

·专论与综述·

转录因子及其在植物干旱胁迫响应中的作用 *

王灵芝¹ 宋卫海² 王秀丽¹

(1 北京中医药大学中药学院 北京 100102 2 山东省农业管理干部学院 山东 济南 250100)

摘要 转录因子是能够结合某基因上游特异核苷酸序列上的蛋白质,活化后从胞质转位至胞核,通过识别和结合基因启动子区的顺式作用元件,启动和调控基因表达。真核生物在转录水平上的基因表达调控,影响和控制着细胞和生物个体的许多生物学过程。本文综述了转录因子的结构、分类以及其在植物干旱胁迫中发挥的作用。

关键词 转录因子 植物 干旱胁迫

中图分类号:Q948,Q756 文献标识码:A 文章编号:1673-6273(2012)16-3178-04

Transcription Factors: Structure, Classification and the Function in Plant Response to Drought Stress*

WANG Ling-zhi¹, SONG Wei-hai², WANG Xiu-li¹

(1 School of Chinese material medica, Beijing University of Chinese medicine, Beijing, 100102, China;

2 Shandong agricultural administrators college, Jinan, 250100, China)

ABSTRACT: Transcription factors can combine with the specific nucleotide sequence upstream from target genes, activating or repressing the gene expression level. The regulation of gene expression in transcription level controls many biological processes. In this paper, the structure and classification of transcription factor were reviewed and the role of transcription factors in drought-tolerance of plants was also discussed.

Key words: Transcription factor; Plant; Drought stress

Chinese Library Classification(CLC): Q948, Q756 Document code: A

Article ID:1673-6273(2012)16-3178-04

干旱胁迫会对高等植物的生长发育造成严重危害,导致作物产量降低,品质下降。在植物应对干旱的信号转导系统中,转录因子发挥了重要的作用,成为改良植物抗逆性的重要改造位点。自1987年玉米转录因子的首次克隆鉴定以来,从各种高等植物中分离出的与胁迫反应和生长发育相关的转录因子已达数百种。转录因子的作用与其特殊的蛋白结构是分不开的。

1 转录因子的结构

1.1 DNA 结合区

DNA 结合区 (DNA-binding domain) 是指转录因子识别 DNA 顺式作用元件并与之结合的一段氨基酸序列,相同类型转录因子 DNA 结合区的氨基酸序列较为保守。植物转录因子中比较典型的 DNA 结合区有 bZIP 结构域、锌指结构域、MADS 结构域、MYC 结构域、MYB 结构域、Homeo 结构域以及 AP2/EREBP 结构域等^[1]。

1.2 转录调控区

同类转录因子的主要区别在于它们的转录调控区(transcription regulation domain)各不相同,转录调控区包括转录激活区(transcription activation domain)和转录抑制区(transcription repression domain)两种,它们决定着转录因子功能的差异^[2]。从

动物和酿酒酵母的转录因子中鉴定了大量不同类型的转录激活区,它们一般包含 DNA 结合区以外的 30~100 个氨基酸残基,且有时一个转录因子可含 1 个以上的转录激活区。转录抑制区也是转录调控的重要位点,虽然有许多实验结果显示转录因子中有转录抑制区的存在,但其结构和作用机理有待进一步探讨。转录因子抑制区的作用方式可能有 Ⅰ)与启动子的相关位点结合后,能够阻止其他转录因子与该启动子结合 Ⅱ)通过对其他转录因子的抑制作用进而阻止转录 Ⅲ)通过某种方式改变 DNA 的高级结构使靶基因的转录不能进行。

1.3 核定位信号区

核定位信号区(nuclear localization signal, NLS)是转录因子中富含精氨酸和赖氨酸残基的核定位区域,转录因子进入细胞核的过程受该区段控制^[3]。此外,不同转录因子中 NLS 的数目有所不同,一个转录因子可含 1 至数个 NLS 功能区,它们不规则的分布在转录因子中,部分转录因子的 NLS 还存在于其他功能区域内。

1.4 寡聚化位点

寡聚化位点(oligomerization site)是不同转录因子借以发生相互作用的功能域。它们的氨基酸序列很保守,大多与 DNA 结合区相连并形成一定的空间构象,如 bZIP 类的转录因子的寡

* 基金项目 国家自然科学基金青年基金项目(81102750)

作者简介:王灵芝(1974-),女,博士,讲师,主要研究方向:生物制药工程,

E-mail: yanyan30186@gmail.com, Tel: 010-84738621

(收稿日期:2012-02-03 接受日期:2012-02-28)

聚化区包括 1 个拉链结构,而 b/HLH 型转录因子含有螺旋-环-螺旋结构,MADS 转录因子的寡聚化区则形成两个 α 螺旋和两个 β 折叠。

2 转录因子的分类与生物学功能

转录因子与基因的转录起始密切相关,转录因子的分类主要是依据 DNA 结合域不同分为近 60 个家族,如 bZIP 家族、AP2/EREBP 家族、WRKY 家族、NAC 家族和 MYB 家族等^[4]。另外还可以通过其结构域中氨基酸残基的数量和位置划分为几个亚类,比较常见的是根据半胱氨酸(C)和组氨酸(H)残基的数目和位置,将含锌指结构域的转录因子分为 C2H2、C2HC、C2C2、C2HCC2C2、C2C2C2C2 等亚类^[5]。目前研究表明,bZIP 家族、AP2/EREBP 家族、WRKY 家族、NAC 家族和 MYB 家族等^[6]转录因子家族与干旱逆境中基因的表达调控密切相关。

2.1 AP2/EREBP 类转录因子家族

AP2/EREBP(APETALA2/ethylene-responsive element binding proteins)是一个起源古老植物所特有的转录因子超家族,它含有 1 个或 2 个由约 60-70 个氨基酸残基组成的非常保守的 DNA 结合域,即 AP2/ERF 结构域。根据 AP2/ERF 结构域的数目,AP2/EREBP 转录因子可以分为 2 个亚家族:AP2 亚家族(具有 2 个 AP2/ERF 结构域)和 EREBP 亚家族(具有 1 个 AP2/ERF 结构域)。AP2 亚族转录因子有调控花、胚珠和种子发育的功能,而 EREBP 亚族转录因子(包括 DREB 类和 ERF 类)的主要功能是调节植物对激素(乙烯和 ABA 等)、病原和胁迫(低温、干旱及高盐)等的应答反应^[7]。

关于 AP2/EREBP 转录因子家族与逆境相关有很多报道,如 Vander Fits^[8]等在 2001 年发现 ERF 转录因子家族的 OCRA3 基因过量表达可以提高植物对多盐害的抵御能力,DREB 转录因子作为研究的最为充分和详细的 AP2/EREBP 基因,在提高植物耐寒性方面发挥了重要的作用,将 DREB 转录因子转入拟南芥、烟草、玉米、苜蓿等植物中均获得了良好的效果^[9]。研究表明,DREB 转录因子可以激活一系列下游功能基因的表达,比如 LEA 蛋白、RD 蛋白等。

2.2 bZIP 转录因子家族

目前研究表明,bZIP(basic leucine zipper)转录因子家族在动植物及微生物中普遍存在,是一类成员较多的转录因子家族^[10]。其在植物对干旱逆境中起重要的作用,已经证明小麦、番茄、拟南芥和水稻中的一些 bZIP 家族与干旱密切相关,如 AREB/ABF 是可以与 ABRE 结合的 bZIP 类转录因子,可激活干旱胁迫下的 ABA 依赖基因的表达。bZIP 转录因子家族的识别核心序列是含 ACGT 的顺式作用元件如 CACGTG (G 盒)、GACGTC (C 盒)、TACGTA (A 盒)等,且这些作用元件存在于许多受光或 ABA 诱导的基因的启动子区,特别是 G 盒因子作用更为明显,大多受 ABA、生长素、茉莉酸、水杨酸诱导的基因的启动子区中都存在 G 盒。

2.3 MYB 转录因子家族

MYB(myb avian myeloblastosis viral oncogene homolog)转录因子家族是植物最大的转录因子家族之一,调控着许多重要基因的表达,其最早是在拟南芥和玉米中发现,目前对这个家族的了解是该家族都有一个约 51 或 52 个氨基酸的 MYB 结构域,这个结构域具有高度保守的氨基酸残基和间隔序列,N

端高度保守是 MYB 转录因子家族的共同特征^[11]。根据 MYB 结构域数目的不同,植物中的 MYB 转录因子可简单的分为三个亚类(R1-MYB、R2R3-MYB 和 R1R2R3-MYB)。只含有一个 MYB 结构域的 MYB 蛋白亚类,例如拟南芥中的 LHY、CCA1 和 CPC1 蛋白,玉米中的 IP1 蛋白,这类蛋白可能是一类重要的端粒结合蛋白,它在维持染色体结构的完整性和调节基因转录方面起重要作用;含有三个 MYB 结构域的亚类成员与动物、真菌中的 R1R2R3-MYB 蛋白高度同源,例如拟南芥中的 MYB3R1 和 MYB3R4 等蛋白,这类蛋白主要参与细胞周期的调控和调节细胞的分化,也有报道表明它也参与植物的抗逆反应,但绝大多数是含有两个 MYB 结构域的 MYB 蛋白。目前已在拟南芥、水稻和玉米中发现存在大量的 MYB 转录因子,它们广泛参与植物次生代谢的调控,对激素和环境因子的应答,并对细胞分化、器官的形成、植物叶片的形态建成及抗病具有重要的调节作用。

2.4 NAC 转录因子家族

植物特有的 NAC 转录因子数量众多,广泛分布于陆生植物中,构成了最大的转录因子家族之一^[12]。NAC 家族的命名源于矮牵牛 NAM (No Apical Meristem)和拟南芥 ATAF1、ATAF2 以及 CUC2(cup-shaped cotyledon)基因^[13]。NAC 转录因子在多个生长发育和胁迫应答过程中发挥着重要作用,已成为当前植物基因功能及表达网络调控研究中的热点^[14]。

2.5 WRKY 类转录因子家族

WRKY 家族是植物特有的一类转录因子家族,因含有由 WRKYGQK 7 个氨基酸组成的保守序列而得名,在拟南芥中共发现了 74 个成员^[15]。WRKY 蛋白能与 TTGAC 序列(又称 W-box)专一结合调节基因转录,其表达主要受病原菌、损伤和信号分子水杨酸的诱导。许多研究发现,WRKY 蛋白在干旱逆境中起作用,如干旱胁迫的水稻茎、旗叶、穗中,一部分 WRKY 蛋白受干旱胁迫诱导上调表达^[16]。

3 转录因子与植物抗旱的研究现状

研究表明,同一个转录因子可以调控一系列的基因表达,这是因为这些基因的启动区域通常含有相同的顺式作用元件,植物耐旱相关基因也是这样,很多与干旱逆境相关的基因表达受到少数几个转录因子调控,这些转录因子基因的过表达可以提高植物对干旱逆境的适应能力。耐旱是一个复杂的性状,比较适合遗传改造策略为转入一个转录因子来激活一系列的下游基因的表达,或同时将几个基因构建到同一载体。因此应用转录因子提高植物的耐旱性研究已经成为当今的研究热点。干旱逆境胁迫会导致植物细胞脱水,造成细胞生理功能紊乱,严重时会造成细胞质壁分离,导致细胞死亡。通过转基因技术转入与耐旱相关的转录因子基因可以提高植物的耐旱性(表1),如导入拟南芥植株的 DREB1A 和 DREB2A 基因过表达,植株耐旱性得到大幅提高^[26];将玉米中 DREB1/CBF 转录因子转入拟南芥中,可以显著提高转基因植株的耐旱性^[27];Aharoni 等^[28]研究 AP2/EREBP 家族的 SHN1/WIN1 转录因子在拟南芥中表达情况,同样发现转入 SHN1/WIN1 转录因子的植株耐逆境能力要优于野生植株。目前耐干旱研究中应用较多的转录因子多为 bZIP 转录因子家族、MYB 转录因子家族和 ERF 转录因子家族以及 WRKY 转录因子家族。

表 1 近年来通过导入转录因子基因提高转基因植物耐旱性的例子

Table 1 Selected transgenic plants with improved drought tolerance by transferring transcription factor (TF) genes

TF name	Transgenic	Origin	Year`
AtNF-YB1	<i>Arabidopsis</i>	<i>Arabidopsis</i>	2007(Nelson et al.) ^[17]
ZmNF-YB2	<i>Arabidopsis</i> , <i>Zea mays</i>	<i>Zea mays</i>	2007 (Nelson et al.) ^[17]
SNAC1	<i>Oryza sativa</i>	<i>Oryza sativa</i>	2006 (Hu et al.) ^[18]
OsMYB3R-2	<i>Arabidopsis</i>	<i>Oryza sativa</i>	2007(Dai et al.) ^[19]
TSRF1	<i>Oryza sativa</i>	<i>Solanum lycopersicum</i>	2010 (Quan et al.) ^[20]
AtMYB60	<i>Arabidopsis</i>	<i>Arabidopsis</i>	2005 (Cominelli et al.) ^[21]
SHN1/WIN1	<i>Arabidopsis</i>	<i>Arabidopsis</i>	2004 (Aharoni et al.) ^[22]
ABF3	<i>Oryza sativa</i> , <i>Arabidopsis</i>	<i>Zea mays</i>	2005 (Oh et al.) ^[23]
CAZFP1	<i>Arabidopsis</i>	<i>Capsicum annum</i>	2004 (Kim et al.) ^[24]
AtDREB1A	<i>Arabidopsis</i>	<i>Arabidopsis</i>	1999 (Kasugal et al.) ^[25]

4 展望

近年来,高等植物转录因子的研究进展迅速,特别是对转录因子结构与功能研究取得了快速的进展^[29]。随着分子生物学研究的深入,针对转录因子的研究重点已经从功能研究转到转录因子具体的作用机制上来,比如与其相互作用的顺式作用元件的发现以及其在信号转导通路中的具体位置研究。在基础研究上的进展有助于在转基因的应用方面提供更多的背景资料。对转录因子的结构与功能的分析鉴定,是阐明在各种条件下基因调控机理的重要内容之一,揭示转录因子之间及它们与DNA之间相互作用的机制,就可通过基因工程技术人为地改变转录因子基因的表达,从而控制一系列靶基因的表达,达到高效改良植物性状和品质的目的。DREB基因功能的深入阐明就诞生了一大批耐旱性能大幅度提高的转基因植物。因此,针对转录因子仍然需要大量细致的研究,才能让科技工作者在深入了解的基础上,应用基因工程技术获得符合人们期望的转基因植物品种。

参 考 文 献(References)

[1] 刘强,张贵友,陈受宜. 植物转录因子的结构与调控作用[J]. 科学通报, 2000, 45:1465-1474
Liu Qiang, Zhang Gui-you, Chen Shou-yi. Progress in structure and regulatory function of plant transcription factor [J]. Chinese Sci Bull, 2000, 45:1465-1474

[2] Patikoglou G. Eukaryotic transcription factor-DNA complex [J]. Annu Rev Biophys Biomol Struct, 1997, 26: 289-325

[3] 黄泽军,黄荣峰,黄大昉. 植物转录因子功能分析方法[J]. 农业生物技术学报, 2002,10: 295-230
Huang Ze-jun, Huang Rong-feng, Huang Da-fang. Functional analysis of plant transcription factors [J]. Journal of agricultural biotechnology, 2002, 10:295-230

[4] 李洁. 植物转录因子与基因调控 [J]. 生物学通报, 2004, 39: 9-11
Li Jie. Plant transcription factors and its function in gene regulation [J]. Bulletin of Biology, 2004, 39:9-11

[5] 黄骥,王建飞,张红生. 植物 C2H2 型锌指蛋白的结构和功能 [J]. 遗传, 2004, 26(3) :414-418

Huang Ji, Wang Jian-fei, Zhang Hong-sheng. Structure and function of plant C2H2 zinc finger protein [J]. Hereditas (Beijing), 2004, 26(3): 414-418

[6] Singh KB, Foley RC, Luis OS. Transcription factors in plant defense and stress responses [J]. Curr Opin Plant Biol, 2002, 5:430-446

[7] 赵利锋,柴团耀. AP2/EREBP 转录因子在植物发育和胁迫应答中的作用[J]. 植物学通报, 2008, 25:89-101
Zhao Lif-eng, Chai Tuan-yao. Role of AP2/EREBP family of transcription factors in development and stress response of plants [J]. Chinese bulletin of botany, 2008, 25:89-101

[8] Vander Fits L, Memelink J. The jasmonate-inducible AP2/ERF-domain transcription factors ORCA3 activates gene expression via interaction with a jasmonate-responsive promoter element [J]. Plant J, 2001, 25:43-53

[9] Agarwal PK, Agarwal P, Reddy MK, et al. Role of DREB transcription factors in abiotic and biotic stress tolerance in plants [J]. Plant Cell Rep, 2006, 25:1263-1274

[10] 杨颖,高世庆,唐益苗,等. 植物 bZIP 转录因子的研究进展 [J]. 麦类作物学报, 2009, 29 :730-737
Yang Ying, Gao Shi-qing, Tang Yi-miao, et al. Advance of bZIP transcription factors in plants [J]. Journal of tritceae crops, 2009, 29: 730-737(In Chinese)

[11] 刘蕾,杜海,唐晓凤,等. MYB 转录因子在植物抗逆胁迫中的作用及其分子机理 [J]. 遗传, 2008, 30(10):1265-1271
Liu Lei, Du Hai, Tang Xiao-feng, et al. The roles of MYB transcription factors on plant defense response and its molecular mechanism [J]. Hereditas (Beijing), 2008, 30(10):1265-1271

[12] Duval M, Hsieh TF, Thomas TL. Molecular characterization of AtNAM: a member of the Arabidopsis NAC domain superfamily [J]. Plant Mol Biol, 2002, 50:237-248

[13] Souer E, van Houwelingen A, Kloos D. The no apical meristem gene of Petunia is required for pattern formation in embryos and flowers and is expressed at meristem and primordia boundaries [J]. Cell, 1996, 85:159-170

[14] 彭辉,于兴旺,成慧颖,等. 植物 NAC 转录因子家族研究概况 [J]. 植物学报, 2010, 45 : 236-248

- Peng Hui, Yu Xing-wang, Chen Hui-ying et al. A survey of functional studies of the plant-specific NAC transcription factor family [J]. Chines bulletin of botany, 2010, 45:236-248
- [15] Wu KL, Guo ZJ, Wang HH, et al. The WRKY family of transcription factors in rice and Arabidopsis and their origins [J]. DNA Res, 2005,12 : 9-26
- [16] Zhou JL, Wang XF, Jiao YL, et al. Global genome expression analysis of rice in response to drought and high-salinity stresses in shoot, flag leaf, and panicle [J]. Plant Mol Biol, 2007, 63:591-608
- [17] Nelson DE, Repetti PP, Adams TR, et al. Plant nuclear factor Y (NF-Y) B subunits confer drought tolerance and lead to improved corn yields on water-limited areas [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2007, 16: 16450-16455
- [18] Hu H, Dai M, Yao J, et al. Overexpressing a NAM, ATAF, and CUC (NAC) transcription factor enhances drought resistance and salt tolerance in rice [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2006, 103:12987-12992
- [19] Dai X, Xu Y, Ma Q, et al. Overexpression of an R1R2R3 MYB gene, OsMYB3R-2, increases tolerance to freezing ,drought , and salt stress in transgenic Arabidopsis [J]. Plant Physiol, 2007, 143:1739-1751
- [20] Quan R, Hu S, Zhang Z, et al. Overexpression of an ERF transcription factor TSRF1 improves rice drought tolerance [J]. Plant Biotechnol J, 2010, 8 (4): 476-488
- [21] Cominelli E, Galbiati M, Vavasseur A, et al. A guard-cell-specific MYB transcription factor regulates stomatal movements and plant drought tolerance [J]. Curr Biol, 2005, 15(13): 1196-1200
- [22] Aharoni A, Dixit S, Jetter R, et al. The SHINE clade of AP2 domain transcription factors activates wax biosynthesis, alters cuticle properties, and confers drought tolerance when overexpressed in Arabidopsis [J]. Plant cell, 2004,16(9): 2463-2480
- [23] Oh SJ, Song SI, Kim YS, et al. Arabidopsis CBF3/DREB1A and ABF3 in transgenic rice increased tolerance to abiotic stress without stunting growth [J]. Plant physiol 2005, 138(1): 341-351
- [24] Kim SH, Hong JK, Lee SC, et al. CAZFP1, Cys2/His2-type zinc-finger transcription factor gene functions as a pathogen-induced early-defense gene in Capsicum annuum [J]. Plant Mol Biol, 2004, 55 (6): 883-904
- [25] Kasuga M, Liu Q, Miura S, et al. Improving plant drought, salt and freezing tolerance by gene transfer of a single stress-inducible transcription factor [J]. Nat Biotechnol, 1999, 17(3):287-291
- [26] 刘强 赵南明. DREB 转录因子在提高植物抗逆性中的作用[J].科学通报, 2000, 45:11-17
Liu Qiang, Zhao Nan-ming. Functions of DREB transcription factors in plant defense responses [J]. Chinese science bulletin, 2000, 45: 11-17 (In Chinese)
- [27] Qin F, Sakuma Y, Li J. Cloning and functional analysis of a novel DREB 1/CBF transcription factor involved in cold-responsive gene expression in Zea mays L [J]. Plant Cell Physiol, 2004, 45: 1042-1052
- [28] Aharoni A, Dixit S, Jetter R, et al. The SHINE clade of AP2 domain transcription factors activates wax biosynthesis ,alters cuticle properties, and confers drought tolerance when overexpressed in Arabidopsis [J]. Plant Cell, 2004, 16:2463-2480
- [29] 陈霞 ,罗世巧 ,段翠芳,等. 高等植物转录因子研究进展[J].安徽农学通报, 2008, 14(9):48-52
Chen Xia, Luo Shi-qiao, Duan Cui-fang et al. Research advance on the transcription factors in higher plants [J]. Anhui agricultural science bulletin, 2008, 14(9):48-52

(上接第 3169 页)

- Tian Zhen, Wang Ping, Dai Li-na, et al. Investigation of the blood condition of among 3~6 children of Tianjin [J]. Chinese Journal of Child Health Care, 2007, 15(1): 76-78
- [10] KM Flegal, MD Carroll, RJ Kuczmarski, et al. Overweight and obesity in the United States: prevalence and trends, 1960± 1994 [J]. International Journal of Obesity, 1998,22:39-47
- [11] 侯冬青 程红 ,米杰 ,等.北京 3~ 6 岁儿童体质指数及腰围与血压的关系[J].中国儿童保健杂志, 2010,18(6):453-455
Hou Dong-qing, Cheng Hong, Mi Jie, et al. Association between blood pressure and BMI, waist circumference among children aged 3 ~6 years in Beijing[J].Chinese Journal of Child Health Care, 2010,18 (6):453-455
- [12] F Tesfaye1, NG Nawi, H Van Minh, et al. Association between body mass index and blood pressure across three populations in Africa and Asia[J]. Journal of Human Hypertension, 2007,21:28-37
- [13] M.Behjati, K.Barkhordari, M.H.Lookzadeh. The Relation between Blood Pressure and Body Mass Index in Iranian School Age Children [J]. IJMS, 2006,31(1):33-36
- [14] Mary T. Story, Dianne R. Neumark-Stzainer, et al. Management of Child and Adolescent Obesity: Attitudes, Barriers, Skills, and Training Needs Among Health Care Professionals[J]. Pediatrics, 2002,110: 210-214
- [15] 张新亚 ,刘丽莉 ,芦云娥 ,等.小儿肥胖与成人相关疾病的研究进展 [J].现代预防医学,2008,35(23):4602-4603
Zhang Xin-ya, Liu Li-li, Lu Yun-e, et al. Progress in study of association of children obesity and adult relative disease [J].Modern Preventive Medicine, 2008,35(23):4602-4603