

综述 Reviews

禾本科植物HD-ZIP转录因子研究进展

卢小云, 余礼, 张秀峰, 赵洁*

武汉大学生命科学学院, 杂交水稻国家重点实验室, 武汉430072

*通信作者(jzhao@whu.edu.cn)

摘要: 植物中特有的一类转录因子HD-ZIP蛋白(homeodomain leucine zipper, 同源异型结构域亮氨酸拉链蛋白)是由高度保守的HD (homeodomain)和LZ (leucine zipper) 2个结构域组成。HD-ZIP家族包括HD-ZIP I、HD-ZIP II、HD-ZIP III、HD-ZIP IV 4个亚家族, 它们以二聚体的形式在植物生长发育中发挥着重要的作用。本文对HD-ZIP家族参与禾本科植物营养生长、生殖生长以及对逆境的响应等生物学过程的功能研究进行总结, 并对今后深入研究的方向进行了讨论, 以期HD-ZIP家族新基因的挖掘和应用以及转录因子调控机制的阐明提供依据。

关键词: 禾本科植物; HD-ZIP; 转录因子; 营养生长; 生殖生长; 逆境响应

Research progress of HD-ZIP transcription factor in gramineae plants

LU Xiaoyun, YU Li, ZHANG Xiufeng, ZHAO Jie*

State Key Laboratory of Hybrid Rice, College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072, China

*Corresponding author (jzhao@whu.edu.cn)

Abstract: The HD-ZIP proteins which are a kind of plant specific transcription factor, consist of two highly conserved domains, HD (homeodomain) and LZ (leucine zipper). The HD-ZIP family include four subfamilies, HD-ZIP I, HD-ZIP II, HD-ZIP III, and HD-ZIP IV, which play vital roles in the growth and development of plants as the form of dimer. In this review, we summarize the function studies of HD-ZIP family involved in the vegetative growth, reproductive growth, and response to stresses in gramineae plants, and discuss the direction of further research, which provide basis for the mining and application of new HD-ZIP family genes and the elucidation of regulation mechanisms in transcription factor.

Key words: gramineae plants; HD-ZIP; transcription factor; vegetative growth; reproductive growth; stress response

禾本科植物是主要粮食作物的来源, 如水稻 (*Oryza sativa*)、玉米 (*Zea mays*)、小麦 (*Triticum aestivum*)、大麦 (*Hordeum vulgare*)和高粱 (*Sorghum bicolor*)等。禾谷类作物的产量与植物生长发育密切相关; 植物生长发育直至开花结实过程中转录因子发挥着重要的调控作用, 例如吸收外界营养、接受环境信号、应对逆境条件等等。其中, HD-ZIP作为植物特有的一类转录因子在植物生长发育和逆境响应过程中行使重要的功能, 参与胚胎发生、

维管组织形成、非生物胁迫应答和激素应答等过程(Roodbarkelari和Groot 2017; Sessa等2018; Gong等2019)。目前, HD-ZIP家族相关研究主要集中在双子叶模式植物拟南芥中, 在单子叶植物特别是禾本科植物中研究较少。本文对禾本科植物HD-ZIP转录因子在植物生长发育和逆境胁迫过程中

收稿 2021-02-06 修定 2021-03-12

资助 国家自然科学基金(31670312和31870303)。

的研究进展进行总结, 为进一步揭示HD-ZIP家族基因的生物学功能及其复杂的调控机制奠定了基础, 为读者提供了参考信息。

1 HD-ZIP转录因子的特征和分类

HD-ZIP蛋白(homeodomain leucine zipper)属于同源异型盒(homeobox)家族, 是一类植物特异的转录因子, 均包含序列高度保守的同源异型结构域(homeodomain, HD)和亮氨酸拉链结构域(leucine zipper, LZ) 2个重要的元件(图1)。HD结构域由Homeobox基因编码的60或61个保守氨基酸构成(Gehring 1987), 折叠成一个特殊的三螺旋结构, 其中螺旋I和II是反向平行的, 螺旋III的位置垂直于螺旋I和II。螺旋III相当于一个识别DNA并进入DNA双

螺旋结构里的大沟, 位于螺旋I另一端的无序N端与小沟建立特异性接触, 由此以螺旋-环-螺旋(helix-loop-helix, HLH)形式紧密结合到目标DNA双螺旋结构上(Viola和Gonzalez 2016)。LZ结构域中, 每隔7个氨基酸会重复出现一个亮氨酸残基, 这些亮氨酸残基侧链会伸出并整齐地排列在多肽链的外侧, 这一结构特点可使2个HD-ZIP蛋白通过疏水作用形成二聚体(Landschulz等1988)。HD结构域负责结合DNA, LZ结构域辅助形成蛋白二聚体, 2个结构域共同发挥作用, 进而募集相关调控因子, 调控下游基因的表达。

根据HD和LZ结构域的序列保守性、其他保守结构域的存在、基因结构和生物学功能, HD-ZIP蛋白分为4个亚家族: HD-ZIP I、HD-ZIP II、HD-ZIP

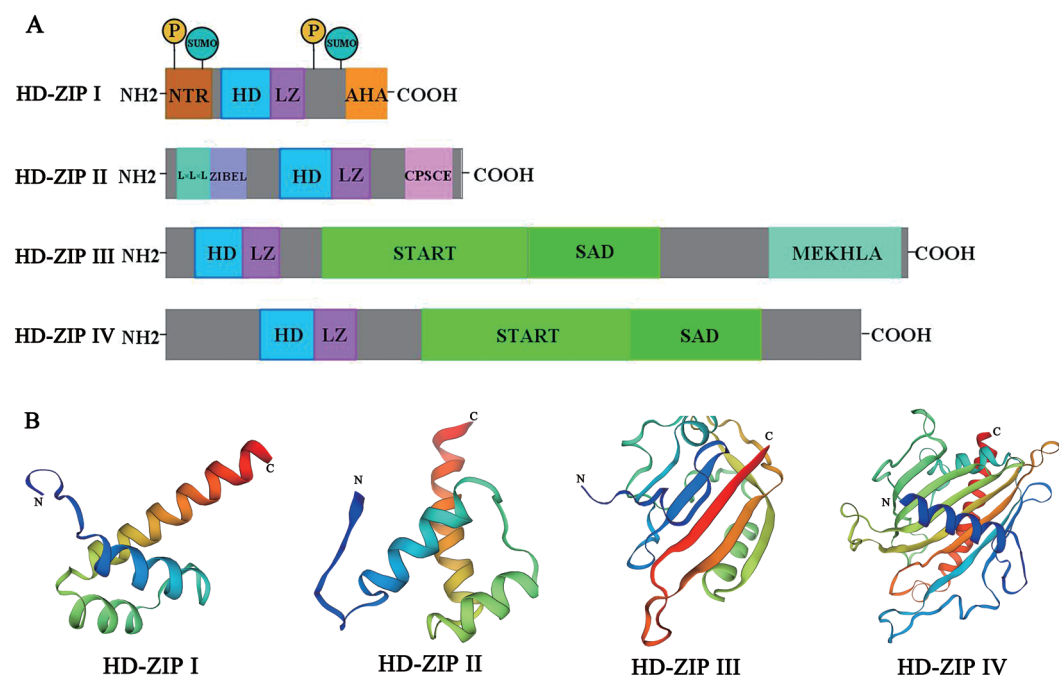


图1 禾本科植物HD-ZIP蛋白结构和同源建模示意图

Fig. 1 Schematic diagram of HD-ZIP protein structures and homology modeling in gramineae plants

A: HD-ZIP蛋白结构示意图, HD: 同源异型结构域; LZ: 亮氨酸拉链结构域; P (phosphorylation): 磷酸化位点; SUMO (sumoylation): 类泛素化位点; NTR (amino-terminal region): 蛋白氨基端; AHA (aromatic, large hydrophobic, acidic context): 芳香疏水酸性基序; L×L×L (Leu×Leu×Leu): 亮氨酸×亮氨酸×亮氨酸; ZIBEL: 锌指BEL1类同源异型结构域; CPSCE (Cys-Pro-Ser-Cys-Glu): 半胱氨酸-脯氨酸-丝氨酸-半胱氨酸-谷氨酸; MEKHLA (Met-Glu-Lys-His-Leu-Ala): 甲硫氨酸-谷氨酸-赖氨酸-组氨酸-亮氨酸-丙氨酸; START (steroidogenic acute regulatory protein lipid transfer domain): 类固醇激素合成急性调节蛋白脂质转运结构域; SAD (START adjacent): START相邻结构域。B: HD-ZIP蛋白同源建模, N (amino terminal): 蛋白序列氨基端; C (carboxy terminal): 蛋白序列羧基端。

III和HD-ZIP IV (图1-A) (Ariel等2007; Mukherjee等2009)。基于Swiss model数据库对禾本科植物HD-ZIP四个亚家族蛋白三维结构进行预测, 结果显示4个亚家族存在显著差异, HD-ZIP I和HD-ZIP II蛋白三维结构较为简单, 而HD-ZIP III和HD-ZIP IV蛋白三维结构较为复杂(图1-B)。

HD-ZIP I家族基因编码区存在差异, 有4种内含子和外显子模式(Henriksson等2005)。研究发现除了含有保守的HD和LZ结构域外, 该亚家族蛋白的氨基端(amino-terminal region, NTR)和羧基端(carboxy-terminal region, CTR)还存在一些保守基序并发挥不同的作用(Arce等2011)。CTR含有多个AHA (aromatic, large hydrophobic, acidic context)基序, 该基序发挥转录激活作用(Döring等2000; Kotak等2004); CTR和NTR都含有潜在的磷酸化和类泛素化位点, 参与相应识别调控反应(图1-A) (Arce等2011)。多种内含子外显子模式和其他保守结构域的存在, 可能是导致该亚家族基因生物学功能多样性的原因。

HD-ZIP II家族蛋白N末端存在保守的L×L×L结构域(Leu×Leu×Leu)和ZIBEL (zinc finger BEL1-like homeodomain)结构域(图1-A)。L×L×L结构域通过与共抑制子相互作用发挥转录抑制作用(Kagale等2010)。ZIBEL结构域存在于BELL (BEL1-like homeodomain)类同源异型蛋白中, 由10个高度保守的氨基酸组成, 推测HD-ZIP蛋白和BEL类蛋白可能通过ZIBEL结构域相互作用或者与相同的靶蛋白相互作用(Mukherjee等2009)。该亚家族蛋白的C端还有一个由5个保守的氨基酸(Cys-Pro-Ser-Cys-Glu)组成的CPSCE结构域, 推测在氧化还原调控过程中发挥重要作用(图1-A) (Tron等2002)。

HD-ZIP III和HD-ZIP IV家族蛋白除了具有基本的HD和LZ结构域, 还有一个与类固醇配体结合的START (steroidogenic acute regulatory protein lipid transfer domain)结构域(Ponting和Aravind 1999; Schrick等2004)以及SAD (START adjacent)结构域(图1-A) (Ariel等2007)。此外, HD-ZIP III家族蛋白还含有一个由6个保守氨基酸组成的MEKHLA (Met-Glu-Lys-His-Leu-Ala)结构域, 参与化学和物理刺激介导的信号转导途径, 可能与植物光合作

用相关联(图1-A) (Mukherjee和Bürglin 2006)。

2 调控植物生长发育过程

HD-ZIP蛋白作为一类转录因子在植物生长发育过程中发挥关键调控作用, 如调控植物分蘖角度和分蘖数、植物体内激素合成和代谢、叶形态发育、花穗发育和种子发育, 近年报道的禾本科植物HD-ZIP转录因子的生物学功能如表1所示。

2.1 参与植物营养生长发育的调控

禾本科植物的分蘖、分蘖角度和分蘖数目在一定程度上决定了作物产量。优化以上三个方面的性状以提高作物产量一直是国内外作物育种工作的重点。近年来大规模转录组数据分析揭示了分蘖角度形成的核心调控途径, 主要包括两个关键基因: *HSA2D* (*HEAT STRESS TRANSCRIPTION FACTOR 2D*)和*LAI* (*LAZY1*) (Zhang等2018b)。水稻HD-ZIP II亚家族基因*OsHOX1*和*OsHOX28* (*homeobox1*和*homeobox28*)通过抑制*HSA2D-LAI*途径和降低内源生长素(indole-3-acetic acid, IAA)含量来调节生长素的局部分布, 从而调节分蘖角度的大小(Hu等2020)。水稻HD-ZIP III亚家族基因*OsHB2/Hox9*的RNAi转基因植株与野生型植株相比, 株高变矮, 分蘖数减少(Ai等2014)。在玉米驯化和作物改良过程中, 对侧枝生长的抑制是选择的一个重要性状(Doebley等1997)。玉米HD-ZIP I亚家族基因*ZmGT1* (*grassy tillers1*)通过促进侧芽休眠和抑制侧生分枝伸长来调控植株分蘖, 其表达量受避荫诱导, 且受上游另一个分蘖调控基因*TB1* (*teosinte branched1*)的控制(Whipple等2011; Wills等2013)。

植物激素是一类小分子有机化合物, 通过调控细胞生长、分裂和分化协调植物整个生长发育过程, 在植物生命活动中发挥着不可或缺的作用。水稻HD-ZIP I亚家族基因*OsHOX4*通过参与赤霉素(gibberellic acid, GA)生物合成和代谢途径抑制植物体内赤霉素水平来调控植株生长过程, *OsHOX4*过表达会导致植株矮化并伴随分蘖数目的增加(Dai等2008; Zhou等2015)。水稻HD-ZIP II亚家族*OsHOX1*通过增加原形成层细胞中生长素的极性运输能力并减少对生长素抑制子的敏感性, 从而促进原形成层的形成(Scarpella等2002)。HD-ZIP II

表1 禾本科植物中参与生长发育的HD-ZIP蛋白
Table 1 HD-ZIP proteins involved in growth and development of gramineae plants

亚家族	基因名称	生物学功能	物种	参考文献
I	<i>ZmGT1</i>	调控分蘖数	玉米	Whipple等2011
	<i>OsHOX4</i>	调控株高和分蘖数	水稻	Dai等2008; Zhou等2015
	<i>Vrs1 (HvHox1)</i>	抑制玉米植株侧花发育	大麦	Komatsuda等2007; Sakuma等2017
	<i>OsHOX12</i>	抑制水稻花穗伸出	水稻	Gao等2016; Shao等2018
	<i>OsHOX14</i>	抑制水稻花穗伸出	水稻	Shao等2018
	<i>TaGNI1</i>	抑制小穗轴发育	小麦	Sakuma等2019
	<i>OsHOX1</i>	介导生长素分布	水稻	Scarpella等2002; Hu等2020
II	<i>OsHOX28</i>	介导生长素分布	水稻	Hu等2020
		调节分蘖角度		
III	<i>OsHOX3</i>	调控株高和种子大小	水稻	Chen等2019
	<i>OsHB2/Hox9</i>	调控株高和分蘖数	水稻	Ai等2014
	<i>LF1 (OsHB1/HOX10)</i>	参与叶片发育和小穗发育	水稻	Zhang等2021, 2017
	<i>OsHB3/HOX33</i>	参与叶片发育	水稻	Itoh等2008
	<i>OsHB5/HOX29</i>	参与叶片发育	水稻	Itoh等2008
	<i>OsHB4/HOX32</i>	参与叶片发育和	水稻	Li等2016; Zhang等2018b;
		细胞壁形成		Chen等2021
IV	<i>OsROC5</i>	叶片卷曲	水稻	Zou等2011; Fang等2021
	<i>OsROC8</i>	叶片卷曲	水稻	Sun等2020; Fang等2021
	<i>SbOCL3</i>	促进种子营养物质吸收	高粱	Dwivedi等2014
	<i>ZmOCL4</i>	抑制毛状体发育和	玉米	Vernoud等2009
		花药细胞壁分化		
	<i>ZmOCL1</i>	参与细胞壁合成和	玉米	Ingram等1999; Khaled等
		早期籽粒发育		2005; Javelle等2010;
	<i>OsROC4</i>	开花增强因子	水稻	Depege-Fargeix等2011 Wei等2016

亚家族OsHOX3转录因子通过调节赤霉素生物合成,影响水稻整个生命周期中多个组织和器官的生长发育;该突变体内源GA水平显著降低,以野生型作为对照组,在2周龄SAM和抽穗期最上层节间细胞长度短,植株矮小,单株分蘖数目和一次枝梗数目少,穗子和全部节间长度短,粒长和粒宽短,千粒重下降(Chen等2019)。

叶片是植物进行光合作用、呼吸作用和蒸腾作用的主要场所,其大小、形态、厚度和叶夹角等特征会影响光能利用率,进而影响水稻产量,因此叶型也是植物株型改良的主要目标之一。植物叶片起始发生于茎顶端分生组织(stem apical meristem, SAM)的侧翼,沿其基部-顶部轴向、中间-边

缘轴向以及近轴-远轴轴向等3个方向开始不对称发育和三维空间极性建立,其中近轴-远轴轴向的模式建成在叶形态建成中起着至关重要的作用,这种形态建成是由特化的近轴和远轴组织特性基因之间的拮抗来维持的(Moon和Hake 2011)。据报道,HD-ZIP III和HD-ZIP IV参与调控叶形态发育过程。水稻HD-ZIP III亚家族有5个基因,其中*OsHB1/HOX10*、*OsHB2/HOX9*、*OsHB3/HOX33*、*OsHB4/HOX32*在SAM局部区域、叶原基近轴细胞区域、叶边缘区域以及木质部维管束区域中表达,而*OsHB5/HOX29*只在韧皮部组织区域中表达(Itoh等2008)。HD-ZIP III家族转录因子LF1 (lateral floret1) (*OsHB1/HOX10*)通过直接调控*OsYUCCA6*的

表达影响生长素分布来维持水稻叶片近轴-远轴轴向的组织发育平衡。进一步研究发现LF1可以直接激活LITTLE ZIPPER家族基因*OsZPR4*和HD-ZIP II家族基因*OsHOX1*的表达, 并且*OsZPR4*和*OsHOX1*分别与LF1蛋白互作, 形成异源二聚体以抑制LF1的转录活性(Zhang等2021)。异位表达microRNA166-resistance的*OsHB1/HOX10*、*OsHB3/HOX33*和*OsHB5/HOX29*, 植株会形成异位的叶缘、芽和辐射状的叶片(Itoh等2008)。过表达*OsHB4/HOX32*会出现多种植株表型, 包括近轴卷曲的窄叶、叶夹角减小、株型直立、植株矮小、光合作用效率降低(Li等2016)。研究发现*OsHB4/HOX32*是microRNA166的主要靶标。转录组分析表明, microRNA166-*OsHB4/HOX32*可能通过调节下游多糖合成相关基因的表达, 参与调控细胞壁的形成和维管组织的发育(Zhang等2018a)。进一步研究证实microRNA166-*OsHB4/HOX32*通过调控细胞壁的合成来影响水稻茎秆的机械强度。*OsHOX32*转录因子直接结合到肉桂醇脱氢酶(cinnamyl alcohol dehydrogenase, CAD)和纤维素合酶(cellulose synthase, CESA)基因启动子, 抑制这两个基因的表达(Chen等2021)。*OsACL1* (*abaxially curled leaf 1*) 在叶片近轴面泡状细胞的发育过程中发挥正调控作用, 过表达*OsACL1*促进近轴面泡状细胞数目和大小增加, 引起叶片远轴端卷曲(Li等2010)。*OsROC5*和*OsROC8*是HD-ZIP IV家族转录因子, 这两个转录因子和转录抑制辅助因子TPL2形成转录抑制复合物, 直接结合到泡状细胞发育正调控因子*OsACL1*启动子上并抑制其表达, 进而调控叶片的发育(Fang等2021)。*OsROC5*和*OsROC8*基因缺失时叶片近轴面泡状细胞数目和大小增加, 造成叶片外卷; 而过表达*OsROC5*和*OsROC8*基因时泡状细胞数量和大小均减少, 造成叶片内卷且株型直立; 在株高、穗型、育性及籽粒大小方面均与野生型无差异(Zou等2011; Sun等2020)。因此, 利用*OsROC5*和*OsROC8*基因进行作物改良, 使之适应高密度条件下种植, 具有潜在的应用前景。

2.2 参与植物生殖生长发育的调控

花穗是影响禾本科作物产量的重要因素, 研究花穗发育的遗传机制有助于提高籽粒产量。水稻

HD-ZIP III家族*OsHB1/HOX10*转录因子不仅参与侧生器官叶的发育, 还直接激活水稻分生组织维持基因*OSHI*的表达, 引起花穗分生组织的起始, 参与小穗的发育(Zhang等2017)。大麦二棱型和六棱型的穗型主要受一个单基因HD-ZIP I类*Vrs1* (*HvHox1*) 控制, 该基因突变导致穗型由二棱穗型转变为六棱穗型(Komatsuda等2007)。研究表明大麦*Vrs1* (*HvHox1*) 基因磷酸化位点的一个单氨基酸替换会抑制植株侧花发育, 株高变矮, 籽粒增大, 千粒重显著增加, 产量明显提高(Sakuma等2017)。水稻*OsHOX12*和*OsHOX14*是*Vrs1* (*HvHox1*) 的同源基因, 特异在花序组织中高表达。*HOX12*和*HOX14*转录因子通过结合在*EU11* (*elongated uppermost internode 1*) 的启动子上激活其表达, 导致植株矮化并抑制水稻花穗伸出(Gao等2016; Shao等2018)。过表达这两个基因均会导致植株半矮化, 穗部最上层节间伸长发生缺陷, 导致穗部封闭而阻碍正常授粉, 从而大大降低水稻产量(Shao等2018)。小花育性是决定穗粒数的重要指标, 而穗粒数对小麦最终产量具有重要影响。小麦*TaGN1* (*grain number increase 1*) 是大麦*Vrs1* (*HvHox1*) 基因的同源基因, 在小穗顶端的小花以及部分花序轴中特异表达, 具有抑制小穗轴发育和减少穗粒数的功能。在小麦的进化和选择过程中, *GN1* 基因的表达量逐渐下降, 从而造成可育小花数和穗粒数的增加, 这一结果表明小麦*GN1* 基因表达量与每个小穗的小花数或籽粒数呈负相关, 该基因的突变或沉默能显著增加小花的结实率(Sakuma等2019)。

基因的组织特异性表达使其可能在生物体内有特异的生物学功能, 其中胚胎或种子特异表达基因在植物生殖过程中扮演重要角色。谷类种子灌浆过程中, 营养物质非选择性运输到合点端, 并被珠心组织选择性吸收, 随后运输到胚乳。高粱HD-ZIP IV家族基因*SbOCL3*启动子特异在胚珠合点端以及种子基部表达, 促进高粱种子发育过程中营养物质的吸收。由此*SbOCL3*基因启动子可用于改造禾本科植物转基因植株的有效工具, 提高营养物质成分, 增强籽粒品质(Dwivedi等2014)。玉米HD-ZIP IV家族基因*ZmOCL4*在未成熟的营养器官和生殖器官中特异性表达, 如幼叶原基边缘

和花药药室内壁,这暗示*ZmOCL4*基因的表达可能为这些器官的发育和成熟奠定基础。*ZmOCL4*基因突变会抑制毛状体的发育,并影响花药细胞壁的分裂或分化(Vernoud等2009)。玉米HD-ZIP IV家族基因*ZmOCL1* (*outer cell layer 1*)特异在胚胎原皮层细胞中表达,在早期籽粒发育过程中起着至关重要的作用(Ingram等1999; Khaled等2005)。研究发现*ZmOCL1*转录因子调控下游多个脂质运输和代谢相关基因的表达,参与植物细胞壁角质层的生物合成和沉积;过表达*ZmOCL1*基因改变了玉米幼叶中蜡质成分(Javelle等2010)。*ZmOCL1*转录因子通过下调表达*ZMM4* (*Zea mays MADS-box 4*)和上调表达*DLF1* (*delayed flowering 1*)这两个花期转化因子,延迟过表达*ZmOCL1*玉米植株的花期(Depege-Fargeix等2011)。然而,水稻HD-ZIP IV家族ROC4是一个长日照偏好性的开花增强因子,通过抑制*Ghd7* (*grain number, plant height, and heading date7*)表达促进水稻提早开花(Wei等2016)。

3 调控植物对逆境的响应

植物在复杂的生长过程中会遇到多种胁迫因素的影响,作为固着生物,植物已演化出准确感知外部信号并作出迅速反应的能力,协调外源环境刺激和自身激素信号促使自身的生长发育,以达到最佳的生长状态。

3.1 调控植物对非生物胁迫的响应

干旱、低温、高温和高盐是制约农作物产量和品质的非生物胁迫因素,为了应对外界恶劣的环境,植物体内会迅速做出反应,启动细胞、分子以及生理生化水平等多种调节机制。目前鉴定了两类参与非生物胁迫调控网络的基因(Gong等2015):第一类是功能基因,它们的表达是由相关应激转录因子起始或调控的,这些基因的最终产物直接参与相关的生化和生理过程(Nakashima等2014);第二类是调控基因,其中包括许多编码转录因子的基因,它们对下游级联的一系列基因进行上调表达或下调表达(Harris等2011)。

转录因子是植物响应逆境胁迫的重要调节因子,通过调节下游胁迫相关基因发挥重要作用,其中HD-ZIP转录因子参与植物对逆境胁迫的响应。

本文将概述近年报道的禾本科植物中参与逆境响应的HD-ZIP转录因子(表2)。水稻HD-ZIP I家族包括14个基因:*OsHOX4-6*、*OsHOX8*、*OsHOX12-14*、*OsHOX16*和*OsHOX20-25* (Agalou等2008),其中*OsHOX6*、*OsHOX22*和*OsHOX24*是拟南芥脱落酸(abscisic acid, ABA)诱导和干旱胁迫诱导基因*AtHB7*和*AtHB12*的同源基因(Harris等2011)。拟南芥*AtHB7*和*AtHB12*通过调节下游基因PP2C_s (protein phosphatases type 2C)的表达参与ABA信号传导和ABA生物合成过程(Valdés等2012),调控干旱胁迫下的植物生长(Olsson等2004)。*OsHOX22*和*OsHOX24*影响ABA的生物合成,通过ABA介导的信号传导途径参与调控干旱和盐胁迫的响应(Zhang等2012; Bhattacharjee等2016)。研究发现在种子萌发过程中过表达*OsHOX24*转基因水稻对非生物胁迫有较高的敏感性,外源ABA处理导致气孔关闭受损。转录组测序发现碳水化合物、核酸和脂质代谢等过程相关基因发生了变化,这暗示*OsHOX24*转录因子参与下游代谢相关基因的调控(Bhattacharjee等2017)。水稻HD-ZIP IV亚家族*OsTFIL*的过表达提高了干旱诱导基因、气孔运动相关基因和木质素生物合成基因的表达水平,从而增强了抗旱能力(Bang等2019)。并且,该类亚家族*OsROC4*通过促进水稻表皮蜡质合成在干旱胁迫反应过程中也发挥正调控作用(Wang等2018)。

玉米HD-ZIP I家族*Zmhdz1*通过ABA介导的信号传导途径负向调控植物对盐胁迫的响应,*Zmhdz1*在水稻中过量表达会增强对外源ABA的敏感性,减弱对盐胁迫的耐受性(Wang等2017)。相反玉米*Zmhdz4*和*Zmhdz10*基因在水稻中过量表达会增强对干旱及盐胁迫的耐受性,并提高作物的抗逆性,具有潜在的应用价值(Wu等2016; Zhao等2014)。这表明HD-ZIP I家族基因在调控植物对干旱及盐胁迫响应过程中出现了功能差异,可能参与了不同的代谢网络,但其复杂的调控机制尚不清楚。

小麦HD-ZIP I家族基因*TaHDZIPI-2*、*TaHDZI-3*、*TaHDZI-4*和*TaHDZI-5*受低温胁迫和干旱胁迫诱导表达(Kovalchuk等2016; Harris等2016)。过表达小麦*TaHDZIPI-2*和*TaHDZI-5*基因显著增强了转基因小麦的抗旱和抗冻能力,但严重影响了植株

表2 禾本科植物中参与逆境响应的HD-ZIP蛋白
Table 2 HD-ZIP proteins involved in stress responses of gramineae plants

胁迫因素	HD-ZIP亚家族	基因名称	基因来源	转基因植物	调控方式	参考文献
干旱	I	<i>OsHOX22</i>	水稻	水稻	负调控	Zhang等2012; Bhattacharjee等2016
	I	<i>OsHOX24</i>	水稻	水稻	负调控	Bhattacharjee等2016, 2017
	I	<i>Zmhdz4</i>	玉米	水稻	正调控	Wu等2016
	I	<i>Zmhdz10</i>	玉米	水稻	正调控	Zhao等2014
	I	<i>TaHDZipI-2</i>	小麦	小麦	负调控	Kovalchuk等2016
	I	<i>TaHDZI-3</i>	小麦	小麦	正调控	Yang等2020
	I	<i>TaHDZI-4</i>	小麦	小麦、大麦	正调控	Yang等2020
	I	<i>TaHDZI-5</i>	小麦	小麦	负调控	Yang等2018
	IV	<i>OsROC4</i>	水稻	水稻	正调控	Wang等2018
	IV	<i>OsTF1L</i>	水稻	水稻	正调控	Bang等2019
盐渍	I	<i>OsHOX22</i>	水稻	水稻	负调控	Zhang等2012; Bhattacharjee等2016
	I	<i>OsHOX24</i>	水稻	水稻	负调控	Bhattacharjee等2016, 2017
	I	<i>Zmhdz1</i>	玉米	水稻	负调控	Wang等2017
	I	<i>Zmhdz4</i>	玉米	水稻	正调控	Wu等2016
低温	I	<i>Zmhdz10</i>	玉米	水稻	正调控	Zhao等2014
	I	<i>TaHDZipI-2</i>	小麦	小麦	负调控	Kovalchuk等2016
	I	<i>TaHDZI-3</i>	小麦	小麦、大麦	正调控	Yang等2020
	I	<i>TaHDZI-4</i>	小麦	小麦、大麦	正调控	Yang等2020
	I	<i>TaHDZI-5</i>	小麦	小麦	负调控	Yang等2018
病菌	IV	<i>TaGL9</i>	小麦	水稻、小麦、大麦	正调控	Kovalchuk等2012
害虫	IV	<i>TaGL7</i>	小麦	小麦	正调控	Kovalchuk等2019

的生物量, 包括植株矮小、花期延迟和粮食产量下降, 暂时无法应用到实际生产中(Kovalchuk等2016; Yang等2018)。根据目前研究进展显示, 多个物种DREB/CBF亚家族转录因子通过调节逆境应答下游基因介导植物抗逆性相关的生理过程, 从而提高转基因植物的抗逆性(Ban等2011; Sarkar等2014; Agarwal等2017)。小麦*TaHDZ-3*和*TaHDZ-4*启动子驱动小麦*CBF5L*基因的表达, 提高了转基因小麦幼苗的抗冻性; 并且小麦*TaHDZI-3*和*TaHDZI-4*启动子驱动大麦*DREB3*基因的表达, 提高了转基因大麦的抗冻性和抗旱性。研究表明HDZI启动子与DREB/CBF基因结合可用于转基因谷类植物, 以改善对非生物胁迫耐受性, 并减少转基因对谷类植物生长发育和产量的负面影响(Yang等2020)。

近年来生物信息学发展的多元化为生命科学研究提供了支持和便利, 推动着生命科学研究的迅速发展。通过生物信息学分析鉴定了55个非冗余玉米HD-ZIP基因, 分析了在不同组织和干旱条件下*ZmHD-ZIP1~55*基因表达水平和表达模式的差异性。启动子顺式作用元件分析显示, 该类基因家族含有大量胁迫应答、激素应答、光应答和发育相关的功能性响应元件, 为揭示玉米HD-ZIP基因在植物生长发育和胁迫响应中的生物学作用奠定基础(Zhao等2011; Mao等2016)。利用生物信息学分析了小麦HD-ZIP基因家族成员的特征及演化关系, 鉴定了46个非冗余小麦HD-ZIP基因, 命名为*TaHD-ZIP1~46*, 获得了13个盐胁迫响应基因和16个干旱胁迫响应基因, 可作为未来非生物胁迫功

能研究的候选基因,为小麦耐盐耐旱遗传改良提供了遗传背景信息,也有助于揭示胁迫响应的分子机制(Yue等2018)。对大麦HD-ZIP基因家族也进行了系统的生物学信息分析,鉴定了32个非冗余大麦HD-ZIP基因,命名为*HvHD-ZIP1~32*,研究了该家族基因在不同胁迫下的响应规律,结果表明该家族基因在不同组织中对不同非生物胁迫处理(干旱、冷、盐胁迫)的响应模式具有较大的差异。大麦17个基因在根中表现出对干旱胁迫的高敏感性,而7个基因在叶中则表现出对冷胁迫的高敏感性,且HD-ZIP I和HD-ZIP IV亚家族基因对非生物胁迫处理的响应程度明显高于HD-ZIP II和HD-ZIP III亚家族(Li等2019),其原因有待于深入研究。

3.2 调控植物对生物胁迫的响应

在禾本科植物生长发育的过程中,真菌和害虫的侵袭往往会造成作物产量的大量损失。目前研究显示一些HD-ZIP IV基因受昆虫和真菌侵染诱导表达,且该类基因启动子呈现组织特异性表达,参与细胞外层的分化和维持、脂质的生物合成和运输调节,提高植物对昆虫和真菌感染时的抵抗力,在植物抗病抗虫育种工作中具有潜在的应用价值。

前人利用小麦0~6DAP (day after pollination, 受粉后天数)的籽粒cDNA文库筛选到一个HD-ZIP IV基因*TaGL9*。GUS组织染色显示在转基因水稻、小麦和大麦中都呈现胚胎和胚乳组织特异性表达,因此该基因的启动子既可作为胚胎发生过程中胚胎维管组织形成的标记基因,又可能作为调控胚胎早期活力和保护休眠胚在种子贮藏过程中不受病原菌侵染的有效工具(Kovalchuk等2012)。*TaGL7*是*TaGL9*同源基因,该基因受到机械伤害时会迅速在小麦叶片和籽粒中大量积累。*TaGL7*作为转录因子可以激活下游应激途径中的相关基因,这些基因参与防御或者传递脂质以修复受损的细胞壁和角质层组织(Kovalchuk等2019)。

4 问题与展望

HD-ZIP是植物中特有的转录因子,在植物的生长发育过程中发挥重要的调控作用。根据目前研究显示,同一类亚家族基因在不同物种中功能

相似,具有保守性和借鉴意义,但由于基因结构复杂性以及物种不同会出现功能差异性。在植物生长发育过程中同一亚家族成员的功能并不完全相同,例如OsHB1/HOX10转录因子不仅参与侧生器官叶的发育还参与小穗的发育。在同一环境胁迫条件下同一亚家族成员的调控方式并不相同,例如小麦*TaHDZI-3*和*TaHDZI-4*在低温和盐胁迫中发挥正调控作用,而小麦*TaHDZI-2*和*TaHDZI-5*在低温和盐胁迫中发挥负调控作用。因此,进一步挖掘HD-ZIP新基因、新功能以及参与的调控网络,这些都需要更为广泛和深入的研究。

在对HD-ZIP家族基因结构和功能的研究中,除了HD和LZ这两个保守的结构域,还存在许多功能待鉴定或未知的结构域,例如:HD-ZIP I家族基因结构上的NTR和CTR发挥转录抑制功能;HD-ZIP III和HD-ZIP IV家族的一个能与类固醇配体结合的START结构域,但是它们发挥的具体功能有待挖掘。另外,还存在一些与组织表达、光调控、激素调控和胁迫应答相关的顺式作用元件以及反式作用因子的特殊结合位点,但这些结合位点和功能研究并不是十分清楚,因此有待于进一步研究它们在基因转录调控和蛋白功能中调控机理。

HD-ZIP家族基因通过整合内源遗传信息和外源环境信号介导下游相关基因表达,启动相应生理生化活动从而调控植物的生长发育和对逆境的响应。该家族基因作为转录因子,发挥调控下游基因作用,同时也可能受其他上游基因的调控,或者通过互作蛋白共同发挥作用,因此,转录因子活性、下游基因表达和蛋白之间相互作用的多级调控构成了一个复杂的调控网络。目前对双子叶植物拟南芥HD-ZIP转录因子研究较多,禾本科植物HD-ZIP转录因子调控机制研究较少,甚至空白,因此需要研究者进一步深入研究。HD-ZIP如何参与信号转导途径,响应内源上游信号或外源刺激信号,上游调控者是什么?如何调控下游功能基因表达?互作蛋白对于转录因子这一调控蛋白活性的影响?这一系列的问题,均需要人们不断解决。

HD-ZIP转录因子参与植物对逆境的响应和适应过程,通过对胁迫信号的感知和转导,进而影响下游大量胁迫相关基因的表达。研究表明,在不利

环境下该类基因由于诱导表达或抑制表达可改良作物农艺性状。因此该家族基因对各种非生物和生物胁迫响应的分子机制值得深入研究, 有助于为筛选抗逆新品种提供理论依据和技术指导, 通过基因工程提高植物对非生物和生物胁迫的耐受性, 从而极大地促进现代农业的发展。

作为重要的粮食作物和生产原料, 禾本科植物具有重要的经济价值, 深入研究禾本科植物基因在生长发育过程中的功能具有重要意义。综上所述, 禾本科植物HD-ZIP家族的研究已取得了一定进展, 为阐明HD-ZIP家族在植物生长发育和对逆境的适应性生长中发挥的功能奠定了良好基础, 但不同物种保守结构域、蛋白互作、复杂的调控机制、信号传导途径等方面问题, 值得继续深入探讨。

参考文献(References)

- Agalou A, Purwantomo S, Overnäs E, et al (2008). A genome-wide survey of HD-Zip genes in rice and analysis of drought-responsive family members. *Plant Mol Biol*, 66 (1–2): 87–103
- Agarwal PK, Gupta K, Lopato S, et al (2017). Dehydration responsive element binding transcription factors and their applications for the engineering of stress tolerance. *J Exp Bot*, 68 (9): 2135–2148
- Ai LP, Shen A, Gao ZC, et al (2014). Reverse genetic analysis of transcription factor *OsHox9*, a member of homeobox Family, in rice. *Rice Science*, 21 (6): 312–317
- Arce AL, Raineri J, Capella M, et al (2011). Uncharacterized conserved motifs outside the HD-Zip domain in HD-Zip subfamily I transcription factors; a potential source of functional diversity. *BMC Plant Biol*, 11: 42
- Ariel FD, Manavella PA, Dezar CA, et al (2007). The true story of the HD-Zip family. *Trends Plant Sci*, 12 (9): 419–426
- Ban QY, Liu GF, Wang YC (2011). A *DREB* gene from *Limonium bicolor* mediates molecular and physiological responses to copper stress in transgenic tobacco. *J Plant Physiol*, 168 (5): 449–458
- Bang SW, Lee DK, Jung H, et al (2019). Overexpression of *OsTFIL*, a rice HD-Zip transcription factor, promotes lignin biosynthesis and stomatal closure that improves drought tolerance. *Plant Biotechnol J*, 17 (1): 118–131
- Bhattacharjee A, Khurana JP, Jain M (2016). Characterization of rice homeobox genes *OsHOX22* and *OsHOX24* and over-expression of *OsHOX24* in transgenic *Arabidopsis* suggest their role in abiotic stress response. *Front Plant Sci*, 7: 627
- Bhattacharjee A, Sharma R, Jain M (2017). Over-expression of *OsHOX24* confers enhanced susceptibility to abiotic stresses in transgenic rice via modulating stress-responsive gene expression. *Front Plant Sci*, 8: 628
- Chen H, Fang RQ, Deng RF (2021). The OsmiRNA166b-Os-Hox32 pair regulates mechanical strength of rice plants by modulating cell wall biosynthesis. *Plant Biotechnol J*, <https://doi.org/10.1111/pbi.13565>
- Chen WW, Cheng ZJ, Liu LL, et al (2019). *Small Grain and Dwarf 2*, encoding an HD-Zip II family transcription factor, regulates plant development by modulating gibberellin biosynthesis in rice. *Plant Sci*, 288: 110208
- Dai MQ, Hu YF, Ma Q, et al (2008). Functional analysis of rice *HOMEBOX4* (*Oshox4*) gene reveals a negative function in gibberellin responses. *Plant Mol Biol*, 66 (3): 289–301
- Depege-Fargeix N, Javelle M, Chambrier P, et al (2011). Functional characterization of the HD-ZIP IV transcription factor OCL1 from maize. *J Exp Bot*, 62 (1): 293–305
- Doebley J, Stec A, Hubbard L (1997). The evolution of apical dominance in maize. *Nature*, 386 (6624): 485–488
- Döring P, Treuter E, Kistner C, et al (2000). The role of AHA motifs in the activator function of tomato heat stress transcription factors HsfA1 and HsfA2. *Plant Cell*, 12 (2): 265–278
- Dwivedi KK, Roche DJ, Clemente TE, et al (2014). The *OCL3* promoter from *Sorghum bicolor* directs gene expression to abscission and nutrient-transfer zones at the bases of floral organs. *Ann Bot*, 114 (3): 489–498
- Fang JJ, Guo TT, Xie ZW, et al (2021). The URL1-ROC5-TPL2 transcriptional repressor complex represses the *ACL1* gene to modulate leaf rolling in rice. *Plant Physiol*, <https://doi.org/10.1093/plphys/kiaa121>
- Gao SP, Fang J, Xu F, et al (2016). Rice HOX12 regulates panicle exertion by directly modulating the expression of ELONGATED UPPERMOST INTERNODE1. *Plant Cell*, 28 (3): 680–695
- Gehring WJ (1987). Homeo boxes in the study of development. *Science*, 236 (4806): 1245–1252
- Gong L, Zhang HX, Gan XY, et al (2015). Transcriptome profiling of the potato (*Solanum tuberosum* L.) plant under drought stress and water-stimulus conditions. *PLOS One*, 10 (5): e0128041

- Gong SH, Ding YF, Hu SS, et al (2019). The role of HD-Zip class I transcription factors in plant response to abiotic stresses. *Physiol Plant*, 167 (4): 516–525
- Harris JC, Hrmova M, Lopato S, et al (2011). Modulation of plant growth by HD-Zip class I and II transcription factors in response to environmental stimuli. *New Phytol*, 190 (4): 823–837
- Harris JC, Sornaraj P, Taylor M, et al (2016). Molecular interactions of the γ -clade homeodomain-leucine zipper class I transcription factors during the wheat response to water deficit. *Plant Mol Biol*, 90: 435–452
- Henriksson E, Olsson AS, Johannesson H, et al (2005). Homeodomain leucine zipper class I genes in *Arabidopsis*. Expression patterns and phylogenetic relationships. *Plant Physiol*, 139 (1): 509–518
- Hu Y, Li SL, Fan XW, et al (2020). *OsHOX1* and *OsHOX28* redundantly shape rice tiller angle by reducing *HSE42D* expression and auxin content. *Plant Physiol*, 184 (3): 1424–1437
- Ingram GC, Magnard JL, Vergne P, et al (1999). *ZmOCL1*, an HDGL2 family homeobox gene, is expressed in the outer cell layer throughout maize development. *Plant Mol Biol*, 40 (2): 343–354
- Itoh JI, Hibara KI, Sato Y, et al (2008). Developmental role and auxin responsiveness of class III homeodomain leucine zipper gene family members in rice. *Plant Physiol*, 147 (4): 1960–1975
- Javelle M, Vernoud V, Depège-Fargeix N, et al (2010). Overexpression of the epidermis-specific homeodomain-leucine zipper IV transcription factor Outer Cell Layer1 in maize identifies target genes involved in lipid metabolism and cuticle biosynthesis. *Plant Physiol*, 154 (1): 273–286
- Kagale S, Links MG, Rozwadowski K (2010). Genome-wide analysis of ethylene-responsive element binding factor-associated amphiphilic repression motif-containing transcriptional regulators in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 152 (3): 1109–1134
- Khaled AS, Vernoud V, Ingram GC, et al (2005). *Engrailed-ZmOCL1* fusions cause a transient reduction of kernel size in maize. *Plant Mol Biol*, 58: 123–139
- Komatsuda T, Pourkheirandish M, He CF, et al (2007). Six-rowed barley originated from a mutation in a homeodomain-leucine zipper I-class homeobox gene. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104 (4): 1424–1429
- Kotak S, Port M, Ganguli A, et al (2004). Characterization of C-terminal domains of *Arabidopsis* heat stress transcription factors (Hsfs) and identification of a new signature combination of plant class A Hsfs with AHA and NES motifs essential for activator function and intracellular localization. *Plant J*, 39 (1): 98–112
- Kovalchuk N, Chew W, Sornaraj P, et al (2016). The homeodomain transcription factor TaHDZipI-2 from wheat regulates frost tolerance, flowering time and spike development in transgenic barley. *New Phytol*, 211 (2): 671–687
- Kovalchuk N, Wu W, Bazanova N, et al (2019). Wheat wounding-responsive HD-Zip IV transcription factor GL7 is predominantly expressed in grain and activates genes encoding defensins. *Plant Mol Biol*, 101 (1–2): 41–61
- Kovalchuk N, Wu W, Eini O, et al (2012). The scutellar vascular bundle-specific promoter of the wheat HD-Zip IV transcription factor shows similar spatial and temporal activity in transgenic wheat, barley and rice. *Plant Biotechnol J*, 10 (1): 43–53
- Landschulz WH, Johnson PF, McKnight SL (1988). The leucine zipper: a hypothetical structure common to a new class of DNA binding proteins. *Science*, 240 (4860): 1759–1764
- Li L, Shi ZY, Li L, et al (2010). Overexpression of *ACL1* (*abaxially curled leaf 1*) increased bulliform cells and induced abaxial curling of leaf blades in rice. *Mol Plant*, 3 (5): 807–817
- Li Y, Xiong HY, Cuo DJ, et al (2019). Genome-wide characterization and expression profiling of the relation of the HD-Zip gene family to abiotic stress in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Plant Physiol Biochem*, 141: 250–258
- Li YY, Shen A, Xiong W, et al (2016). Overexpression of *OsHox32* results in pleiotropic effects on plant type architecture and leaf development in rice. *Rice*, 9 (46): 1–15
- Mao H, Yu LJ, Li ZJ, et al (2016). Molecular evolution and gene expression differences within the HD-Zip transcription factor family of *Zea mays* L. *Genetica*, 144 (2): 243–257
- Moon J, Hake S (2011). How a leaf gets its shape. *Curr Opin Plant Biol*, 14 (1): 24–30
- Mukherjee K, Brocchieri L, Bürglin TR (2009). A comprehensive classification and evolutionary analysis of plant homeobox genes. *Mol Biol Evol*, 26 (12): 2775–2794
- Mukherjee K, Bürglin TR (2006). MEKLA, a novel domain with similarity to PAS domain, is fused to plant home-

- odomain-leucine zipper III proteins. *Plant Physiol*, 140 (4): 1142–1150
- Nakashima K, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K (2014). The transcriptional regulatory network in the drought response and its crosstalk in abiotic stress responses including drought, cold, and heat. *Front Plant Sci*, 5: 170
- Olsson A, Engström P, Söderman E (2004). The homeobox genes *ATHB12* and *ATHB7* encode potential regulators of growth in response to water deficit in *Arabidopsis*. *Plant Molecular Biology*, 55 (5): 663–677
- Ponting CP, Aravind L (1999). START: a lipid-binding domain in StAR, HD-ZIP and signalling proteins. *Trends Biochem Sci*, 24 (4): 130–132
- Roodbarkelari F, Groot EP (2017). Regulatory function of homeodomain-leucine zipper (HD-ZIP) family proteins during embryogenesis. *New Phytol*, 213 (1): 95–104
- Sakuma S, Golan G, Guo Z, et al (2019). Unleashing floret fertility in wheat through the mutation of a homeobox gene. *Proc Natl Acad Sci USA*, 116 (11): 5182–5187
- Sakuma S, Lundqvist U, Kakei Y, et al (2017). Extreme suppression of lateral floret development by a single amino acid change in the VRS1 Transcription Factor. *Plant Physiol*, 175 (4): 1720–1731
- Sarkar T, Thankappan R, Kumar A, et al (2014). Heterologous expression of the *AtDREB1A* gene in transgenic peanut-conferred tolerance to drought and salinity stresses. *PLOS One*, 9 (12): e110507
- Scarpella E, Boot KJ, Rueb S, et al (2002). The procambium specification gene *Oshox1* promotes polar auxin transport capacity and reduces its sensitivity toward inhibition. *Plant Physiol*, 130 (3): 1349–1360
- Schrick K, Nguyen D, Karlowski WM, et al (2004). START lipid/sterol-binding domains are amplified in plants and are predominantly associated with homeodomain transcription factors. *Genome Biol*, 5 (6): R41
- Sessa G, Carabelli M, Possenti M, et al (2018). Multiple Links between HD-Zip Proteins and hormone networks. *Int J Mol Sci*, 19 (12): 4047
- Shao JX, Haider I, Xiong LZ, et al (2018). Functional analysis of the HD-Zip transcription factor genes *Oshox12* and *Oshox14* in rice. *PLOS One*, 13 (7): e0199248
- Sun J, Cui XA, Teng SZ, et al (2020). HD-ZIP IV gene *Roc8* regulates the size of bulliform cells and lignin content in rice. *Plant Biotechnol J*, 18 (12): 2559–2572
- Tron AE, Bertoncini CW, Chan RL, et al (2002). Redox regulation of plant homeodomain transcription factors. *J Biol Chem*, 277 (38): 34800–34807
- Valdés AE, Overnäs E, Johansson H, et al (2012). The homeodomain-leucine zipper (HD-Zip) class I transcription factors ATHB7 and ATHB12 modulate abscisic acid signalling by regulating protein phosphatase 2C and abscisic acid receptor gene activities. *Plant Mol Biol*, 80 (4–5): 405–418
- Vernoud V, Laigle G, Rozier F, et al (2009). The HD-ZIP IV transcription factor OCL4 is necessary for trichome patterning and anther development in maize. *Plant J*, 59 (6): 883–894
- Viola IL, Gonzalez DH (2016). Structure and evolution of plant homeobox genes. In: Gonzalez DH (ed). *Plant Transcription Factor: Evolutionary, Structural and Functional Aspects*. Academic Press, 101–112
- Wang QQ, Zha KY, Chai WB, et al (2017). Functional analysis of the HD-Zip I gene *ZmHDZ1* in ABA-mediated salt tolerance in rice. *J Plant Biol*, 60: 207–214
- Wang ZY, Tian XJ, Zhao QZ, et al (2018). The E3 ligase DROUGHT HYPERSENSITIVE negatively regulates cuticular wax biosynthesis by promoting the degradation of transcription factor ROC4 in Rice. *Plant Cell*, 30 (1): 228–244
- Wei JH, Choi H, Jin P, et al (2016). GL2- type homeobox gene *Roc4* in rice promotes flowering time preferentially under long days by repressing *Ghd7*. *Plant Sci*, 252: 133–143
- Whipple CJ, Kebrom TH, Weber AL, et al (2011). *Grassy tillers1* promotes apical dominance in maize and responds to shade signals in the grasses. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108 (33): 506–512
- Wills DM, Whipple CJ, Takuno S, et al (2013). From many, one: genetic control of prolificacy during maize domestication. *PLoS Genet*, 9 (6): e1003604
- Wu JD, Zhou W, Gong XF, et al (2016). Expression of *ZmHDZ4*, a maize homeodomain-leucine zipper I gene, confers tolerance to drought stress in transgenic rice. *Plant Mol Biol*, 34: 845–853
- Yang YF, Al-Baidhani HHJ, Harris J, et al (2020). DREB/CBF expression in wheat and barley using the stress-inducible promoters of *HD-Zip I* genes: impact on plant development, stress tolerance and yield. *Plant Biotechnol J*, 18 (3): 829–844
- Yang YF, Luang S, Harris J, et al (2018). Overexpression of the class I homeodomain transcription factor TaHDZip1-5 increases drought and frost tolerance in transgenic wheat.

- Plant Biotechnol J, 16 (6): 1227–1240
- Yue H, Shu DT, Wang M, et al (2018a). Genome-wide identification and expression analysis of the HD-Zip gene family in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genes*, 9 (2): 70
- Zhang J, Zhang H, Srivastava AK, et al (2018a). Knockdown of rice microRNA166 confers drought resistance by causing leaf rolling and altering stem xylem development. *Plant Physiol*, 176 (3): 2082–2094
- Zhang N, Yu H, Yu H, et al (2018b). A core regulatory pathway controlling rice tiller angle mediated by the *LA-ZY1*-dependent asymmetric distribution of auxin. *Plant Cell*, 30: 1461–1475
- Zhang S, Haider I, Kohln W, et al (2012). Function of the HD-Zip I gene *Oshox22* in ABA-mediated drought and salt tolerances in rice. *Plant Mol Biol*, 80 (6): 571–585
- Zhang T, Li Y, Ma L, et al (2017). *LATERAL FLORET 1* induced the three-florets spikelet in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 114 (34): 9984–9989
- Zhang T, You J, Zhang Y, et al (2021). LF1 regulates the lateral organs polarity development in rice. *New Phytol*, doi: 10.1111/nph.17220
- Zhao Y, Ma Q, Jin XL, et al (2014). A novel maize homeodomain-leucine zipper (HD-Zip) I gene, *Zmhdz10*, positively regulates drought and salt tolerance in both rice and *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 55 (6): 1142–1156
- Zhao Y, Zhou YQ, Jiang HY, et al (2011). Systematic analysis of sequences and expression patterns of drought-responsive members of the HD-Zip gene family in maize. *PLOS One*, 6 (12): e28488
- Zhou W, Malabanan PB, Abrigo E (2015). *OsHox4* regulates GA signaling by interacting with DELLA-like genes and GA oxidase genes in rice. *Euphytica*, 201 (1): 97–107
- Zou LP, Sun XH, Zhang ZG, et al (2011). Leaf rolling controlled by the homeodomain leucine zipper class IV gene *Roc5* in rice. *Plant Physiol*, 156 (3): 1589–1602