

# 碱性亮氨酸拉链转录因子的翻译后修饰在植物响应非生物胁迫中的作用

李影<sup>#</sup>, 赵伟迪<sup>#</sup>, 杨敬华, 李佳奇, 韩松洋, 任月坤, 郭长虹<sup>\*</sup>

哈尔滨师范大学生命科学与技术学院, 黑龙江 哈尔滨 150000

李影, 赵伟迪, 杨敬华, 李佳奇, 韩松洋, 任月坤, 郭长虹. 碱性亮氨酸拉链转录因子的翻译后修饰在植物响应非生物胁迫中的作用[J]. 生物工程学报, 2024, 40(1): 53-62.

LI Ying, ZHAO Weidi, YANG Jinghua, LI Jiaqi, HAN Songyang, REN Yuekun, GUO Changhong. Role of post-translational modification of basic leucine zipper transcription factors in response to abiotic stresses in plants[J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2024, 40(1): 53-62.

**摘要:** 非生物胁迫是植物生长发育过程中必须要应对的不利环境因素。在进化过程中, 植物获得了多种响应或抵抗逆境的能力, 其中转录因子在调控非生物胁迫耐受性方面起到了重要作用。碱性亮氨酸拉链转录因子(basic leucine zipper transcription factors, bZIP)是转录因子中较大的基因家族之一。不同的翻译后修饰(post-translational modifications, PTMs)可以控制 bZIP 转录因子的稳定性和活性, 响应各种细胞内或细胞外胁迫。本文介绍了 bZIP 转录因子的结构特征与分类, 重点综述了 bZIP 转录因子磷酸化、泛素化和小泛素相关修饰物(small ubiquitin-like modifier, SUMO)化等翻译后修饰在植物响应非生物胁迫中的作用, 并对未来的研究方向进行了展望, 为通过调控 bZIP 转录因子的翻译后修饰培育优良抗逆作物品种提供研究参考。

**关键词:** 非生物胁迫; 碱性亮氨酸拉链转录因子(bZIP); 磷酸化; 泛素化; 小泛素相关修饰物(SUMO)

资助项目: 国家自然科学基金(U21A20182, 31972507); 国家科技攻关项目(2022YFE0203300); 哈尔滨师范大学研究生创新基金(HSDSSCx2022-37)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (U21A20182, 31972507), the National Key Research and Development Program of China (2022YFE0203300), and the Harbin Normal University Graduate Innovation Fund (HSDSSCx2022-37).

<sup>#</sup>These authors contributed equally to this work.

<sup>\*</sup>Corresponding author. E-mail: kaku3008@126.com

Received: 2023-03-06; Accepted: 2023-05-06; Published online: 2023-05-08

# Role of post-translational modification of basic leucine zipper transcription factors in response to abiotic stresses in plants

LI Ying<sup>#</sup>, ZHAO Weidi<sup>#</sup>, YANG Jinghua, LI Jiaqi, HAN Songyang, REN Yuekun, GUO Changhong<sup>\*</sup>

College of Life Science and Technology, Harbin Normal University, Harbin 150000, Heilongjiang, China

**Abstract:** Abiotic stresses substantially affect the growth and development of plants. Plants have evolved multiple strategies to cope with the environmental stresses, among which transcription factors play an important role in regulating the tolerance to abiotic stresses. Basic leucine zipper transcription factors (bZIP) are one of the largest gene families. The stability and activity of bZIP transcription factors could be regulated by different post-translational modifications (PTMs) in response to various intracellular or extracellular stresses. This paper introduces the structural feature and classification of bZIP transcription factors, followed by summarizing the PTMs of bZIP transcription factors, such as phosphorylation, ubiquitination and small ubiquitin-like modifier (SUMO) modification, in response to abiotic stresses. In addition, future perspectives were prospected, which may facilitate cultivating excellent stress-resistant crop varieties by regulating the PTMs of bZIP transcription factors.

**Keywords:** abiotic stresses; basic leucine zipper transcription factors (bZIP) transcription factors; phosphorylation; ubiquitination; small ubiquitin-like modifier (SUMO)

植物在生长发育过程中经常遭受到干旱、低温、盐碱等非生物胁迫<sup>[1]</sup>, 非生物胁迫可导致农作物严重减产<sup>[2]</sup>。为了应对不利环境带来的危害, 植物进化出了相关的调节途径, 其中利用转录因子(transcription factors, TF)来抵抗非生物胁迫是重要的抗逆机制之一。

植物碱性亮氨酸拉链转录因子(basic leucine zipper transcription factors, bZIP)作为最大的转录因子家族之一, 其含有一个与 DNA 结合和核定位有关的碱性区域和一个亮氨酸拉链二聚体结构区域<sup>[3]</sup>。碱性区域约由 20 个氨基酸残基组成, 通过固定的核定位信号结构 N-(X) 7-R/K 基序与特异性 DNA 序列相结合<sup>[4]</sup>。亮氨酸拉链区除了含有重复的亮氨酸外, 还含有大量疏水氨基酸, 比如异亮氨酸、缬氨酸和甲硫氨酸。由于其独特的氨基酸组成, 亮氨酸拉链区具有

寡聚功能, bZIP 转录因子通过该区域形成同源或异源二聚体<sup>[5]</sup>。

在脱落酸(abscisic acid, ABA)信号通路中, 植物 bZIP 转录因子受到多种翻译后修饰的调控, 包括磷酸化、泛素化和小泛素相关修饰物(small ubiquitin-like modifier, SUMO)化等。这些修饰影响其 DNA 结合、转录特性和稳定性。本文总结了植物 bZIP 转录因子的结构和分类, 重点对植物 bZIP 转录因子的磷酸化、泛素化和 SUMO 化修饰在植物响应非生物胁迫方面的功能机制研究成果加以综述, 以期利用 bZIP 转录因子的翻译后修饰提高植物非生物胁迫抗性的育种提供理论依据。

## 1 植物 bZIP 转录因子的分类

目前, 在大多数植物中均已鉴定出 bZIP 基

因家族的成员,如拟南芥(*Arabidopsis thaliana* L.)中含有 75 个,毛果杨(*Populus trichocarpa*)含有 214 个,番茄(*Solanum lycopersicum* L.)含有 69 个,玉米(*Zea mays* L.)含有 125 个,胡杨(*Populus euphratica* Oliv.)中含有 101 个,橙树(*Citrus sinensis*)中含有 104 个 *bZIP* 基因<sup>[6]</sup>。

Jakoby 等按照 *bZIP* 转录因子碱性区的特性对拟南芥的 75 个 *bZIP* 转录因子进行分类,主要分为 A-I 和 S 共 10 个亚家族<sup>[7]</sup>。后来 Dröge-Laser 等<sup>[8]</sup>更新了拟南芥 *bZIP* 转录因子家族的分类,包含 78 个成员,添加了基因 *bZIP76*–*bZIP79*,排除了一个假基因 *bZIP73*,将这些家族成员重新分为 13 个亚家族,比原来多了 J、K、M 亚家族。根据拟南芥 *bZIP* 转录因子的分类标准,马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)的 64 个 *bZIP* 基因可以分为 11 个亚族,分为 I–XI 亚族<sup>[9]</sup>。在油桐(*Vernicia fordii*)中,50 个 *bZIP* 基因家族成员被分成 12 个亚族<sup>[10]</sup>。薏苡(*Coix lacryma-jobi* L.)的 83 个 *bZIP* 基因家族成员被划分为 A–I 以及 K 和 S 等 11 个亚族<sup>[11]</sup>。在水稻中,含有 89 个 *bZIP* 基因家族成员,后因 3 个成员缺乏 *bZIP* 蛋白不变的 N-(X) 7-R/K 基序,而将其排除。水稻中的 86 个 *bZIP* 基因家族成员被分为 A–J 等 10 个亚族<sup>[12]</sup>。

拟南芥 *bZIP* 基因家族 A 亚族由 13 个成员组成,是第二大亚族。该族成员可以特异识别 ABA 响应基因启动子区域的响应元件(ABA-responsive element, ABRE),控制其应激应答靶基因的表达<sup>[13]</sup>,也被称为 ABRE 结合蛋白(ABRE binding protein, AREB)。A 亚族主要包括 ABF1–4、AREB3、ABI5 和 GBF4 等,它们以部分冗余的方式作用于 ABA 信号传递的核心,该族成员与 ABA 或非生物胁迫信号应答相关。在 ABA 信号通路中,蔗糖非发酵-1-相关蛋白激酶 2 (sucrose non-fermentation-1-related protein kinase 2, SnRK2s)

通过磷酸化 ABFs,增强其转录调控<sup>[14]</sup>,从而调节干旱、盐和冷等非生物胁迫响应。

C 亚族成员包括 *bZIP9*、*bZIP10*、*bZIP25* 和 *bZIP63*,会优先与 S1 族成员形成异二聚体,在植物饥饿信号功能上相互关联,被称为 C/S1-*bZIP* 网络<sup>[15]</sup>。其中,*bZIP63* 控制饥饿反应中的基因表达,是首个被鉴定的 SnRK1 在体外的转录因子靶点。

H 亚族仅由 2 个成员组成,*HY5* 和 *HY5* 同源物 *HYH*,*HY5* 在植物中作为一种进化上保守的主调控因子,它协调光、环境和发育信号<sup>[16]</sup>。*HY5* 主要与含有 ACGT 的顺式元件(如 G-box 和 T/G-box)结合,并控制许多靶基因的表达以响应光信号。该族成员不仅与光信号有关,还响应寒冷、盐等非生物胁迫<sup>[17]</sup>。

S 亚族是最大的亚家族,包括 *bZIP1*、*bZIP2*、*bZIP11*、*bZIP44* 和 *bZIP53* 等 17 个成员,该族成员序列较短,与同亚族或者 *bZIP* 其他亚族成员形成同源或者异源二聚体<sup>[18]</sup>,调控下游靶基因的转录。在糖类信号转导<sup>[19]</sup>、植物生长、激素控制以及响应非生物胁迫<sup>[20]</sup>方面发挥作用。

## 2 *bZIP* 转录因子的磷酸化修饰

蛋白质的翻译后修饰可以调节蛋白定位、影响蛋白之间的互作、参与蛋白质的降解等,在抗逆信号传导和调控中起到重要作用<sup>[21]</sup>。在这些蛋白翻译后修饰中,蛋白磷酸化是最重要的翻译后修饰之一<sup>[22]</sup>。

蛋白质的磷酸化修饰主要通过蛋白激酶的作用,在特定丝氨酸(Ser)、苏氨酸(Thr)和酪氨酸(Tyr)的羟基上添加或去除一个或多个磷酸基团,进而有效地改变底物蛋白的结构和活性<sup>[23]</sup>。SnRK2s 是植物胁迫响应过程中的一类蛋白激酶,它作为 *bZIP* 转录因子的上游激酶,通过磷酸化转录因子激活其转录活性,来诱导 ABA 信

号通路。在拟南芥 A 亚族 bZIP 转录因子中, 当 AREB1/2 保守区域的 R-X-X-S/T 位点的 Ser/Thr 残基被 SnRK2 蛋白激酶磷酸化时, AREB1/2 的转录活性被激活, AREB1/2 的磷酸化是诱导下游基因的必要条件, 因此, A 亚族 bZIP 转录因子的磷酸化在 ABA 信号通路中起着不可或缺的作用<sup>[24]</sup>。ABA 依赖的 AREB/ABF-SnRK2 通路已被证明在植物的渗透胁迫响应中发挥了关键作用, Li 等<sup>[25]</sup>在苦荞麦 [*Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn.] 中发现一种 bZIP 转录因子 FtbZIP5, 与拟南芥 bZIP 转录因子 A 亚族 4 个 ABFs 成员有较近的亲缘性, 在拟南芥中过表达苦荞麦 *FtbZIP5* 基因降低了干旱和盐胁迫下引发的氧化损伤, 增强了转基因拟南芥对于干旱和盐胁迫的抗性; 与野生型相比, 转基因拟南芥中 ABA 依赖的胁迫响应基因 (*RD29A*、*RD29B*、*RAB18*、*RD26*、*RD20* 和 *COR15*) 表达水平显著升高, 在酵母双杂试验中筛选出磷酸化 FtbZIP5 的互作蛋白 FtSnRK2.6。这些结果表明, FtSnRK2.6 通过对 FtbZIP5 的磷酸化正调控 ABA 依赖的信号通路, 提高转基因拟南芥对盐和干旱的耐受性。该团队<sup>[26]</sup>还在苦荞麦中发现了与拟南芥 A 亚族较近亲缘性的 *FtbZIP83* 基因, 在拟南芥中过表达 *FtbZIP83* 能增加转基因植物的耐旱和耐盐性。转基因植物体内的脯氨酸含量和抗氧化酶活性高于对照, 活性氧的积累和丙二醛含量低于对照。此外还筛选了可能使 FtbZIP83 磷酸化的相互作用蛋白 FtSnRK2.8/2.3。除了 SnRK 激酶外, 钙依赖蛋白激酶 (calcium-dependent protein kinases, CDPKs) 也可以磷酸化并且激活 A 亚族 bZIP 转录因子<sup>[27]</sup>。在拟南芥中, AtABF3 的 Thr<sup>128</sup>、Ser<sup>134</sup> 和 Thr<sup>451</sup> 是 CDPK 在体外的磷酸化位点, 可以被 CDPKs 磷酸化, 其功能缺失突变降低了植株对盐胁迫的耐受性<sup>[28]</sup>。拟南芥中 AtCPK4 和 AtCPK11 均可以磷酸化 ABA 响应转

录因子 AtABF1 和 AtABF4。拟南芥功能缺失突变体 *cpk4-1*、*cpk11-1* 和 *cpk11-2* 的离体叶片在脱水条件下失水量更多, 而过表达 *AtCPK4* 和 *AtCPK11* 的拟南芥植株比野生型离体叶片的失水量更少, 并且显著提高了 ABA 应答基因 *ABF3* 的表达水平, 通过 CDPK 激酶介导的 ABA 信号通路提高了转基因拟南芥对盐和干旱胁迫的耐受性<sup>[29]</sup>。马铃薯 StABF1 被 StCDPK2 激酶靶向磷酸化, 在 Ca<sup>2+</sup> 依赖途径的调控下响应 ABA 和盐胁迫<sup>[30]</sup>。Zhang 等<sup>[31]</sup>发现拟南芥 AtCPK6 激酶磷酸化 AtABF3 和 AtABI5, 介导 ABA 信号转导, 从而增强植株对干旱的抗性。

水稻中 OsbZIP23 和拟南芥 ABF/ABI5 亚类相似性很高, 在水稻中的分类属于第三亚家族成员。OsbZIP23 与 SnRK2 蛋白激酶同源物 SAPK2 蛋白激酶相互作用并被磷酸化激活, OsbZIP23 通过直接结合 ABA 合成的关键酶编码基因 *OsNCED4* 的启动子, 在调控抗旱性中发挥了重要作用<sup>[32]</sup>。与 OsbZIP23 有较高序列相似性的 OsbZIP46 可被 SAPK6 蛋白激酶磷酸化激活, 在水稻抗逆过程中发挥重要作用; 但与 OsbZIP23 不同的是, 过表达完整 *OsbZIP46* 的植株显示出对 ABA 敏感性增加, 但耐旱性略有下降; 相比之下, 过表达缺失结构域 D 的 *OsbZIP46* (*OsbZIP46CA1*) 可以激活下游植物胚胎发育晚期丰富蛋白 (late embryogenesis abundant proteins, LEA), LEA 蛋白保护植物免受环境胁迫的损害, 从而增强植株耐旱性<sup>[33-35]</sup>。最新的研究建立了一条 SAPK10-bZIP20-NHX1 协同作用相关的新信号通路, 在水稻中过表达 *OsbZIP20* 可以提高其含水量和抗氧化酶含量, 减轻氧化损伤, 从而提高转基因水稻的抗盐和抗旱性; OsbZIP20 可以被 OsSAPK10 磷酸化激活, 磷酸化的 OsbZIP20 增强了对 *NHX1* 基因启动子 ABRE 元件的 DNA 结合亲和力, 并诱导

*NHX1* 基因转录。*NHX* 作为一种  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  转运体, 可以将细胞质中多余的  $\text{Na}^+$  转运至液泡, 其在维持离子稳态中起着重要作用<sup>[36]</sup>。而且 *OsSAPK10* 还可以磷酸化并激活 *OsZIP86*, 增强下游靶基因 *OsNCED3* 的表达, 从而介导干旱胁迫下 ABA 的生物合成<sup>[37]</sup>。

其他的激酶也能靶向磷酸化并激活 bZIP 转录因子。在冷胁迫下, 玉米 *ZmbZIP68* 转录因子负调控植物耐寒性。经过冷处理后, 过表达 *ZmbZIP68* 植株的离子泄漏量远高于野生型, 进一步研究发现, *MPK8* 可以磷酸化 *ZmbZIP68* 的  $\text{Ser}^{250}$  位点。转录组分析结果显示, *ZmbZIP68* 抑制了冷诱导的脱水应答 (dehydration response, *DREB1*) 转录因子的表达, 进而抑制了 *DREB1* 与下游冷响应 (*COR*) 基因启动子的结合<sup>[38]</sup>。

### 3 bZIP 转录因子的泛素化修饰

泛素化是一种真核生物特异性的翻译后修饰, 主要与蛋白质稳定性有关。蛋白质泛素化是指通过泛素激活酶 (E1)、泛素结合酶 (E2) 和泛素连接酶 (E3) 催化的连续反应, 促进了泛素与目标蛋白的共价连接, 多泛素化的靶蛋白被 26S 蛋白酶体识别和降解<sup>[39]</sup>。在真核生物中, 大多数转录因子都是通过泛素-26S 蛋白酶体途径降解的<sup>[40]</sup>。

在拟南芥的 A 亚族 bZIP 转录因子中, *AtABI5* 是 ABA 信号通路的关键调控因子, 而 *AtABI5* 经常受到泛素化的调控<sup>[40]</sup>。E3 泛素连接酶 *KEG* (*KEEP ON GOING*) 是 ABA 信号的负调控因子, 与 *AtABI5* 的泛素化和降解相关, *KEG* 在体外直接与 *AtABI5* 相互作用并泛素化其 344 位的赖氨酸残基<sup>[41]</sup>。另外 2 个 bZIP 转录因子 *AtABF1* 和 *AtABF3* 也受到 *KEG* 的调控, *KEG* 均可以与 *AtABF1* 和 *AtABF3* 相互作用并泛素化<sup>[42]</sup>。其他 bZIP 转录因子, 如 *AtABF2* 和 *AtABF4*, 可能也具有类似的降解机制<sup>[40]</sup>。在水

稻中, *MODD* 作为一种与 *OsZIP46* 相互作用的中介物, 与拟南芥 *AtABI5* 结合蛋白 *AtAFP* 同源, 招募 E3 泛素连接酶 *OsPUB70*, 促进 *OsZIP46* 蛋白降解, 从而负调控 ABA 信号通路, 增强转基因植株抗旱性<sup>[43]</sup>。

*CaDILZ1* 属于辣椒 bZIP 蛋白家族的 D 亚族, 过表达辣椒 *CaDILZ1* 的拟南芥植株气孔关闭、ABA 含量和干旱响应基因 (*CaNCED3*、*CaRAB18* 和 *CaOSR1*) 的表达量显著增加。后续研究发现, 辣椒 *CaDSR1* 蛋白能泛素化 *CaDILZ1* 转录因子, 并通过 26S 蛋白酶体途径促进 *CaDILZ1* 的降解, 从而增强植株对干旱胁迫的敏感性<sup>[44]</sup>。辣椒 *CaASRF1* 包含一个 RING 结构域, 是一种 E3 泛素连接酶。研究发现, *CaASRF1* 可以泛素化辣椒 D 亚族 bZIP 转录因子 *CaAIBZ1*; 在干旱胁迫和复水后, *CaAIBZ1* 沉默的突变植株的表型优于对照植株, 并且存活率和叶片鲜重均明显高于对照植株; 结果表明 *CaASRF1* 通过调节转录因子 *CaAIBZ1* 的稳定性, 正向调控 ABA 信号通路和干旱胁迫耐受性<sup>[45]</sup>。*CaASRF1* 还可以泛素化辣椒 A 亚族 bZIP 转录因子 *CaATBZ1*, 在干旱条件下, *CaATBZ1* 沉默的辣椒植株气孔开度显著小于野生型植株, 存活率和干旱响应基因 (*CaOSM1*、*CaOSR1* 和 *CaNCED3*) 的表达量显著高于野生型植株; 因此, *CaATBZ1* 通过 ABA 介导的信号通路负调控干旱胁迫响应<sup>[46]</sup>。在辣椒中, 除了 *CaASRF1* 可以泛素化并降解 bZIP 转录因子外, *CaATIR1* 也具有 E3 泛素连接酶活性, 可以利用 26S 蛋白酶体系统促进 *CaATBZ1* 的降解<sup>[47]</sup>。

### 4 bZIP 转录因子的 SUMO 化修饰

SUMO 化与泛素化不同的是, SUMO 化不直接介导蛋白质的降解, 而是通过调控目标蛋白的构象, 影响该蛋白的活性及与其他蛋白的相

相互作用<sup>[48]</sup>。未成熟的前体 SUMO 蛋白(Pre-SUMO) 经过特异酶的作用, C 端残基暴露, 成为成熟的 SUMO 蛋白。在 E1 激活酶的作用下, 转移到 E2 偶联酶上, 并与 E2 偶联酶结合。最后在 E3 连接酶的作用下转移到靶蛋白上, 完成 SUMO 化修饰<sup>[48]</sup>。修饰后的 SUMO 蛋白有两个去向, 一是在 SUMO 蛋白酶的作用下, 与靶蛋白之间肽链断开成为游离的 SUMO 蛋白, 即所谓的去 SUMO 化; 二是在 E4 连接酶的作用下, 继续富集 SUMO 蛋白, 形成 SUMO 链, 最终被泛素化降解<sup>[49]</sup>。

在拟南芥中, AtSIZ1 是主要的 E3 SUMO 连接酶, AtSIZ1 诱导 SUMO 偶联到 AtABI5 转录因子的 391 位的赖氨酸残基上, AtABI5 的 SUMO 化修饰抑制种子萌发, 导致幼苗主根生长停滞, 而且 ABA 响应基因在 *siz1* 突变体幼苗中的表达量均高于野生型, 表明 *SIZ1* 基因是 ABA 信号通路的负调控因子<sup>[50]</sup>。在水稻中, OsOTS1 是一种 SUMO 蛋白酶, SUMO 蛋白酶可以快速逆转 SUMO 偶联, 使该修饰系统处于动态平衡, SUMO 蛋白在干旱和 ABA 胁迫下会被降解。与野生型相比, 水稻中过表达 *OsOTS1* 的植株表现出更早和更严重的枯萎表型, 然而, *OsOTS-RNAi* 植株并没有表现出如此严重的表型, 相比之下, *OsOTS-RNAi* 植株的耐旱性明显提高。并且 *OsOTS-RNAi* 株系的 ABA 含量比野生型至少高出 3 倍, *OsOTS1* 基因的缺失促进了植物激素 ABA 的积累, SUMO 蛋白酶降解的水稻植株对于干旱胁迫更具有耐受性。研究发现, OsbZIP23 不但能被 SnRKs 磷酸化并激活其转录调控活性, 而且 OsbZIP23 上还存在 SUMO 化位点; 与对照和过表达株系相比, *OsOTS-RNAi* 株系中 OsbZIP23 蛋白的积累程度增加, 进而促进了 *OsOTS-RNAi* 株系的耐旱性, 因此 SUMO 化的 OsbZIP23 增强了水稻对干旱的耐受性<sup>[51]</sup>。

## 5 总结与展望

蛋白质翻译后修饰在植物体内普遍发生, 有时一种蛋白质存在多种翻译后修饰形式, 这就丰富了植物蛋白质的功能。bZIP 转录因子的翻译后修饰在植物响应非生物胁迫方面具有重要的作用。bZIP 转录因子被蛋白激酶磷酸化后, 可激活 ABA 信号通路, 增强植物对非生物胁迫的抗性。E1 激活酶、E2 结合酶和 E3 连接酶可以调控 bZIP 转录因子的泛素化修饰, 而多泛素化的 bZIP 转录因子则被 26S 蛋白酶体降解, 改变 ABA 信号通路, 从而响应非生物胁迫。而多 SUMO 化的 bZIP 转录因子一方面可以继续被 E4 连接酶催化, 形成 SUMO 链, 最终被 26S 蛋白酶体降解。另一方面, SUMO 化的 bZIP 转录因子可以被 SUMO 蛋白酶去 SUMO 化(图 1)。

相比于 bZIP 转录因子的庞大家族, 目前只有 A 亚族 bZIP 转录因子的磷酸化修饰研究较为深入, 而对 bZIP 转录因子其他亚族的磷酸化修饰研究还较少。A 亚族 bZIP 转录因子被磷酸化的潜在基序为 R-X-X-S/T, 磷酸化修饰后可以调控 ABA 信号通路<sup>[24]</sup>。而 A 亚族外的 bZIP 转录因子是否含有区别于 R-X-X-S/T 的基序, 还有待进一步研究。

其次, 一个 bZIP 转录因子可以有多种翻译后修饰, 例如 ABI5 的泛素化位点(K344)和 SUMO 化位点(K391)是不同的<sup>[40]</sup>, 其中的选择修饰机制尚不清楚。与 SUMO 化修饰一样, 泛素化修饰也是可逆的, bZIP 转录因子既可以被泛素化降解, 也可以被去泛素化, 但迄今为止还没有 bZIP 转录因子参与 ABA 信号传导的去泛素化酶的报道<sup>[40]</sup>。

最后, SUMO E3 连接酶不仅可以特异性识别底物, 还可以赋予 SUMO 化修饰系统更加精准的调节。那么在去 SUMO 化中, SUMO 蛋白

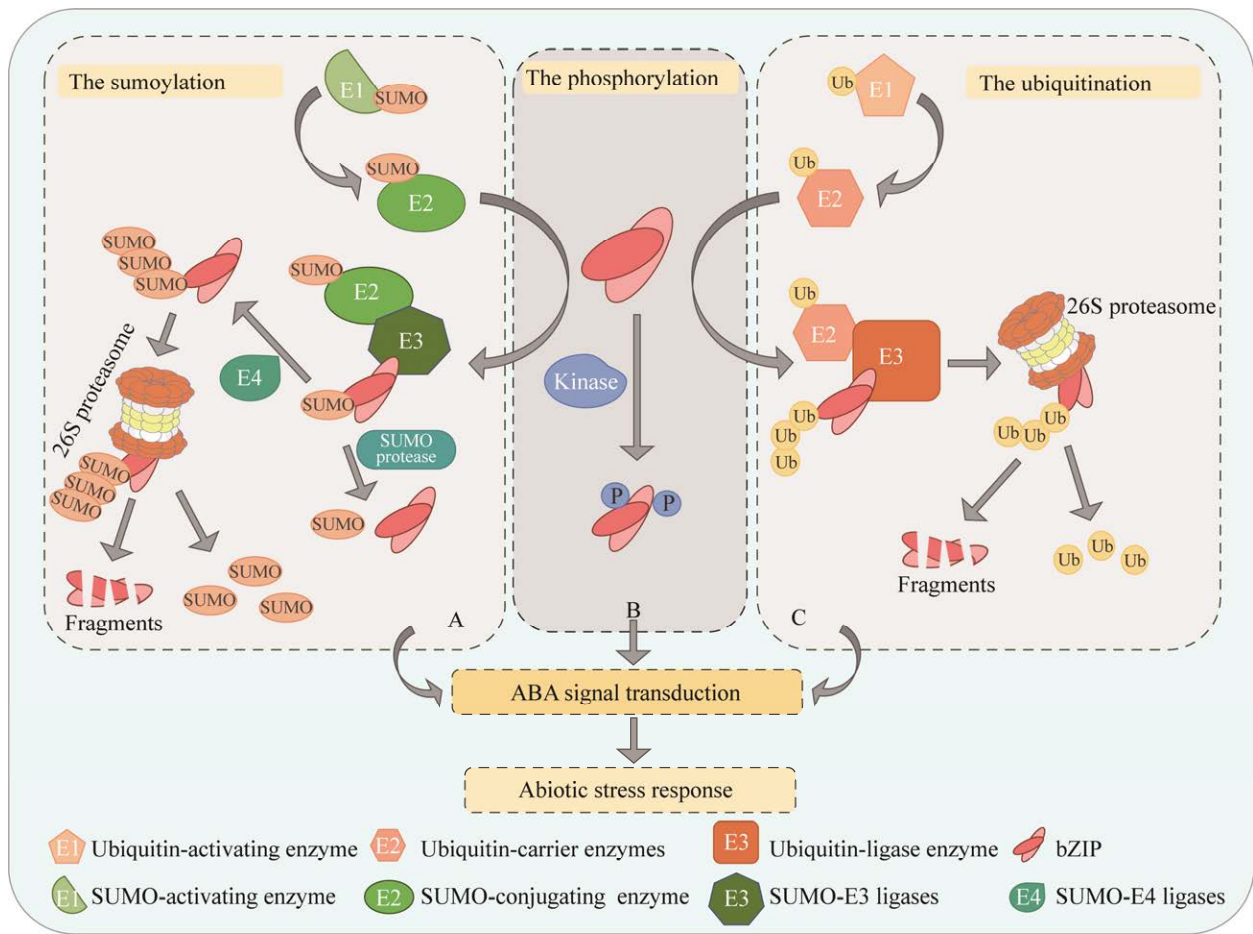


图1 植物 bZIP 转录因子的翻译后修饰与非生物胁迫应答 A: bZIP 转录因子的 SUMO 化修饰. B: bZIP 转录因子的磷酸化修饰. C: bZIP 转录因子的泛素化修饰

Figure 1 Post-translational modification of bZIP transcription factors in response to abiotic stresses in plant. SUMOylation modification (A), phosphorylation modification (B), and ubiquitination modification (C) of bZIP transcription factors.

酶是如何发挥作用的？这些问题尚无定论。通过翻译后修饰来研究胁迫相关 bZIP 蛋白的精细调控，有助于了解植物如何快速适应胁迫条件。因此，在未来的研究中，需要深入解析 bZIP 转录因子翻译后修饰参与调控非生物胁迫耐受性的机制，为培育优良抗逆作物品种提供理论参考。

## REFERENCES

[1] NOBUHIRO S, RIVERO RM, SHULAEV V, BLUMWALD E, MITTLER R. Abiotic and biotic stress combinations[J]. *New Phytologist*, 2014, 203(1):

32-43.

[2] 刘慧洁, 徐恒, 邱文怡, 李晓芳, 张华, 朱英, 李春寿, 王良超. bZIP 转录因子在植物生长发育及非生物逆境响应的作用[J]. *浙江农业学报*, 2019, 31(7): 1205-1214.

LIU HJ, XU H, QIU WY, LI XF, ZHANG H, ZHU Y, LI CS, WANG LC. Roles of bZIP transcription factors in plant growth and development and abiotic stress response[J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2019, 31(7): 1205-1214 (in Chinese).

[3] 马璇, 胡小倩, 张颖翌, 闫海芳. 植物非生物胁迫中的 bZIP 转录因子[J]. *分子植物育种*, 2020, 18(8): 2534-2541.

MA X, HU XQ, ZHANG YY, YAN HF. bZIP

- transcription factor in abiotic stress of plants[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2020, 18(8): 2534-2541 (in Chinese).
- [4] 王金英, 丁峰, 潘介春, 张树伟, 杨亚涵, 黄幸, 范志毅, 李琳, 王颖. 植物 bZIP 转录因子家族的研究进展[J]. *热带农业科学*, 2019, 39(6): 39-45.  
WANG JY, DING F, PAN JC, ZHANG SW, YANG YH, HUANG X, FAN ZY, LI L, WANG Y. Research progress of bZIP lineage transcription factors in plant[J]. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 2019, 39(6): 39-45 (in Chinese).
- [5] 路子显, 常团结, 刘翔, 朱祯. 植物碱性亮氨酸拉链 (bZIP)蛋白的研究进展(二): DNA 结合特性、基因表达、功能及应用[J]. *遗传*, 2002, 24(2): 182-189.  
LU ZX, CHANG TJ, LIU X, ZHU Z. Advances in the studies of plant basic leucine zipper (bZIP) proteins (B)—DNA-binding property, gene expression, function and application[J]. *Hereditas*, 2002, 24(2): 182-189 (in Chinese).
- [6] 庄文慧, 杨露, 邵莉颖, 杨达, 杨静莉. 林木中 bZIP 转录因子的抗逆研究进展[J]. *分子植物育种*, 2023. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220412.0726.002.html>.  
ZHUANG WH, YANG L, SHAO LY, YANG D, YANG JL. Advances in the study of stress resistance of bZIP transcription factors in forest[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2023. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220412.0726.002.html> (in Chinese).
- [7] JAKOBY M, WEISSHAAR B, DRÖGE-LASER W, VICENTE-CARBAJOSA J, TIEDEMANN J, KROJ T, PARCY F. bZIP transcription factors in *Arabidopsis*[J]. *Trends in Plant Science*, 2002, 7(3): 106-11.
- [8] DRÖGE-LASER W, SNOEK BL, SNEL B, WEISTE C. The *Arabidopsis* bZIP transcription factor family—an update[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2018, 45(Pt A): 36-49.
- [9] 水清明, 李海珀, 韩傲仁, 权小兵, 秦天元, 李亚杰. 马铃薯全基因组 *StbZIP* 基因家族的鉴定及在不同逆境中的表达分析[J]. *分子植物育种*, 2023. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220112.1718.004.html>.  
SHUI QM, LI HP, HAN JR, QUAN XB, QIN TY, LI YJ. Identification of potato genome *StbZIP* gene family and analysis of its expression in different stresses[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2023. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220112.1718.004.html> (in Chinese).
- [10] 梁景辉, 赵秋媛. 调控油桐油脂代谢的 bZIP 转录因子家族鉴定与分析[J]. *植物生理学报*, 2021, 57(5): 1135-1150.
- LIANG JH, ZHAO QY. Identification and analysis of bZIP transcription factor family regulating oil metabolism in *Vernicia fordii*[J]. *Plant Physiology Journal*, 2021, 57(5): 1135-1150 (in Chinese).
- [11] 周宇, 陈传敏, 王健, 周明强, 杨小雨, 班秀文, 刘凡值, 杨成龙. 薏苡 *bZIP* 基因家族全基因组鉴定与非生物胁迫表达分析[J]. *热带作物学报*, 2022, 43(10): 2006-2020.  
ZHOU Y, CHEN CM, WANG J, ZHOU MQ, YANG XY, BAN XW, LIU FZ, YANG CL. Genome-wide identification and expression analysis of *bZIP* gene family under abiotic stress in *Coix lacryma-jobi* L.[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2022, 43(10): 2006-2020 (in Chinese).
- [12] XIANG Y, TANG N, DU H, YE HY, XIONG LZ. 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.
- [13] NAKASHIMA K, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K. ABA signaling in stress-response and seed development[J]. *Plant Cell Reports*, 2013, 32(7): 959-970.
- [14] TAKASHI F, KYONOSHIN M, YASUNARI F, TAISHI U, RIICHIRO Y, KAZUO S, KAZUKO YS. Abscisic acid-dependent multisite phosphorylation regulates the activity of a transcription activator AREB1[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(6): 1988-1993.
- [15] DRÖGE-LASER W, WEISTE C. The C/S1 bZIP network: a regulatory hub orchestrating plant energy homeostasis[J]. *Trends in Plant Science*, 2018, 23(5): 422-433.
- [16] GANGAPPA SN, BOTTO J. The multifaceted roles of HY5 in plant growth and development[J]. *Molecular Plant*, 2016, 9(10): 1353-1365.
- [17] YANG JH, QU X, LI T, GAO YX, DU HN, ZHENG LJ, JI MC, ZHANG PF, ZHANG Y, HU JX, LIU LY, LU ZF, YANG ZJ, ZHANG HY, YANG JP, JIAO YQ, ZHENG X. HY5-HDA9 orchestrates the transcription of HsfA2 to modulate salt stress response in *Arabidopsis*[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2023, 65(1): 45-63.
- [18] WELTMEIER F, EHLERT A, MAYER C, DIETRICH K, WANG X, SCHUTZE K, ALONSO R, HARTER K, VICENTE-CARBAJOSA J, DRÖGE-LASER W.



- Combinatorial control of *Arabidopsis* proline dehydrogenase transcription by specific heterodimerisation of bZIP transcription factors[J]. *Embo Journal*, 2006, 25(13): 3133-3143.
- [19] ROOK F, WEISBEEK P, SMEEKENS S. The light-regulated *Arabidopsis* bZIP transcription factor gene *ATB2* encodes a protein with an unusually long leucine zipper domain[J]. *Plant Molecular Biology*, 1998, 37(1): 171-178.
- [20] ZHANG Y, YANG XQ, CAO P, XIAO ZA, ZHAN C, LIU MF, NVSVROT T, WANG N. The bZIP53-IAA4 module inhibits adventitious root development in *Populus*[J]. *Journal Of Experimental Botany*, 2020, 71(12): 3485-3498.
- [21] 敏云馨, 侯岁稳. 植物非生物胁迫中蛋白质磷酸化的研究进展[J]. *分子植物育种*, 2020, 18(4): 1176-1186.
- MIN YX, HOU SW. Research progress of protein phosphorylation under abiotic stress in plants[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2020, 18(4): 1176-1186 (in Chinese).
- [22] CECILIA SS, LI HY, CHEN SX. Recent advances and challenges in plant phosphoproteomics[J]. *Proteomics*, 2015, 15(5/6): 1127-1141.
- [23] 刘静, 李亚超, 周梦岩, 吴鹏飞, 马祥庆, 李明. 植物蛋白质翻译后修饰组学研究进展[J]. *生物技术通报*, 2021, 37(1): 67-76.
- LIU J, LI YC, ZHOU MY, WU PF, MA XQ, LI M. Advances in the studies of plant protein post-translational modification[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2021, 37(1): 67-76 (in Chinese).
- [24] LIM CW, JOO H, LEE SC, BAEK W. Post-translational modifications of bZIP transcription factors in abscisic acid signaling and drought responses[J]. *Current Genomics*, 2021, 22(1): 4-15.
- [25] LI Q, ZHAO HX, WANG XL, KANG JY, LV BB, DONG QX, LI CL, CHEN H, WU Q. Tartary buckwheat transcription factor FtbZIP5, regulated by FtSnRK2.6, can improve salt/drought resistance in transgenic *Arabidopsis*[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(3): 1123.
- [26] LI Q, WU Q, WANG AH, LV BB, DONG QX, YAO YJ, WU Q, ZHAO HX, LI CL, CHEN H, WANG XL. Tartary buckwheat transcription factor FtbZIP83 improves the drought/salt tolerance of *Arabidopsis* via an ABA-mediated pathway[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 144: 312-323.
- [27] ASANO T, HAYASHI N, KIKUCHI S, OHSUGI R. CDPK-mediated abiotic stress signaling. review[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2012, 7(7): 817-821.
- [28] CHANG HC, TSAI MC, WU SS, CHANG I. Regulation of ABI5 expression by ABF<sub>3</sub> during salt stress responses in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Botanical Studies*, 2019, 60(1): 16.
- [29] ZHU SY, YU XC, WANG XJ, ZHAO R, LI Y, FAN RC, SHANG Y, DU SY, WANG XF, WU FQ, XU YH, ZHANG XY, ZHANG DP. Two calcium-dependent protein kinases, CPK<sub>4</sub> and CPK11, regulate abscisic acid signal transduction in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 2007, 19(10): 3019-3036.
- [30] MUÑIZ GARCÍA MN, GIAMMARIA V, GRANDELLIS C, TÉLLEZ-IÑÓN MT, ULLOA R, CAPIATI D. 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.
- [31] ZHANG HF, LIU D, YANG B, LIU WZ, MU BB, SONG H, CHEN BY, LI Y, REN D, DENG HQ, JIANG YQ. *Arabidopsis* CPK<sub>6</sub> positively regulates ABA signaling and drought tolerance through phosphorylating ABA-responsive element binding factors[J]. *Journal Experimental Botany*, 2020, 71(1): 188-203.
- [32] ZONG W, TANG N, YANG J, PENG L, MA SQ, XU Y, LI GL, XIONG LZ. Feedback regulation of ABA signaling and biosynthesis by a bZIP transcription factor targets drought-resistance-related genes[J]. *Plant Physiology*, 2016, 171(4): 2810-2825.
- [33] TANG N, ZHANG H, LI XH, XIAO JH, XIONG L. Constitutive activation of transcription factor OsbZIP46 improves drought tolerance in rice[J]. *Plant Physiology*, 2012, 158(4): 1755-1768.
- [34] CHANG Y, NGUYEN BH, XIE YJ, XIAO BZ, TANG N, ZHU WL, MOU T, XIONG L. Co-overexpression of the constitutively active form of OsbZIP46 and ABA-activated protein kinase SAPK6 improves drought and temperature stress resistance in rice[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1102.
- [35] KIM N, MOON S, MIN M, CHOI EH, KIM JA, KOH EY, YOON I, BYUN M, YOO S, KIM BG. Functional characterization and reconstitution of ABA signaling components using transient gene expression in rice protoplasts[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 614.
- [36] WANG BX, XU B, LIU Y, LIAO JF, SUN ZG, CHI M, XING YG, YANG B, LI J, LIU JB, CHEN TM, FANG ZW, LU BG, XU DY, BELLO B. A novel mechanisms of the signaling cascade associated with the SAPK10-bZIP20-NHX1 synergistic interaction to

- enhance tolerance of plant to abiotic stress in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Plant Science*, 2022, 111393.
- [37] GAO WW, LI MK, YANG SG, GAO CZ, SU Y, ZENG X, JIAO ZL, XU WJ, ZHANG MY, XIA KF. miR2105 and the kinase OsSAPK10 co-regulate OsbZIP86 to mediate drought-induced ABA biosynthesis in rice[J]. *Plant Physiology*, 2022, 189(2): 889-905.
- [38] LI ZY, FU DY, WANG X, ZENG R, ZHANG X, TIAN JG, ZHANG SS, YANG XH, TIAN F, LAI JS, SHI YT, YANG SH. Natural variation in the bZIP68 promoter modulates cold tolerance and was targeted during maize domestication[J]. *The Plant Cell*, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1093/plcell/koac137>.
- [39] CIECHANOVER A, SCHWARTZ AL. The ubiquitin-proteasome pathway: the complexity and myriad functions of proteins death[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1998, 95(6): 2727-2730.
- [40] YU FF, WU YR, XIE Q. Precise protein post-translational modifications modulate ABI5 activity[J]. *Trends in Plant Science*, 2015, 20(9): 569-575.
- [41] STONE SOPHIA L, WILLIAMS LUIS A, FARMER LISA M, VIERSTRA RICHARD D, JUDY C. KEEP ON GOING, a RING E3 ligase essential for *Arabidopsis* growth and development, is involved in abscisic acid signaling[J]. *The Plant Cell*, 2006, 18(12): 3415-3428.
- [42] CHEN YT, LIU HX, STONE S, CALLIS J. ABA and the ubiquitin E3 ligase KEEP ON GOING affect proteolysis of the *Arabidopsis thaliana* transcription factors ABF<sub>1</sub> and ABF<sub>3</sub>[J]. *Plant Journal*, 2013, 75(6): 965-976.
- [43] TANG N, MA SQ, ZONG W, YANG N, LV Y, YAN C, GUO ZL, LI J, LI X, XIANG Y, SONG HZ, XIAO JH, LI XH, XIONG L. MODD mediates deactivation and degradation of OsbZIP46 to negatively regulate ABA signaling and drought resistance in rice[J]. *Plant Cell*, 2016, 28(9): 2161-2177.
- [44] LIM C, BAEK W, LEE SC. Roles of pepper bZIP protein CaDILZ1 and its interacting partner RING-type E3 ligase CaDSR1 in modulation of drought tolerance[J]. *Plant Journal*, 2018, 96(2): 452-467.
- [45] JOO H, LIM C, LEE SC. A pepper RING-type E3 ligase, CaASRF1, plays a positive role in drought tolerance *via* modulation of CaAIBZ1 stability[J]. *The Plant Journal*, 2019, 98: 5-18.
- [46] JOO H, LIM C, LEE SC. Roles of pepper bZIP transcription factor CaATBZ1 and its interacting partner RING-type E3 ligase CaASRF<sub>1</sub> in modulation of ABA signaling and drought tolerance[J]. *Plant Journal*, 2019, 100(2): 399-410.
- [47] HYUNHEE J, WOO LC, CHUL LS. The pepper RING-type E3 ligase, CaATIR1, positively regulates abscisic acid signalling and drought response by modulating the stability of CaATBZ1[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2020, 43(8): 1911-1924.
- [48] 汪永平, 任伟, 王润娟, 邵坤仲, 高慧娟, 张金林. SUMO E3 连接酶在植物适应非生物胁迫中的作用研究进展[J]. *生物技术通报*, 2020, 36(2): 169-177.
- WANG YP, REN W, WANG RJ, SHAO KZ, GAO HJ, ZHANG JL. Research advances on functions of SUMO E3 ligase in plant abiotic stress adaptation[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2020, 36(2): 169-177 (in Chinese).
- [49] NOVATCHKOVA M, BUDHIRAJA R, COUPLAND G, EISENHABER F, BACHMAIR A. SUMO conjugation in plants[J]. *Planta*, 2004, 220(1): 1-8.
- [50] KENJI M, JIYOUNG L, BO JJ, YUL YC, TOMOKO M, HASEGAWA PAUL M. Sumoylation of ABI5 by the *Arabidopsis* SUMO E3 ligase SIZ1 negatively regulates abscisic acid signaling[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(13): 5418-5423.
- [51] SRIVASTAVA A, ZHANG CJ, CAINE R, GRAY J, SADANANDOM A. Rice SUMO protease overly tolerant to salt targets the transcription factor, OsbZIP23 to promote drought tolerance in rice[J]. *Plant Journal*, 2017, 92(6): 1031-1043.

(本文责编 陈宏宇)