

# 东亚砂藓 bZIP 转录因子 *RjbZIP* 基因的克隆及表达分析

沙 伟,张梅娟,刘 博,徐红红

(齐齐哈尔大学 生命科学与农林学院,黑龙江 齐齐哈尔 161006)

**摘要:**为研究 bZIP 转录因子在苔藓植物中的生物学功能,以东亚砂藓转录组测序获得的一个与 bZIP 转录因子同源性较高的基因片段为基础,采用 RT-PCR 技术克隆得到该基因的 cDNA 全长序列,命名为 *RjbZIP*。该基因 cDNA 全长为 1 477 bp,包含 1 个 1 422 bp 的开放阅读框,编码 473 个氨基酸,预测蛋白分子量为 5.114 kDa,等电点为 6.97。*RjbZIP* 蛋白属于不稳定蛋白,无跨膜区和信号肽结构,亚细胞定位于细胞核。该蛋白含有典型的 bZIP 结构域,该结构域包含一个亮氨酸拉链区,一个碱性结构域和一个谷氨酰胺丰富区。实时荧光定量 PCR 分析显示,在快速脱水、缓慢脱水和脱水后复水处理过程中,东亚砂藓 *RjbZIP* 基因均能被诱导表达,且对脱水后复水的反应更为迅速,推测该基因参与东亚砂藓抵抗逆境胁迫的应答,为后续进一步研究其功能特征奠定了基础。

**关键词:**东亚砂藓;bZIP 转录因子;*RjbZIP* 基因;基因克隆;表达分析

中图分类号:Q78 文献标识码:A 文章编号:1000-7091(2015)04-0013-08

doi:10.7668/hbnxb.2015.04.003

## Cloning and Expression Analysis of a bZIP Transcription Factor Gene, *RjbZIP*, from *Racomitrium japonicum*

SHA Wei,ZHANG Mei-juan,LIU Bo,XU Hong-hong

(College of Life Science and Agriculture and Forestry,Qiqihar University,Qiqihar 161006,China)

**Abstract:**In order to study biological function of bZIP transcription factor in bryophytes,a full length cDNA sequence of bZIP transcription factor was cloned from *Racomitrium japonicum* using RT-PCR,named *RjbZIP*. The full length of *RjbZIP* cDNA sequence was 1 477 bp,containing a 1 422 bp open reading frame (ORF),and encoding a protein of 473 amino acids,molecular weight was 5.114 kDa and theoretical pI was 6.97. The predicted *RjbZIP* protein belonged to unstable protein,and located in nuclues without transmembrane structure and signal peptide. The protein contained a typical structure of bZIP domain,including one leucine zipper motif,one basic domain and one glutamine rich. domain. The quantitative RT-PCR results showed that *RjbZIP* gene could express in the proceed of quick dehydration,slow dehydration and rehydration,and its transcriptional responses subject to rehydration was the most sensitive. Therefore,the *RjbZIP* gene was speculated to participate the stress reaction of *R. japonicum*,and the results laid the foundations for the further study on its function.

**Key words:***Racomitrium japonicum*;bZIP transcription factor;*RjbZIP* gene;Gene cloning;Expression analysis

苔藓植物广泛分布于世界各地,种数仅次于被子植物,是植物王国的第二大家族<sup>[1]</sup>。在长期生物进化历程中,苔藓植物中的许多种类能在极端环境中生存,如对长期干燥和冰冻均能耐受,代表种类就有东亚砂藓(*Racomitrium japonicum*)。东亚砂藓为紫萁藓科(Grimmiaceae)砂藓属(*Racomitrium*)植物,生于岩面、岩面薄土或砂地面上,在中国南北多省区广泛分布<sup>[2]</sup>,具有耐旱能力特别强的优点。近年

来,一些学者对东亚砂藓的耐旱性进行了相关的研究,取得了一定进展,但多是一些基础方面的研究。因此,从分子生物学水平上研究东亚砂藓耐旱性相关基因的功能,对揭示苔藓植物的耐旱机制具有重要的理论和应用价值。

碱性亮氨酸拉链蛋白(Basic leucine zipper protein,bZIP)转录因子是普遍存在于动物、植物和微生物等真核生物中最保守的一类转录因子。植物中的

收稿日期:2015-05-20

基金项目:黑龙江省自然科学基金重点项目(ZD201408);国家自然科学基金项目(31070180;31270254)

作者简介:沙 伟(1963-),女,黑龙江齐齐哈尔人,教授,博士,博士生导师,主要从事苔藓植物遗传学和分子生物学研究。

bZIP 转录因子所占总数比重较大,且在不同植物中所含基因家族成员数量各不相同,如拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中有 110 个 bZIP 转录因子,玉米(*Zea mays*)238 个,大豆(*Glycine max*)176 个,水稻(*Oryza sativa*)127 个<sup>[3]</sup>。bZIP 转录因子的主要特征是含有典型的可与 DNA 结合并与之形成二聚体的 bZIP 结构域,该结构域的特点为:一是在亮氨酸拉链结构域的 N 末端由约 20 个氨基酸组成的碱性结构域,能与专一的 DNA 相互作用,起到核定位作用<sup>[3-5]</sup>;二是亮氨酸拉链结构域的典型特征是每 7 个氨基酸的最后一位为亮氨酸。亮氨酸拉链会形成一个两亲的  $\alpha$ -螺旋结构,参与 bZIP 蛋白与 DNA 结合前的二聚体作用<sup>[3,5-6]</sup>。此外,一些植物的 bZIP 蛋白还有一个或多个结构域,可能与转录激活结构域相互作用负责加强转录,如谷氨酰胺、脯氨酸和酸性氨基酸丰富区<sup>[3,5,7]</sup>。

研究表明,植物 bZIP 转录因子参与多种生物学过程,除器官和组织的分化<sup>[8-10]</sup>、细胞伸长<sup>[11-12]</sup>、氮/碳平衡控制<sup>[13-14]</sup>、病菌防御<sup>[15-16]</sup>、能量代谢<sup>[17]</sup>、无折叠蛋白质应答<sup>[18]</sup>、激素和糖信号转导<sup>[19]</sup>和光响应<sup>[20]</sup>等外,还参与了多种生物和非生物胁迫应答反应,如干旱、高盐、ABA、低温等<sup>[21-30]</sup>。截至目前,关于 bZIP 转录因子功能的研究多集中于拟南芥、水稻、玉米、大豆等植物,对苔藓植物的研究很少。鉴于植物 bZIP 转录因子在植物生长发育、逆境胁迫应答方面有重要作用,本研究以东亚砂藓为材料,以东亚砂藓转录组测序中获得的与 bZIP 转录因子同源性较高的基因片段为基础,克隆其全长 cDNA 序列,并对其生物信息学和脱水及复水过程中的表达模式进行了分析,为进一步研究该基因的功能以及深入研究苔藓植物逆境响应机制奠定基础。

# 1 材料和方法

## 1.1 试验材料及处理

东亚砂藓采于黑龙江省五大连池风景区石龙。东亚砂藓配子体经 0.02% 的升汞处理 45 ~ 60 s 后,置于原丝体诱导培养基 (MS + 0.2% 2,4-D) 上获得大量原丝体,再将原丝体置于配子体诱导培养基 (Beneck) 上,获得大量均一、优质化的组培苗。试验所用材料均为组培苗。

待组培苗长到高约 1.5 cm 时,选取生长旺盛、大小一致的植株,用镊子将附着根部的培养基快速去除,放入平皿中用于试验。植株分 3 部分处理:一是用硅胶进行快速脱水处理,处理时间为 10,20,30,60 min;二是于自然状态下进行缓慢脱水处理,

处理时间为 1/4,1/2,1,2,3 d;三是将快速脱水和缓慢脱水的材料同时进行复水处理,处理时间为 1 ~ 3 d。未经处理的材料作为对照 (CK)。以上样品取材后,于液氮中速冻, - 80 ℃ 冰箱保存备用。

## 1.2 试验方法

1.2.1 总 RNA 的提取及 cDNA 的合成 采用改良的 SDS 法<sup>[31-32]</sup>提取以上处理时间点的东亚砂藓总 RNA,并进行琼脂糖凝胶电泳验证其完整性。将总 RNA 纯化后,参照 Promega 公司逆转录酶 M-MLV 说明书,以 Oligo (dT)<sub>15</sub> 为引物合成 cDNA 第一链,用于基因的克隆及表达分析。

1.2.2 *RjbZIP* 基因的克隆、酶切鉴定及测序 将获得的东亚砂藓 EST 序列在 NCBI 上进行 Blast 比对,取与 bZIP 转录因子相似性最高的包含完整开放阅读框 (ORF) 的全长序列,利用引物设计软件 Primer 5.0 设计 1 对特异引物 *RjbZIP*-F 和 *RjbZIP*-R (表 1),以 cDNA 为模板,从东亚砂藓中扩增该基因的全长序列,命名为 *RjbZIP*。将所得目的条带进行回收,与 pMD18-T 载体连接过夜,转化大肠杆菌 DH5 $\alpha$  感受态细胞。通过蓝白斑及 PCR 筛选阳性单克隆菌落,并将提取获得的重组质粒进行 *Sal* I 和 *Eco* R I 双酶切鉴定,检测是否含有预期分子量大小的片段。经 PCR 反应和双酶切鉴定后的阳性单克隆菌液由北京华大基因公司测序。

1.2.3 *RjbZIP* 基因的生物信息学分析 利用 ProtParam 软件分析氨基酸的基本理化特性;用 SignalP 4.1 进行信号肽预测;用 TMpred 预测该蛋白序列的跨膜结构域;利用 ProtScale 预测氨基酸序列的亲/疏水性;用 PSORT Prediction 对蛋白进行亚细胞定位预测;用 NCBI 中的 BlastX 和 Conserved Domains 对蛋白序列进行同源性比对和结构域预测;利用 Clustal 2.0 和 MEGA 5.0 软件进行系统进化树的构建。

1.2.4 *RjbZIP* 基因的实时荧光定量 PCR 分析 根据克隆得到的东亚砂藓 *RjbZIP* 基因设计实时荧光定量 PCR 引物 *RjbZIP*-qF 和 *RjbZIP*-qR,同时以东亚砂藓 *Actin* 基因为内参基因,引物为 *Actin*-F 和 *Actin*-R (表 1)。

表 1 *RjbZIP* 基因克隆及实时荧光定量 PCR 所用引物  
Tab.1 Primers for cloning and qRT-PCR of *RjbZIP*

用途 Description	引物名称 Primer name	引物序列 (5' - 3') Primer sequence
ORF 扩增	<i>RjbZIP</i> -F	CTCGACTAAGACGTGATGGAGGGACT
Amplification of ORF	<i>RjbZIP</i> -R	GAATTCGACAGATGTGCTAACGACGGT
荧光定量 PCR	<i>RjbZIP</i> -qF	AGCAATGCTGCTCGGCGGCATC
Real-time	<i>RjbZIP</i> -qR	GACGTCCACCGCCTCCTGCATC
RF-PCR	<i>Actin</i> -F	GGCGATTCAAGCAGTGTT
	<i>Actin</i> -R	TCACTGCGTCCGTCAAGT

参照 Bio-Rad 公司的 SsoFast EvaGreen supermix 试剂盒说明书,以各处理样品 cDNA 为模板进行 qRT-PCR,扩增条件为:95 ℃ 预变性 30 s;95 ℃ 变性 5 s,58 ℃ 退火 10 s,72 ℃ 延伸 30 s,35 个循环;每个循环结束后采集荧光信号,溶解曲线分析温度为 65 ~ 95 ℃,每升高 0.5 ℃ 保温 5 s。扩增体系为: SsoFast EvaGreen supermix (2 ×) 10 μL,模板 2 μL (50 ng/μL),上下游引物各 0.6 μL (10 μmol/L),无菌水补至 20 μL。采用 2<sup>-ΔΔCt</sup> 法计算目的基因相对表达量。每个样品设 3 次重复。

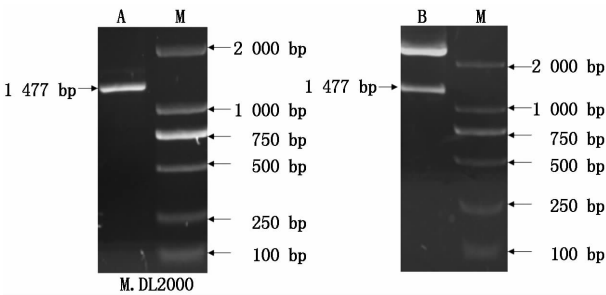
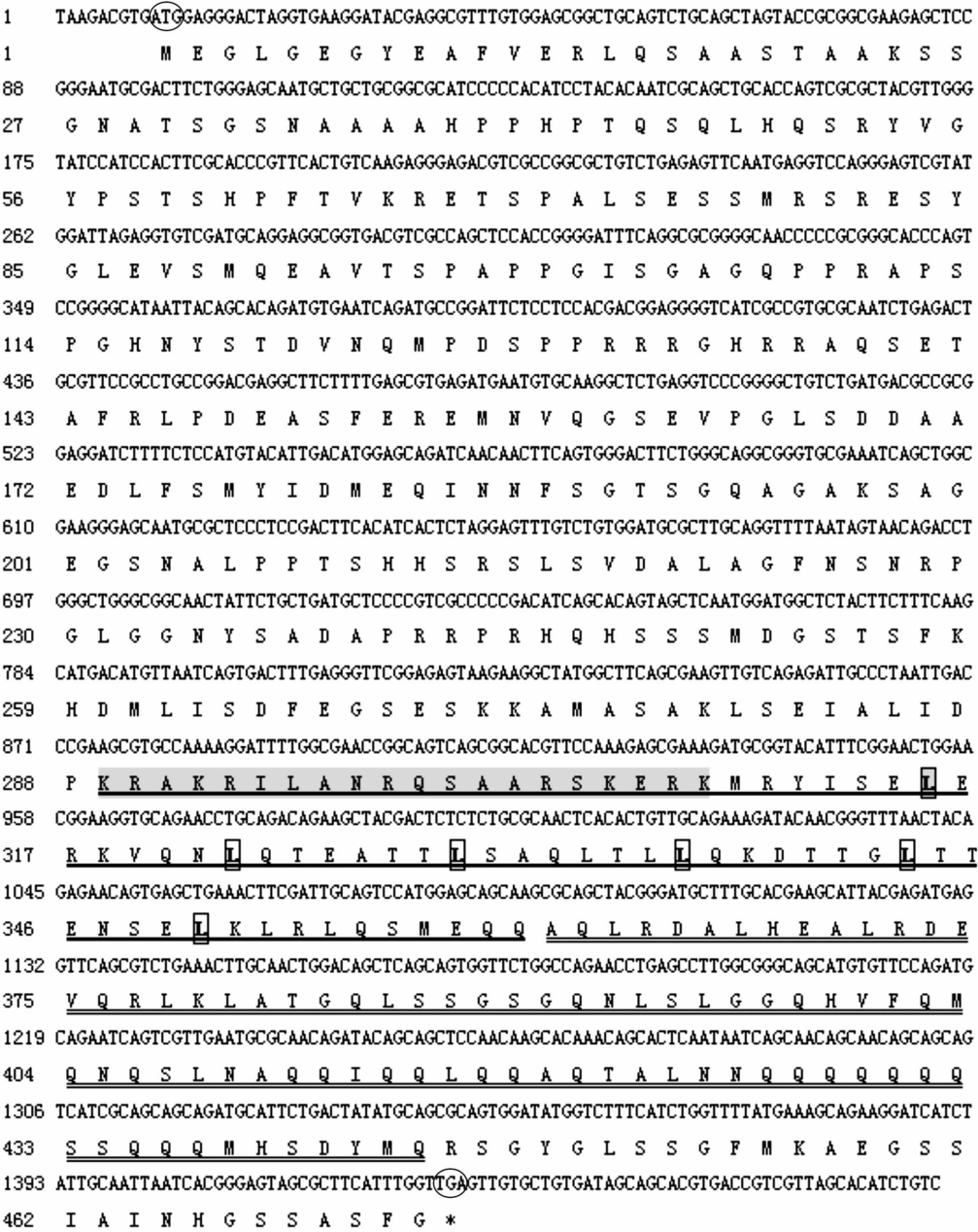


图 1 *RjbZIP* 基因 PCR 片段扩增结果 (A) 及重组质粒的酶切鉴定结果 (B)  
Fig.1 PCR product and recombinant plasmid digested by restriction endonuclease of *RjbZIP*



单下划线. bZIP 结构域;阴影. 碱性结构域;黑框. 亮氨酸重复序列;双下划线. 谷氨酰胺丰富区;  
圆圈. 起始密码子 ATG 和终止密码子 TGA。  
Single underline. bZIP domains;Shadow. The basic region;Black box. Leucin repeated sequence;  
Double underline. Glutamine-rich domain;Round box. Initiator codon ATG and terminator codon TGA.

图 2 *RjbZIP* 基因核苷酸序列和推导的氨基酸序列  
Fig.2 Nucleotide sequence and deduced amino acid sequence of *RjbZIP*

## 2 结果与分析

### 2.1 *RjbZIP* 基因 cDNA 全长序列的获得及生物信息学分析

以东亚砂藜 *RjbZIP* 基因全长片段设计的引物,经 RT-PCR 扩增得到 1 条长约 1 477 bp 的 DNA 片段(图 1-A)。扩增得到的片段与 pMD18-T 载体连接、转化大肠杆菌,挑取阳性单克隆菌落进行 *Sal* I 和 *Eco*R I 双酶切鉴定,经检测含有预期分子量大小的 DNA 片段(图 1-B)。经测序验证,所得序列与预期片段大小一致,包含 1 个 1 422 bp 的开放阅读框,编码 473 个氨基酸,起始密码子为 ATG,终止密码子为 TGA(图 2)。

通过 ProtParam 分析其理化性质,推测 *RjbZIP*

蛋白分子量是 5.114 kDa,等电点(pI)为 6.97;不稳定系数为 59.71,属不稳定型蛋白(<40 蛋白稳定)。亲疏水性分析结果表明,该蛋白属于亲水性蛋白。SignalP 4.1 和 TMpred 预测该蛋白无信号肽且无跨膜区。PSORT Prediction 预测 *RjbZIP* 蛋白定位于细胞核中。利用 NCBI 中 Conserved Domains 对 *RjbZIP* 蛋白的氨基酸进行保守结构域分析,结果显示,*RjbZIP* 蛋白含有典型的 bZIP 结构域,属于 bZIP-1 亚族(图 3)。该结构域包含一个亮氨酸拉链区和由 20 个氨基酸组成的碱性结构域;亮氨酸拉链区与碱性结构域紧密相连,从 N 末端的第 289 位到 350 位,每隔 6 个氨基酸就有一个亮氨酸重复序列,且在其 C 末端还有一个谷氨酰胺丰富区,谷氨酰胺残基占 29.8%(25/84)(图 2)。

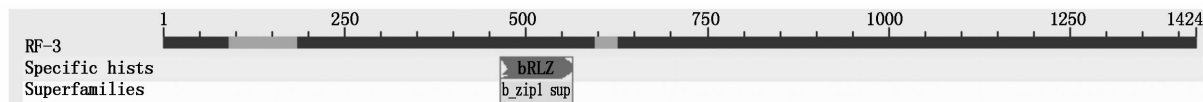


图 3 *RjbZIP* 蛋白功能域预测

Fig. 3 Domains prediction of *RjbZIP* protein

### 2.2 *RjbZIP* 蛋白的同源序列比对和系统进化树分析

通过 NCBI 的 BlastX 对东亚砂藜 *RjbZIP* 氨基酸序列进行一致性比对,发现它与拟南芥(NP\_172097.1、AAM62924.1、NP\_180695.1、NP\_001031457.1)、葡萄(XP\_002270784.1)、鹰嘴豆(XP\_004486898.1)、蒺藜苜蓿(XP\_003597529.1)、大豆(XP\_003546876.1、XP\_003543567.1)、黄瓜(XP\_004147651.1)和番茄(XP\_004240987.1、XP\_006350712.1)的一致性为 50%~57%。利用 DNAMAN 软件对这些物种进行多序列比对分析,结果显示,*RjbZIP* 与其他物种的 bZIP 氨基酸全序列在非保守域上存在较大变化,而在 bZIP 结构域上的保守性则较高,此现象符合转录因子的特征(图 4)。这些物种在 bZIP 结构域上的高保守性,说明它们可能有着共同的起源。

为进一步研究植物 bZIP 蛋白的进化关系,利用 MEGA 5.0 软件,将不同植物的 bZIP 蛋白构建系统进化树。由进化树可知(图 5),以上物种被聚为两大类,东亚砂藜 bZIP 单独聚为一类,其余物种的 bZIP 聚为一类,推测 bZIP 蛋白在不同物种中是由不同的分子进化途径产生的。

### 2.3 *RjbZIP* 基因的表达分析

为明确 *RjbZIP* 基因对脱水及复水的响应模式,采用实时荧光定量 PCR 对该基因在不同脱水及复水时间下的表达情况进行了分析。结果表明,在快速脱水处理过程中(图 6-A),随着胁迫时间的增加,

*RjbZIP* 基因的表达量呈升高趋势,于 60 min 时表达量最高,约为对照的 2.11 倍;快速脱水 30 min 时的表达量约为对照的 2 倍,与 60 min 时的表达量呈相当水平。在缓慢脱水处理过程中(图 6-B),*RjbZIP* 基因的表达在开始时呈升高的趋势,在脱水 1 d 时达到最高,约为对照的 4.6 倍,之后略有降低,呈相当水平。在快速脱水和缓慢脱水后复水处理过程中(图 6-C),*RjbZIP* 基因的表达量都呈下降趋势,但快速脱水后复水的表达量明显高于缓慢脱水后复水的表达量,在复水 4 d 时,表达量基本一致,呈相当水平。以上结果说明,东亚砂藜 *RjbZIP* 基因的转录受到脱水胁迫和水分胁迫的诱导,可能参与东亚砂藜的胁迫反应,且对缓慢脱水和快速脱水后复水的反应更为迅速。

## 3 讨论

在逆境胁迫信号基因表达调控网络中,转录因子作为分子开关与顺式作用元件发生特异性相互作用来调节下游发挥作用的相关基因的表达。植物 bZIP 蛋白是一类重要的转录因子,其家族成员参与调控植物体内各种生长发育和逆境胁迫应答过程,起到非常重要的作用。本研究通过对东亚砂藜转录组测序的分析,利用 RT-PCR 从东亚砂藜中克隆得到 *RjbZIP* 基因的 cDNA 全长序列。Conserved Domains 分析发现,*RjbZIP* 蛋白含有典型的 bZIP 结构

**Fig.5** Phylogenetic tree in *R. japonicum* bZIP protein and bZIP proteins of other plants

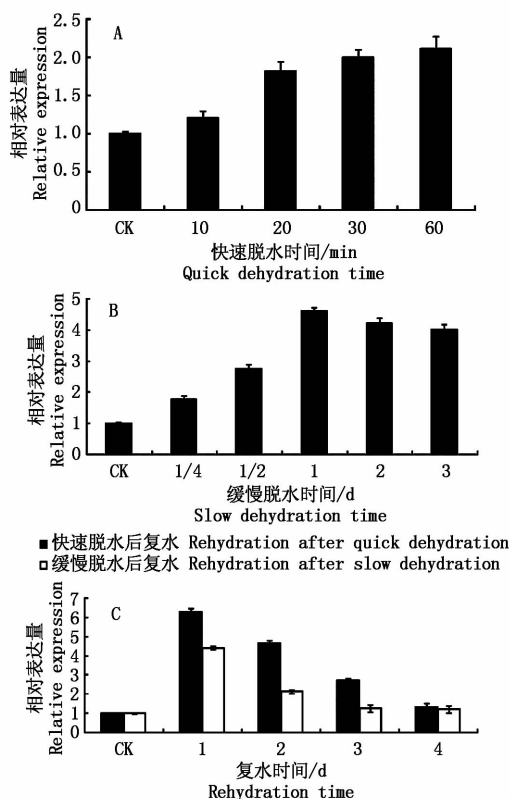


图6 快速脱水、缓慢脱水和复水模式下 *RjbZIP* 基因的表达分析

Fig. 6 Expression analysis of *RjbZIP* under quick

dehydration (A), slow dehydration (B) and rehydration (C) 域, 包含一个亮氨酸拉链区和一个碱性结构域, 二者紧密相连, 且在其 C 末端还含有一个富含谷氨酰胺的转录激活域。转录因子必须在核内作用, 才能起到调控表达的目的, PSORT Prediction 软件预测表明, 东亚砂藓 *RjbZIP* 蛋白定位于细胞核, 符合转录因子定位细胞核的特征。此外, 东亚砂藓 *RjbZIP* 与其他物种的 bZIP 氨基酸序列在非保守区同源性不高, 而在 bZIP 结构域上有较高的保守性, 这种结构符合转录因子结合专一性的特征。因此认为 *RjbZIP* 为一种典型的 bZIP 转录因子基因。

已有研究表明, 植物 bZIP 转录因子在逆境胁迫诱导后表达量发生变化。大豆的 131 个 *GmbZIP* 基因对高盐、干旱、低温和外源 ABA 等逆境胁迫反应强烈, 其中 49 个基因对至少一种胁迫产生响应, 5 个基因在 4 种胁迫下表达均发生上调和下调, 还有 11 个基因的表达同时受高盐、干旱和低温的诱导<sup>[7]</sup>。将 *OsZIP23* 基因转化水稻, 提高了水稻对干旱和盐的耐力以及对 ABA 的敏感性, 而将此基因敲除, 其耐干旱、耐盐和 ABA 敏感性下降<sup>[21]</sup>。番茄的 bZIP 转录因子基因 *SIAREB* 在水分胁迫和盐胁迫诱导下表达<sup>[23]</sup>。玉米的 bZIP 转录因子基因 *ZmbZIP72* 转化拟南芥后, 拟南芥的抗旱性和耐盐性明显

增强<sup>[33]</sup>。Liu 等<sup>[30]</sup> 研究发现, 过量表达转录因子 *OsZIP71* 能够增强水稻的耐盐性和抗旱性。因此, 推测 *RjbZIP* 基因的表达也可能受干旱和水分胁迫的诱导。本研究实时荧光定量 PCR 结果显示, 在快速脱水、缓慢脱水和旱后复水处理中, 东亚砂藓 *RjbZIP* 均能被诱导表达, 说明该基因与东亚砂藓抗逆胁迫响应有关。另外, *RjbZIP* 基因的表达量在快速脱水处理过程中最高为对照的 2.11 倍, 而在缓慢脱水处理过程中最高为对照的 4.6 倍, 表达量相差约 2 倍, 分析原因可能是在快速脱水过程中, 水分流失较快, 对东亚砂藓造成的伤害远大于缓慢干旱过程, *RjbZIP* 基因无法大量表达。而在脱水后复水的过程中, 快速脱水后复水样品的表达量明显高于缓慢脱水后复水样品的表达量, 其原因可能是对快速脱水造成的损伤启动了迅速的细胞修复机制。目前, 许多研究者对耐旱藓类植物已开展了形态结构、生理生化和分子调控等诸多研究, 发现耐旱藓类主要通过激活体内预先存在的耐旱修复机制以忍受极度脱水并迅速复苏, 不同脱水强度、脱水时间等都会影响基因的表达, 存在明显的差异<sup>[34-37]</sup>。Scott 等<sup>[38]</sup> 从干燥山墙藓 (*Tortula ruralis*) 配子体复水过程中分离了 18 种参与转录的 cDNA, 与正常生长藓类细胞内的 RNA 相比, 这 18 种 cDNA 在复水配子体中的数量更多, 说明转录控制的改变引起了基因表达的变化。因此, 根据在不同处理中东亚砂藓 *RjbZIP* 基因表达情况的差异, 推测东亚砂藓可能存在着与其他藓类一样的耐旱修复机制, 具体机制还有待于深入研究。本研究的结果可为进一步研究苔藓植物的耐旱机制奠定基础。

## 参考文献:

- [1] 陈俊和, 蒋明, 张力. 苔藓植物园林景观应用浅析 [J]. 广东园林, 2010, 32(1): 31-34.
- [2] 黎兴江. 中国苔藓志第三卷 [M]. 北京: 科学出版社, 2000: 54-57.
- [3] 张计育, 渠慎春, 郭忠, 等. 植物 bZIP 转录因子的生物学功能 [J]. 西北植物学报, 2011, 31(5): 1066-1075.
- [4] Lee S C, Choi H W, Hwang I S, et al. Functional roles of the pepper pathogen-induced bZIP transcription factor, CAbZIP1, in enhanced resistance to pathogen infection and environmental stresses [J]. Planta, 2006, 224(5): 1209-1225.
- [5] 曹红利, 岳川, 王新超, 等. bZIP 转录因子与植物抗逆性研究进展 [J]. 南方农业学报, 2012, 43(8): 1094-1100.
- [6] Singh K B, Foley R C, Oñate-Sánchez L. Transcription

- factors in plant defense and stress responses [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2002, 5(5): 430–436.
- [7] Liao Y, Zou H F, Wei W, *et al.* Soybean *GmbZIP44*, *GmbZIP62* and *GmbZIP78* genes function as negative regulator of ABA signaling and confer salt and freezing tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. *Planta*, 2008, 228(2): 225–240.
- [8] Walsh J, Waters C A, Freeling M. The maize gene *liguleless2* encodes a basic leucine zipper protein involved in the establishment of the leaf blade-sheath boundary [J]. *Genes & Development*, 1998, 12(2): 208–218.
- [9] Chuang C F, Running M P, Williams R W, *et al.* The *PERANTHIA* gene encodes a bZIP protein involved in the determination of floral organ number in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Genes & Development*, 1999, 13(3): 334–344.
- [10] Silveira A B, Gauer L, Tomaz J P, *et al.* The *Arabidopsis* AtbZIP9 protein fused to the VP16 transcriptional activation domain alters leaf and vascular development [J]. *Plant Science*, 2007, 172(6): 1148–1156.
- [11] Yin Y, Zhu Q, Dai S, *et al.* RF2a, a bZIP transcriptional activator of the phloem-specific rice tungro bacilliform virus promoter, functions in vascular development [J]. *The EMBO Journal*, 1997, 16(17): 5247–5259.
- [12] Fukazawa J, Sakai T, Ishida S, *et al.* Repression of shoot growth, a bZIP transcriptional activator, regulates cell elongation by controlling the level of gibberellins [J]. *The Plant Cell*, 2000, 12(6): 901–915.
- [13] Ciceri P, Locatelli F, Genga A, *et al.* The activity of the maize Opaque2 transcriptional activator is regulated diurnally [J]. *Plant Physiology*, 1999, 121(4): 1321–1328.
- [14] Weltmeier F, Ehlert A, Mayer C S, *et al.* Combinatorial control of *Arabidopsis* proline dehydrogenase transcription by specific heterodimerisation of bZIP transcription factors [J]. *The EMBO Journal*, 2006, 25(13): 3133–3143.
- [15] Thurow C, Schiermeyer A, Krawczyk S, *et al.* Tobacco bZIP transcription factor TGA2.2 and related factor TGA2.1 have distinct roles in plant defense responses and plant development [J]. *The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology*, 2005, 44(1): 100–113.
- [16] Kaminaka H, Nake C, Eppe P, *et al.* bZIP10-LSD1 antagonism modulates basal defense and cell death in *Arabidopsis* following infection [J]. *The EMBO Journal*, 2006, 25(18): 4400–4411.
- [17] Baena-González E, Rolland F, Thevelein J M, *et al.* A central integrator of transcription networks in plant stress and energy signalling [J]. *Nature*, 2007, 448(7156): 938–942.
- [18] Liu J X, Srivastava R, Che P, *et al.* Salt stress responses in *Arabidopsis* utilize a signal transduction pathway related to endoplasmic reticulum stress signaling [J]. *The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology*, 2007, 51(5): 897–909.
- [19] Nieva C, Busk P K, Domínguez-Puigjaner E, *et al.* Isolation and functional characterisation of two new bZIP maize regulators of the ABA responsive gene *rab28* [J]. *Plant Molecular Biology*, 2005, 58(6): 899–914.
- [20] Ulm R, Baumann A, Oravec A, *et al.* Genome-wide analysis of gene expression reveals function of the bZIP transcription factor HY5 in the UV-B response of *Arabidopsis* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(5): 1397–1402.
- [21] Xiang Y, Tang N, Du H, *et al.* Characterization of OsbZIP23 as a key player of the basic leucine zipper transcription factor family for conferring abscisic acid sensitivity and salinity and drought tolerance in rice [J]. *Plant Physiology*, 2008, 148(4): 1938–1952.
- [22] Yáez M, Cáceres S, Orellana S, *et al.* An abiotic stress-responsive bZIP transcription factor from wild and cultivated tomatoes regulates stress-related genes [J]. *Plant Cell Reports*, 2009, 28(10): 1497–1507.
- [23] Hsieh T H, Li C W, Su R C, *et al.* A tomato bZIP transcription factor, SlAREB, is involved in water deficit and salt stress response [J]. *Planta*, 2010, 231(6): 1459–1473.
- [24] Reeves W M, Lynch T J, Mobin R, *et al.* Direct targets of the transcription factors ABA-Insensitive (ABI) 4 and ABI5 reveal synergistic action by ABI4 and several bZIP ABA response factors [J]. *Plant Molecular Biology*, 2011, 75(4/5): 347–363.
- [25] Muñoz García M N, Giammaria V, Grandellis C, *et al.* Characterization of StABF1, a stress-responsive bZIP transcription factor from *Solanum tuberosum* L. that is phosphorylated by StCDPK2 *in vitro* [J]. *Planta*, 2012, 235(4): 761–778.
- [26] Liu C, Wu Y, Wang X. bZIP transcription factor OsbZIP52/RISBZ5: a potential negative regulator of cold and drought stress response in rice [J]. *Planta*, 2012, 235(6): 1157–1169.
- [27] Hong L, Hu B, Liu X, *et al.* Molecular cloning and expression analysis of a new stress-related *AREB* gene from *Arachis hypogaea* [J]. *Biologia Plantarum*, 2013, 57(1): 56–62.
- [28] He S, Shan W, Kuang J F, *et al.* Molecular characterization of a stress-response bZIP transcription factor in banana [J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 2013, 113(2): 173–187.

- [29] Tak H, Mhatre M. Cloning and molecular characterization of a putative bZIP transcription factor VvbZIP23 from *Vitis vinifera* [J]. *Protoplasma*, 2013, 250(1): 333 – 345.
- [30] Liu C, Mao B, Ou S, *et al.* OsbZIP71, a bZIP transcription factor, confers salinity and drought tolerance in rice [J]. *Plant Molecular Biology*, 2014, 84(1/2): 19 – 36.
- [31] 宋晓宏, 沙伟, 林琳, 等. 毛尖紫萼藓干旱胁迫 cDNA 文库的构建 [J]. *植物研究*, 2010, 30(6): 713 – 717.
- [32] 沙伟, 张梅娟, 刘博, 等. 毛尖紫萼藓抗旱相关基因 *Gp-LEA* 的克隆与表达分析 [J]. *西北植物学报*, 2013, 33(9): 1724 – 1730.
- [33] Ying S, Zhang D F, 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, 235(2): 253 – 266.
- [34] Wood A J, Duff R J, Oliver M J. Expressed sequence tags (ESTs) from desiccated *Tortula ruralis* identify a large number of novel plant genes [J]. *Plant & Cell Physiology*, 1999, 40(4): 361 – 368.
- [35] Wood A J, Oliver M J. Translational control in plant stress; the formation of messenger ribonucleoprotein particles (mRNPs) in response to desiccation of *Tortula ruralis* gametophytes [J]. *Plant J*, 1999, 18(4): 359 – 370.
- [35] Wood A J, Oliver M J. Translational control in plant stress; the formation of messenger ribonucleoprotein particles (mRNPs) in response to desiccation of *Tortula ruralis* gametophytes [J]. *Plant Journal*, 1999, 18(4): 359 – 370.
- [36] Oliver M J, Velten J, Mishler B D. Desiccation tolerance in bryophytes: a reflection of the primitive strategy for plant survival in dehydrating habitats [J]. *Integrative and Comparative Biology*, 2005, 45(5): 788 – 799.
- [37] Stark L R, Oliver M J, Mishler B D, *et al.* Generational differences in response to desiccation stress in the desert moss *Tortula inermis* [J]. *Annals of Botany*, 2007, 99(1): 53 – 60.
- [38] Scott H B, Oliver M J. Accumulation and polysomal recruitment of transcripts in response to desiccation and rehydration of the moss *Tortula ruralis* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1994, 45(5): 577 – 583.

## 《天津农业科学》征订启事

《天津农业科学》是天津市农业科学院信息研究所主办的综合性学术期刊,创刊于 1974 年。国际刊号: ISSN 1006 – 6500, 国内刊号: CN: 12 – 1256/S。本刊为月刊, 大 16 开, 150 页, 每期定价 5 元, 全年 60 元。

本刊为中国核心期刊(遴选)数据库收录期刊, 中国学术期刊综合评价数据统计源期刊, 全国优秀农业期刊。

开设栏目有: 植物生理与生物技术、作物栽培与设施园艺、植物保护、土壤肥料与节水灌溉、畜牧兽医与水产养殖、园林绿化、贮藏加工、农产品安全、农业经济与信息技术、农业科研管理、三农问题研究、农业区划等。

适合各级农业科研人员、农技推广人员、农业行政管理干部、农业大中专院校师生参阅。

欢迎订阅, 欢迎投稿!

地址: 天津市南开区白堤路 268 号农科大厦 1905 室

邮编: 300192

电话/传真: 022 – 23678601

E – mail: tjnykx@163.com

开户行: 建设银行南开新技术产业园区支行

户名: 天津市农业科学院信息研究所

账号: 1200 1650 4720 5000 1435