文章编号：1005-0906(2026)01-0046-10 DOI: 10.13597/j.cnki.maize.science.20260106

转录因子调控玉米抗逆性的研究进展

郭益洋[1,2],赵海军[1],郭书磊[2],王 彬[1],薛 浩[2],胡冰妍[1],韩赞平[1]
(1.河南科技大学农学院,河南 洛阳 471023；2.河南省农业科学院粮食作物研究所,郑州 450002)

摘 要：逆境胁迫如干旱、盐碱、低温及病原体侵染等会对玉米植株的生长造成严重影响,导致产量显著下降。深入研究和解析玉米的抗逆机制,对于提高玉米产量的稳定性和可持续性至关重要。逆境胁迫相关转录因子在植物抗逆响应中发挥关键作用,通过调控胁迫响应基因的表达,可以增强植物对环境胁迫的耐受性。在众多转录因子中,WRKY、NAC、MYB、bZIP和DREB转录因子在调控植物抗逆反应中尤为重要。本文系统综述WRKY、NAC、MYB、bZIP和DREB转录因子在玉米抗逆发育中的调控作用,详细探讨这些转录因子在调节抗氧化反应、激素信号传导及相关基因表达中的具体功能和机制,为玉米抗逆育种提供理论依据和实践指导。通过深入解析这些转录因子的功能,进一步揭示它们在玉米抗逆中的重要作用,为未来的玉米抗逆改良提供新的策略和方法。

关键词：玉米;抗逆性;转录因子;研究进展
中图分类号：S513.035.3 **文献标识码**：A

Advances in Transcription Factor Regulation on Stress Tolerance of Maize

GUO Yi-yang[1,2], ZHAO Hai-jun[1], GUO Shu-lei[2], WANG Bin[1], XUE Hao[2], HU Bing-yan[1], HAN Zan-ping[1]
(1. *College of Agronomy, Henan University of Science and Technology, Luoyang* 471023;
2. *Cereal Institute, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou* 450002, China)

Abstract: Adversity stresses such as drought, salinity, low temperatures and pathogen infections can caused serious influence on the growth of maize, to lower yield significantly. In-depth research and analysis of maize stress tolerance mechanisms are essential for improving the stability and sustainability of maize yield. Stress-related transcription factors play a key role in plant stress resistance response. It enhances plant tolerance to environmental stress by regulating expression of stress-responsive genes. Among the many transcription factors, WRKY, NAC, MYB, bZIP, and DREB transcription factors are particularly important in regulating plant stress responses. This paper reviews the regulatory roles of WRKY, NAC, MYB, bZIP and DREB transcription factors in maize stress tolerance development, and discusses in detail their specific functions and mechanisms of action in regulating antioxidant responses, hormone signaling, and related gene expression,aiming to provide theoretical basis and practical guidance for maize stress resistance breeding. Through an in-depth analysis of the functions of these transcription factors, the important factors in maize stress resistance can be further understood, and new strategies and methods can be provided for the future improvement of maize stress resistance.

Key words: Maize; Stress resistance; Transcription factor; Research progress

玉米(*Zea mays* L.)作为我国主要的粮食作物之一,拥有最大的种植面积和产量,其产量和品质直接影响粮食安全。随着气候和环境的变化,玉米在生长过程中常面临多种非生物和生物胁迫,如干旱、盐碱、低温及病原体侵染等,这些逆境胁迫不仅显著降低了玉米的产量,还影响了其生长发育和品质[1]。因此,研究和解析玉米的抗逆机制具有重要的理论意义和应用价值。近年来,随着分子生物学和基因工程技术的快速发展,越来越多的研究集中于解析植物在逆境条件下的适应机制。其中,转录因子作为调控基因表达的关键因子,在植物抗逆反应中发挥着重要作用。转录因子通过与特定的DNA序列结合,调控下游基因的转录,从而调节植物的生理和生化反应,增强其对逆境的耐受性[2]。

录用日期：2024-08-10
基金项目：国家自然科学基金项目(32001565)
作者简介：郭益洋(1997-),女,河南洛阳人,在读硕士,主要研究方向为作物遗传育种。Tel:18037958392
E-mail:guoyiyang0830@163.com
韩赞平为本文通信作者。E-mail:hnlyhzp@163.com

在逆境胁迫环境下,植物会通过一系列信号转导途径传递外界刺激信号,从而引发细胞内抗逆相关的生理生化反应。位于质膜上的感受器或受体蛋白识别到外界胁迫信号,如渗透势、温度、pH值等变化后,会向下游传递刺激信号,从而启动钙离子流动、活性氧(ROS)积累和激素的合成[3]。这些初始信号通过一系列级联反应放大,并传递至细胞核内的转录因子。转录因子在接收到信号后,通过与特定的DNA元件结合,诱导或抑制一系列抗逆基因的表达,从而激活植物的防御反应。在这一过程中,WRKY、NAC、MYB、bZIP和DREB转录因子起到了至关重要的作用。WRKY转录因子通过其保守的WRKY结构域与特定的W-box DNA元件结合,调控抗相关逆境防御基因的表达,提高植物的抗病性和抗逆性[4]。NAC转录因子往往以其N端的NAC结构域为特征,参与调控叶片衰老、干旱和盐胁迫响应以及细胞程序性死亡,增强植物的耐受能力[5]。MYB转录因子以其MYB结构域著称,在调控次生代谢、细胞分裂和分化,尤其在应对干旱和盐胁迫时,通过调节抗氧化酶和防御基因的表达,提高植物的耐受性[6]。bZIP转录因子通过其基本区域和亮氨酸拉链结构域,调控如脱落酸(ABA)信号传导等途径,在干旱、盐胁迫和光胁迫中发挥重要作用[7]。DREB转录因子属于AP2/ERF家族,通过结合DRE/CRT元件调控基因表达,在低温或干旱胁迫下,直接激活胁迫响应基因,提高植物的耐受能力[8]。

本文系统总结WRKY、NAC、MYB、bZIP和DREB转录因子在玉米抗逆发育中的调控作用,详细探讨这些转录因子在调节抗氧化反应、激素信号传导及相关基因表达中的具体功能和机制。通过深入解析这些转录因子的功能,进一步揭示这些转录因子在玉米抗逆中的重要作用,为玉米抗逆改良提供新的策略和方法。

1　玉米中WRKY转录因子的特征与抗逆功能

WRKY是植物特有的转录因子家族,是一类在植物中广泛存在且功能多样的转录调控蛋白。第一个WRKY cDNA是从甘薯(*Ipomoea batatas; SPF1*)[9]、野燕麦(*Avena fatua*; *ABF1,2*)[10]、欧芹(*Petroselinum crispum*; *PcWRKY1,2,3*)[11]和拟南芥(*Arabidopsis thaliana*; *ZAP1*)中克隆的[12],WRKY主要参与植物的生长发育、应激反应以及代谢调控。

1.1　WRKY转录因子的分类

WRKY转录因子的显著特征在于其蛋白序列包含一个DNA结合结构域,该结构域约60个氨基酸长,在该结构域的N端具有高度保守的氨基酸序列WRKYGQK七肽基序,并通过锌指结构与DNA结合。WRKY转录因子能够识别并结合到特定的W-box序列[TTGAC(C/T)],从而调控靶基因的表达。根据WRKY结构域的数量和锌指结构的类型,WRKY转录因子被分为3类,Ⅰ类含有两个WRKY结构域,锌指结构为C_2H_2;Ⅱ类仅含有一个WRKY结构域,锌指结构为C_2H_2;Ⅲ类含有一个WRKY结构域,锌指结构为C_2HC[13]。

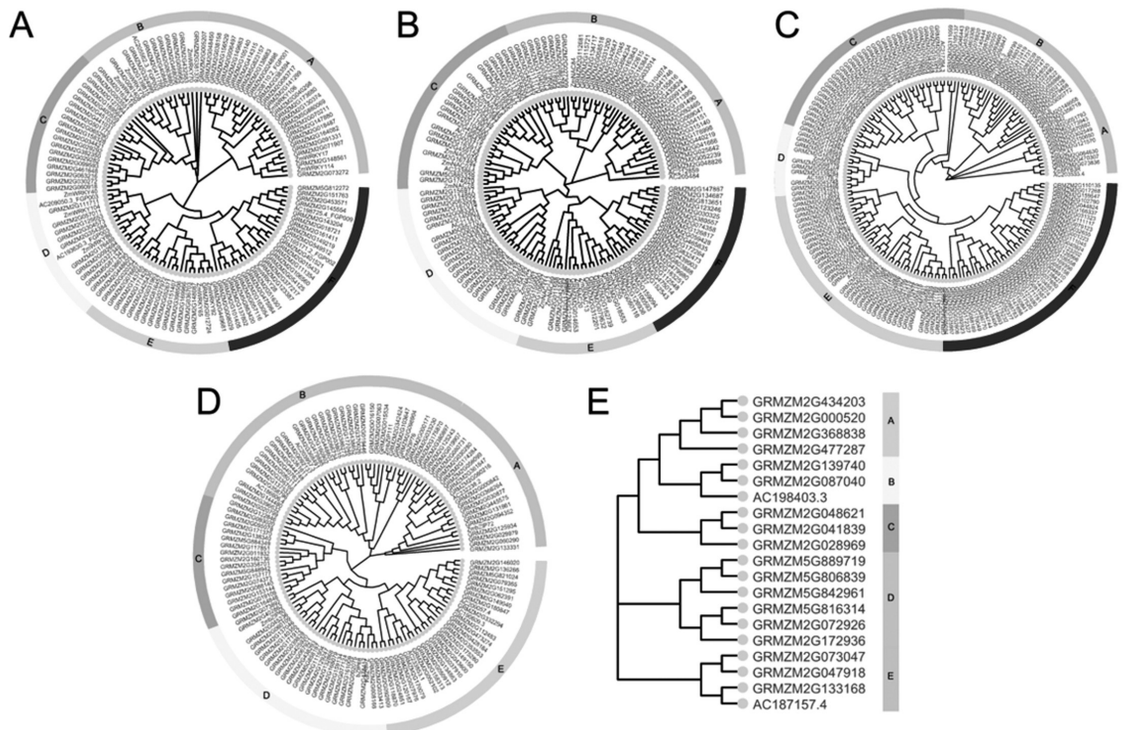
WRKY转录因子在玉米抗逆性研究中起着重要作用,在玉米中大概存在120个成员。根据WRKY结构域的拷贝数和锌指结构之间的差别可以将WRKY转录因子基因家族划分为6个亚族(图1),同一亚族的蛋白结构同源性较高,推测有相似功能。*ZmWRKY40*[14]和*ZmWRKY104*[15]同为D亚族的转录因子基因,均受到ABA的诱导后能快速响应干旱,从而增强植株耐旱性。系统发育进化树关系表明,124个WRKY蛋白被划分为6个亚族,其中B亚族与D亚族相较于其他亚族蛋白序列最少(均占比12.9%);A亚族含WRKY转录因子基因最多(占比23.39%),F亚族次之(占比21.77%)。基因结构分析发现,玉米的124个WRKY蛋白序列均存在完整的保守序列WRKYGQK,玉米WRKY转录因子家族蛋白同一亚组的成员高度保守。

1.2　WRKY转录因子在玉米抗逆中的作用

WRKY转录因子的表达是快速、短暂且具有特异性的,WRKY蛋白涉及植物的防御攻击、代谢衰老、生物合成和激素信号调节等多方面,因此WRKY转录因子在植物的抗逆性、生长发育和信号传导网络中起着关键作用[16]。

1.2.1　WRKY转录因子在耐旱中的作用

*ZmWRKY79*的过表达显著提高了拟南芥在干旱胁迫下的存活率,过表达植株存在更多的侧根、更低的气孔开度,同时通过增强ROS清除能力,减少了H_2O_2和丙二醛(MDA)的积累,提高了抗氧化酶活性。此外,*ZmWRKY79*过表达株系在干旱胁迫下ABA含量增加,且ABA生物合成相关基因的表达显著上调[17]。*ZmWRKY40*和*ZmWRKY106*的过表达在转基因拟南芥中提高了对干旱和高温的耐受性,通过ABA信号途径调节胁迫相关基因,并通过提高超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)的活性,减少ROS含量[18]。*ZmWRKY104*在ABA诱导的抗氧化防御和干旱耐受性中有重要作用,在玉米中过表达后抗旱能力增强,因干旱引起的



注：A图为WRKY转录因子基因家族的进化树；B图为玉米中NAC转录因子基因家族的进化树；C图为玉米中MYB转录因子基因家族的进化树；D图为玉米中bZIP转录因子基因家族的进化树；E图为玉米中DREB/CBF转录因子基因家族的进化树

Note: A, Phylogenetic tree of WRKY transcription factor gene family in maize; B, Phylogenetic tree of NAC transcription factor gene family in maize; C, Phylogenetic tree of MYB transcription factor gene family in maize; D, Phylogenetic tree of bZIP transcription factor gene family in maize; E, Phylogenetic tree of DREB/CBF transcription factor gene family in maize

图1 玉米中5种转录因子基因家族进化树

Fig.1 Phylogenetic tree of five transcription factor gene families in maize

氧化损伤减轻。此外，WRKY转录因子还通过与其他转录因子和激素信号途径交互作用，调节植物的应激反应。目前，WRKY转录因子的研究已从模式植物扩展到水稻(*Oryza sativa* L.)[19-20]、小麦(*Triticum aestivum* L.)[21-22]和玉米[23]等粮食作物中，揭示其在作物抗逆性和产量提升中的潜在应用价值。

1.2.2 WRKY转录因子在耐盐中的作用

研究表明，在盐胁迫条件下，*ZmWRKY17*基因在拟南芥中的表达增强了植株体内ABA含量积累，降低了胁迫相关基因的表达，表明*ZmWRKY17*在植物响应盐胁迫中起到负调控作用[24]。将玉米中的盐胁迫响应基因*ZmWRKY114*在水稻中过表达后导致植株的耐盐性和ABA敏感性降低，在盐胁迫条件下转基因水稻能积累较高水平的ABA，表明*ZmWRKY114*作为负调控因子可以通过ABA介导的途径，调控盐胁迫和ABA相关基因的表达[25]。*ZmWRKY86*通过直接与两个盐胁迫相关基因的启动子相互作用，调控胁迫相关基因的表达，从而参与盐胁迫调控。*ZmWRKY20*与*ZmWRKY115*转录因子在细胞核内相互作用，通过直接结合启动子区域抑制*ZmbZIP111*的表达，增加玉米幼苗对盐胁迫的敏感性[26]。

1.2.3 WRKY转录因子在抗病及耐淹中的作用

作为WRKY超家族的成员，*WRKY33*的特点是具有典型的WRKY结构域保守七肽WRKYGQK和锌指基序。*WRKY33*通过直接调控吲哚硫代葡萄糖苷(IGS)的生物合成，特别是4-甲氧基吲哚-3-甲基硫代葡萄糖苷(4MI3G)的产生，增强植物的病原菌抵抗力[27]。*WRKY57*转录因子通过影响茉莉酸ZIM结构域基因的表达，降低拟南芥对灰葡萄孢菌的抗性。此外瞬时转录活性分析证实，*WRKY57*和*WRKY33*竞争性调控*JAZ1*和*JAZ5*，由于SIGMA FACTOR BINDING PROTEIN1(SIB1)和SIB2蛋白与WRKY57相互作用，导致SIB1和SIB2进一步增强了*WRKY57*对*WRKY33*的竞争性，表明转录激活因子和转录抑制因子协同调节拟南芥对灰葡萄球菌的抗性[28]。*ZmWRKY65*的过表达提高了转基因拟南芥对病原体攻击和非生物胁迫的耐受性，激活了多个胁迫相关基因，包括*RD29A*、*ERD10*和*STZ*，以及与抗

病相关的*PR1*、*PR2*和*PR5*,这些基因在拟南芥的抗生物和非生物胁迫中起重要作用[29]。*ZmWRKY70*通过结合*ZmERF148*启动子区域的W-box基序,增强了*ZmERF148*的表达,从而在耐淹胁迫中起重要作用[30]。

综上所述,WRKY转录因子在玉米的耐盐、耐旱及其他逆境胁迫响应中发挥了多种关键作用,通过调节与ABA信号途径和ROS清除相关的基因表达,增强了植物的抗逆性。

2　玉米中NAC转录因子的特征与抗逆功能

NAC转录因子是植物特有的一类转录因子家族,命名取自于矮牵牛(*Petunia hybrida*)的无顶端分生组织(No apical meristem, *NAM*)基因、拟南芥转录激活因子(*Arabidopsis* transcription activation factor, *ATAF*),以及*CUC*(cup-shaped cotyledon)基因的首字母。NAC转录因子主要起调控作用,广泛参与植物的生长发育、应激响应以及衰老过程。

2.1　NAC转录因子的分类

NAC转录因子的特征是拥有一个高度保守的N端NAC结构域,通常由约150个氨基酸组成,负责DNA结合和蛋白质相互作用,C端结构域较为多样,主要承担转录激活或抑制功能[31]。NAC转录因子通过识别特定的顺式作用元件(如CATGTG和CACG)来调控靶基因的表达。

构建玉米中的NAC转录因子基因家族系统进化树,可将133个NAC家族成员分为6个亚族,主要区别在于多样的N端NAC结构域和C端结构域,每个亚族所包含的NAC蛋白数量不同,其中C亚族与D亚族分支中有26个NAC转录因子基因(占比19.55%);E亚族含蛋白序列最少,仅占比13.53%。同一亚族结构功能相似,*ZmNAC55*、*ZmNAC20*[32]、*ZmSNAC13*[33]、*ZmNAC111*[34]、*ZmNAC89*[35]这几个基因同属E亚族分类,其过表达均能提高转基因植株的抗旱能力;*ZmNAC128*和*ZmNAC130*[36]同属D亚族,这两个NAC转录因子基因通过识别一个共同的结合基序ACGCAA来调节相同下游基因,证明它们在结构和功能上的相似性。

2.2　NAC转录因子在玉米抗逆中的作用

已知在一些植物物种,特别是陆生植物中,具有广泛分布的NAC转录因子家族。NAC转录因子主要参与生物与非生物胁迫、激素信号转导途径和细胞凋亡的应答,在玉米应对环境胁迫和调节生长发育中发挥着重要作用,对分子生物学和农业研究具有重要的科学意义和应用潜力[37]。

2.2.1　NAC转录因子在耐旱耐盐中的作用

在拟南芥中发现,*NAC1*通过响应生长素信号促进侧根发育,*NAC019*和*NAC055*在盐胁迫和干旱条件下调控相关基因表达,增强植物的抗逆性[38]。*ZmNAC55*和*ZmNAC20*的过表达都提高了玉米的抗旱能力,*ZmNAC20*通过促进气孔关闭来减少水分流失从而增强玉米的抗旱性。*ZmSNAC13*过表达促进了ABA和丝裂原活化蛋白激酶(MAPK)级联信号通路中关键基因的表达,增强了拟南芥对干旱和盐胁迫的耐受性。*ZmNAC111*的表达受到插入其启动子的微型倒位重复转座元件(MITE)的抑制,增加*ZmNAC111*的表达可以提高玉米幼苗的抗旱性和水分利用效率。*ZmNAC2*基因在拟南芥中的过表达显著促进渗透胁迫下的种子萌发和下胚轴绿化,提高气孔关闭和水分保持能力[39]。此外,*ZmNAC89*在盐碱、干旱和ABA处理下都会强烈上调,其过表达提高了转基因拟南芥和玉米的耐盐性。NAC家族中也存在负调控因子,*ZmNAC071*基因在玉米中的过表达增强了植株对ABA和渗透胁迫的敏感性,降低了ROS的清除能力和脯氨酸含量积累,导致ROS水平增加和水分流失[40]。

2.2.2　NAC转录因子在抗病抗衰老等方面的调控作用

*ZmNAC074*的过表达会通过调节多种应激代谢物的积累显著增强转基因拟南芥对高温胁迫的耐受性[41]。*ZmNAC41*和*ZmNAC100*在响应不同病原体感染时发挥着重要作用,其中*ZmNAC41*在茉莉酸诱导下产生特异性积累,*ZmNAC100*受到水杨酸类似物的诱导[42]。*ZmNAC84*和*ZmNAC49*则通过调控抗氧化酶基因的表达提高玉米的抗氧化胁迫耐受性[43]。在调控玉米发育和衰老方面,*ZmNAC126*通过调控叶绿素分解基因,参与天然和乙烯诱导的叶片衰老[44]。*ZmNAC132*通过与叶绿素分解基因*ZmNYE1*的启动子区域结合,加速叶绿素降解,参与叶片衰老[45];拟南芥中的*NAC092*(*ORE1*)在叶片衰老过程中会通过促进衰老相关基因的表达来调节植物衰老[46]。此外,*ZmNAC128*和*ZmNAC130*协作调控营养物质的吸收,促进胚乳的填充和淀粉合成;*ZmNAC78*通过调控铁转运蛋白的mRNA丰度在胚乳转移层中发挥作用[47]。

这些NAC转录因子通过多种机制,调控ABA信号通路、应激相关基因表达、ROS清除系统和衰老与胚乳发育相关基因表达等,显著增强了玉米对多种环境胁迫的耐受性,并在玉米的生长发育和抗病性

中起到重要调控作用。这些发现不仅拓展了对NAC转录因子功能的理解，也为农业应用提供了重要基础。

3 玉米中MYB转录因子的特征与抗逆功能

MYB家族是真核生物中第二大转录因子家族，广泛存在于动物、植物、真菌中，参与许多生物过程，包括调节初级和次级代谢、生物或非生物逆境抗性、细胞定型和植物器官发育，其中*ZmMYBC1*是第一个被发现的植物MYB转录因子基因，它参与调控玉米花青素的生物合成[48]。

3.1 MYB转录因子的分类

MYB转录因子是一类在植物中广泛存在的关键调控蛋白，其显著特征是拥有1个保守的MYB结构域。这个结构域通常由1到3个重复的结构单元(R单元)组成，每个单元约有52个氨基酸，形成螺旋-转角-螺旋(HTH)结构，负责与DNA结合。根据MYB结构域的数量和组合方式，MYB转录因子被分为3个主要类别，3R-MYB(包含3个MYB重复单元)，主要参与细胞周期调控；R2R3-MYB(包含两个MYB重复单元)，广泛参与植物的生长、发育和应激反应；1R-MYB(仅包含1个MYB重复单元)，参与多种生物过程的调控。MYB转录因子的C端区域相对不保守，具有多样性，通常负责转录激活或抑制功能，并与其他蛋白质相互作用，从而调控广泛的生理过程。MYB转录因子通过其保守的MYB结构域识别并结合特定的DNA靶向序列，如C/TAACG/TG(MBS)和ACCTACC[49]。MYB转录因子在植物应对多种环境胁迫中发挥了关键作用。

玉米MYB转录因子家族有171个成员，在调节植物对环境胁迫的耐受性方面发挥着重要作用。根据MYB结构域拷贝数和结构的不同大概可以分为6个亚类，其中A亚族和D亚族中MYB转录因子基因较少(A亚族占比7.6%，D亚族占比7.02%)；F亚族是6个亚族中最大的亚族，占比24.56%；E亚族次之，占比23.98%。*ZmMYB3R*、*ZmMYB-CC10*与*ZmCCA1*被划分为A亚族的转录因子基因，均保留了MYB结构域，在提高植株抗旱能力方面效果显著。

3.2 MYB转录因子在玉米抗逆中的作用

MYB转录因子具有多种生物学功能，不仅参与植物生长发育的调控，而且还参与植物对干旱、高盐、低温、病原菌侵染等逆境胁迫的抗逆反应。目前，已经克隆到众多MYB转录因子基因，并对其进行功能验证，这对提高植株对生物胁迫和非生物胁迫的耐受性有重要作用。

3.2.1 MYB转录因子在耐旱耐盐中的作用

拟南芥中的*AtMYB60*在干旱条件下通过调节气孔开闭减少水分蒸发，从而增强抗旱能力[49-50]。过表达*AtMYB96*的转基因植株会通过激活蜡生物合成基因的表达和积累蜡负荷而表现出抗旱性，其介导的蜡质生物合成基因转录调控是生产抗旱转基因作物的一种有效途径[51]。*ZmMYB3R*的过表达株系显著增加CAT、POD和SOD的活性，对ABA更加敏感，从而调节气孔开度，其通过ABA依赖性途径增强植物对干旱和盐胁迫的耐受性[52]。*ZmMYB39*直接促进了*ZmP5CS1*、*ZmPOX1*、*ZmSOD2*、*ZmRD22*、*ZmNAC49*和*ZmDREB2A*等应激相关基因的表达，并通过与*ZmFNR1*、*ZmHSP20*和*ZmDOF6*的互作，提高了玉米的抗旱能力[53]。在木质素合成促进抗旱途径上，*ZmMYB69*作为转录激活因子，直接靶向*ZmMYB31*和*ZmMYB42*的启动子，激活这两个基因的表达，抑制木质素的生物合成[54]。与之相反，*ZmRL6*通过靶向植物激素信号转导、糖代谢、木质素合成和氧化还原信号通路提升玉米幼苗的干旱胁迫耐受性[55]。MYB-CC转录因子属于MYB转录因子，包含一个保守的MYB DNA结合域和一个螺旋结构域。研究发现，*ZmMYB-CC10*通过直接激活*ZmAPX4*的表达，减少H_2O_2含量，增强植物的抗旱能力[56]。在转基因拟南芥中，*ZmCCA1*的可变剪接体*ZmCCA1.1*比*ZmCCA1.3*在提高抗旱性方面更为有效，而*ZmCCA1.2*在抗旱性方面的效果较小[57]。

3.2.2 MYB转录因子在耐冷抗病等方面的调控作用

转录因子*AtMYB30*可以响应病原菌感染，通过激活与防御相关的基因，增强植物的病原菌抵抗力，是拟南芥与细菌相互作用过程中超敏反应和抗性反应的正向调节因子，可以促进与病原菌抗性相关的细胞死亡，显著提高植物的抗病性[58]。*ZmMYB31*通过正调控*ZmCBF1*的表达，减少低温下离子外渗、ROS含量和低温光抑制，提高植物的低温抗性[59]。*ZmMYB-IF35*转基因植物表现出较高的抗氧化酶活性、较低的ROS含量和离子泄漏水平，对冷胁迫和氧化胁迫有更强的耐受性[60]。在生长发育层面上，*ZmMYB14*直接与6个淀粉合成的基因启动子区域结合激活其表达，并作为*ZmBT1*的关键调控因子，参与淀粉的生物合成[61]。生物钟基因中的*ZmCCA1*同样作为MYB转录因子，在玉米维持节律稳定和抗旱方面起重要作用。总体而言，这些MYB转录因子通过多种机制，包括调控抗氧化酶活性、ROS清除、ABA信号通路和淀粉合成等，显著增强了玉米对多

种环境胁迫的耐受性,在植物生长发育和增强抗性方面起到重要调控作用。

4　玉米中bZIP转录因子的特征与抗逆功能

bZIP转录因子的靶向序列广泛存在于植物调控与光合作用、应激反应和代谢调控相关的基因的启动子区域。bZIP蛋白通过识别这些靶向序列,调控基因的转录,从而影响植物的多种生理过程和应激反应。

4.1　bZIP转录因子的分类

bZIP转录因子的主要结构特征是其保守的bZIP结构域,该结构域由两部分组成,N端的碱性区和C端的亮氨酸拉链区。碱性区负责与DNA结合,通常包含富含碱性氨基酸的片段,能识别特定的DNA靶向序列,如ACGT盒(CACGTG)和G-box(CACGTT)。亮氨酸拉链区则由多组重复的亮氨酸残基组成,每隔7个氨基酸出现1次,通过形成α螺旋结构,使得bZIP转录因子能够以二聚体形式与DNA结合,从而精确调控下游基因的表达。在玉米中,bZIP转录因子在调控植物对环境胁迫的耐受性方面发挥着重要作用。

构建129个玉米bZIP转录因子基因家族系统发育进化树,聚类结果显示,bZIP转录因子基因家族可划分为5个亚族,这5个亚族中B亚族聚集的bZIP转录因子基因最多(占比28.68%),C亚族中包含的蛋白序列最少(占比12.4%)。同一亚族的基因在进化过程中往往保持了较高的保守性,这种保守性不仅体现在序列的相似性上,还体现在结构和功能上。D亚族中的*ZmbZIP4*[63]基因与*ZmbZIP60*基因均能在干旱、高盐和脱落酸处理下被诱导,而B亚族的*ZmbZIP76*[64]和*ZmbZIP111*均与植物对盐胁迫响应有关。因此同一亚族的bZIP转录因子可能参与相同的生化途径、信号传导过程或细胞功能,从而在生物体内发挥相似的作用。

4.2　bZIP转录因子在玉米抗逆中的作用

bZIP转录因子在植物生长发育过程中至关重要。大量研究表明,bZIP受各种环境因素诱导,且在不同组织和胁迫下的表达量均有所不同,基因表达水平和表达模式在一定程度上也反映出该基因功能。在逆境应答中,bZIP转录因子能够响应多种生物和非生物胁迫,如干旱、寒冷、盐胁迫和病原菌感染等。

4.2.1　bZIP转录因子在耐旱耐盐中的作用

bZIP转录因子还通过调控与脱落酸相关的信号通路,调节植物的抗旱和抗盐反应,提高植物的逆境耐受能力。*ZmbZIP4*在干旱、高盐、高温、低温和脱落酸处理下被诱导,可正向调控多个应激响应基因,如*ZmLEA2*、*ZmRD20*、*ZmRD21*、*ZmRab18*、*ZmNHX3*、*ZmGEA6*和*ZmERD*,以及一些与脱落酸合成相关的基因。*ZmbZIP76*通过结合含有ACGT的元件,上调一系列非生物胁迫响应基因的表达,增强转基因植物对盐和渗透胁迫的耐受性,提高ROS清除能力、ABA水平、脯氨酸含量和K^+/Na^+比率,降低水分流失率,减少膜损伤。

*ZmbZIP72*的过表达提升了转基因拟南芥在干旱和部分盐胁迫下的耐受性,降低叶片水分流失、离子泄漏和脯氨酸含量,提高植株存活率。此外,过表达*ZmbZIP72*的转基因植株种子对ABA和渗透胁迫表现出超敏感性,ABA诱导基因如*RD29B*、*RAB18*和*HIS1-3*的表达明显增强[65]。盐胁迫下*ZmWRKY20*通过与*ZmWRKY115*相互作用,作为转录共抑制因子,调控响应盐胁迫的下游目标基因*ZmbZIP111*的表达,从而增加了玉米的耐盐能力[66]。*ZmbZIP60*的表达在脱水、高盐、脱落酸和衣霉素处理下被强烈诱导,通过在拟南芥*bZIP60*突变体中恢复*BiP3*转录的诱导,表明*ZmbZIP60*可能在内质网应激信号传导中发挥作用,其在野生型拟南芥中过表达在二硫苏糖醇胁迫下显示出增强的抽薹趋势[67]。

4.2.2　bZIP转录因子在耐冷等方面的调控作用

研究表明,在冷胁迫下,*bZIP68*的稳定性和转录活性受其保守的Ser250残基磷酸化控制,通过抑制*DREB1*基因的表达,在低温耐受性中起到负调控的抑制作用[68]。拟南芥中的*bZIP60*在植物面对内质网应激时,通过调控基因表达,帮助植物恢复蛋白质稳态,增强抗逆性。此外,*bZIP1*和*bZIP53*被发现参与植物对碳和氮代谢的调控,在能量缺乏的条件下通过调控相关基因,维持植物正常的生长和发育[69]。玉米*ABP9*作为一个ABRE结合的bZIP转录激活因子,通过正向调控ABA信号增强植物对多种胁迫的耐受性,而*NCP1*抑制*ABP9*在激活ABA途径中的功能[70]。总体而言,玉米中的bZIP转录因子通过多种机制,包括调控ABA信号通路、应激响应基因表达和ROS清除系统,增强玉米对多种环境胁迫的耐受性。

5　玉米中DREB/CBF转录因子的特征与抗逆功能

DREB转录因子是一类重要的转录因子,又被称作CBF(C-repeat binding factor)转录因子,属于

AP2/ERF转录因子超家族的1个亚家族，能够与DRE/CRT(dehydration responsive element/C-repeat)顺式作用元件特异结合，从而上调许多基因的表达，参与植物逆境胁迫应答过程，提高对非生物胁迫的耐受性。

5.1 DREB/CBF转录因子的分类

DREB/CBF转录因子作为AP2/ERF转录因子家族中重要的一部分，其蛋白通常包含1个AP2结构域和DSAWR基序，并且在AP2区域还存在保守的缬氨酸和谷氨酸，具有一些独特的特征。DREB/CBF转录因子专门识别并与冷或干旱胁迫响应相关的基因启动子区域的DRE/CRT序列(A/GCCGAC)结合，以此调控这些基因的表达。玉米中的AP2/ERF转录因子存在180个成员，其中具有DREB/CBF特征的有20个，可划分为5个亚族。A、E亚族中均包含4个成员(A：GRMZM2G434203、GRMZM2G000520、GRMZM2G368838、GRMZM2G477287；E：GRMZM2-G073047、GRMZM2G047918、GRMZM2G133168、AC187157.4)，B、C亚族均包含3个成员(B：GRMZM2G139740、GRMZM2G087040、AC198403.3；C：GRMZM2G048621、GRMZM2G041839、GRMZM2-G028969)，D亚族中包含6个家族成员(GRMZM5G8-89719、GRMZM5G806839、GRMZM5G842961、GRM-ZM5G816314、GRMZM2G072926、GRMZM2G172936)。

5.2 DREB/CBF转录因子在玉米抗逆中的作用

植物DREB/CBF类转录因子与存在于各种非生物胁迫相关基因启动子区域的顺式元件相互作用，从而上调许多基因的表达，响应非生物胁迫，提高植株对逆境条件的耐受性。同时，DREB/CBF转录因子对植物激素信号也非常敏感，在植物激素信号转导通路中具有重要作用。

5.2.1 DREB/CBF转录因子在耐冷中的作用

转录因子在拟南芥的耐冷研究中发挥核心作用，它们通过调控冷响应基因(*CORs*)的表达，帮助植物适应寒冷环境。在拟南芥中*CBF*基因主要包括*CBF1*(*DREB1B*)、*CBF2*(*DREB1C*)和*CBF3*(*DREB1A*)，这些基因在低温胁迫下迅速被诱导表达，随后CBF转录因子调控一系列下游冷响应基因(如*COR15A*和*RD29A*)的表达，促进植物对低温的适应[71]。在玉米中，ICE1-CBF-COR耐寒调控途径同样保守，*ZmICE1*还通过调控*ZmDREB1*基因的表达，进一步增强了冷响应基因的激活效应。ZmICE1启动子中的自然变异改变了*ZmMYB39*的结合亲和力，导致不同玉米自交系中*ZmICE1*表达水平和冷耐性存在差异。*ZmICE1*通过直接抑制谷氨酸和天冬氨酸(Glu/Asn)合成基因的表达，阻止低温诱导的谷氨酸相关线粒体活性氧(mtROS)爆发，对冷胁迫的负面调控减弱，从而提高玉米的耐寒性[72]。

5.2.2 DREB/CBF转录因子在耐旱耐盐和生长发育等方面的调控作用

在耐旱耐盐方面，将高粱基因*DREB2*转入到幼玉米胚，生产出抗旱和耐盐的转基因玉米植株，转基因植株的K^+/Na^+比值和脯氨酸含量比野生型显著提高，显著增强了玉米对非生物胁迫的耐受性[73]。DREB/CBF转录因子在玉米生长发育和逆境应答中同样有重要影响。*ZmDREB4.1*在植物生长发育过程中起负调控作用，其过表达抑制了玉米愈伤组织的生长，使转基因烟草表现出矮秆表型，叶片中细胞分裂素和生长素(IAA)含量明显降低，植株对干旱胁迫的耐受性减弱[74]。玉米线粒体基因*orf355*的表达会激活线粒体逆境相关信号传导，诱导*ZmDREB1.7*的表达，促进雄性不育。*ZmDREB1.7*在大液泡期的小孢子中高度表达，又反过来激活*orf355*，表明核调节因子和线粒体CMS基因之间的正反馈转录调节决定玉米的雄性不育[75]。

6 生物和非生物胁迫下玉米抗逆反应的信号转导

玉米在生长发育过程中往往受到病原菌感染、干旱、盐碱、低温等多种生物与非生物胁迫的影响，为了应对这些挑战，玉米中同样存在保守的逆境信号转导机制，以调控其抗逆反应[76-77]。在胁迫信号识别阶段，细胞膜上的多种感受器与受体起到了至关重要的作用。位于细胞膜上的G蛋白偶联受体(GPCRs)在起始感知外界胁迫信号因子方面至关重要，在接收到相关胁迫因子后，会依次激活钙离子通道或MAPK途径向下游传递信号，最终激活抗逆相关转录因子来行使功能。同样，细胞膜上的类受体激酶(RLK)会感知病原微生物的特征组分来触发病原菌分子模式(PAMPs)反应，RLKs通过启动自磷酸化和与下游蛋白质依次作用，从而启动一系列细胞内由逆相关转录因子执行的抗病反应。细胞膜上定位的RBOHD作为一种氧化还原酶，能够在胁迫条件下生成ROS，之后ROS在细胞信号转导中起第二信使的作用，帮助传递胁迫信号[78]。在上述膜蛋白发起胁迫信号后，一系列磷酸化事件在细胞内传递，这一过程主要通过MAPK级联反应来实现[79]。在这一过程中，MAPK激酶(MAPKKK)首先被激活，随后MAPK激酶(MAPKK)被磷酸化并激活，最终MAPK被激活。MAPK级联反应是细胞响应多种胁迫的重

要途径,通过磷酸化一系列下游效应分子,调控细胞的生理和生化反应。逆境相关激素在调节植物的胁迫响应中同样起到了关键作用,主要的激素包括ABA、JA、ETH和SA。ABA主要与干旱等非生物胁迫相关,调控气孔关闭和基因表达[80]。JA主要与对抗食草动物和坏死性病原菌的防御反应相关[81]。ETH在应对多种胁迫(包括生物胁迫)中起作用,同时调控玉米植株的衰老和细胞凋亡[82]。SA主要与对抗生物胁迫(如病原菌)的防御反应相关,激活系统获得性抗性(SAR)[83]。上述信号最终都会传递到细胞核内,此时逆境相关转录因子包括WRKY、MYB、NAC、bHLH、bZIP和DREB都会通过与特定的DNA序列结合,调控下游抗逆基因或生长发育相关基因的表达或抑制,从而帮助玉米在逆境条件下存活(图2)。

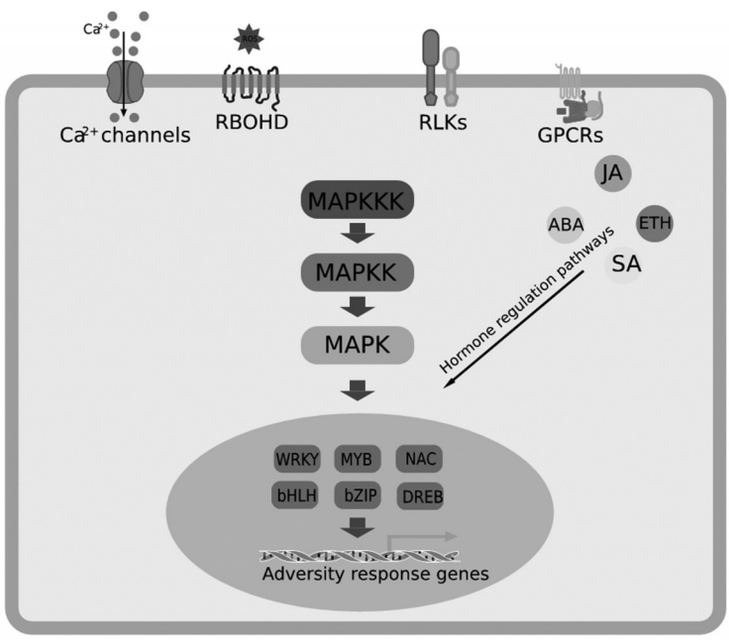


图2　逆境下玉米抗逆反应的信号转导

Fig.2　Signal transduction of maize stress resistance under stress

7　展　望

转录因子是逆境响应中的重要分子调节器,WRKY、NAC、MYB、bZIP和DREB转录因子在玉米抗逆性的研究中发挥关键作用。这些转录因子通过调控抗氧化反应、激素信号传导和相关基因表达,显著增强玉米对干旱、盐碱、低温及病原体侵染等逆境胁迫的耐受能力。深入解析这些转录因子的功能,不仅为理解玉米的抗逆机制提供了理论依据,也为玉米抗逆育种提供了实践指导。未来的研究可以进一步探讨转录因子在不同逆境条件下的具体作用机制,开发更高效的基因编辑和育种技术,以提高玉米的产量和质量,保障粮食安全。同时,通过跨学科的合作和技术创新,利用前沿技术如系统生物学和大数据分析,可以更全面地揭示抗逆性调控网络的复杂性,从而进行更精准的育种策略设计,为应对全球气候变化和环境挑战提供有力支持,支撑农业可持续、健康稳定发展。

参考文献:

[1] RAMAZAN S, NAZIR I, YOUSUF W, et al. Environmental stress tolerance in maize(*Zea mays*): role of polyamine metabolism[J]. Funct. Plant Biol., 2023, 50(2): 85-96.

[2] BAILLO E H, KIMOTHO R N, ZHANG Z, et al. Transcription factors associated with abiotic and biotic stress tolerance and their potential for crops improvement[J]. Genes, 2019, 10(10): 771.

[3] AQUINO B, COUñAGO R M, VERZA N, et al. Structural characterization of maize sirk1 kinase domain reveals an unusual architecture of the activation segment[J]. Front. Plant Sci., 2017, 8: 852.

[4] RUSHTON P J, SOMSSICH I E, RINGLER P, et al. WRKY transcription factors[J]. Trends Plant Sci., 2010, 15(5): 247-58.

[5] DIAO P, CHEN C, ZHANG Y, et al. The role of NAC transcription factor in plant cold response[J]. Plant Signal. Behav., 2020, 15(9): 1785668.

[6] WANG X, NIU Y, ZHENG Y. Multiple functions of MYB transcription factors in abiotic stress responses[J]. Int. J. Mol. Sci., 2021, 22(11): 6125.

[7] DRÖGE-LASER W, SNOEK B L, SNEL B, et al. The *arabidopsis* bZIP transcription factor family-an update[J]. Curr. Opin. Plant Biol., 2018, 45(Pt A): 36-49.

[8] CAO X, LIU X, LI H, et al. Transcription factor CBF-1 is critical for circadian gene expression by modulating WHITE COLLAR complex recruitment to the *frq* locus[J]. PLoS Genet., 2018, 14(9): e1007570.

[9] ISHIGURO S, NAKAMURA K. Characterization of a cDNA encoding a novel DNA-binding protein, SPF1, that recognizes SP8 sequences in the 5′ upstream regions of genes coding for sporamin and beta-amylase from sweet potato[J]. Mol. Gen. Genet., 1994, 244(6): 563-71.

[10] RUSHTON P J, MACDONALD H, HUTTLY A K, et al. Members of a new family of DNA-binding proteins bind to a conserved cis-element in the promoters of *alpha-Amy2* genes[J]. Plant Mol. Biol., 1995, 29(4): 691-702.

[11] RUSHTON P J, TORRES J T, PARNISKE M, et al. Interaction of elicitor-induced DNA-binding proteins with elicitor response elements in the promoters of parsley PR1 genes[J]. EMBO J., 1996, 15 (20): 5690-700.

[12] DE PATER S, GRECO V, PHAM K, et al. Characterization of a zinc-dependent transcriptional activator from *arabidopsis*[J]. Nucleic Acids Res., 1996, 24(23): 4624-31.

[13] EULGEM T, RUSHTON PJ, ROBATZEK S, et al. The WRKY superfamily of plant transcription factors[J]. Trends Plant Sci., 2000, 5 (5): 199-206.

[14] WANG C T, RU J N, LIU Y W, et al. The maize WRKY transcription factor *ZmWRKY40* confers drought resistance in transgenic *arabidopsis*[J]. Int. J. Mol. Sci., 2018, 19(9): 2580.

[15] ZHAO L, YAN J, XIANG Y, et al. *ZmWRKY104* transcription factor phosphorylated by *ZmMPK6* functioning in ABA-induced antioxidant defense and enhance drought tolerance in maize[J]. Biology, 2021, 10(9): 893.

[16] JIANG J, MA S, YE N, et al. WRKY transcription factors in plant responses to stresses[J]. J. Integr. Plant Biol., 2017, 59(2): 86-101.

[17] GULZAR F, FU J, ZHU C, et al. Maize WRKY transcription factor *ZmWRKY79* positively regulates drought tolerance through elevating ABA biosynthesis[J]. Int. J. Mol. Sci., 2021, 22(18): 10080.

[18] WANG C T, RU J N, LIU Y W, et al. Maize WRKY transcription factor *ZmWRKY106* confers drought and heat tolerance in transgenic plants[J]. Int. J. Mol. Sci., 2018, 19(10): 3046.

[19] ABDULLAH-ZAWAWI M R, AHMAD-NIZAMMUDDIN N F, GOVENDER N, et al. Comparative genome-wide analysis of WRKY, MADS-box and MYB transcription factor families in *arabidopsis* and rice[J]. Sci. Rep., 2021, 11(1): 19678.

[20] HUANG J, LIU F, CHAO D, et al. The WRKY transcription factor *OsWRKY54* is involved in salt tolerance in rice[J]. Int. J. Mol. Sci., 2022, 23(19): 11999.

[21] YU Y, SONG T, WANG Y, et al. The wheat WRKY transcription factor TaWRKY1-2D confers drought resistance in transgenic *arabidopsis* and wheat(*Triticum aestivum* L.)[J]. Int. J. Biol. Macromol, 2023, 226: 1203-1217.

[22] SATAPATHY L, KUMAR D, KUMAR M, et al. Functional and DNA-protein binding studies of WRKY transcription factors and their expression analysis in response to biotic and abiotic stress in wheat(*Triticum aestivum* L.)[J]. 3 Biotech, 2018, 8(1): 40.

[23] WEI K F, CHEN J, CHEN Y F, et al. Molecular phylogenetic and expression analysis of the complete WRKY transcription factor family in maize[J]. DNA Res., 2012, 19(2): 153-64.

[24] CAI R, DAI W, ZHANG C, et al. The maize WRKY transcription factor *ZmWRKY17* negatively regulates salt stress tolerance in transgenic *arabidopsis* plants[J]. Planta, 2017, 246(6): 1215-1231.

[25] BO C, CHEN H, LUO G, et al. Maize *WRKY114* gene negatively regulates salt-stress tolerance in transgenic rice[J]. Plant Cell Rep., 2020, 39(1): 135-148.

[26] FANG X, LI W, YUAN H, et al. Mutation of *ZmWRKY86* confers enhanced salt stress tolerance in maize[J]. Plant Physiol. Biochem., 2021, 167: 840-850.

[27] TAO H, MIAO H, CHEN L, et al. *WRKY33*-mediated indolic glucosinolate metabolic pathway confers resistance against alternaria brassicicola in *arabidopsis* and brassica crops[J]. J. Integr Plant Biol., 2022, 64(5): 1007-1019.

[28] JIANG Y J, YU D Q. The *WRKY57* transcription factor affects the expression of jasmonate ZIM-Domain genes transcriptionally to compromise botrytis cinerea resistance[J]. Plant Physiology, 2016, 171(4): 2771-2782.

[29] HUO T, WANG C T, YU T F, et al. Overexpression of *ZmWRKY65* transcription factor from maize confers stress resistances in transgenic *arabidopsis*[J]. Sci. Rep., 2021, 11(1): 4024.

[30] GU L, CHEN X, HOU Y, et al. *ZmWRKY70* activates the expression of hypoxic responsive genes in maize and enhances tolerance to submergence in *arabidopsis*[J]. Plant Physiol. Biochem., 2023, 201: 107861.

[31] OOKA H, SATOH K, DOI K, et al. Comprehensive analysis of NAC family genes in oryza sativa and *arabidopsis thaliana*[J]. DNA Res., 2003, 10(6): 239-47.

[32] MAO H, YU L, HAN R, et al. *ZmNAC55*, a maize stress-responsive NAC transcription factor, confers drought resistance in transgenic Arabidopsis[J]. Plant Physiol. Biochem., 2016, 105: 55-66.

[33] LUO P, CHEN Y, RONG K, et al. *ZmSNAC13*, a maize NAC transcription factor conferring enhanced resistance to multiple abiotic stresses in transgenic *arabidopsis*[J]. Plant Physiol. Biochem., 2022, 170: 160-170.

[34] LIU S, LIU X, ZHANG X, et al. Co-Expression of *ZmVPP1* with *ZmNAC111* confers robust drought resistance in maize[J]. Genes, 2022, 14(1): 8.

[35] HU Y, LI C, ZHOU R, et al. The transcription factor *ZmNAC89* gene is involved in salt tolerance in maize(*Zea mays* L.)[J]. Int. J. Mol. Sci., 2023, 24(20): 15099.

[36] CHEN E, YU H, HE J, et al. The transcription factors *ZmNAC128* and *ZmNAC130* coordinate with *Opaque2* to promote endosperm filling in maize[J]. Plant Cell, 2023, 35(11): 4066-4090.

[37] YANG C, HUANG Y, Lü P, et al. NAC transcription factor *GmNAC12* improved drought stress tolerance in soybean[J]. Int. J. Mol. Sci., 2022, 23(19): 12029.

[38] TRAN L S, NAKASHIMA K, SAKUMA Y, et al. Isolation and functional analysis of *arabidopsis* stress-inducible NAC transcription factors that bind to a drought-responsive cis-element in the early responsive to dehydration stress 1 promoter[J]. Plant Cell, 2004, 16 (9): 2481-98.

[39] CHEN Y, LI X, XIE X, et al. Maize transcription factor *ZmNAC2* enhances osmotic stress tolerance in transgenic *arabidopsis*[J]. J. Plant Physiol., 2023, 282: 153948.

[40] HE L, BIAN J, XU J, et al. Novel maize NAC transcriptional repressor *ZmNAC071* confers enhanced sensitivity to ABA and osmotic stress by downregulating stress-responsive genes in transgenic *arabidopsis*[J]. J. Agric. Food Chem., 2019, 67(32): 8905-8918.

[41] XI Y, LING Q, ZHOU Y, et al. *ZmNAC074*, a maize stress-responsive NAC transcription factor, confers heat stress tolerance in transgenic *arabidopsis*[J]. Front. Plant Sci., 2022, 13: 986628.

[42] VOITSIK A M, MUENCH S, DEISING H B, et al. Two recently duplicated maize NAC transcription factor paralogs are induced in response to colletotrichum graminicola infection[J]. BMC Plant Biol., 2013, 13: 85.

[43] ZHU Y, YAN J, LIU W, et al. Phosphorylation of a NAC transcription factor by a calcium/calmodulin-dependent protein kinase regulates abscisic acid-induced antioxidant defense in maize[J]. Plant Physiol., 2016, 171(3): 1651-1664.

[44] YANG Z, WANG C, QIU K, et al. The transcription factor *ZmNAC126* accelerates leaf senescence downstream of the ethylene signalling pathway in maize[J]. Plant Cell Environ., 2020, 43(9): 2287-2300.

[45] YUAN X, XU J, YU J, et al. The NAC transcription factor *ZmNAC132* regulates leaf senescence and male fertility in maize[J]. Plant Sci., 2023, 334: 111774.

[46] CHUN I, KIM H J, HONG S, et al. Structural basis of DNA binding by the NAC transcription factor ORE1, a master regulator of plant senescence[J]. Plant Commun., 2023, 4(3): 100510.

[47] YAN P, DU Q, CHEN H, et al. Biofortification of iron content by regulating a NAC transcription factor in maize[J]. Science, 2023, 382(6675): 1159-1165.

[48] PAZ-ARES J, GHOSAL D, WIENAND U, et al. The regulatory *c1* locus of *Zea mays* encodes a protein with homology to *myb* proto-oncogene products and with structural similarities to transcriptional activators[J]. EMBO J., 1987, 6(12): 3553-3558.

[49] LI J, HAN G, SUN C, et al. Research advances of MYB transcription factors in plant stress resistance and breeding[J]. Plant Signal. Behav., 2019, 14(8): 1613131.

[50] SIMEONI F, SKIRYCZ A, SIMONI L, et al. The *AtMYB60* transcription factor regulates stomatal opening by modulating oxylipin synthesis in guard cells[J]. Sci. Rep., 2022, 12(1): 533.

[51] LEE S B, KIM H, KIM R J, et al. Overexpression of *arabidopsis MYB96* confers drought resistance in camelina sativa via cuticular wax accumulation[J]. Plant Cell Rep., 2014, 33(9):1535-1546.

[52] WU J, JIANG Y, LIANG Y, et al. Expression of the maize MYB transcription factor *ZmMYB3R* enhances drought and salt stress tolerance in transgenic plants[J]. Plant Physiol. Biochem., 2019, 137: 179-188.

[53] REN Z, ZHANG P, SU H, et al. Regulatory mechanisms used by *ZmMYB39* to enhance drought tolerance in maize(*Zea mays*) seedlings[J]. Plant Physiol. Biochem., 2024, 211: 108696.

[54] QIANG Z, SUN H, GE F, et al. The transcription factor *ZmMYB69* represses lignin biosynthesis by activating ZmMYB31/42 expression in maize[J]. Plant Physiol., 2022, 189(4): 1916-1919.

[55] ZHANG P, WANG T, CAO L, et al. Molecular mechanism analysis of *ZmRL6* positively regulating drought stress tolerance in maize[J]. Stress Biol., 2023, 3(1): 47.

[56] ZHANG G, LI G, XIANG Y, et al. The transcription factor *ZmMYB-CC10* improves drought tolerance by activating ZmAPX4 expression in maize[J]. Biochem. Biophys. Res. Commun., 2022, 604: 1-7.

[57] TIAN L, ZHAO X, LIU H, et al. Alternative splicing of *ZmCCA1* mediates drought response in tropical maize[J]. PLoS One, 2019, 14 (1): e0211623.

[58] FROIDURE S, CANONNE J, DANIEL X, et al. AtsPLA2-alpha nuclear relocalization by the *arabidopsis* transcription factor AtMYB30 leads to repression of the plant defense response[J]. Proc. Natl. Acad. Sci. U S A, 2010, 107(34): 15281-15286.

[59] LI M, LIN L, ZHANG Y, et al. ZmMYB31, a R2R3-MYB transcription factor in maize, positively regulates the expression of *CBF* genes and enhances resistance to chilling and oxidative stress[J]. Mol. Biol. Rep., 2019, 46(4): 3937-3944.

[60] MENG C, SUI N. Overexpression of maize MYB-IF35 increases chilling tolerance in *arabidopsis*[J]. Plant Physiol. Biochem., 2019, 135: 167-173.

[61] XIAO Q, WANG Y, DU J, et al. *ZmMYB14* is an important transcription factor involved in the regulation of the activity of the ZmBT1 promoter in starch biosynthesis in maize[J]. FEBS. J., 2017, 284(18): 3079-3099.

[62] XU Z, SONG N, MA L, et al. IRE1-bZIP60 pathway is required for *Nicotiana attenuata* resistance to fungal pathogen *Alternaria alternata*[J]. Front. Plant Sci., 2019, 10: 263.

[63] MA H, LIU C, LI Z, et al. *ZmbZIP4* contributes to stress resistance in maize by regulating ABA synthesis and root development[J]. Plant Physiol., 2018, 178(2): 753-770.

[64] HE L, WU Z, WANG X, et al. A novel maize F-bZIP member, *ZmbZIP76*, functions as a positive regulator in ABA-mediated abiotic stress tolerance by binding to ACGT-containing elements[J]. Plant Sci., 2024, 341: 111952.

[65] YING S, ZHANG DF, 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, 35(2): 253-266.

[66] BO C, CAI R, FANG X, et al. Transcription factor *ZmWRKY20* interacts with *ZmWRKY115* to repress expression of *ZmbZIP111* for salt tolerance in maize[J]. Plant J., 2022, 111(6): 1660-1675.

[67] WANG B, ZHENG J, LIU Y, et al. Cloning and characterization of the stress-induced bZIP gene *ZmbZIP60* from maize[J]. Mol. Biol. Rep., 2012, 39(5): 6319-6327.

[68] LI Z, FU D, WANG X, et al. The transcription factor *bZIP68* negatively regulates cold tolerance in maize[J]. Plant Cell, 2022, 34(8): 2833-2851.

[69] ZHANG Y, YANG X, CAO P, et al. The bZIP53-IAA4 module inhibits adventitious root development in populus[J]. J. Exp. Bot., 2020, 71(12): 3485-3498.

(下转第64页)

dase from Zucchini may regulate hypocotyl elongation through its auxin oxidase activity[J]. Planta, 2009, 229: 823-836.

[20] 王静,刘仑,杨勇,等 . 烟草过氧化物酶基因*NtPOD2*的克隆及表达分析[J] . 生物技术通报,2019,35(12):24-30 .
WANG J, LIU L, YANG Y, et al. Cloning and expression analysis of tobacco peroxidase gene *NtPOD2*[J]. Biotechnology Bulletin, 2019, 35(12): 24-30. (in Chinese)

[21] GAO C, WANG Y, et al. Cloning of ten peroxidase(POD) genes from *Tamarix hispida* and characterization of their responses to abiotic stress[J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2010, 28(1): 77-89.

[22] FRANCOZ E, RANOCHA P, et al. Roles of cell wall peroxidases in plant development[J]. Phytochemistry, 2015, 112: 15-21.

[23] MAGADUM S, BANERJEE U, MURUGAN P, et al. Gene duplication as a major force in evolution[J]. Journal of Genetics, 2013, 92 (1): 155-161.

[24] ADAMS K L, WENDEL J F. Allele-specific, bi-directional silencing of an alcohol dehydrogenase gene in different organs of interspecific diploid cotton hybrids[J]. Genetics, 2025, 171(4): 2139-2142.

[25] FENG X, CHEN Q, WU W, et al. Genomic evidence for rediploidization and adaptive evolution following the whole-genome triplication[J]. Nat. Commun, 2014, 15(1): 1635.

[26] FRIEDMAN W E. The meaning of Darwin's 'abominable mystery' [J]. Am. J. Bot., 2009, 96: 5-21.

[27] 邓茳明,熊格生,袁小玲,等 . 棉花不同耐高温品系的SOD、POD、CAT活性和MDA含量差异及其对盛花期高温胁迫的响应[J] . 棉花学报, 2010, 22(3): 242-247 .
DENG J M, XIONG G S, YUAN X L, et al. Differences in SOD, POD, CAT activities and MDA content among different high-temperature tolerant cotton strains and their response to high temperature stress during peak flowering period[J]. Cotton Journal, 2010, 22 (3): 242-247. (in Chinese)

[28] LUO N, YU X, NIE G, et al. Specific peroxidases differentiate *Brachypodium distachyon* accessions and are associated with drought tolerance traits[J]. Ann. Bot., 2016, 118(2): 259-270.

[29] XIAO H, WANG C, KHAN N, et al. Genome-wide identification of the class III POD gene family and their expression profiling in grapevine(*Vitis vinifera* L)[J]. BMC Genomics, 2020(21): 444.

[30] WU C, DING X, DING Z, et al. The class III peroxidase(POD) gene family in cassava: identification, phylogeny, duplication, and expression[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20 (11): 65-72.

[31] 龙国辉,武鹏雨,付嘉智,等 . 过氧化物酶调控木质素合成研究进展[J] . 现代农业科技,2021(23):47-49 .
LONG G H, WU P Y, FU J Z, et al. Research progress on peroxidase regulation of lignin synthesis[J]. Modern Agricultural Technology, 2021(23): 47-49. (in Chinese)

[32] JOSE A G, TERESA S, HERNAN C, et al. Non-destructive sampling procedure forbiochemical or gene expression studies on postharvest physiological deterioration of cassava roots[J]. Postharvest Biology & Technology, 2013, 86(Complete): 529-535.

(责任编辑:李万良)

(上接第55页)

[70] WANG C, LU G, HAO Y, et al. *ABP9*, a maize bZIP transcription factor, enhances tolerance to salt and drought in transgenic cotton [J]. Planta, 2017, 246(3): 453-469.

[71] YAN J, LIU Y, YAN J, et al. The salt-activated *CBF1/CBF2/CBF3-GALS1* module fine-tunes galactan-induced salt hypersensitivity in *arabidopsis*[J]. J. Integr. Plant Biol., 2023, 65(8): 1904-1917.

[72] JIANG H, SHI Y, LIU J, et al. Natural polymorphism of *ZmICE1* contributes to amino acid metabolism that impacts cold tolerance in maize[J]. Nat. Plants, 2022, 8(10): 1176-1190.

[73] IZADI-DARBANDI A, ALAMELDIN H, NAMJOO N, et al. Introducing sorghum *DREB2* gene in maize(*Zea mays* L.) to improve drought and salinity tolerance[J]. Biotechnol. Appl. Biochem., 2023, 70(4): 1480-1488.

[74] LI S, ZHAO Q, ZHU D, et al. A DREB-Like transcription factor from maize(*Zea mays*), *ZmDREB4.1*, plays a negative role in plant growth and development[J]. Front. Plant Sci., 2018(9): 395.

[75] XIAO S, ZANG J, PEI Y, et al. Activation of mitochondrial *orf355* gene expression by a nuclear-encoded DREB transcription factor causes cytoplasmic male sterility in maize[J]. Mol. Plant, 2020, 13 (9): 1270-1283.

[76] MA Y, DAI X, XU Y, et al. *COLD1* confers chilling tolerance in rice [J]. Cell, 2015, 160(6): 1209-1921.

[77] SAADO I, CHIA KS, BETZ R, et al. Effector-mediated relocalization of a maize lipoxygenase protein triggers susceptibility to ustilago maydis[J]. Plant Cell, 2022, 34(7): 2785-2805.

[78] GAO H, CUI J, LIU S, et al. Natural variations of *ZmSRO1d* modulate the trade-off between drought resistance and yield by affecting ZmRBOHC-mediated stomatal ROS production in maize[J]. Mol. Plant, 2022, 15(10): 1558-1574.

[79] ZHU D, CHANG Y, PEI T, et al. MAPK-like protein 1 positively regulates maize seedling drought sensitivity by suppressing ABA biosynthesis[J]. Plant J., 2020, 102(4): 747-760.

[80] GUO Q, LI X, NIU L, et al. Transcription-associated metabolomic adjustments in maize occur during combined drought and cold stress[J]. Plant Physiol., 2021, 186(1): 677-695.

[81] MA C, LI R, SUN Y, et al. *ZmMYC2s* play important roles in maize responses to simulated herbivory and jasmonate[J]. J. Integr. Plant Biol., 2023, 65(4): 1041-1058.

[82] QI H, LIANG K, KE Y, et al. Advances of *Apetala2/Ethylene* response factors in regulating development and stress response in maize[J]. Int. J. Mol. Sci., 2023, 24(6): 5416.

[83] YACTAYO-CHANG J P, BLOCK A K. The impact of climate change on maize chemical defenses[J]. Biochem. J., 2023, 480(16): 1285-1298.

(责任编辑:李万良)