



大豆胞囊线虫病抗性相关 bZIP 转录因子的生物信息学分析

姜海鹏,田力峥,卜凡珊,赵 雪,韩英鹏

(东北农业大学 大豆研究所,黑龙江 哈尔滨 150030)

摘 要:为分析大豆 bZIP 转录因子在大豆胞囊线虫病 3 号生理小种胁迫下的应答机制,促进大豆响应大豆胞囊线虫病 3 号生理小种胁迫机制的研究,本研究采用胞囊线虫病 3 号生理小种对抗线虫大豆品种东农 L-10 进行胁迫,对转录组测序数据中与抗性相关的 bZIP 转录因子进行在线生物信息学预测和分析。结果共获得 18 个与大豆胞囊线虫病 3 号生理小种相关的差异表达 bZIP 转录因子,不同 bZIP 转录因子之间的理化性质存在较大差异,大多数上调表达的 bZIP 转录因子为碱性等电点,而大多数下调表达的 bZIP 转录因子为酸性等电点;18 个 bZIP 蛋白中含有多个丝氨酸(S)、苏氨酸(T)和酪氨酸(Y)磷酸化位点,其中丝氨酸(S)位点最多;亚细胞定位显示 2 个 bZIP 转录因子定位于叶绿体,其余均定位于细胞核,与转录因子调控下游基因的表达特性相一致;18 个 bZIP 蛋白的系统进化树分为 2 两大类,其中上调表达的 bZIP 转录因子和下调表达的 bZIP 转录因子亲缘关系较远;bZIP 基因家族的成员都含有数量不等的 motif 结构,且不同 bZIP 基因之间保守结构域的氨基酸存在变异;蛋白二级结构中以无规则卷曲和 α -螺旋为主要构成元件;根据结构相似性,18 个 bZIP 蛋白三级结构分为 4 类,不同 bZIP 转录因子三级结构的相似性暗示了功能上存在相似。

关键词:大豆胞囊线虫病; 3 号生理小种; 转录组测序; bZIP 转录因子; 生物信息学

Bioinformatics Analysis of bZIP Transcription Factors Related to Resistance to Soybean Cyst Nematode

JIANG Hai-peng, TIAN Li-zheng, BU Fan-shan, ZHAO Xue, HAN Ying-peng

(Soybean Research Institute, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China)

Abstract: In order to analyze the response mechanism of soybean bZIP transcription factor to the stress of soybean cyst nematode race 3, and to lay a foundation for studying the mechanism of soybean responding to the stress of soybean cyst nematode race 3. In this study, the resistant soybean variety Dongnong L-10 was stressed by cyst nematode race 3, and the bZIP transcription factors related to resistance in transcriptome sequencing data were predicted and analyzed by online bioinformatics. The results showed that 18 differentially expressed bZIP transcription factors related to soybean cyst nematode race 3 were obtained, and there were differences in physical and chemical properties among different transcription factors. Most of the up-regulated bZIP transcription factors were basic isoelectric points, while most of the down-regulated bZIP transcription factors were acidic isoelectric points. Among the 18 bZIP proteins, there were multiple serine (S), threonine (T) and tyrosine (Y) phosphorylation sites, the most of which were serine (S). Subcellular localization showed that two bZIP transcription factors were located in chloroplast and the rest were located in nucleus, which was consistent with the expression characteristics of downstream genes regulated by transcription factors. According to the phylogenetic tree of bZIP transcription factor proteins, 18 bZIP transcription factors were divided into two groups, in which the up-regulated bZIP transcription factors and down-regulated bZIP transcription factors were closely related. Members of the bZIP gene family all contained a number of motif structures, and there were variations in the amino acids of the conserved domains between different bZIP genes. The protein secondary structure was mainly composed of random coil and α -helix. According to the structural similarity, the tertiary structures of 18 bZIP proteins were divided into 4 categories. The similarity of the tertiary structure of different bZIP transcription factors suggests that there are functional similarities. This study lays a theoretical foundation for elucidating the mechanism of soybean bZIP transcription factor in response to stress of soybean cyst nematode race 3, and provides a theoretical basis for improving the resistance of soybean cyst nematode.

Keywords: Soybean cyst nematode; Race 3; Transcriptome sequencing; bZIP transcription factors; Bioinformatics

大豆胞囊线虫病(Soybean Cyst Nematode,SCN)是影响大豆产量的重要病害。在中国造成大豆严重经济损失的主要生理小种有 1 号、3 号和 4 号,其

中 3 号生理小种在东北地区和黄淮地区为优势生理小种^[1]。

大量研究表明,植物抗病机制涉及与生物胁迫

收稿日期:2020-03-14

基金项目:黑龙江省杰出青年基金项目(JC2018007);国家自然科学基金面上项目(31671717,31971967);国家科技重大专项和重点研发项目(课题)省级资助项目(GX17B002);黑龙江省博士后项目(LBH-Q17015);国家重点研发计划项目(2016YFD0100304)。

第一作者简介:姜海鹏(1994-),男,博士,主要从事大豆遗传育种研究。E-mail:1399728741@qq.com。

通讯作者:韩英鹏(1978-),男,博士,教授,主要从事大豆遗传育种研究和生物技术研究。E-mail:hyp234286@aliyun.com。

相关的多个基因的协同作用,植物在抵御逆境胁迫时,bZIP、AP2/ERF、MYB、bHLH、NAC、ZFP、WRKY、VOZ、CAMTA、EIN3 等转录因子(Transcription Factors,TF)起着关键性的调控作用^[2-5]。在寄主植物感染线虫后的胞囊形成过程中,转录因子与相应的顺式作用元件结合,促进DNA-蛋白质相互作用,在植物防御反应基因的表达和调控中起着关键作用^[6-7]。植物基因组中大约7%的氨基酸编码序列负责编码转录因子^[8]。在TF家族中,碱性亮氨酸拉链(bZIP)转录因子家族广泛存在于植物、动物和微生物中^[9-10]。bZIP转录因子的结构域是保守的,含有40~80个氨基酸,由2个结构区域组成:一个是大约含有18个氨基酸残基的碱性DNA结合区,另一个是保守度较低的亮氨酸拉链区^[11-12]。根据bZIP转录因子的DNA结合特异性、碱基区和铰链区的氨基酸序列,在水稻中鉴定出89个bZIP转录因子^[13],在黄瓜中鉴定出64个^[14],在高粱中鉴定出92个^[15],在油菜中鉴定出136个^[16],而2018年Zhang等^[17]在大豆中鉴定出160个bZIP基因。

在植物中,bZIP转录因子调控病原菌防御、光和胁迫信号、种子成熟和花发育等过程^[18]。水稻中发现的bZIP转录因子*OsZIP23*在ABA信号和生物合成中起中心调节作用^[19],过表达*OsZIP23*后水稻原生质体的耐旱性和耐盐性得到显著提高。BIFC分析表明*OsZIP23*可以与*SnRK2*蛋白激酶(SAPK2)相互作用^[20]。玉米转录因子*ZmZIP22*可以与27KD-Y(玉米胶蛋白基因)的启动子结合同时促进其表达,促使玉米胚乳蛋白体的形成^[21]。拟南芥转录因子*AtZIP53*可以调节种子成熟^[22],*AtZIP11*的表达能导致代谢的改变,显著促进海藻糖、肌醇、蜜三糖等小分子碳水化合物代谢相关基因的表达^[23]。bZIP转录因子还可作为调控信号在植物对各种生物和非生物胁迫的反应中发挥关键作用,如葡萄糖-ABA信号^[24],代谢过程中的糖信号^[25],营养生长期间渗透胁迫反应的ABA信号^[26]。

转录组测序技术已广泛应用于大豆胞囊线虫病抗性基因筛选^[27]。然而,与SCN相关的主要抗性基因和抗性机制尚未明确。虽然bZIP家族已在许多植物中被鉴定^[13-17],但是,关于bZIP家族在SCN胁迫下行使的功能和作用机制鲜有研究。东农L-10是一个具有多个SCN生理小种抗性的大豆抗源材料^[28],本研究利用Illumina HiSeq高通量测序平台挖掘东农L-10在大豆胞囊线虫病3号生理小种胁迫下的bZIP转录因子家族差异表达基因,对其进行在线生物信息学分析,以期为进一步研究

SCN相关bZIP转录因子的功能和改良大豆对SCN 的抗性提供理论支持。

1 材料与方法

1.1 材料

大豆材料东农L-10取自东北农业大学大豆生物重点实验室。大豆胞囊线虫采自东北农业大学大豆研究所试验田,经Riggs和Schmitt鉴别模式^[29]鉴定为大豆胞囊线虫3号生理小种。

1.2 方法

1.2.1 转录组测序材料的准备 将东农L-10种子在蛭石+泥炭土(1:1)中萌发,萌发后移栽到装满蒸气杀菌砂的微盆中,生长至幼苗后放入生长室的水桶中,在自然光周期的生长室中培养,昼夜温度约为27~28℃,相对湿度为60%~70%。采用随机完全区组设计(RCBD),3次重复,每次重复10株。每株幼苗接种约2000条幼年线虫(J2)。分别于接种后0,8d采集接种SCN的根样,随机选择一些根样进行酸性品红染色^[30],以确认接种成功。

1.2.2 转录组测序 分别取接种大豆胞囊线虫3号生理小种0和8d的东农L-10根系,3次重复的6份样品。将样品迅速置于液氮中并通过TRNzol Universal总RNA提取试剂盒(Tiangen Biotech, Beijing, China)提取总RNA,利用Illumina TruSeq RNA文库制备试剂盒(Illumina, San Diego, CA, USA)构建cDNA文库。将构建好的cDNA文库送至北京百迈客生物公司,使用Illumina HiSeq 2000平台生成用于序列组装的100bp成对末端序列,用50bp的单端读数对文库进行测序。查找大豆胞囊线虫病3号生理小种胁迫下东农L-10大豆中表达情况存在差异的bZIP转录因子。

1.2.3 理化性质分析 通过在线程序Phytozome(<https://phytozome.jgi.doe.gov/pz/portal.html>)下载18个bZIP转录因子的氨基酸序列;利用在线程序ProtParam(<http://web.expasy.org/prot-param/>)对bZIP蛋白的理化性质进行分析。

1.2.4 磷酸化位点分析 利用NetPhos 2.0 Server(<http://www.cbs.dtu.dk/services/NetPhos/>)在线工具进行氨基酸磷酸化位点的预测分析。

1.2.5 亚细胞定位 利用在线程序WoLF PSORT(<http://www.genscript.com/wolf-psort.ht-ml>)对18个bZIP转录因子进行蛋白亚细胞定位预测。

1.2.6 同源性分析 利用MEGA 7软件对18个bZIP蛋白序列进行多重序列比对分类并构建系统发育树,每个计算点计算1000次。

1.2.7 蛋白基序分析 利用在线程序MEME(<http://>

meme-suite. org/tools/meme) 对 18 个 bZIP 蛋白进行 motif 预测分析。

1. 2. 8 蛋白结构预测 利用在线程序 SOPMA(https://npsa-prabi.ibcp.fr/cgi-bin/npsa_automat.pl?page=npsa_sopma.html) 对 18 个 bZIP 转录因子进行蛋白二级结构预测;利用 SWISS MODEL (<http://swiss-model.expasy.org/interactive>) 对 18 个 bZIP 转录因子进行蛋白三级结构同源建模分析。

表 1 差异表达 bZIP 转录因子及其理化性质

Table 1 Physicochemical properties of bZIP gene with differential expression

基因名称 Gene name	基因序列号 Gene ID	向上/向下 调节 Up/Down regulation	相对分子量 Relative molecular weight	氨基酸数目 Number of amino acid	等电点 pI	不稳定数目 Instability index	脂肪系数 Fat coefficient	平均亲疏 水性 Average hydrophobicity
bZIP-1	Glyma.01G013600.1	Up	44338.65	415	5.97	61.04	47.57	-0.954
bZIP-2	Glyma.03G255000.5	Up	45627.58	425	7.78	54.57	59.04	-0.827
bZIP-3	Glyma.10G071700.1	Up	48549.15	447	9.17	55.83	64.72	-0.744
bZIP-4	Glyma.03G255000.1	Up	45627.58	425	7.78	54.57	59.04	-0.827
bZIP-5	Glyma.20G049200.1	Up	30426.09	274	8.54	52.52	76.53	-0.704
bZIP-6	Glyma.06G022300.1	Up	25437.55	228	9.59	54.24	73.51	-0.633
bZIP-7	Glyma.05G122400.1	Down	24619.88	224	9.16	66.36	75.36	-0.642
bZIP-8	Glyma.06G284900.1	Down	38231.02	340	5.86	65.12	56.26	-1.122
bZIP-9	Glyma.12G121000.1	Down	37158.09	330	5.97	64.41	62.09	-1.008
bZIP-10	Glyma.13G316900.2	Down	54630.43	490	6.96	56.92	75.31	-0.531
bZIP-11	Glyma.12G227700.1	Down	32062.99	285	7.86	61.57	72.95	-0.710
bZIP-12	Glyma.13G272500.1	Down	35802.22	320	6.09	66.94	71.44	-0.714
bZIP-13	Glyma.03G247100.1	Down	45051.19	414	6.94	60.89	70.46	-0.633
bZIP-14	Glyma.13G292800.1	Down	35570.71	311	6.27	57.67	67.75	-0.925
bZIP-15	Glyma.03G255000.7	Down	45627.58	425	7.78	54.57	59.04	-0.827
bZIP-16	Glyma.18G277100.1	Down	22454.14	195	5.88	67.51	73.95	-0.826
bZIP-17	Glyma.12G208400.1	Down	36640.78	320	6.02	63.86	67.66	-0.962
bZIP-18	Glyma.02G058800.1	Down	35638.10	338	5.60	61.71	54.97	-0.826

由表 1 可知,18 个 bZIP 基因编码蛋白的氨基酸数量为 195 ~ 490, pI 为 5.60 ~ 9.59, 其中大多数上调表达的 bZIP 转录因子表现为碱性等电点,而大部分下调 bZIP 转录因子表现为酸性等电点,均属于不稳定蛋白,脂肪系数为 47.57 ~ 76.53, 平均亲疏水性均为负值,说明这些转录因子都是亲水性蛋白。

2. 2 差异表达 bZIP 转录因子氨基酸磷酸化位点分析

蛋白质磷酸化修饰是生物体内最重要的共价修饰方式之一,蛋白质的磷酸化和去磷酸化这一可逆过程调节着包括细胞增殖、发育、分化、信号转

2 结果与分析

2. 1 差异表达 bZIP 转录因子理化性质分析

大豆胞囊线虫病 3 号生理小种对东农 L-10 大豆胁迫的转录组测序结果表明:筛选出 18 个差异表达 bZIP 转录因子,其中存在 6 个上调表达和 12 个下调表达 bZIP 转录因子(表 1)。

导、细胞凋亡等过程在内的所有生命活动^[31]。氨基酸磷酸化位点预测表明:除 bZIP-7 和 bZIP-14 中苏氨酸位点数和络氨酸相同外,其它 bZIP 磷酸化位点数依次为丝氨酸 > 苏氨酸 > 酪氨酸(表 2)。

2. 3 差异表达 bZIP 转录因子亚细胞定位

18 个 bZIP 蛋白的亚细胞定位结果以得分形式表示,其中除 bZIP-6 和 bZIP-11 定位在叶绿体的可能性较大,其它 16 个 bZIP 蛋白均定位在细胞核,表明在大豆胞囊线虫病 3 号生理小种胁迫下,bZIP 蛋白转录因子存在和发挥重要作用的位置是细胞核(表 3)。

表 2 差异表达 bZIP 家族基因的磷酸化位点

Table 2 Phosphorylation sites of bZIP genes with differential expression

蛋白名称 Protein name	丝氨酸 Serine	苏氨酸 Threonine	酪氨酸 Tyrosine	蛋白名称 Protein name	丝氨酸 Serine	苏氨酸 Threonine	酪氨酸 Tyrosine
bZIP-1	39	13	3	bZIP-10	46	13	3
bZIP-2	43	19	3	bZIP-11	25	15	1
bZIP-3	24	10	3	bZIP-12	28	10	2
bZIP-4	43	19	3	bZIP-13	47	13	3
bZIP-5	29	8	2	bZIP-14	26	3	3
bZIP-6	31	8	1	bZIP-15	43	19	3
bZIP-7	27	2	2	bZIP-16	16	4	2
bZIP-8	30	9	1	bZIP-17	26	4	3
bZIP-9	29	9	1	bZIP-18	32	9	1

表 3 差异表达 bZIP 蛋白的亚细胞定位预测

Table 3 Prediction of subcellular location of bZIP genes with differential expression

蛋白名称 Protein name	得分 Score				
	细胞核 Cellnucleus	细胞质 Cellcytoplasm	叶绿体 Chloroplast	线粒体 Mitochondria	细胞膜 Cell membrane
bZIP-1	14.0				
bZIP-2	14.0				
bZIP-3	13.0				
bZIP-4	14.0				
bZIP-5	13.5	7.5			
bZIP-6	5.0	1.0	6.0	1.0	
bZIP-7	13.5				7.5
bZIP-8	13.5	7.5			
bZIP-9	13.5	7.5			
bZIP-10	14.0				
bZIP-11	6.5	4.0	7.0		
bZIP-12	9.0		5.0		
bZIP-13	10.0	4.0			
bZIP-14	12.5	7.0			
bZIP-15	14.0				
bZIP-16	14.0				
bZIP-17	13.5	7.5			
bZIP-18	14.0				

2.4 差异表达 bZIP 转录因子同源性分析

由图 1 可知,18 个 bZIP 转录因子分为 2 大类群,其中在大豆胞囊线虫 3 号生理小种胁迫下上调的 bZIP 转录因子都位于 I 类群中,下调的 bZIP 转录因子中除 bZIP-7、bZIP-10、bZIP-15 和 bZIP-18 位于 I 类群,其它 bZIP 转录因子都位于 II 类群中。大多数的上调和下调 bZIP 转录因子亲缘关系较远。推测 bZIP 转录因子亲缘关系的远近与其在大豆中起到的生物学作用相关。

2.5 差异表达 bZIP 转录因子基序及其编码序列分析

由图 2 可知,共有 5 种类型的基序,18 个 bZIP

转录因子具有不同数目的保守 motif 结构。18 个 bZIP 转录因子都具备 motif 1 结构,其被注释为碱性亮氨酸拉链(bZIP)结构域,具有 bZIP 转录因子连续亮氨酸间隔排列的特征序列。上调的 6 个 bZIP 转录因子中 bZIP-2 和 bZIP-4 具有全部 5 个 motif 结构,下调的 12 个 bZIP 转录因子中除 bZIP-7、bZIP-10、bZIP-13、bZIP-16 和 bZIP-18 外都具有 5 个 motif 结构,其中仅 bZIP-18 具有 3 个 motif 结构。对 5 种类型基序的编码序列分析表明不同 bZIP 基因之间保守结构域的碱基序列存在变异(图 3)。

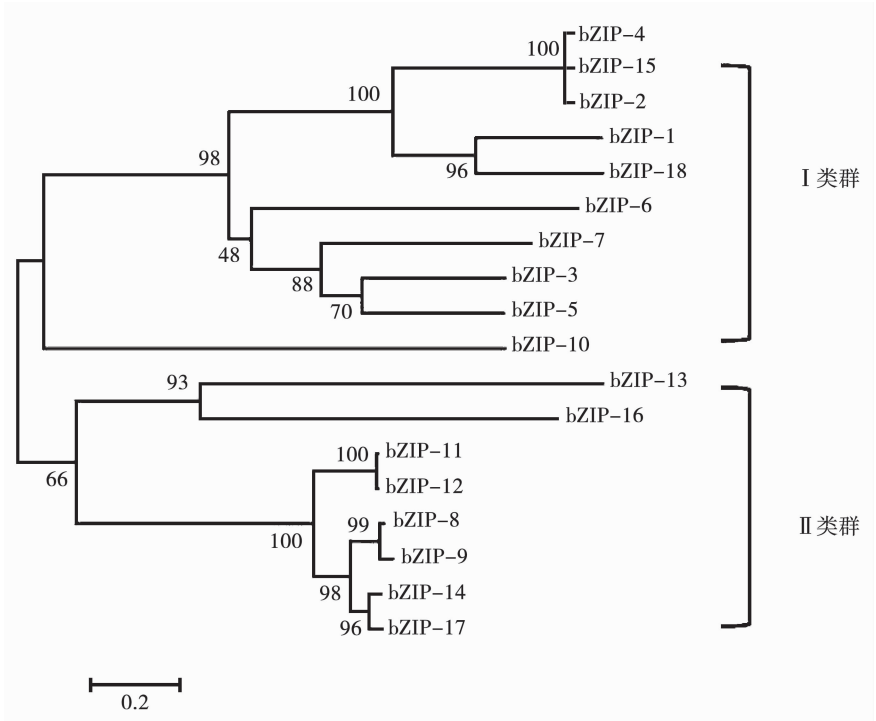


图 1 差异表达 bZIP 转录因子的系统发育树

Fig. 1 The phylogenetic tree of bZIP transcription factors with differential expression

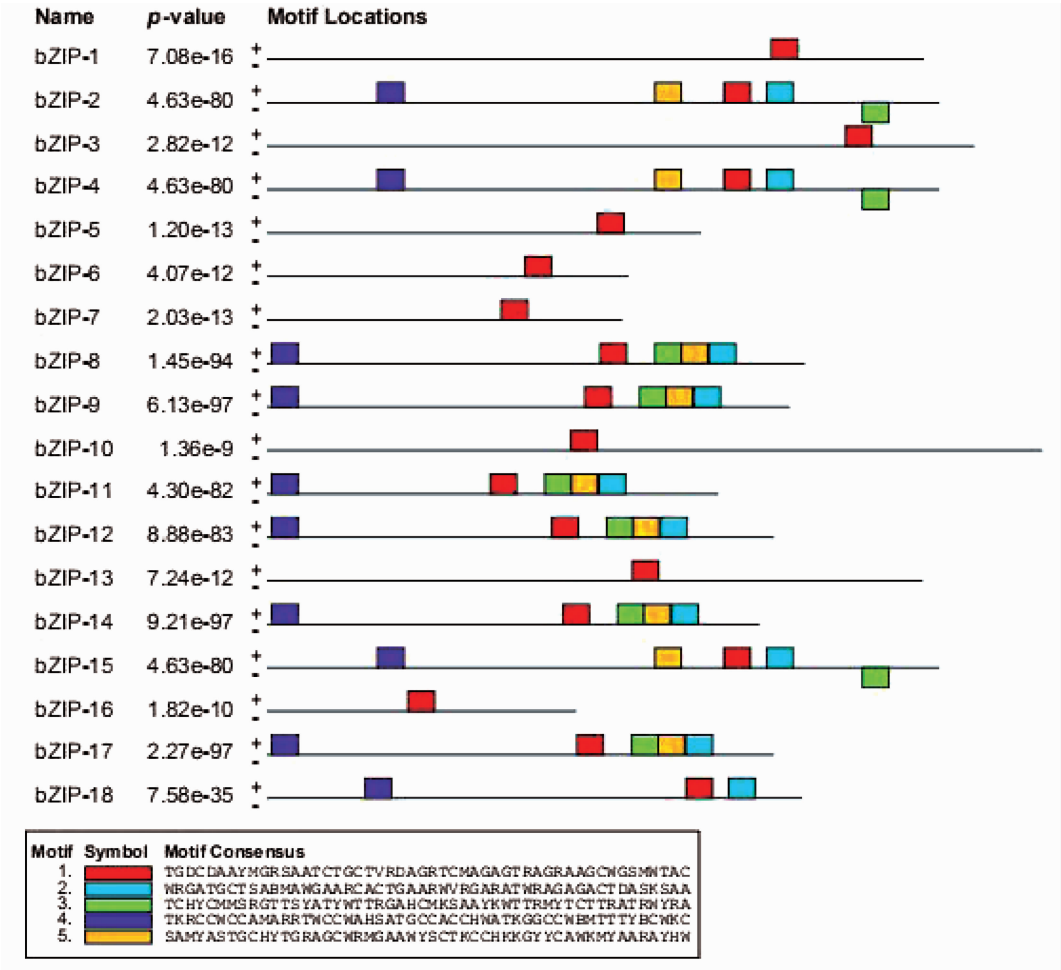
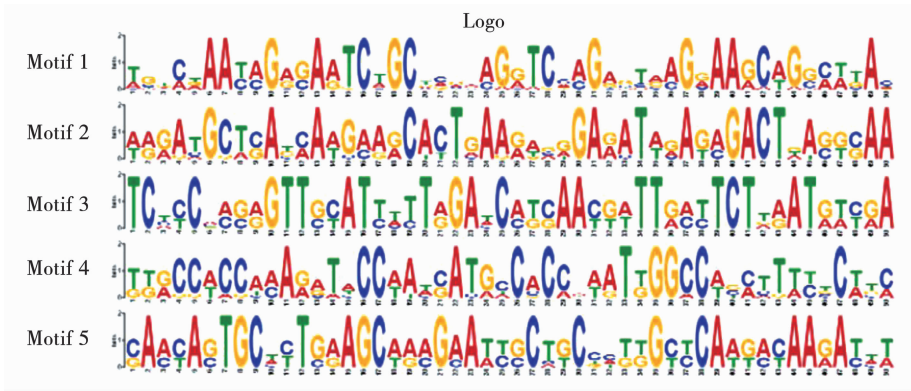


图 2 差异表达 bZIP 转录因子的基序分析

Fig. 2 Motifs analysis of bZIP transcription factors with differential expression



由图 4 可知,按照结构相似性,18 个 bZIP 蛋白三级结构分为 bZIP-(1-6)、bZIP-(7-8)、bZIP-(9-14)和 bZIP-(15-18) 4 类。蛋白三级结构相似的 bZIP 转录因子可能具有相同的生物学功能。

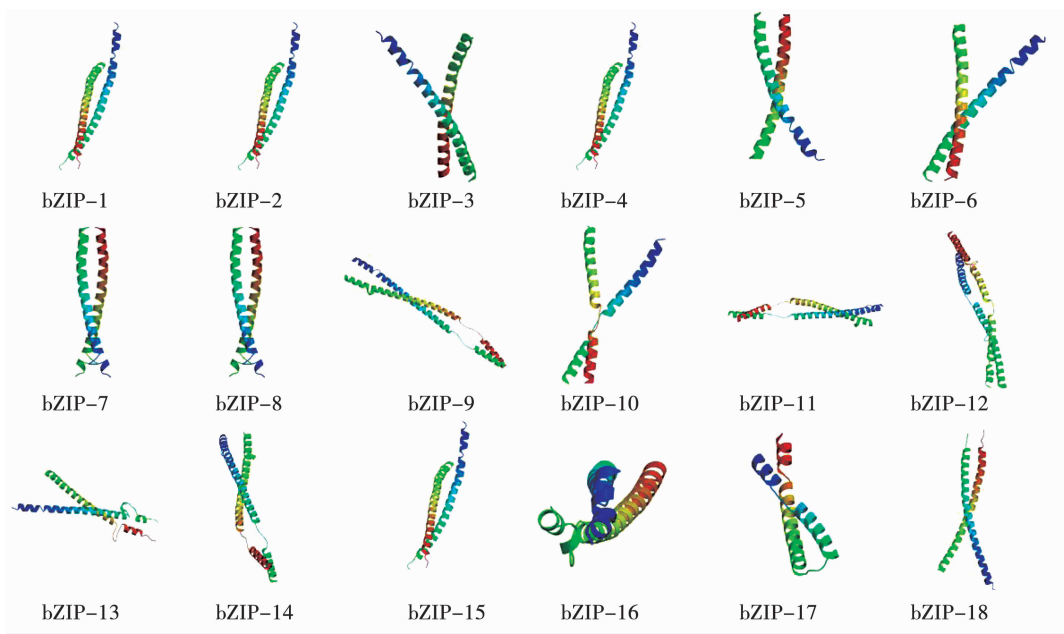


图 4 差异表达 bZIP 转录因子的三级结构预测
Fig. 4 Prediction on tertiary structure of bZIP transcription factors with differential expression

3 讨论

bZIP 转录因子在植物的生长发育中起着重要的作用^[33],自发现 bZIP 转录因子以来研究者不断对不同植物中的 bZIP 转录因子进行鉴定和研究,已经证明 bZIP 转录因子参与植物的生长、衰老和抗逆等生理过程^[34]。bZIP 转录因子已经在许多植物中被鉴定,其中在水稻中鉴定出 89 个^[13],在黄瓜中鉴定出 64 个^[14],在高粱中鉴定出 92 个^[15],在油菜中鉴定出 136 个^[16],在大豆中鉴定出 160 个^[17],这表明 bZIP 转录因子在不同的物种进化过程中存在一定的扩张或收缩。本研究通过转录组测序技术在大豆品种东农 L-10(抗病)中鉴定出 18 个与大豆胞囊线虫病 3 号生理小种相关的 bZIP 转录因子,其中存在 6 个上调表达和 12 个下调表达的 bZIP 转录因子,这些转录因子可能在抗大豆胞囊线虫病进程中起重要作用。这些 bZIP 转录因子个数远低于大豆中的 bZIP 家族总量 160 个^[17],这表明了 bZIP 家族转录因子在不同的生物学环境中发挥的功能存在差异。

bZIP 转录因子家族都具有一个高度保守的 bZIP 结构域,孙明岳等^[35]对 120 个苹果 bZIP 基因的保守结构域进行分析,发现基因结构进化高度保守的同时存在极少数结构变异;而类似结果也在水稻^[36]和大豆^[37]基因组中存在,本研究对 18 个 bZIP 转录因子蛋白基序的分析表明,18 个 bZIP 转录因子具有的 motif 结构存在结构变异,但均具备 motif 1

结构,具有连续亮氨酸间隔排列的特征序列。表明 bZIP 转录因子家族在物种进化过程中高度保守,但不同 bZIP 转录因子之间保守结构域的氨基酸存在变异,这些变异可能是大豆在进化过程中不同 bZIP 转录因子为了适应环境而产生的。

亲缘关系的远近与转录因子行使的功能相关,李贺等^[38]的研究表明亲缘关系越近的转录因子所发挥的生物学功能越相似。本研究将 18 个 bZIP 转录因子进行同源性分析,共分为 2 大类群,其中在大豆胞囊线虫 3 号生理小种胁迫下上调的 bZIP 转录因子都位于 I 类群,下调的 bZIP 转录因子大多数都位于 II 类群,这一结论与李贺等^[38]的研究相类似。同时发现少数的下调 bZIP 转录因子也位于 I 类群,其具体原因还有待进一步研究;理化性质分析表明,不同转录因子之间的理化性质存在差异,上调表达的 bZIP 转录因子中碱性等电点居多,而下调的 bZIP 转录因子中酸性等电点表现居多,说明其发挥的生物学作用也不相同;磷酸化位点的分析发现,18 个 bZIP 转录因子蛋白中含有多个丝氨酸(S)、苏氨酸(T)和酪氨酸(Y)磷酸化位点,其中丝氨酸(S)位点最多,表明 bZIP 转录因子在 SCN 胁迫下参与了多种信号转导途径;亚细胞定位预测显示 16 个 bZIP 蛋白均定位在细胞核,表明了在大豆胞囊线虫 3 号生理小种胁迫下 bZIP 转录因子存在和发挥重要作用的位置是细胞核,这符合其作为转录因子调控下游基因表达的特性^[39]。

综上所述,系统进化关系相近的蛋白结构相对

保守且存在差异,但其发挥的生物学功能相似。因此本研究利用生物信息学的方法对转录组测序得到的与大豆胞囊线虫相关的 bZIP 转录因子进行分析、推断和功能预测,有助于进一步研究大豆胞囊线虫相关 bZIP 转录因子的功能,为改良大豆对 SCN 的抗性提供理论支持。

4 结 论

利用抗线品种东农 L-10 在大豆胞囊线虫病 3 号生理小种胁迫下的转录组数据,筛选出 18 个与大豆胞囊线虫 3 号生理小种相关的差异表达 bZIP 转录因子,其中 6 个上调表达,12 个下调表达。18 个转录因子之间的理化性质存在差异;18 个 bZIP 蛋白中含有多个丝氨酸(S)、苏氨酸(T)和酪氨酸(Y)磷酸化位点,其中丝氨酸(S)位点最多;除 2 个 bZIP 转录因子定位于叶绿体,其余均定位于细胞核;18 个 bZIP 蛋白的系统进化树分为 2 大类群,其中上调表达的 bZIP 转录因子和下调表达的 bZIP 转录因子亲缘关系较远;bZIP 基因家族的成员都含有数量不等的 motif 结构;蛋白二级结构中以无规则卷曲和 α -螺旋为主要构成元件;根据结构相似性,18 个 bZIP 蛋白三级结构分为 4 类,不同 bZIP 转录因子三级结构的相似性暗示了功能上存在相似性。

参考文献

[1] Han Y P, Tan Y F, Hu H, et al. Quantitative trait loci with additive and epistatic effects underlying resistance to two HG types of soybean cyst nematode[J]. Plant Breeding, 2017, 136(6): 720-727.

[2] 杨致荣, 王兴春, 李西明, 等. 高等植物的转录因子的研究进展[J]. 遗传, 2004, 26(3): 403-408. (Yang Z R, Wang X C, Li X M, et al. Advance on the study of transcription factors in higher plant[J]. Hereditas, 2004, 26(3): 403-408.)

[3] Liu J H, Peng T, Dai W. Critical cis-acting elements and interacting transcription factors: Key players associated with abiotic stress responses in plants[J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2014, 32(2): 303-317.

[4] Seo P J, Park M J, Park C M. Alternative splicing of transcription factors in plant responses to low temperature stress: Mechanisms and functions[J]. Planta, 2013, 237(6): 1415-1424.

[5] 刘辉, 李德军, 邓治. 植物应答低温胁迫的转录调控网络研究进展[J]. 中国农业科学, 2014, 47(18): 3523-3533. (Liu H, Li D J, Deng Z. Advances in research of transcriptional regulatory network in response to cold stress in plants[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2014, 47(18): 3523-3533.)

[6] Glazebrook J. Genes controlling expression of defense responses in Arabidopsis-2001 status[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2001, 4(4): 301-308.

[7] Mohar S, Khan Z, Krishna K, et al. Sources of resistance to

Fusarium wilt and root-knot nematode in indigenous chickpea germplasm[J]. Plant Genetic Resources, 2012, 10(3): 258-260.

[8] Udvardi M K, Kakar K, Wandrey M, et al. Legume transcription factors: Global regulators of plant development and response to the environment[J]. Plant Physiology, 2007, 144(2): 538-549.

[9] Talanian R, Mcknight C, Kim P. Sequence-specific DNA binding by a short peptide dimer[J]. Science, 1990, 249(4970): 769-771.

[10] Hurst H C. Transcription factors 1: bZIP proteins[J]. Protein Profile, 1994, 1(2): 123-168.

[11] Hu W, Yang H, Yan Y, et al. Genome-wide characterization and analysis of bZIP transcription factor gene family related to abiotic stress in cassava[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 22783.

[12] Jakoby M, Weisshaar B, Dröge-Laser W, et al. bZIP transcription factors in Arabidopsis[J]. Trends in Plant Science, 2002, 7(3): 106-111.

[13] Nijhawan A, Jain M, Tyagi A K, et al. Genomic survey and gene expression analysis of the basic leucine zipper transcription factor family in rice[J]. Plant Physiology, 2008, 146(2): 333-350.

[14] Cengiz B M, Vahap E, Mortaza H, et al. Genome-wide analysis of the bZIP transcription factors in cucumber[J]. PLoS One, 2014, 9(4): e96014.

[15] Wang J, Zhou J, Zhang B, et al. Genome-wide expansion and expression divergence of the basic leucine zipper transcription factors in higher plants with an emphasis on sorghum[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2011, 53(3): 212-231.

[16] Hwang I, Jung H J, Park J I, et al. Transcriptome analysis of newly classified bZIP transcription factors of Brassica rapa in cold stress response[J]. Genomics, 2014, 104(3): 194-202.

[17] Zhang M, Liu Y, Shi H, et al. Evolutionary and expression analyses of soybean basic leucine zipper transcription factor family[J]. BMC Genomics, 2018, 19(1): 159-160.

[18] Vinson C, Acharya A, Taparowsky E J. Deciphering B-ZIP transcription factor interactions in vitro and in vivo[J]. Biochimica et Biophysica Acta-Gene Structure and Expression, 2006, 1759(1-2): 4-12.

[19] Hossain M A, Cho J I, Han M, et al. The ABRE-binding bZIP transcription factor OsABF2 is a positive regulator of abiotic stress and ABA signaling in rice[J]. Journal of Plant Physiology, 2010, 167(17): 1512-1520.

[20] Zong W, Tang N, Yang J, et al. 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.

[21] Li C, Yue Y, Chen H, et al. The ZmbZIP22 transcription factor regulates 27-kD γ -zein gene transcription during maize endosperm development[J]. The Plant Cell, 2018, 30(10): 2402-2424.

[22] Alonso R, Onate-Sanchez L, Weltmeier F, et al. A pivotal role of the basic leucine zipper transcription factor bZIP53 in the regulation of Arabidopsis seed maturation gene expression based on heterodimerization and protein complex formation[J]. Plant Cell, 21(6): 1747-1761.

[23] Berendzen K W, Weiste C, Wanke D, et al. Bioinformatic cis-element analyses performed in Arabidopsis and rice disclose bZIP-

and MYB-related binding sites as potential AuxRE-coupling elements in auxin-mediated transcription[J]. BMC Plant Biology, 2012, 12(1): 125-132.

[24] Matioli C C, Tomaz J P, Duarte G T, et al. The *Arabidopsis* bZIP gene *AtbZIP63* is a sensitive integrator of transient abscisic acid and glucose signals [J]. Plant Physiology, 2011, 157 (2): 692-705.

[25] Dietrich K, Weltmeier F, Ehlert A, et al. Heterodimers of the *Arabidopsis* transcription factors bZIP1 and bZIP53 reprogram amino acid metabolism during low energy stress [J]. The Plant Cell, 2011, 23(1): 381-395.

[26] Yoshida T, Fujita Y, Maruyama K, et al. Four *Arabidopsis* AREB/ABF transcription factors function predominantly in gene expression downstream of SnRK2 kinases in abscisic acid signalling in response to osmotic stress [J]. Plant, Cell and Environment, 2015, 38(1): 35-49.

[27] Jain S, Chittam K, Brueggeman R, et al. Comparative transcriptome analysis of resistant and susceptible common bean genotypes in response to soybean cyst nematode infection [J]. PLoS One, 2016, 11(7): 12-23.

[28] Chang W, Dong L, Wang Z, et al. QTL underlying resistance to two HG types of *Heterodera glycines* found in soybean cultivar ‘L-10’ [J]. BMC Genomics, 2011, 12(1): 233-241.

[29] Riggs R D, Schmitt D P. Complete characterization of the race scheme for *Heterodera glycines* [J]. Journal of Nematology, 1988, 20(3): 392-395.

[30] Zhen-Hua W, Li-Bo S, Hai-Yan W, et al. Distribution and developmental process of *Heterodera glycines* in soybean root [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2009, 42(2): 3147-3153.

[31] Esser D, Hoffmann L, Pham T K, et al. Protein phosphorylation and its role in archaeal signal transduction [J]. FEMS Microbiology Reviews, 2016, 40(5): 625-647.

[32] Hol W G J, Halie L M, Sander C. Dipoles of the alpha-helix and beta-sheet; Their role in protein folding [J]. Nature, 1981, 294 (5841): 532-536.

[33] Jiao Z, Rongrong G, Chunlei G, et al. Evolutionary and expression analyses of the apple basic leucine zipper transcription factor family [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7 (1): 372-379. .

[34] 刘慧洁, 徐恒, 邱文怡, 等. 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 H J, Xu H, Qiu W Y, et al. Roles of bZIP transcription factors in plant growth and development and abiotic stress response [J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2019, 31 (7): 1205-1214.)

[35] 孙明岳, 周君, 谭秋平, 等. 苹果 bZIP 转录因子家族生物信息学分析及其在休眠芽中的表达 [J]. 中国农业科学, 2016, 49(7): 1325-1345. (Sun M Y, Zhou J, Tan Q P, et al. Analysis of basic leucine zipper genes and their expression during bud dormancy in apple (*Malus × domestica*) [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2016, 49(7): 1325-1345.)

[36] Nijhawan A, Jain M, Tyagi A K, et al. Genomic survey and gene expression analysis of the basic leucine zipper transcription factor family in rice [J]. Plant Physiology, 2008, 146(2): 333-350.

[37] 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.

[38] 李贺, 宋冰, 郑士梅, 等. 转录因子的结构与功能区分分析 [J]. 安徽农学通报, 2013, 19(19): 23-24. (Li H, Song B, Zheng S M, et al. Structure and function area analysis of transcription factor [J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2013, 19(19): 23-24.)

[39] 崔琰. 小麦成熟胚脱分化过程中 WRKY、bZIP 家族转录因子及其靶基因的表达谱分析 [D]. 河南: 河南农业大学, 2009: 20-30. (Cui Y. Analysis of gene expression profiles of WRKY and bZIP families transcription factor and their targets during dedifferentiation of mature wheat embryos [D]. Henan: Henan Agricultural University 2009: 20-30.)