

植物三螺旋 Trihelix 转录因子家族与 环境相互作用的研究进展

于冰^{1,2}, 陈孟迪^{1,2}, 王宇光³

(¹ 黑龙江大学农业微生物技术教育部工程研究中心, 哈尔滨 150500; ² 黑龙江大学生命科学学院 / 黑龙江省普通高校分子生物学重点实验室, 哈尔滨 150080; ³ 黑龙江大学农作物研究院, 哈尔滨 150080)

摘要: 植物中 Trihelix 转录因子的共同特征是 DNA 结合域含有 3 个连续的 α -螺旋。该家族最早被发现能与光应答元件 GT 元件特异性结合, 所以该家族也被称为 GT 因子家族。最新研究表明 Trihelix 转录因子家族不仅参与光反应应答, 还广泛地参与植物对生物和非生物胁迫的应答。本研究主要介绍了植物 Trihelix 转录因子结构特征、家族分类, 以特殊耐盐种质资源甜菜 M14 品系中 Trihelix 转录因子 GT-1 亚家族响应盐胁迫基因表达模式的分析为例, 结合最新的研究进展, 重点阐述了 Trihelix 转录因子与环境相互作用的功能。为今后深入探索 Trihelix 转录因子参与植物光响应、生物及非生物胁迫等方面的分子机理奠定良好的基础。

关键词: 三螺旋转录因子; 光响应; 生物胁迫; 非生物胁迫

Advances of Plant Trihelix Transcription Factor Family Interacting with Environmental Factors

YU Bing^{1,2}, CHEN Meng-di^{1,2}, WANG Yu-guang³

(¹ Engineering Research Center of Agricultural Microbiology Technology, Ministry of Education, Heilongjiang University, Harbin 150500; ² School of Life Sciences, Heilongjiang University/Key Laboratory of Molecular Biology, College of Heilongjiang Province, Harbin 150080; ³ Crop Research Institute, Heilongjiang University, Harbin 150080)

Abstract: Plant Trihelix transcription factors (TFs) generally exhibit three continuous alpha-helices within the DNA binding domain. Since these TFs were first found to specifically bind with GT elements, this family was also referred the GT factor family. Recent achievements showed that Trihelix transcription factors were involved in light response, and also various types of biotic and abiotic stresses. Here the structural characteristics and family classification of plant Trihelix transcription factors were summarized. As example of the gene expression patterns of GT-1 subfamily in sugar beet and the latest research progress, we reviewed the interactions between Trihelix transcription factor and environmental factors. This will lay a foundation for further exploring the molecular mechanism of Trihelix transcription factors being involved in plant light response as well as biotic and abiotic stresses.

Key words: Trihelix transcription factors; light response; biotic stress; abiotic stress

植物的生长、发育和繁殖受到干旱、寒冷和高盐等不利环境条件影响。已经报道 MYB、AP2/

EREBP、bHLH、NAC 和 WRKY 家族转录因子在植物抗逆境中起着重要作用^[1-5]。植物中的转录因

收稿日期: 2019-02-27 修回日期: 2019-03-09 网络出版日期: 2019-04-11

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20190227001>

第一作者研究方向为植物分子生物学, E-mail: ybgirl1234@sina.com

通信作者: 王宇光, 研究方向为植物分子生物学, E-mail: wangyuguang0920@hotmail.com

基金项目: 国家自然科学基金 (31701487, 31671751); 黑龙江省自然科学基金 (C2017057); 中国博士后面上项目 (204968); 黑龙江大学研究生创新科研资金项目 (YJSCX2019-201HLJU)

Foundation project: National Science Foundation of China Projects (31701487, 31671751), The National Science Foundation of Heilongjiang Province Project (C2017057), China Postdoctoral Science Foundation (204968), Heilongjiang University Postgraduate Innovative Project (YJSCX2019-201HLJU)

子超过 60 多种^[6], 其中, 三螺旋 Trihelix 转录因子是植物中特有的一个小家族。Trihelix 转录因子家族在植物生长发育与响应逆境胁迫等方面发挥着重要作用。本文重点阐述 Trihelix 转录因子结构特点、家族分类, 以特殊耐盐种质资源甜菜 M14 中 Trihelix 转录因子 GT-1 亚家族响应盐胁迫基因表达模式的分析为例, 结合近年来的研究文献介绍了 Trihelix 转录因子家族与环境相互作用的功能及最新研究进展, 以期对相关领域的科研人员提供借鉴和参考。

1 Trihelix 转录因子结构特点及家族分类

基因表达的特异性取决于特定转录因子与顺式作用元件的相互作用, 通过不同作用方式激活或抑制下游目的基因的表达, 从而行使其生物学功能。在植物当中, Trihelix 转录因子家族的 DNA 结合域可以特异性地结合到 GT 元件上, 所以该家族也被称为 GT 转录因子家族^[7-8]。Trihelix 转录因子最初是在豌豆中被鉴定出来的, 被命名为 GT-1 转录因子。GT-1 转录因子和豌豆光诱导 *RBCS-3A* 基因中的光响应的 GT 元件(被称为 Box II 或 GT1box 结合位点)相结合, 其核心序列为 5'-GTGTGGTTAATATG-3'^[7]。随着 Trihelix 转录因子家族蛋白结合域结合的元件的研究, 发现所有 Trihelix 转录因子家族蛋白结合域结合的 GT 元件有 1 个共有特征, 即具有 4~5 个核心序列核苷酸, T 或 A, 前面有 1 个或 2 个在 5'端的 G 核苷酸。

1.1 Trihelix 转录因子结构特点

植物中 Trihelix 转录因子的共同特征是 DNA 结合域富含碱性、酸性氨基酸、脯氨酸和谷氨酸, 含有 3 个 α -螺旋, 呈螺旋-环-螺旋-环-螺旋构象, 这些功能域的氨基酸序列具有高度一致性, 且在不同成员家族间有很强的保守性^[9]。Nagano^[10]发现 Trihelix 转录因子保守结构域与 MYB 转录因子的螺旋-转角-螺旋结构具有重叠和相似处, 因此 Trihelix 转录因子结构域包含 Myb 转录因子的主要特征。尽管有报导在人类和果蝇中发现 Trihelix 转录因子家族, 但这一结果仍需要进一步调查^[11]。到目前为止, 对 Trihelix 转录因子家族的研究仅限于植物, 植物中 Trihelix 转录因子家族研究结果为动物中该转录因子家族的研究奠定基础。

1.2 Trihelix 转录因子家族分类

Trihelix 转录因子家族有 3 种分类方法。根据

Trihelix 转录因子家族 α 螺旋结构域的变化可将它们分为 5 类亚家族, 分别为 GT-1、GT-2、GT γ 、SH4 和 SIP1 (图 1), 每一个亚家族都以他们发现的第 1 个成员命名^[12], 每类亚家族参与的主要功能如图 1 所示。根据结构域数量可分为 GT-1、GT-2、GT-3 3 类^[9], 根据氨基酸代替模型可以将 Trihelix 转录因子家族 Clade I、Clade II、Clade III、Clade IV 和 Clade V^[13]。虽然分类方式不同, 但是大体上并没有很大的差异。Trihelix 转录因子家族分类上, 大多数都以 α 螺旋结构域变化的保守结构域原则进行分类(图 1)。

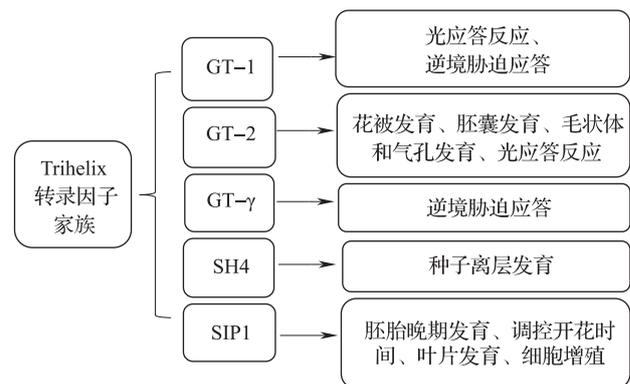


图 1 Trihelix 转录因子家族分类及功能

Fig.1 Classification and function of Trihelix transcription factor family

2 Trihelix 转录因子家族与环境相互作用的功能

Trihelix 转录因子家族参与植物光响应, 生物、非生物胁迫及生长发育等过程, 发挥着重要的调节功能。近年来对 Trihelix 转录因子家族成员参与以上过程的具体调节情况如表 1 所示。

2.1 参与光响应

光作为一种重要的环境信号, 对植物的生长发育有着广泛的调节作用。植物进化过程中会参与复杂的信号转导途径, 响应光等各种环境信号。光对植物的生长和代谢起到重要调节作用, 还介导植物应对各种生物和非生物胁迫^[14]。这些过程涉及到转录因子的激活、转录因子与目的基因启动子顺式作用元件的作用, 从而激活或抑制光调控基因的表达^[15]。在参与光响应中, Trihelix 转录因子发挥重要作用。

Trihelix 转录因子家族成员 *GT-1* 基因被鉴定为可以特异结合到光响应基因顺式作用元件 Box II 上^[16]。后来, 从拟南芥中分离出具有序列同源特征

表 1 Trihelix 转录因子家族与环境相互作用的功能

Table 1 Functions of Trihelix transcription factor family interacting with environment

物种 Species	Trihelix 转录因子 名称 The name of trihelix transcription factor	Trihelix 转录 因子亚家族 Trihelix transcription factor subfamily	结合元件 The bonding element	功能 Function	参考文献 Reference
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	AtGT-1	GT-1	Box II (GTGTGGTTAATATG)	光响应	[14-16]
水稻 <i>Oryza sativa</i> L.	Osrm1	GT-1	W-box (TTGACT/A)		[17-18]
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	AtGT-4	GT-4	GT-1box		[19]
水稻 <i>Oryza sativa</i> L.	OsGT-2	GT-2			[17, 21]
水稻 <i>Oryza sativa</i> L.	OsGT γ -1 OsGT γ -2 OsGT γ -3	GT- γ	GT3 box (5'-GGTAAA-3')	盐响应	[22]
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	AtASt1	SIP1	GGTAATT (GT2), TACAGT (GT3), GGTAAT (GT4) 和 GGTAAA (GT5)		[23]
黄瓜 <i>Cucumis sativus</i> L.	CsGT-3b	GT-1	GT-1 (GAAAAA)		[24]
大豆 <i>Glycine max</i> (L.) Merr.	GmGT-2A 和 GmGT-2B		GT-1 box, GT-2 box, mGT-1box-2 和 D1		[25]
甜菜 M14 品系 <i>Beta vulgaris</i> L.	BvM14-GT-3b-1 到 BvM14-GT-3b-40	GT-1	TC-rich		[26-29]
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	AtGTL1	GT-2	GT3 box (GGTAAA)	干旱响应	[30, 31]
小麦 <i>Triticum aestivum</i> L.	TaGT2L1D	GT-2	GT3 box (GGTAAA)		[32]
野生番茄 <i>Solanum habrochaites</i> S.Knapp & D.M. Spooner	ShCIGT	GT-1		冷响应	[33]
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	AtVFP3 和 AtVFP5	SIP1		生物胁迫 响应	[34-37]
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	AtGTL1	GT-2	(GT3 box)GGTAAA		[38]
大豆 <i>Glycine max</i> (L.) Merr.	GmGT-3b	GT-1	GT-1 (GAAAAA)		[39]

的转录因子 AtGT-1 和 AtGT-2。AtGT-1 含有 1 个三螺旋结构域, AtGT-2 含有 2 个三螺旋结构域, 这种结构上的特点使得 GT-1 相比于 GT-2 对顺式作用元件 Box II 的亲合力高于 100 倍以上, 又经过试验证实 GT-2 不能结合到顺式作用元件 Box II 上^[14]。大部分转录因子 GT 的蛋白表达量不受光调控。在光照和黑暗条件下转基因研究表明, GT-1 对于不同的靶基因目标启动子, 起到不同的激活和抑制作用, 但 GT-1 在光照和黑暗中一直维持稳定的表达水平, 这说明 GT-1 转录因子对于目的基因的调控可能依赖于其翻译后的修饰过程^[17]。

Wang 等^[18]在水稻 (*Oryza sativa* subsp. *indica* S.Kato) 中发现了一种新型 GT-1 转录因子基因 *rml1*。*rml1* 基因在水稻稻瘟病侵染幼苗中上调表达, 而在连续光照条件下下调表达, 因此 *rml1* 基因在参与光响应的同时, 对水稻稻瘟病菌也有应答, 是水稻 Trihelix 转录因子 (GT-1) 家族中的一个新成员。

拟南芥中的 AtGT-4 是长角果中调节光响应基因的主要转录因子, *AtGT-4* 基因在拟南芥黄化幼苗中具有明显的应答白光的活性^[19]。高等植物在不断的进化过程中形成了一个完整的光信号传导网络, 通过光感受器感知光环境的变化, 不断适应环境, 促进自身的生长发育。在这些光感受器中, 光敏色素是迄今为止研究最为清楚的一类光感受器, 它在植物的光形态建成过程中起着重要的作用。光敏色素 A (PHYA) 是高等植物中调控远红光诱导反应的主要光受体^[20]。研究发现, 在水稻 *PHYA* 基因表达水平低的成熟组织中, 水稻 OsGT-2 是 *OsPHYA* 基因的正调控因子, 可以促进该基因上调表达, 从而提高水稻光合作用的能力^[17, 21]。

2.2 参与非生物胁迫

2.2.1 参与盐胁迫

到目前为止, Trihelix 转录因子中的 GT γ 亚家族只在水稻中被鉴定出来。Fang 等^[22]研究发现在植物营养生长阶段, OsGT γ -1、

OsGT γ -2、OsGT γ -3 可以提高过表达水稻植株对盐的耐受性。与拟南芥中的 AtGT-1、AtGT-2 转录因子在任何部位都可以表达的模式不同, 水稻 OsGT γ -1 具有显著的组织特异性。OsGT γ -2、OsGT γ -3 和 OsGT γ -1 表达模式相似。

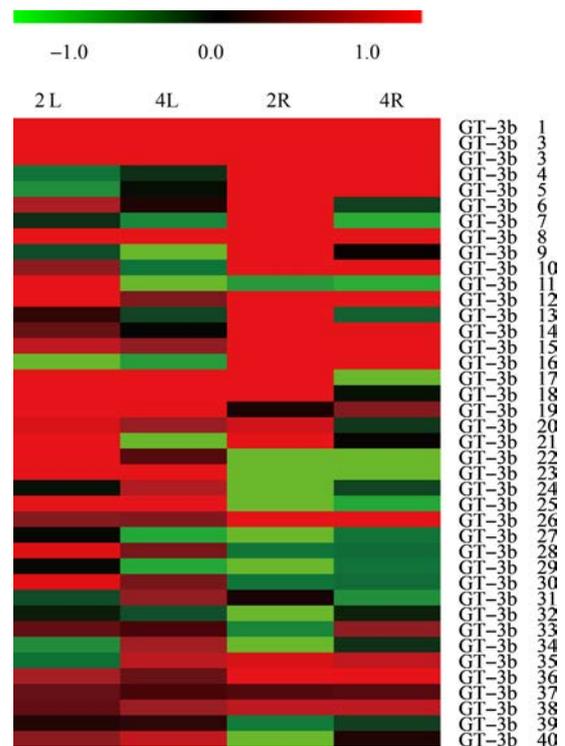
SIP1 亚家族已鉴定出来的转录因子大多与作物生长发育相关, 如细胞增殖, 胚胎发育调控花开时间, 调控营养生长向生殖生长转换等。但近期在拟南芥中发现 SIP1 亚家族的新成员 AtAST1 可以响应非生物胁迫。在受到渗透胁迫和盐胁迫时, 会激活拟南芥 AST1 转录活性, 从而提高拟南芥的耐盐性^[23]。Trihelix 转录因子可以结合到不同类型的 GT 基序, 包括 {GGTAATT (GT2), TACAGT (GT3), GGTAAT (GT4) 和 GGTAAT (GT5)}, 但 AtAST1 转录因子无法结合到 GGTTAA (GT1) 和 GTTAC (GT6)^[23]。另外 AtAST1 转录因子可以结合到 AGAG-box 上从而调控过氧化物酶 (POD, peroxidase) 基因、超氧化物歧化酶 (SOD, superoxide dismutase) 基因和胚胎发育晚期丰富蛋白 (LEA, late embryogenesis abundant protein) 基因的表达来提高植物对渗透胁迫和盐胁迫的耐受性^[23]。

黄瓜 (*Cucumis sativus* L.) GT-1 亚家族成员中的 *CsGT-3b* 基因在受到盐胁迫后, 在叶和根部都呈现上调表达的趋势, 并且黄瓜中 *CsGT-3b* 基因比盐胁迫相关基因 *CsSAM* 早 2 h 呈现上调表达, 说明 *CsGT-3b* 是调节 *CsSAM* 基因响应盐胁迫的上游调控转录因子^[24]。

酵母单杂实验表明, 大豆 (*Glycine max* (L.) Merr.) 中 GT-2 亚家族中的 GmGT-2A 可以结合到 GT-1box、GT-2box、mGT-1box-2 和 D1 元件上。GT-2 亚家族中的 GmGT-2B 不能结合到 GT-1box 元件上, 说明两者之间存在功能差异。转入 *GmGT-2a* 基因和 *GmGT-2b* 基因的拟南芥过表达植株与野生型拟南芥相比, 提高了植株对盐、冻害和干旱胁迫的耐受性^[25]。

甜菜 (*Beta vulgaris* L.) 是一种具有中等耐盐性的作物^[26]。本实验室研究的甜菜 M14 品系 (*Beta vulgaris* L.) 能在 500 mmol/L NaCl 胁迫处理条件下, 正常生长 7 d^[27]。因此甜菜 M14 品系是研究植物耐盐功能的特殊种质资源。甜菜 M14 品系中乙二醛酶 I 基因 (*BvM14-glyoxalase I*) 具有提高转基因拟南芥耐盐性的功能^[28]。实验室前期利用酵母单杂交技术获得了盐胁迫下与 *BvM14-glyoxalase I* 基因核心启动子相结合的 GT-1 亚家族的转录因子 BvM14-GT-3b。为了进一步研究甜菜 M14 品

系中 GT-1 亚家族基因响应盐胁迫的表达模式, 本研究利用实验室已经构建的盐胁迫下 (0 mmol/L、200 mmol/L、400 mmol/L NaCl) 甜菜 M14 品系叶片和根的 RNAseq 转录组数据库^[29], 将 BvM14-GT-3b 的氨基酸序列与甜菜 M14 品系叶片和根的转录组数据库分别进行本地 blast 序列相似性比对, 根据转录水平 RPKM (Reads Per Kilobase per Million mapped reads) 值的变化情况, 绘制热图 (图 2)。共在甜菜 M14 品系转录组数据库中获得响应盐胁迫



表达数据通过收集 *GT-3b* 基因在甜菜 M14 品系转录组数据库 0 mmol/L、200 mmol/L、400 mmol/L NaCl 处理下根和叶中 RPKM 值, 计算转录本相对丰度, 将值进行 \log_2 转换以创建热图
2L: 叶中 200 mmol/L NaCl/0 mmol/L NaCl RPKM 比值的 \log_2 值;
2R: 根中 200 mmol/L NaCl/0 mmol/L NaCl RPKM 比值的 \log_2 值;
4L: 叶中 400 mmol/L NaCl/0 mmol/L NaCl RPKM 比值的 \log_2 值;
4R: 根中 400 mmol/L NaCl/0 mmol/L NaCl RPKM 比值的 \log_2 值

The expression data was collected through Local Sugar Beet transcriptome database. Transcript abundance was calculated by (Reads Per Kilobase per Million mapped reads \times RPKM) and the RPKM values were \log_2 transformed to create the heatmap
2L: \log_2 value of 200 mmol/L NaCl/0 mmol/L NaCl RPKM ratio in leaves, 2R: \log_2 value of 200 mmol/L NaCl/0 mmol/L NaCl RPKM ratio in roots,
4L: \log_2 value of 400 mmol/L NaCl/0 mmol/L NaCl RPKM ratio in leaves, 4R: \log_2 value of 400 mmol/L NaCl/0 mmol/L NaCl RPKM ratio in roots

图 2 甜菜 M14 品系 GT-1 亚家族成员应答盐胁迫表达模式
Fig.2 Expression patterns of GT-1 Subfamily members from sugar beet M14 in response to salt stress

的 GT-1 亚家族转录因子 40 个,按顺序分别命名为 BvM14-GT-3b-1 到 BvM14-GT-3b-40,红色代表盐胁迫下上调表达,绿色代表盐胁迫下下调表达。本研究为后续阐明甜菜 M14 品系 Trihelix 转录因子 GT-1 亚家族成员参与调控甜菜的耐盐机制起到良好的促进作用。

2.2.2 参与干旱胁迫 植物的抗旱是一种极为复杂的生理过程,大部分植物可以通过调节气孔开放,减少水分流失来缓解因缺水造成的伤害。拟南芥 *AtSDD1* 基因的过表达具有使气孔密度降低,减少蒸腾作用,提高植物抗旱性的功能。拟南芥 *AtGTL1* 可以特异性结合到 *AtSDD1* 基因启动子的 GT3box 上,负调控 *AtSDD1* 基因功能,对气孔有重要的调节作用^[30]。拟南芥 *AtGTL1* 基因缺失突变体中,气孔密度和数量都明显降低,从而提高了拟南芥的耐旱性以及水的利用率^[31]。

Trihelix 转录因子在气孔方面的研究大多都在双子叶植物中进行,很少有人知道其在单子叶植株中的作用情况。近期研究发现单子叶植物小麦 (*Triticum aestivum* L.) 中 *TaGT2L1D* 基因与拟南芥 *AtGTL1* 基因在抗旱以及气孔调节方面功能相似^[32],为小麦及其他单子叶植物对 Trihelix 转录因子抗逆方面的研究奠定基础。

2.2.3 参与冷胁迫 在野生番茄 (*Solanum habrochaites* S.Knapp & D.M.Spooner) 中发现 GT-1 亚家族新的成员 *ShCIGT* 基因,在冷胁迫处理下过表达基因的番茄植株表现出更好的耐冷性,而野生型番茄植株则出现较为严重的叶枯萎症状^[33]。在逐渐降温之后,通过电解质渗漏,膜脂组成和丙二醛 (MDA) 生理指标所产生的变化评估番茄膜受到损伤的程度^[34]。通过测定表型及以上生理指标,表明 *ShCIGT* 可以提高番茄对冷胁迫的耐受性,减少由冷胁迫引起的细胞膜损伤^[33]。

2.3 参与生物胁迫 众所周知,农杆菌被认为是植物天然转基因工程师,但它会释放出毒力蛋白进入植物宿主细胞并使宿主细胞感染帮助细菌生长。自然界中农杆菌会导致转基因植物产生冠瘿病,这种细菌会诱导肿瘤生长,对植物的生长会造成很大的影响并且限制作物产量^[35]。目前已经鉴定出拟南芥 Trihelix 转录因子 SIP1 亚家族中的转录因子 *AtVFP3* 和 *AtVFP5* 可以通过与农杆菌致癌基因的相互作用来减缓这种应激反应,使植物对肿瘤的生长更具有耐受性^[36]。丁香假单胞菌在 2012 年被列为“十大”细菌病原菌第 1 位,它具有很强的适应

性,杀灭后一旦恢复有利条件即可恢复其感染力,并且这种致病性是毁灭性的,例如番茄细菌叶斑病、烟草野火病、苹果疮疹病、山茶科枝枯病的病原菌都属于丁香假单胞菌,会对作物和水果的产量和品质造成极大影响^[37]。在拟南芥中研究发现,GT-2 亚家族成员 *AtGTL1* 是 *AtMPK4* 信号级联反应中的一部分,*AtGTL1* 通过协调作用,可以提高植物对丁香假单胞菌的免疫力^[38]。在大豆中发现 GT-1 亚家族成员 *GmGT-3b* 调控 *GmSCaM-4* 基因在病原体侵染 30 min 后表达,使植物产生病原侵染的免疫反应^[39]。因此通过基因工程手段,提高植物对丁香假单胞菌的免疫力,具有潜在的重要应用前景。

3 前景与展望

虽然 Trihelix 转录因子家族研究得到越来越多的关注,但是对该家族的研究仍然主要局限在植物方面,并且还需要对其功能进行更深层次的研究。我们已经了解到 Trihelix 转录因子 DNA 结合结构域与 Myb 转录因子 DNA 结合结构域在结构上有重叠,那么 Trihelix 转录因子家族是否在功能上与 Myb 转录因子家族有相似之处, Trihelix 转录因子是否通过与其他转录因子互作作用,共同参与非生物及病原菌胁迫响应等问题都仍待进一步研究。目前为止,发现除了 SH4 亚家族以外,其他 4 个家族均发现与非生物胁迫相关的基因成员。虽然,现在已经有很多研究证明在转基因植物中, Trihelix 转录因子可以提高植物的抗逆性,但是对于 Trihelix 转录因子怎样调控植物抗逆的确切机制仍然有待于我们去深入研究。本研究为了解植物三螺旋 Trihelix 转录因子家族与环境相互作用,为今后深入探索 Trihelix 转录因子参与植物光响应、生物及非生物胁迫等方面的分子机理奠定良好的基础。

参考文献

- [1] Hao Y J, Wei W, Song Q X, Chen H W, Zhang Y Q, Wang F Z, Hong F, Lei G, Tian A G, Zhang W K, Zhang J S, Chen S Y. Soybean NAC transcription factors promote abiotic stress tolerance and lateral root formation in transgenic plants. *The Plant Journal*, 2011, 68 (2): 302-313
- [2] Lee S, Seo P J, Lee H J, Park C M. A NAC transcription factor NTL4 promotes reactive oxygen species production during drought-induced leaf senescence in Arabidopsis. *The Plant Journal*, 2012, 70 (5): 831-844
- [3] Liao Y, Zou H F, Wang H W, Zhang W K, Ma B, Zhang J S, Chen S Y. Soybean GmMYB7 6, GmMYB9 2, and GmMYB1

- 77 genes confer stress tolerance in transgenic Arabidopsis plants. *Cell Research*, 2008, 18(10): 1047-1060
- [4] Liao Y, Zou H F, Wei W, Hao Y J, Tian A G, Huang J, Liu Y F, Zhang J S, Chen S Y. Soybean GmbZIP44, GmbZIP62 and GmbZIP78 genes function as negative regulator of ABA signaling and confer salt and freezing tolerance in transgenic Arabidopsis. *Planta*, 2008, 228(2): 225-240
- [5] Niu C F, Wei W, Zhou Q Y, Tian A G, Hao Y J, Zhang W K, Ma B, Lin Q, Zhang Z B, Zhang J S, Chen S Y. Wheat WRKY genes TaWRKY2 and TaWRKY19 regulate abiotic stress tolerance in transgenic Arabidopsis plants. *Plant Cell & Environment*, 2012, 35(6): 1156-1170
- [6] Riechmann J L, Heard J, Martin G, Reuber L, Jiang C, Keddie J, Adam L, Pineda O, Ratcliffe O J, Samaha R R, Creelman R, Pilgrim M, Broun P, Zhang J Z, Ghandehari D, Sherman B K, Yu G. Arabidopsis transcription factors: genome-wide comparative analysis among eukaryotes. *Science*, 2000, 290(5499): 2105-2110
- [7] Green P J, Kay S A, Chua N H. Sequence-specific interactions of a pea nuclear factor with light-responsive elements upstream of the *rbcS-3A* gene. *The EMBO Journal*, 1987, 6(9): 2543-2549
- [8] 关秋玲, 陈焕新, 张毅, 李秋莉. 植物 GT 元件和 GT 因子的研究进展. *遗传*, 2009, 31(2): 123-130
Guan Q L, Chen H X, Zhang Y, Li Q L. Advances in plant GT elements and GT factors. *Heredity*, 2009, 31(2): 123-130
- [9] 周宏, 钱娇, 李荣芳, 陈丹丹, 方荣俊, 赵卫国. 拟南芥 Trihelix 转录因子基因家族研究. *江苏科技大学学报: 自然科学版*, 2017, 31(2): 231-236, 258
Zhou H, Qian J, Li R F, Chen D D, Fang R J, Zhao W G. Trihelix transcription factor gene family in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Jiangsu University of Science and Technology: Natural Science Edition*, 2017, 31(2): 231-236, 258
- [10] Nagano Y. Several features of the GT-factor trihelix domain resemble those of the Myb DNA-binding domain. *Plant Physiology*, 2000, 124(2): 491-493
- [11] 杨有新, 王峰, 蔡加星, 喻景权, 周艳虹. 光质和光敏色素在植物逆境响应中的作用研究进展. *园艺学报*, 2014, 41(9): 1861-1872
Yang Y X, Wang F, Cai J X, Yu J Q, Zhou Y H. Research progress of the role of light quality and photosensitive pigment in plant stress response. *Journal of Horticulture*, 2014, 41(9): 1861-1872
- [12] Kaplan-Levy R N, Brewer P B, Quon T, Smyth D R. The trihelix family of transcription factors-light, stress and development. *Trends in Plant Science*, 2012, 17(3): 163-171
- [13] Qin Y, Ma X, Yu G H, Wang Q, Wang L, Kong L R, Kim W, Wang H W. Evolutionary history of trihelix family and their functional diversification. *DNA Research*, 2014, 21(5): 499-510
- [14] 崔国新, 侯杰, 佟玲, 许志茹. 植物基因光反应元件及其结合蛋白. *植物生理学报*, 2010, 46(10): 991-1000
Cui G X, Hou J, Tong L, Xu Z R. Plant Gene Photoreactive elements and their binding proteins. *Chinese Journal of Plant Physiology*, 2010, 46(10): 991-1000
- [15] Kuhn R M, Caspar T, Dehesh K, Quail P H. DNA binding factor GT-2 from Arabidopsis. *Plant Molecular Biology*, 1993, 23(2): 337-348
- [16] Fluhr R, Kuhlemeier C, Nagy F, Chua N H. Organ-specific and light-induced expression of plant genes. *Science*, 1986, 232(4754): 1106-1112
- [17] Smalle J, Kurepa J, Haegman M, Gielen J, Van Montagu M, Van Der Straeten D. The trihelix DNA-binding motif in higher plants is not restricted to the transcription factors GT-1 and GT-2. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1998, 95(6): 3318-3322
- [18] Wang R, Hong G, Han B. Transcript abundance of *rml1*, encoding a putative GT1-like factor in rice, is up-regulated by *Magnaporthe grisea* and down-regulated by light. *Gene*, 2004, 324: 110-115
- [19] Murata, J, Takase H, Hiratsuka K. Characterization of a novel GT-box binding protein from Arabidopsis. *Plant Biotechnology*, 2002, 19: 103-112
- [20] 陈由, 王亚琴. 水稻光敏色素 a 基因克隆及其在光形态建成中的作用. *华南师范大学学报: 自然科学版*, 2014, 46(1): 71-76
Chen Y, Wang Y Q. Cloning of rice phytochrome a gene and its role in photomorphogenesis. *Journal of South China Normal University: Natural Science*, 2014, 46(1): 71-76
- [21] Dehesh K, Smith L G, Tepperman J M, Quail P H. Twin autonomous bipartite nuclear localization signals direct nuclear import of GT-2. *Plant Journal for Cell & Molecular Biology*, 2010, 8(1): 25-36
- [22] Fang Y, Xie K, Hou X, Hu H, Xiong L. Systematic analysis of GT factor family of rice reveals a novel subfamily involved in stress responses. *MGG Molecular & General Genetics*, 2010, 283(2): 157-169
- [23] Xu H, Shi X, He L, Guo Y, Zang D, Li H, Zhang W, Wang Y. Arabidopsis thaliana trihelix transcription factor AST1 mediates salt and osmotic stress tolerance by binding to a novel AGAG-box and some GT motifs. *Plant and Cell Physiology*, 2018, 59(5): 946-965
- [24] Wang L W, He M W, Guo S R, Zhong M, Shu S, Sun J. NaCl stress induces CsSAMs gene expression in *Cucumis sativus* by mediating the binding of CsGT-3b to the GT-1 element within the CsSAMs promoter. *Planta*, 2017, 245(5): 889-908
- [25] Xie Z M, Zou H F, Lei G, Wei W, Zhou Q Y, Niu C F, Liao Y, Tian A G, Ma B, Zhang W K, Zhang J S, Chen S Y. Soybean trihelix transcription factors GmGT-2A and GmGT-2B improve plant tolerance to abiotic stresses in transgenic Arabidopsis. *PLoS One*, 2009, 4(9): 1-14
- [26] Dunajska-Ordak K, Skorupa-Kłaput M, Kurnik K, Tretyn A, Tyburski J. Cloning and expression analysis of a gene encoding for ascorbate peroxidase and responsive to salt stress in Beet (*Beta vulgaris*). *Plant Molecular Biology Reporter*, 2014, 32(1): 162-175
- [27] Yang L, Ma C, Wang L, Chen S, Li H. Salt stress induced proteome and transcriptome changes in sugar beet monosomic addition line M14. *Journal of Plant Physiology*, 2012, 169(9): 839-850
- [28] Wu C, Ma C, Pan Y, Gong S, Zhao C, Chen S, Li H. Sugar beet M14 glyoxalase I gene can enhance plant tolerance to abiotic stresses. *Journal of Plant Research*, 2013, 126(3): 415-

- 425
- [29] Lv X, Jin Y, Wang Y. De novo transcriptome assembly and identification of salt-responsive genes in sugar beet M14. *Computational Biology and Chemistry*, 2018, 75: 1-10
- [30] Von G U, Berger D, Altmann T. The subtilisin-like serine protease SDD1 mediates cell-to-cell signaling during Arabidopsis stomatal development. *Plant Cell*, 2002, 14(7): 1527-1539
- [31] Yoo C Y, Pence H E, Jin J B, Miura K, Gosney M J, Hasegawa P M, Mickelbart M V. The Arabidopsis GTL1 transcription factor regulates water use efficiency and drought tolerance by modulating stomatal density via transrepression of SDD1. *The Plant Cell*, 2010, 22(12): 4128-4141
- [32] Zheng X, Liu H, Ji H, Wang Y N, Dong B D, Qiao Y Z, Liu M Y, Li X. The wheat GT factor TaGT2L1D negatively regulates drought tolerance and plant development. *Scientific Reports*, 2016, 6: 27042
- [33] Yu C, Song L, Song J, Ouyang B, Guo L, Shang L, Wang T, Li H, Zhang J, Ye Z. ShCIGT, a Trihelix family gene, mediates cold and drought tolerance by interacting with SnRK1 in tomato. *Plant Science*, 2018, 270: 140-149
- [34] Campos P S, Quartin V, Ramalho J C, Nunes M A. Electrolyte leakage and lipid degradation account for cold sensitivity in leaves of *Coffea* sp. plants. *Journal of Plant Physiology*, 2003, 160(3): 283-292
- [35] Mansfield J, Genin S, Magori S, Citovsky V, Sriariyanum M, Ronald P, Dow M, Verdier V, Beer S V, Machado M A, Toth I, Salmund G, Foster G D. Top 10 plant pathogenic bacteria in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology*, 2012, 13(6): 614-629
- [36] García-Cano E, Magori S, Sun Q, Ding Z, Lazarowitz S G, Citovsky V. Interaction of Arabidopsis trihelix-domain transcription factors VFP3 and VFP5 with *Agrobacterium virulence* protein VirF. *PLoS One*, 2015, 10(11): 1-23
- [37] 王丹丹, 王清明. 丁香假单胞菌的分子生物学研究进展. *西北农业学报*, 2017, 26(4): 487-496
Wang D D, Wang Q M. Progress in molecular biology of pseudomonas syringae. *Northwest Agricultural Journal*, 2017, 26(4): 487-496
- [38] Völz R, Kim S K, Mi J, Mariappan K G, Guo X, Bigeard J, Alejandro S, Pflieger D, Rayapuram N, Al-Babili S, Hirt H. The trihelix transcription factor GT2-like 1 (GTL1) promotes salicylic acid metabolism, and regulates bacterial-triggered immunity. *PLoS Genetics*, 2018, 14(10): 1-22
- [39] Park H C, Kim M L, Kang Y H, Jeon J M, Yoo J H, Kim M C, Park C Y, Jeong J C, Moion B C, Lee J H, Yoon H W, Lee S H, Chung W S, Lim C O, Lee S Y, Hong J C, Cho M J. Pathogen- and NaCl-induced expression of the SCaM-4 promoter is mediated in part by a GT-1 box that interacts with a GT-1-like transcription factor. *Plant Physiology*, 2004, 135(4): 2150-2161

欢迎订阅 2020 年《果树学报》

《果树学报》是中国农业科学院郑州果树研究所主办的国家级学术期刊, 分别被有关权威期刊评价机构评为中国精品科技期刊、中国农林水产类权威学术期刊、中文园艺学核心期刊、中国科技核心期刊, 已被中国科学引文数据库来源期刊(核心库)、美国化学文摘(CA)、英国CABI等20余种国内外重要数据库收录。2018年10月《中国科技期刊引证报告》(核心版)中本刊总被引频次2659, 影响因子为1.218; 12月中国科学文献计量评价研究中心(中国知网)中本刊复合影响因子为1.696, 期刊综合影响因子为1.320。已成为国内外有影响的学术期刊之一。

本刊着重选发密切结合我国果树科研、教学、生产实际, 反映学科学术水平和发展动向的优秀稿件, 及时报道重大科研成果、阶段性成果和科研进展情况。栏目设置有种质资源·遗传育种·分子生物学、栽培·生理·生态、植物保护·果品质量与安全、贮藏·加工、专论与综述、技术与方法、新品种选育报告等。读者对象为果树学科的科研人员、高等农业院校师生及基层果树管理技术人员。

月刊, 定价20元, 全年12期共240元。邮发代号: 36-93, 国际代号BM/1107。

地址: 河南省郑州市未来路南端 中国农业科学院郑州果树研究所

邮编: 450009

电话: 0371-63387308

E-mail: guoshuxuebao@caas.cn

网址: www.fruitsci.cn

在线投稿: http://gskk.cbpt.cnki.net