* 和 *OsHOX24* 在耐旱和不耐旱品种的叶片中高表达, 而 *OsHOX6* 仅仅在不耐旱品种的叶片中轻微表达^[15]。进化关系分析表明, 水稻 *Oshox22* 与拟南芥 *AtHB7* 和 *AtHB12* 同属于 HD-Zip 亚家族 I 的亚群体 γ -分枝^[4], 受干旱^[15]、盐、ABA 和 PEG 诱导表达^[52]。150 mmol/L NaCl 处理 *oshox22-1* 和野生型 9 d 后发现, *oshox22-1* 有 80% 的叶子表现为绿色, 而野生型只有 36%。对胡杨的研究表明, 在短期的盐胁迫下, 根部和叶片对盐胁迫的响应分别表现为 3 个阶段: 失水、盐积累以及渗透恢复阶段。对盐胁迫后不同阶段的根和叶子进行转录组测序分析表明, 盐应答基因或转录因子的高表达集中于叶子受盐胁迫后渗透恢复的动态平衡阶段^[53], 其中包括与拟南芥 *AtHB7* 同源的转录因子, 该转录因子对维持盐胁迫引起的细胞渗透压起重要作用。向日葵 *HaHB4* 也属于干旱/ABA 诱导基因, 与拟南芥 *AtHB7* 和 *AtHB12* 序列高度相似, 受高盐、缺水和 ABA 诱导表达^[8], 其启动子区域含有一个 ABA 响应元件和一个 NaCl 响应元件^[54]。过表达 *HaHB4* 基因的拟南芥表现出较强的耐干旱、耐高盐

和耐草食动物攻击^[7, 54, 55]以及延缓衰老的表型^[55], 但是过表达 *AtHB7* 和 *AtHB12* 的拟南芥无论是在水分充足还是缺水条件下均未表现出延缓衰老的表型。

盐胁迫也诱导了 *AtHB6*、-21、-40 和 -35 的表达, 其表达量上升了 2 倍^[11]。*AtHB6* 也受干旱和 ABA 诱导表达^[56]。过表达 *AtHB6* 的拟南芥气孔关闭减少, 同时 ABA 对种子萌芽的抑制作用也下降^[57]。这些特征与 ABA 不敏感的突变体 *abi1* 和 *abi2* 的表型相一致^[58]。这些数据说明干旱胁迫时, *AtHB6* 在 ABA 信号途径中起负调控作用。ABA 处理后也抑制了 *AtHB5* 的表达^[59]。干旱和 ABA 处理诱导 *AtHB7* 和 *AtHB12* 的表达^[60]。

Cabello 等^[61]发现 50 mmol/L NaCl 处理拟南芥 3 d, 向日葵 *HaHB1* 和拟南芥 *AtHB13* 的表达量增加, 而且在高盐胁迫下, 与野生型相比, 过量表达 *HaHB1* 和 *AtHB13* 的拟南芥, 细胞膜表现出较好的稳定性, 胁迫诱导的叶片衰老也被延缓。通常情况, 转基因植株尽管表现出较高的耐逆能力, 但也伴随着产量的下降^[62]。Cabello 等^[63]发现, 在 300 mmol/L NaCl 处理野生型和转基因拟南芥下, 前者产量下降 50%, 而过表达 *HaHB1* 和 *AtHB1* 的拟南芥仅下降 20%, 同时在正常生长条件下, 二者均未表现出产量下降, 这表明 *HaHB1* 是一个提高植物耐逆性状的有用基因资源。*HAHB10* 属于 HD-Zip I 亚家族成员, 它不仅能够通过诱导开花相关基因的表达来调控植物从营养生长到生殖生长的转变, 而且能调控激素介导下植物对生物胁迫的响应^[37]。盐胁迫诱导苜蓿 *MtHB1* 基因的表达, 该基因突变体的根较野生苜蓿的根变短。推测 *MTHB1* 可能是通过调节根的延伸和抑制侧根生长来减少根部接触盐碱土壤的面积从而提高植物耐盐能力的^[6]。

3.2 参与激素调控网络

当植物面临环境胁迫如干旱、高盐、低温、高温、光照变化、真菌以及细菌侵染等时, HD-Zip 转录因子通过整合外源环境信号和内源激素途径来调控下游基因表达, 从而提高植物对环境胁迫的适应性响应。ABA 作为重要的植物激素, 不仅参与植物生长发育的多个方面, 如种子休眠、种子萌芽、生殖生长等, 也参与调控植物对各种生物、非生物胁迫的响应, 尤其是干旱、低温以及盐胁迫^[64]。研究表

明, HD-Zip 亚家族 I 成员通过依赖于 ABA 途径或非依赖 ABA 途径调控植物对干旱、渗透和盐胁迫的响应 [15, 65, 66], ABA 和水分胁迫诱导烟草 *NaHD20* 在叶片和根部的表达 [51]。通过 VIGS (Virus-induced gene silencing) 技术沉默 *NaHD20* 基因的烟草, 经水分胁迫后, ABA 含量减少, ABA 合成基因 *NaNCED1* 和渗透蛋白 *NaOSM1* 表达量也相应下降 [51]。RNAi 技术稳定沉默 *NaHD20* 基因后, 花冠 ABA 含量调控后期 ABA 释放, 归结为 *NaHD20* 基因通过介导 ABA 含量的变化和代谢基因的表达来影响 ABA 的释放 [51]。Zhang 等 [15] 研究发现, 过量表达 *Oshox22* 的转基因水稻对 ABA 敏感性增加, 且增加了 ABA 含量, 而突变体 *oshox22-1* 较之野生型水稻, 内源 ABA 含量下降了 60%, 表明 HD-Zip I 通过依赖于 ABA 的途径来调控植物对干旱胁迫的应答。

HD-Zip I 亚家族基因 *HaHB-4* 过表达的拟南芥表现出明显的延缓衰老的症状, 同时对乙烯不敏感。 *HaHB-4* 基因过表达抑制了乙烯合成基因 *ACO* 和乙烯下游基因 *ERF2*、*ERF5* 的表达 [55]。番茄 *LeHB-1* 通过调控 *LeACO* 基因的表达从而影响乙烯对果实成熟过程的调控 [22]。过表达 *ATHB7* 和 *ATHB12* 的拟南芥生长表现出干旱条件下典型的表型, 表现在茎干生长被抑制, GA20 氧化酶 1 表达量下降, 该酶在赤霉素 (Gibberellins, GA) 刺激的细胞延伸中起作用 [67]。GA 诱导 *HAHB10* 上调表达, 过表达 *HAHB10* 的拟南芥, 植株叶子形状、颜色、植株生长率、开花时间和生命周期都受到了影响, 当施加外源 GA 时, 转基因植株的各种表型得到了恢复。这些结果都表明 *HAHB10* 参与 GA 介导的信号转导途径 [49]。与野生型相比, 过表达 *HAHB10* 的拟南芥中, SA 途径基因 *ICS1* 和 *EDS5* 以及 JA 途径基因 *AOC1* 表达量下降, 生物胁迫应答基因 *PR1*、*PR2* 和 *PDF1.2* 表达量下降; 正常生长条件下, 转基因拟南芥的 SA 和 JA 含量和野生型一致, 伤或接种 *P.syringae* 增加了转基因植株的 SA 含量, 降低了 JA 含量, 这表明, *HAHB10* 是通过 SA 和 JA 交叉途径来调控植物对生物胁迫的响应 [37]。向日葵 *HaHB1* 和拟南芥 *AtHB13* 通过诱导病程相关蛋白基因 (*PRs*) 和葡聚糖酶基因 (*GLU*) 表达提高植物对冷害的适应能力 [61]。转基因的拟南芥 35S:*HaHB1* 中检测到 *PR2*、*PR3*、*PR4* 和 *GLU* 上调表达, 而转基因拟南 35S:*AtHB13*

中检测到 *PR3* 和 *GLU* 基因的上调表达; 用向日葵 *HaHB1* 基因自身启动子驱动获得的转基因植物, *PR4* 和 *GLU* 被冷、干旱、ACC、SA 和 ABA 诱导表达; *PR3* 被干旱和冷处理抑制表达; *PR2* 被 ABA 诱导表达 [61], 这表明 *HaHB1* 通过激素途径调控功能基因表达, 从而调节植物适应性生长。 *MtHB1* 整合 ABA 和生长素信号途径, 调控苜蓿根系对逆境的适应性响应 [6]。在各种环境胁迫下, 植物通过改变根系结构和形成侧根适应逆境生长。生长素是侧根形成的关键激素, 通过调节细胞不对称分裂、原基边界形成和根的形成调控中柱鞘细胞 [32]。ABA 通过 *ABI3* 调控拟南芥侧根分化和形成 [66, 68]。Ariel 等 [6] 通过电泳迁移率 (Electrophoretic mobility shift assay, EMSA)、启动子突变 (Promoter mutagenesis)、染色体免疫共沉淀 (Chromatin immunoprecipitation, ChIP) 等实验证实逆境胁迫 (例如 NaCl 和 ABA) 诱导了 *HB1* 表达, *HB1* 识别 LOB-类转录因子 *LBD* 启动子区域 CAATA ATTG cis 元件来抑制 *LBD* 基因表达, 最终抑制侧根形成, 减少根部与不利环境的接触面积, 提高植物对不利环境的适应能力, 表明 HD-Zip 转录因子是通过生长素和 ABA 交叉互作来提高植物抵抗非生物胁迫的。

3.3 与其他蛋白互作研究

HD-Zip 转录因子特定的结构域奠定了与其他蛋白互作的基础。Valdés 等 [69] 的研究表明拟南芥 *ATHB7* 和 *ATHB12* 通过调控蛋白磷酸酶 2C (PP2C) 和抑制 ABA 受体 *PYL5*、*PYL8* 的活性从而介导 ABA 信号途径。 *AtHB6* 是 ABA 信号途径负调控因子, *AtHB6* 过表达的植株对 ABA 敏感性下降, 同时也减弱了 *RAR18*、*RD22* 和 *RD29B* 的表达。 *PYR/RCAR* 与 *PP2C* 和 *SnRK2s* 一起调控 ABA 信号途径。 *ATHB6* 又与 *PP2C* 磷酸化酶 *ABI* 互作, 表明 *ATHB6* 位于 ABA 信号上游 [57]。 *MATH-BTB* 蛋白是 ABA 信号途径中底物结合转换子, 可以与 E3 泛素连接酶直接结合形成 *CUL3^{BPM}* 复合物。研究表明, *MATH-BTB* 与 *ATHB6* 互作, 目标是降解 *ATHB6* 蛋白。 *CUL3^{BPM}* 复合物的减少导致了 *ATHB6* 蛋白的积累, 同时减弱了植株生长势和授粉, 影响了植株对 ABA 的响应和气孔行为 [70]。 *AtHB6* 与 cis 元件结合激活它自己或其他基因的转录 [56]。施用外源 ABA 时, 过表达 *AtHB6* 对该基因自己的表达并没有明显的影响, 这个结果

说明*AtHB6* 本身并不足以触发转录活性, 而是依赖于其他转录机制, 例如通过激活其他基因, 尤其是其他 HD-Zip 转录因子, 同时抑制了下游基因(例如 *RAR18*、*RD22* 和 *RD29B*)的表达^[70]。

4 结 语

从模式植物拟南芥和水稻对 HD-Zip 转录因子结构和功能的研究来看, HD-Zip 亚家族不同成员具有较高的系统发育相似性, 但是表现出不同的时空表达模式; 尽管感知同样的环境胁迫因子, 但是不同成员在同样的环境胁迫下的调控方式并不相同, 对植物生长发育的调控也存在功能冗余的现象。因此, 从非模式物种中分离 HD-Zip 家族成员, 通过序列和保守结构域比对可以推断该物种 HD-Zip 家族不同成员的生物学功能。同时, 可以发现物种特异的基因资源。

HD-Zip 转录因子通过整合外源环境信号和内源激素信号来参与信号交叉互作介导下游基因表达, 从而调控植物生长发育和对逆境的适应性生长, 然而, HD-Zip 调控网络机制仍需要进一步补充和完善。当植物面临不利环境条件时, HD-Zip 转录因子如何参与各信号途径? 如何调控下游基因? 不同物种中同源基因的识别、比较分析、功能的深入研究可以帮助我们了解 HD-Zip 转录因子的信息, 进一步阐明植物 HD-Zip 转录因子家族成员对植物正常生长发育和逆境条件下适应性生长的分子调控机理, 这些问题都有待进一步解决。相信随着生物信息学和分子生物学的发展, HD-Zip 转录因子研究将会更透彻。

参考文献(References):

- [1] Nakashima K, Ito Y, Yamaguchi-Shinozaki K. Transcriptional regulatory networks in response to abiotic stresses in *Arabidopsis* and grasses. *Plant Physiol*, 2009, 149(1): 88–95. [DOI](#)
- [2] Sultan SE. Plant developmental responses to the environment: eco-devo insights. *Curr Opin Plant Biol*, 2010, 13(1): 96–101. [DOI](#)
- [3] Ariel FD, Manavella PA, Dezar CA, Chan RL. The true story of the HD-Zip family. *Trends Plant Sci*, 2007, 12(9): 419–426. [DOI](#)
- [4] Harris JC, Hrmova M, Lopato S, Langridge P. Modulation of plant growth by HD-Zip class I and II transcription factors in response to environmental stimuli. *New Phytol*, 2011, 190(4): 823–837. [DOI](#)
- [5] Ré DA, Dezar CA, Chan RL, Baldwin IT, Bonaventure G. *Nicotiana attenuata* NaHD20 plays a role in leaf ABA accumulation during water stress, benzylacetone emission from flowers, and the timing of bolting and flower transitions. *J Exp Bot*, 2011, 62(1): 155–166. [DOI](#)
- [6] Ariel F, Diet A, Verdenaud M, Gruber V, Frugier F, Chan R, Crespi M. Environmental regulation of lateral root emergence in *Medicago truncatula* requires the HD-Zip I transcription factor HB1. *Plant Cell*, 2010, 22(7): 2171–2183. [DOI](#)
- [7] Cabello JV, Dezar CA, Manavella PA, Chan RL. The intron of the *Arabidopsis thaliana* *COX5c* gene is able to improve the drought tolerance conferred by the sunflower *Hahb-4* transcription factor. *Planta*, 2007, 226(5): 1143–1154. [DOI](#)
- [8] Dezar CA, Gago GM, González DH, Chan RL. *Hahb-4*, a sunflower homeobox-leucine zipper gene, is a developmental regulator and confers drought tolerance to *Arabidopsis thaliana* plants. *Transgenic Res*, 2005, 14(4): 429–440. [DOI](#)
- [9] Sakakibara K, Nishiyama T, Kato M, Hasebe M. Isolation of homeodomain-leucine zipper genes from the moss *Physcomitrella patens* and the evolution of homeodomain-leucine zipper genes in land plants. *Mol Biol Evol*, 2001, 18(4): 491–502. [DOI](#)
- [10] Lopato S, Bazanova N, Morran S, Milligan AS, Shirley N, Langridge P. Isolation of plant transcription factors using a modified yeast one-hybrid system. *Plant Methods*, 2006, 2(1): 3. [DOI](#)
- [11] Henriksson E, Olsson AS, Johannesson H, Johansson H, Hanson J, Engstrom P, Soderman E. Homeodomain leucine zipper class I genes in *Arabidopsis*. Expression patterns and phylogenetic relationships. *Plant Physiol*, 2005, 139(1): 509–518. [DOI](#)
- [12] Ciabelli A, Ciolfi A, Salvucci S, Ruzza V, Possenti M, Carabelli M, Fruscalzo A, Sessa G, Morelli G, Ruberti I. The *Arabidopsis* Homeodomain-leucine Zipper II gene family: diversity and redundancy. *Plant Mol Biol*, 2008, 68(4–5): 465–478. [DOI](#)
- [13] Prigge MJ, Otsuga D, Alonso JM, Ecker JR, Drews GN, Clark SE. Class III homeodomain-leucine zipper gene family members have overlapping, antagonistic, and distinct roles in *Arabidopsis* development. *Plant Cell*, 2005, 17(1): 61–76. [DOI](#)
- [14] Nakamura M, Katsumata H, Abe M, Yabe N, Komeda Y, Yamamoto KT, Takahashi T. Characterization of the class IV homeodomain-Leucine Zipper gene family in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2006, 141(4): 1363–1375. [DOI](#)

- [15] Agalou A, Purwantomo S, Övernäs E, Johannesson H, Zhu XY, Estiati A, de Kam RJ, Engstrom P, Slamet-Loedin IH, Zhu Z, Wang M, Xiong LZ, Meijer AH, Ouwerkerk PBF. A genome-wide survey of HD-Zip genes in rice and analysis of drought-responsive family members. *Plant Mol Biol*, 2008, 66(1–2): 87–103. [DOI](#)
- [16] Zhao Y, Zhou YQ, Jiang HY, Li XY, Gan DF, Peng XJ, Zhu SW, Cheng BJ. Systematic analysis of sequences and expression patterns of drought-responsive members of the HD-Zip gene family in maize. *PLoS ONE*, 2011, 6(12): e28488. [DOI](#)
- [17] Hu RB, Chi XY, Chai GH, Kong YZ, He G, Wang XY, Shi DC, Zhang DY, Zhou GK. Genome-wide identification, evolutionary expansion, and expression profile of homeodomain-leucine zipper gene family in poplar (*Populus trichocarpa*). *PLoS ONE*, 2012, 7(2): e31149. [DOI](#)
- [18] Green KA, Prigge MJ, Katzman RB, Clark SE. CORONA, a member of the class III homeodomain leucine zipper gene family in *Arabidopsis*, regulates stem cell specification and organogenesis. *Plant Cell*, 2005, 17(3): 691–704. [DOI](#)
- [19] McConnell JR, Emery J, Eshed Y, Bao N, Bowman J, Barton MK. Role of PHABULOSA and PHAVOLUTA in determining radial patterning in shoots. *Nature*, 2001, 411(6838): 709–713. [DOI](#)
- [20] Emery JF, Floyd SK, Alvarez J, Eshed Y, Hawker NP, Izhaki A, Baum SF, Bowman JL. Radial patterning of *Arabidopsis* shoots by class III HD-ZIP and KANADI genes. *Curr Biol*, 2003, 13(20): 1768–1774. [DOI](#)
- [21] Baima S, Possenti M, Matteucci A, Wisman E, Altamura MM, Ruberti I, Morelli G. The *Arabidopsis* ATHB-8 HD-zip protein acts as a differentiation-promoting transcription factor of the vascular meristems. *Plant Physiol*, 2001, 126(2): 643–655. [DOI](#)
- [22] Lin Z, Hong Y, Yin M, Li C, Zhang K, Grierson D. A tomato HD-Zip homeobox protein, LeHB-1, plays an important role in floral organogenesis and ripening. *Plant J*, 2008, 55(2): 301–310. [DOI](#)
- [23] Kim J, Jung JH, Reyes JL, Kim YS, Kim SY, Chung KS, Kim JA, Lee M, Lee Y, Narry Kim V, Chua NH, Park CM. microRNA-directed cleavage of ATHB15 mRNA regulates vascular development in *Arabidopsis* inflorescence stems. *Plant J*, 2005, 42(1): 84–94. [DOI](#)
- [24] Du J, Miura E, Robischon M, Martinez C, Groover A. The Populus Class III HD ZIP Transcription Factor POPCORONA affects cell differentiation during secondary growth of woody stems. *PLoS ONE*, 2011, 6(2): e17458. [DOI](#)
- [25] Côté CL, Boileau F, Roy V, Ouellet M, Levasseur C, Morency MJ, Cooke JE, Séguin A, MacKay JJ. Gene family structure, expression and functional analysis of HD-Zip III genes in angiosperm and gymnosperm forest trees. *BMC Plant Biol*, 2010, 10(1): 273. [DOI](#)
- [26] Itoh J, Hibara K, Sato Y, Nagato Y. Developmental role and auxin responsiveness of Class III homeodomain leucine zipper gene family members in rice. *Plant Physiol*, 2008, 147(4): 1960–1975. [DOI](#)
- [27] Ohashi-Ito K, Kubo M, Demura T, Fukuda H. Class III homeodomain leucine-zipper proteins regulate xylem cell differentiation. *Plant Cell Physiol*, 2005, 46(10): 1646–1656. [DOI](#)
- [28] Kim YS, Kim SG, Lee M, Lee I, Park HY, Seo PJ, Jung JH, Kwon EJ, Suh SW, Paek KH, Park CM. HD-ZIP III activity is modulated by competitive inhibitors via a feedback loop in *Arabidopsis* shoot apical meristem development. *Plant Cell*, 2008, 20(4): 920–933. [DOI](#)
- [29] Ponting CP, Aravind L. START: a lipid-binding domain in StAR, HD-ZIP and signalling proteins. *Trends Biochem Sci*, 1999, 24(4): 130–132. [DOI](#)
- [30] Mukherjee K, Burglin TR. MEKHLA, a novel domain with similarity to PAS domains, is fused to plant homeodomain-leucine zipper III proteins. *Plant Physiol*, 2006, 140(4): 1142–1150. [DOI](#)
- [31] Crosson S, Moffat K. Photoexcited structure of a plant photoreceptor domain reveals a light-driven molecular switch. *Plant Cell*, 2002, 14(5): 1067–1075. [DOI](#)
- [32] De Smet I, Zhang H, Inzé D, Beeckman T. A novel role for abscisic acid emerges from underground. *Trends Plant Sci*, 2006, 11(9): 434–439. [DOI](#)
- [33] Magnani E, Barton MK. A per-ARNT-sim-like sensor domain uniquely regulates the activity of the homeodomain leucine zipper transcription factor REVOLUTA in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2011, 23(2): 567–582. [DOI](#)
- [34] Vernoud V, Laigle G, Rozier F, Meeley RB, Perez P, Rogowsky PM. The HD-ZIP IV transcription factor OCL4 is necessary for trichome patterning and anther development in maize. *Plant J*, 2009, 59(6): 883–894. [DOI](#)
- [35] Javelle M, Klein-Cosson C, Vernoud V, Boltz V, Maher C, Timmermans M, Depege-Fargeix N, Rogowsky PM. Genome-wide characterization of the HD-ZIP IV transcription factor family in maize: preferential expression in the epidermis. *Plant Physiol*, 2011, 157(2): 790–803. [DOI](#)
- [36] La Rota C, Chopard J, Das P, Paindavoine S, Rozier F, Farcot E, Godin C, Traas J, Monéger F. A data-driven integrative model of sepal primordium polarity in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2011, 23(12): 4318–4333. [DOI](#)
- [37] Dezar CA, Giacomelli JI, Manavella PA, Ré DA, Alves-Ferreira M, Baldwin IT, Bonaventure G, Chan RL. HAHB10, a sunflower HD-Zip II transcription factor, participates in the induction of flowering and in the

- control of phytohormone-mediated responses to biotic stress. *J Exp Bot*, 2011, 62(3): 1061–1076. [DOI](#)
- [38] Depege-Fargeix N, Javelle M, Chambrier P, Frangne N, Gerentes D, Perez P, Rogowsky PM, Vernoud V. Functional characterization of the HD-ZIP IV transcription factor OCL1 from maize. *J Exp Bot*, 2011, 62(1): 293–305. [DOI](#)
- [39] Wei Q, Kuai BK, Hu P, Ding YL. Ectopic-overexpression of an HD-Zip IV transcription factor from *Ammopiptanthus mongolicus* (Leguminosae) promoted upward leaf curvature and non-dehiscent anthers in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Tiss Org Cult*, 2012, 110(2): 299–306. [DOI](#)
- [40] Franklin KA, Quail PH. Phytochrome functions in *Arabidopsis* development. *J Exp Bot*, 2010, 61(1): 11–24. [DOI](#)
- [41] Stamm P, Kumar PP. The phytohormone signal network regulating elongation growth during shade avoidance. *J Exp Bot*, 2010, 61(11): 2889–2903. [DOI](#)
- [42] Lin CT, Shalitin D. Cryptochrome structure and signal transduction. *Annu Rev Plant Biol*, 2003, 54: 469–496. [DOI](#)
- [43] Inoue S, Takemiya A, Shimazaki K. Phototropin signaling and stomatal opening as a model case. *Curr Opin Plant Biol*, 2010, 13(5): 587–593. [DOI](#)
- [44] Möglich A, Yang XJ, Ayers RA, Moffat K. Structure and function of plant photoreceptors. *Annu Rev Plant Biol*, 2010, 61(1): 21–47. [DOI](#)
- [45] Barrero JM, Millar AA, Griffiths J, Czechowski T, Scheible WR, Udvardi M, Reid JB, Ross JJ, Jacobsen JV, Gubler F. Gene expression profiling identifies two regulatory genes controlling dormancy and ABA sensitivity in *Arabidopsis* seeds. *Plant J*, 2010, 61(4): 611–622. [DOI](#)
- [46] Aoyama T, Dong CH, Wu Y, Carabelli M, Sessa G, Ruberti I, Morelli G, Chua NH. Ectopic expression of the *Arabidopsis* transcriptional activator Athb-1 alters leaf cell fate in tobacco. *Plant Cell*, 1995, 7(11): 1773–1785. [DOI](#)
- [47] Wang Y, Henriksson E, Söderman E, Henriksson KN, Sundberg E, Engström P. The *Arabidopsis* homeobox gene, *ATHB16*, regulates leaf development and the sensitivity to photoperiod in *Arabidopsis*. *Dev Biol*, 2003, 264(1): 228–239. [DOI](#)
- [48] Carabelli M, Morelli G, Whitelam G, Ruberti I. Twilight-zone and canopy shade induction of the Athb-2 homeobox gene in green plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1996, 93(8): 3530–3535. [DOI](#)
- [49] Rueda EC, Dezar CA, Gonzalez DH, Chan RL. *Hahb-10*, a sunflower homeobox-leucine zipper gene, is regulated by light quality and quantity, and promotes early flowering when expressed in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 2005, 46(12): 1954–1963. [DOI](#)
- [50] Steindler C, Carabelli M, Borello U, Morelli G, Ruberti I. Phytochrome A, phytochrome B and other phytochrome(s) regulate *ATHB-2* gene expression in etiolated and green *Arabidopsis* plants. *Plant Cell Environ*, 1997, 20(6): 759–763. [DOI](#)
- [51] Sorin C, Salla-Martret M, Bou-Torrent J, Roig-Villanova I, Martínez-García JF. ATHB4, a regulator of shade avoidance, modulates hormone response in *Arabidopsis* seedlings. *Plant J*, 2009, 59(2): 266–277. [DOI](#)
- [52] Zhang SX, Haider I, Kohlen W, Jiang L, Bouwmeester H, Meijer AH, Schluepmann H, Liu CM, Ouwerkerk PBF. Function of the HD-Zip I gene *Oshox22* in ABA-mediated drought and salt tolerances in rice. *Plant Mol Biol*, 2012, 80(6): 571–585. [DOI](#)
- [53] Brinker M, Brosche M, Vinocur B, Abo-Ogiala A, Fayyaz P, Janz D, Ottow EA, Cullmann AD, Saborowski J, Kangasjarvi J, Altman A, Polle A. Linking the salt transcriptome with physiological responses of a salt-resistant *Populus* species as a strategy to identify genes important for stress acclimation. *Plant Physiol*, 2010, 154(4): 1697–1709. [DOI](#)
- [54] Manavella PA, Dezar CA, Bonaventure G, Baldwin IT, Chan RL. HAHB4, a sunflower HD-Zip protein, integrates signals from the jasmonic acid and ethylene pathways during wounding and biotic stress responses. *Plant J*, 2008, 56(3): 376–388. [DOI](#)
- [55] Manavella PA, Arce AL, Dezar CA, Bitton F, Renou JP, Crespi M, Chan RL. Cross-talk between ethylene and drought signalling pathways is mediated by the sunflower Hahb-4 transcription factor. *Plant J*, 2006, 48(1): 125–137. [DOI](#)
- [56] Soderman E, Hjellstrom M, Fahleson J, Engstrom P. The HD-Zip gene *ATHB6* in *Arabidopsis* is expressed in developing leaves, roots and carpels and up-regulated by water deficit conditions. *Plant Mol Biol*, 1999, 40(6): 1073–1083. [DOI](#)
- [57] Himmelbach A, Hoffmann T, Leube M, Höhener B, Grill E. Homeodomain protein *ATHB6* is a target of the protein phosphatase ABI1 and regulates hormone responses in *Arabidopsis*. *EMBO J*, 2002, 21(12): 3029–3038. [DOI](#)
- [58] Leung J, Merlot S, Giraudat J. The *Arabidopsis* ABSCISIC ACID-INSENSITIVE2 (*ABI2*) and *ABI1* genes encode homologous protein phosphatases 2C involved in abscisic acid signal transduction. *Plant Cell*, 1997, 9(5): 759–771. [DOI](#)
- [59] Johannesson H, Wang Y, Hanson J, Engström P. The *Arabidopsis thaliana* homeobox gene *ATHB5* is a potential regulator of abscisic acid responsiveness in developing

- seedlings. *Plant Mol Biol*, 2003, 51(5): 719–729. [DOI](#)
- [60] Olsson AS, Engström P, Söderman E. The homeobox genes *ATHB12* and *ATHB7* encode potential regulators of growth in response to water deficit in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 2004, 55(5): 663–677. [DOI](#)
- [61] Cabello JV, Arce AL, Chan RL. The homologous HD-Zip I transcription factors *HaHB1* and *AtHB13* confer cold tolerance via the induction of pathogenesis-related and glucanase proteins. *Plant J*, 2012, 69(1): 141–153. [DOI](#)
- [62] Skirycz A, Vandenbroucke K, Clauw P, Maleux K, De Meyer B, Dhondt S, Pucci A, Gonzalez N, Hoeberichts F, Tognetti VB, Galbiati M, Tonelli C, Van Breusegem F, Vuylsteke M, Inze D. Survival and growth of *Arabidopsis* plants given limited water are not equal. *Nat Biotechnol*, 2011, 29(3): 212–214. [DOI](#)
- [63] Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. Transcriptional regulatory networks in cellular responses and tolerance to dehydration and cold stresses. *Annu Rev Plant Biol*, 2006, 57(1): 781–803. [DOI](#)
- [64] Deng X, Phillips J, Bräutigam A, Engström P, Johannesson H, Ouwerkerk PB, Ruberti I, Salinas J, Vera P, Iannaccone R, Meijer AH, Bartels D. A homeodomain leucine zipper gene from *Cratogeomys plantagineum* regulates abscisic acid responsive gene expression and physiological responses. *Plant Mol Biol*, 2006, 61(3): 469–489. [DOI](#)
- [65] Shan H, Chen SM, Jiang JF, Chen FD, Chen Y, Gu CS, Li PL, Song AP, Zhu XR, Gao HS, Zhou GQ, Li T, Yang X. Heterologous expression of the chrysanthemum R2R3-MYB transcription factor *CmMYB2* enhances drought and salinity tolerance, increases hypersensitivity to ABA and delays flowering in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Biotechnol*, 2012, 51(2): 160–173. [DOI](#)
- [66] Brady SM, Sarkar SF, Bonetta D, McCourt P. The *ABSCISIC ACID INSENSITIVE 3* (*ABI3*) gene is modulated by farnesylation and is involved in auxin signaling and lateral root development in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2003, 34(1): 67–75. [DOI](#)
- [67] Son O, Hur YS, Kim YK, Lee HJ, Kim S, Kim MR, Nam KH, Lee MS, Kim BY, Park J, Park J, Lee SC, Hanada A, Yamaguchi S, Lee IJ, Kim SK, Yun DJ, Soderman E, Cheon CI. *ATHB12*, an ABA-inducible homeodomain-leucine zipper (HD-Zip) protein of *Arabidopsis*, negatively regulates the growth of the inflorescence stem by decreasing the expression of a gibberellin 20-oxidase gene. *Plant Cell Physiol*, 2010, 51(9): 1537–1547. [DOI](#)
- [68] De Smet I, Signora L, Beeckman T, Inzé D, Foyer CH, Zhang H. An abscisic acid-sensitive checkpoint in lateral root development of *Arabidopsis*. *Plant J*, 2003, 33(3): 543–555. [DOI](#)
- [69] Valdés AE, Övernäs E, Johansson H, Rada-Iglesias A, Engström P. The homeodomain-leucine zipper (HD-Zip) class I transcription factors *ATHB7* and *ATHB12* modulate abscisic acid signalling by regulating protein phosphatase 2C and abscisic acid receptor gene activities. *Plant Mol Biol*, 2012, 80(4–5): 405–418. [DOI](#)
- [70] Lechner E, Leonhardt N, Eisler H, Parmentier Y, Alioua M, Jacquet H, Leung J, Genschik P. *MATH/BTB CRL3* receptors target the homeodomain-leucine zipper *ATHB6* to modulate abscisic acid signaling. *Dev Cell*, 2011, 21(6): 1116–1128. [DOI](#)

•综合信息•

《遗传》学术影响力提升

2013年9月27日,中国科学技术信息研究所在北京国际会议中心举行“2013中国科技论文统计结果发布会”,在中国科技核心期刊(中国科技论文统计源期刊)中,2012年度《遗传》的核心总被引频次为1825,比上年提高了4.8%;核心影响因子为0.847,同比提高了7.76%。在1994种中国科技核心期刊中,《遗传》的核心影响因子排名221,核心总被引频次排名325,综合评价总分(78.7)总排名第83位,首次进入全国科技核心期刊前100名。

往年的60余种生物学类核心期刊这次细分为生物学基础学科类(23种),生态学类(7种),植物学类(11种),昆虫学、动物学类(11种)和微生物学、病毒学类(10种)等。《遗传》列在生物学基础学科类。

在“2012年生物学基础学科类期刊主要指标”中,《遗传》的核心总被引频次1825次,学科排名第1;核心影响因子0.847,学科排名第3;综合评价总分78.7,学科排名第2;学科扩散指标17.39,排名第3;学科影响指标0.70,排名第4。目前,《遗传》各项统计指标均名列前茅,为今后的发展奠定了良好的基础。

《遗传》编辑部