

植物逆境响应相关的C2H2型锌指蛋白研究进展

钟婵娟, 彭伟业, 王冰, 刘世名, 戴良英, 李魏*

湖南农业大学植物保护学院, 长沙410128

摘要: 植物锌指蛋白是一类具有核酸结合作用的关键性调控蛋白。其中, C2H2型锌指蛋白在植物体内分布最为广泛, 并且可以调控植物体内多种生理生化反应, 例如通过识别靶标DNA, 与RNA相互作用, 进而调控植物的抗病性和抗逆性等。本文重点综述了近年来植物C2H2型锌指蛋白在调控植物抗逆境胁迫、抗病和生长发育方面的生物学功能及分子机制。

关键词: C2H2型锌指蛋白; 转录因子; 核酸结合; 逆境胁迫

在生物体内转录因子(transcription factor, TF)直接或间接识别结合靶标基因启动子区域后, 激活动态转录复合体的RNA聚合酶活性, 从而完成基因的表达调控。按照与RNA聚合酶I、II和III的对应关系, 可将转录因子分为3类: I、II和III型转录因子。其中锌指蛋白(zinc finger protein)对应的是III型转录因子, 是生物体内分布最为广泛且对诸多生理生化反应具有关键调控作用的一类核酸结合蛋白。

1 锌指蛋白结构与分类

上世纪Miller等(1985)研究水生爪蟾(*Xenopus laevis*)卵原细胞时, 首次报道了TFIIIA型转录因子锌指蛋白。锌指蛋白是迄今为止在真核生物中种类最丰富的一类蛋白因子, 广泛存在于动物、植物和真菌中, 其中一些是植物特有的。锌指蛋白以 Zn^{2+} 作为结合中心, 在短距离内与其他几种特定的氨基酸链螯合, 并折叠形成“手指”构型的多肽结构蛋白。在经典的锌指结构中, Zn^{2+} 作为结合中心通过疏水作用与重复的组氨酸(His)和(或)半胱氨酸(Cys)多种排列组合形成稳固的四面体结构。

不同种属的锌指蛋白的锌指结构数量和锌指间相邻氨基酸链长度有很大的差异, 这些丰富的蛋白空间构型往往会产生不同的功能。Grishin等(2003)依据锌指氨基酸残基(His和Cys)螯合 Zn^{2+} 所形成的不同的折叠方式, 将锌指蛋白分为多个折叠型。根据His和Cys残基的位置和数量不同, 可将锌指蛋白分为C4HC3、C3H、C3HC4、C4、C2H2、C2HC、C6和并列型等类别(侯思宇等2014)。

C2H2型锌指蛋白作为典型锌指蛋白最初在分离III型转录因子中被报道, 是植物基因组中分布广泛的一类蛋白因子, 普遍具有20~30个氨基酸组成的特征保守序列, 通用模体为(Tyr, Phe)-X-Cys-X₂₋₄-Cys-X₃-Leu-X₂-His-X₂₋₆-His (X为任意数目氨基酸)(黄骥等2004)。这些序列中的两组His和Cys能够围绕 Zn^{2+} 配位形成 β - β - α 构体, 其中 Zn^{2+} 被紧密包裹在 α 螺旋和肽键平面中, 进而形成稳定的指状结构(Xie等2019; 黄骥等2004; 胡杨兮等2019)。

植物锌指蛋白所包含的中心锌指构型通常不超过4个。通过比较植物与其他真核生物所包含的C2H2型锌指蛋白结构特征, 发现有两个明显的差异: 一是植物锌指间隔距离更远, 氨基酸数目较多, 且有丰富的变化。如碧冬茄(*Petunia hybrida*)锌指蛋白ZPT2-11的两个中心锌指间隔可达到65个氨基酸之多(田路明等2005)。而动物锌指蛋白的锌指间隔氨基酸数量普遍偏低, 大多数仅隔7个氨基酸; 另一个重要特征是在植物锌指结构中存在一段小分子量且保守度极高的氨基酸序列QALGGH, 位于锌指与DNA的结合处 α 螺旋区, 目前仅被鉴定为植物锌指蛋白所独有(Takatsuji 1998)。

C2H2锌指蛋白不仅包含锌指结构, 通常还拥有多个功能行使区: 核定位有关信号区域(nuclear localization signal, NLS), 被称为B-box; 推测与蛋白质互作相关的富含亮氨酸(Leucine)功能区, 被称

收稿 2020-05-08 修定 2020-08-24

资助 国家自然科学基金(31300250和31672017)。

* 通讯作者(liwei350551@163.com)。

为L-box; 位于C端附近与转录活性抑制相关的区域, 被称为DLN-box (也称EAR-box) (Ciftci-Yilmaz等2007; Yanover和Bradley 2011; 宋冰等2010)。目前仅在水稻(*Oryza sativa*) C2H2锌指蛋白ZFP15和ZFP182中发现缺少了DLN-box结构(Huang等2005; Huang等2007)。

2 植物C2H2型锌指蛋白与核酸的相互作用

2.1 植物C2H2型锌指蛋白对靶标DNA的识别

植物锌指蛋白具有特异性结合靶标DNA的功能, 其与靶标DNA的相互作用需在以下3种条件同时具备的情况下发生: (1) 锌指蛋白靠近靶标DNA, 锌指结构与靶标DNA反向匹配; (2) 锌指蛋白“指状”构型的多肽结构蛋白进入靶标DNA分子深沟, 在同一条链上与DNA分子磷酸骨架的碱基通过氢键相互作用; (3) 锌指蛋白“指状”部分接头部位较为保守固定(田路明等2005)。

人们研究植物C2H2型锌指蛋白识别靶标DNA的功能始于矮牵牛花中所鉴定出的C2H2型锌指蛋白ZPT2-2。ZPT2-2的两个相邻锌指结构间隔44个氨基酸, 可以特异性识别两个带有AGT (C)的碱基序列, 但这两个特定的碱基序列彼此不能互相连接。这种锌指结构与碱基序列的结合方式对两个特定碱基序列间的距离十分敏感, ZPT2-2蛋白最适合的结合序列C端为CAGT, N端为AGC (T), 结合距离为13 bp时最稳定。目前人们对于植物C2H2型锌指蛋白在调控核酸水平的机理方面研究还不够透彻, 而且并非所有锌指蛋白都需要直接与靶标DNA结合来实现对其转录进行调控, 有的甚至不需要直接识别目的DNA序列(黄骥等2004)。因此, 不同植物C2H2型锌指蛋白有不同的DNA转录调控机制。

2.2 植物C2H2型锌指蛋白与RNA的相互作用

植物C2H2型锌指蛋白除了能与DNA发生相互作用, 还能够特异性识别并且结合RNA。例如, 含有4个锌指结构的C2H2锌指蛋白WT1能够特异性结合DNA与单链RNA, 并且4个锌指结构结合的RNA均不一致(周畅和李麓芸2004)。拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) C2H2型锌指蛋白SERRATE被证明与双链RNA结合蛋白HYL1互作, 进而在pri-

miRNA加工中发挥重要作用, 通过染色质修饰和调节多种microRNA、反式小干扰RNA的积累来改变基因表达(Yang等2006)。

RNA的碱基互补并不完全按照配对原则, 这一特性导致产生具有多态的loop区域, 形成复杂多样的三维结构和生物学功能。Loop特异折叠区域通过规律的RNA双螺旋结合, 二者的结构由其核苷酸序列决定。不同的loop区域构象多变, 其磷酸骨架也不规则(卢多2013)。所以, 不同于III型转录因子中发生DNA相互作用时起关键作用的肽链骨架, 在RNA识别以及结合方面, 起决定性作用的是磷酸结构骨架的连接方式(田路明等2005)。噬菌体展示技术表明, TFIIIA型转录因子中4~6号锌指结构通过与DNA结合类似的模式与RNA相互作用, 但是在结合方面, 处于主链上的-1、+2位氨基酸残基起决定性作用(赵楠等2009)。例如, 由C2H2型锌指蛋白RABBIT EARS (RBE)编码的转录阻遏物直接与MIR164的启动子相互作用并负调控MIR164的表达, 以调节器官发育关键转录调节因子COTYLEDON1 (CUC1)和CUC2的表达, 进而调节萼片和花瓣器官的形成(Huang等2012)。可以看出, 植物C2H2型锌指蛋白与RNA的相互作用存在序列特异性, 锌指蛋白利用RNA分子结构多样性对其进行识别并结合以行使其生物学功能。

3 植物C2H2型锌指蛋白的生物学功能

许多转录因子家族都包含锌指结构, 与逆境胁迫紧密相关的TFIIIA型转录因子基本都是C2H2型锌指蛋白(余海霞等2019)。C2H2型锌指蛋白在很多生物学功能中发挥关键调控作用, 如调控植物的非生物胁迫抗性(包括干旱、盐、低温与铝等的胁迫), 生物胁迫抗性和生长发育(王海波等2017)。近年来报道的C2H2型锌指蛋白的功能如表1所示。

3.1 C2H2型锌指蛋白调控植物抗干旱胁迫

拟南芥C2H2型锌指蛋白ZAT18由脱水应激反应所诱导, 几种应激反应基因包括COR47、ERD7、LEA6和RASI, 以及激素信号转导相关基因包括JAZ7和PYL5被鉴定为ZAT18的靶基因(Yin等2017)。ZAT18过表达拟南芥植株对干旱胁迫的耐

表1 植物C2H2型锌指蛋白在非生物胁迫和生物胁迫中的功能

Table 1 The functions of plant C2H2-type zinc finger proteins in plant resistance to biotic and abiotic stresses

基因	功能	物种	参考文献
<i>OsZFP213</i>	与OsMAPK互作, 调控盐胁迫耐受性	水稻	Zhang等2018
<i>OsDRZ1</i>	转录抑制因子, 提高干旱耐受性	水稻	Yuan等2018
<i>OsCTZFP8</i>	低温胁迫	水稻	Jin等2018
<i>OsMSR15</i>	干旱胁迫	水稻	Zhang等2016
<i>Bsr-d1</i>	增强免疫反应和抗病性	水稻	Li等2017
<i>OsZFP151</i>	低温胁迫, 提高可溶性糖、脯氨酸含量	水稻	黄凯2017
<i>OsZFP</i>	参与IAA信号通路, 调控侧根发育	水稻	Peng等2017
<i>ART1</i>	铝离子耐受性	水稻	Arbelaez等2017
<i>ART2</i>	辅助ART1起作用, 铝离子耐受性	水稻	Che等2018
<i>ZFP36</i>	参与氧化胁迫耐受性和ABA诱导的抗氧化防御反应	水稻	Hong等2014
<i>ZFP319</i>	与泛素蛋白结合调控非生物胁迫抗性	水稻	廖家凯2014
<i>AtRZFP</i>	盐、渗透胁迫, 控制气孔孔径	拟南芥	Zang等2016
<i>JAG</i>	叶绿素含量, 花器官发育	拟南芥	Wang等2018
<i>Rps Yu</i>	低温胁迫, 正调控植物抗病性	拟南芥	成璐2017
<i>ZFP3</i>	盐、渗透胁迫	拟南芥	Zhang等2016
<i>ZFP5</i>	通过GA信号调控表皮毛细胞发育	拟南芥	张爱冬2016
<i>ZAT6</i>	提高SA和ROS积累	拟南芥	Shi等2014
<i>ZAT10</i>	提高渗透胁迫耐受性	拟南芥	Xuan等2016
<i>ZAT18</i>	抗氧化酶升高, 提高耐干旱性	拟南芥	Yin等2017
<i>RBE</i>	调控TCP4转录水平, 控制花瓣发育	拟南芥	Li等2016
<i>AtZFP5</i>	乙烯响应, 调节磷、钾吸收, 调控根毛发育	拟南芥	Huang等2019
<i>MAZ1</i>	花粉发育、活力	拟南芥	Lyu等2019
<i>AtSIZ1</i>	盐、渗透胁迫	拟南芥	Han等2019
<i>TaZNF</i>	盐、茉莉酸甲酯、ABA	小麦	Ma等2016
<i>TaZFP1</i>	盐、渗透胁迫, ROS稳态相关	小麦	Sun等2019
<i>TaZFP1B</i>	提高干旱耐受性	小麦	Cheuk等2020
<i>TaC2H2ZF</i>	盐碱胁迫	小麦	王丽2019
<i>TaZFP593</i>	氮胁迫	小麦	陈耀仙2019
<i>PtrZPT2</i>	低温、干旱、盐、ABA	烟草	Liu等2017
<i>NbCZF1</i>	降低烟草黑胥病等疾病抗性	烟草	Zhang等2017
<i>AtGIS</i>	通过GA信号调控腺毛发育	烟草/拟南芥	Liu等2017
<i>NbGIS</i>	通过GA信号调控腺毛密度及发育	烟草	Liu等2018
<i>GmSTOP1</i>	铝离子耐受性	大豆	Wu等2018; Zhou等2018
<i>GmZAT4</i>	提高对PEG和NaCl胁迫耐受性	大豆	Sun等2019
<i>GmZFP3</i>	干旱、ABA	大豆	Guo等2014
<i>GmZFP1</i>	低温、ABA	大豆	Yu等2014
<i>GsGIS3</i>	铝离子耐受性和NaCl胁迫耐受性	野生大豆	Liu等2020
<i>MaC2H2-3</i>	抑制MalCE1转录, 提高低温胁迫耐受性	香蕉	Han等2019
<i>MaZAT10</i>	盐、干旱、低温	香蕉	王静毅等2019
<i>MiZFP1</i>	盐、干旱、低温	芒果	余海霞等2019
<i>MiZFP2</i>	盐、干旱、低温	芒果	余海霞等2019
<i>FiZFP7</i>	盐胁迫	苦荞	时小东等2019
<i>FiZFP8</i>	铝离子耐受性	苦荞	时小东等2019
<i>EgrZFP6</i>	盐、干旱、低温, 根系生长	巨桉	王晓荣等2017
<i>EgrZFP7</i>	盐、干旱、低温, 根系生长	巨桉	倪晓详等2018
<i>SiZFP2</i>	提高干旱、虫害的耐受性	马铃薯	Lawrence等2018
<i>SCOF-1</i>	低温胁迫	马铃薯	Yun-Hee等2016

表1 (续)

基因	功能	物种	参考文献
<i>SIZ2</i>	盐、ABA	番茄	Liu等2017
<i>SIZ3</i>	增加AsA含量, 提高耐盐性	番茄	Li等2018
<i>JcZAT10</i>	受低温胁迫诱导上调表达	小桐子	王海波等2017
<i>JcZFP8</i>	通过GA信号调控表型	小桐子	Shi等2018
<i>GhSTOP1</i>	铝离子、酸性土壤耐受性, 侧根发育	棉花	Kundu等2018
<i>GhSIZ1</i>	盐、干旱、低温	棉花	Zhang等2015
<i>BcMF20</i>	花粉发育、数量	十字花科	Han等2018
<i>BcZAT12</i>	盐、干旱	十字花科	Saravanan等2018
<i>BrDAZ3</i>	参与调控花粉壁和花粉管的发育	白菜	吕天琦2019
<i>BoC2H2</i>	参与柱头响应花粉刺激过程	甘蓝	罗绍兰等2018
<i>BnLATE</i>	抑制木质素合成, 促进耐落粒性	油菜	Tao等2017
<i>CaZNF</i>	提高对青枯病的抗性	辣椒	Noman等2018
<i>VvZFP</i>	提高白粉病抗性	葡萄	Yu等2016
<i>IbZFP1</i>	盐、干旱、ABA	番薯	Wang等2016
<i>AmZFP1</i>	低温、干旱	沙冬青	任美艳等2017
<i>ApZFP</i>	早花, 盐、干旱、ABA	小拟南芥	刘慧等2016
<i>SbSTOP1</i>	铝离子耐受性	高粱	Huang等2018
<i>CsSTOP1</i>	铝离子耐受性	茶树	Zhao等2018
<i>ZjZFN1</i>	提高种子萌发率, 提高盐胁迫耐受性	结缕草	Teng等2018
<i>PeSTZ1</i>	与PeAPX2启动子结合, 提高低温胁迫耐受性	胡杨	He等2019
<i>ZmC2H2-1</i>	盐、干旱、ABA	玉米	汪德州等2018
<i>OpZFP</i>	盐胁迫	无苞芥	Wang等2015
<i>MmZFP1</i>	干旱、ABA	薇甘菊	Zhou等2015
<i>ZxZF</i>	干旱、渗透胁迫	霸王	Chu等2016

表中首次出现的物种拉丁学名如下: 小麦(*Triticum aestivum*), 野生大豆(*Glycine soja*), 香蕉(*Musa nana*), 芒果(*Mangifera indica*), 苦荞(*Fagopyrum tataricum*), 马铃薯(*Solanum tuberosum*), 小桐子(*Jatropha curcas*), 十字花科(*Brassicaceae*), 白菜(*Brassica campestris*), 甘蓝(*Brassica oleracea*), 葡萄(*Vitis vinifera*), 番薯(*Ipomoea batatas*), 沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*), 小拟南芥(*Arabidopsis pumila*), 胡杨(*Populus euphratica*), 无苞芥(*Olimarabidopsis pumila*), 薇甘菊(*Mikania micrantha*), 霸王(*Zygophyllum xanthoxylum*)。

受性得到提高, 而*ZAT18*的突变体植株表现出对干旱更为敏感。经检测, 与野生型相比, *ZAT18*过表达拟南芥植株在干旱处理后叶片含水量损失减少、抗氧化酶活性升高以及活性氧(reactive oxygen species, ROS)含量降低等。干旱会增加雌雄穗开花间隔期, 从而对农作物的产量产生负面影响。Song等(2017)使用RNA-seq和生物信息学工具分析了玉米(*Zea mays*)开花时间和干旱胁迫之间的相关性。在干旱胁迫响应基因中, 鉴定出20个参与开花时间调控的基因, 其中C2H2型锌指蛋白在干旱胁迫下调节开花时间。此外, 与大多数报道的作为转录激活因子的水稻C2H2型锌指蛋白不同, 水稻C2H2型锌指蛋白OsDRZ1是转录抑制因子(Yuan等2018)。OsDRZ1在水稻中的过量表达提

高了幼苗的耐旱性, 过表达植株积累了更多的游离脯氨酸和更少的ROS。相反地, OsDRZ1基因沉默的水稻植株表现出抗氧化活性降低, 对干旱更为敏感, 这意味着OsDRZ1在调节干旱胁迫中起关键作用。此外, OsDRZ1在水稻中过表达不会导致植株生长受到抑制, 反而促进水稻生长。除此之外, 一些C2H2型锌指蛋白在调控植物抗干旱胁迫方面拥有相近或相反的功能, 其功能可能依赖于ROS的产生和代谢(任美艳等2017; Lawrence和Nova 2018)。

3.2 C2H2型锌指蛋白调控植物抗盐胁迫

Zhang等(2018)通过pull down、酵母双杂交和双分子荧光互补技术证明水稻激酶OsMAPK3与水稻C2H2型锌指蛋白OsZFP213存在互作, 这种相

互作用增强了OsZFP213的转录活性。OsMAPK3与OsZFP213协同调控水稻盐胁迫耐受性。经检测, *OsZFP213*过表达水稻植株抗氧化基因转录水平和ROS清除酶催化活性升高。*SIZF3*是一种番茄(*Solanum lycopersicum*)新型C2H2型锌指蛋白, 在NaCl处理下被快速诱导表达(Li等2018)。*SIZF3*的过表达显著增加了番茄和拟南芥中的抗坏血酸(ascorbic acid, AsA)水平。ROS在植物受到非生物胁迫时积累, AsA通过清除ROS来促进胁迫耐受性, *SIZF3*过表达植株通过增强AsA途径所介导的ROS清除能力以提高植物的耐盐性。与经济作物相比, 草种对逆境的抵抗力更强。Teng等(2018)通过RACE从结缕草(*Zoysia japonica*)中分离出一种由盐胁迫诱导的C2H2型锌指蛋白ZjZFN1, *ZjZFN1*在拟南芥中过表达提高了种子萌发率, 增强了植株对盐胁迫的适应性, 提高了绿色子叶的百分比和盐胁迫下的生长状况; 生理学和转录分析表明, *ZjZFN1*影响ROS积累并调节盐胁迫响应基因的转录。此外, *ZjZFN1*过表达拟南芥植株的RNA-Seq分析显示, *ZjZFN1*可以用作在胁迫应答途径的转录激活因子, 调控苯丙氨酸代谢、 α -亚麻酸代谢和苯丙烷类等生物合成途径。越来越多的研究表明C2H2型锌指蛋白在围绕脱落酸(abscisic acid, ABA)起调节作用的植物抗盐胁迫调控网络中起着不同的作用, 并广泛参与ABA与其他激素信号互作过程, 此结论有利于今后更全面地研究C2H2型锌指蛋白功能的多效性(Liu等2017; 刘慧等2016)。

3.3 C2H2型锌指蛋白调控植物抗低温胁迫

从三叶橙(*Poncirus trifoliata*)中克隆的C2H2型锌指蛋白PtrZPT2-1定位于细胞核, 其表达受低温、ABA胁迫的强烈诱导。*PtrZPT2-1*的过表达烟草(*Nicotiana tabacum*)植株提高了其成活率, 在寒冷胁迫下, 过表达烟草植株体内ABA、寡聚糖和脯氨酸含量显著增加, 但丙二醛含量、ROS的积累与离子渗漏有所下降(Liu等2017)。此外, 倪晓详等(2018)研究桉树(*Eucalyptus grandis*) C2H2型锌指蛋白EgrZFP7时发现, EgrZFP7与乙烯响应因子存在互作, 共同负调控桉树低温胁迫抗性。同样地, 将EgrZFP7在拟南芥中过量表达发现, 对比野生型植株, EgrZFP7过表达拟南芥植株的侧根更长

且数目更多, 低温处理后EgrZFP7过表达植株存活率远低于野生型, 并且低温恢复能力明显减弱, 说明EgrZFP7增加了植物对低温胁迫的敏感性。水稻C2H2型锌指蛋白OsCTZFP8表达受到低温胁迫的诱导, 亚细胞定位和酵母单杂交分析显示OsCTZFP8是核蛋白并具有反式激活活性。*OsCTZFP8*过表达水稻植株表现出耐低温表型, 其花粉生育力和结实率显著高于非转基因对照植株(Jin等2018)。C2H2型锌指蛋白可以通过与胁迫响应因子互作来调控植物对低温胁迫的反应, 也可以直接被低温胁迫诱导, 此外, 还能影响植物的侧根长、花粉生育力和结实率, 在基因工程和生物育种方面有广阔的应用前景。

3.4 C2H2型锌指蛋白调控植物耐铝毒害的功能

铝毒害问题成为了全球农业可持续发展和食品安全的重要制约因素。伴随着铝溶解形成 Al^{3+} , Al^{3+} 浓度达到一定程度时产生毒害并影响植株对水分和营养的吸收, 导致作物的产量和质量严重下降。据报道, 水稻C2H2型锌指转录因子ART1(aluminium resistance transcription factor 1)特异性地调节与水稻中铝耐受性相关的基因的表达(Tsutsui等2011)。酵母单杂试验表明, ART1具有转录激活潜能, 并且表达水平不受铝处理影响。微阵列分析揭示了ART1调节的31个下游转录物, 包括STAR1(sensitive to al rhizotoxicity1)、STAR2以及植物中的几个铝耐受基因的同源物。这些基因中有一部分在不同细胞水平上参与了铝的内外解毒作用(Arbelaiz等2017)。ART2是ART1的一个同源蛋白, ART1和ART2都能调节水稻的铝耐受性, 但是ART2起辅助作用。ART2的表达水平受ART1的调节以及铝处理的影响, RNA-sequencing分析显示ART2并没有参与ART1调控基因的激活, 表明ART1和ART2通过不同通路调节水稻的铝耐受性(Che等2018)。近年来, 许多植物中C2H2型锌指蛋白STOP(sensitive to proton rhizotoxicity)类转录因子被相继报道, 如大豆(*Glycine max*) GmSTOP1、高粱(*Sorghum bicolor*) SbSTOP1、茶树(*Camellia sinensis*) CsSTOP1、饭豆(*Vigna unguiculata*) VuSTOP1、棉花(*Gossypium hirsutum*) GhSTOP1等(Zhou等2018; Huang等2018; Fan等2015; Wu等

2018; Zhao等2018)。例如, Kundu等(2019)研究发现在棉花中下调*GhSTOP1*的植株表现出对铝毒害的敏感性增加, RNAi株系体内铝毒害耐受性调控基因*GhALMT1*、*GhMATE*和*GhALS3*转录水平均下降。C2H2型锌指蛋白可以特异性调节植物体内铝耐受性相关基因的表达, 但STOP类转录因子的研究仅仅是在不同作物中横向展开, 并未进一步深入研究其信号通路及基因调控网络。

3.5 C2H2型锌指蛋白调控植物抗病性

Li等(2017)利用全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS)对具有广谱抗性的水稻品种地谷进行抗病性相关分析, 发现转录因子MYBS1与编码C2H2型锌指蛋白转录因子基因*Bsr-d1* (broad-spectrum resistance Digu 1)的起始区域具有很强结合性, 从而抑制*Bsr-d1*响应病原物信号, 致使被*Bsr-d1*控制表达的过氧化氢(H_2O_2)降解酶基因表达量受到抑制, H_2O_2 无法及时降解导致植株 H_2O_2 积累, 水稻稻瘟病抗性得到增强。SsCut (*Scutotinia sclerotiorum* cutinase)是一类诱导子, 可以诱导植物免疫。在对烟草C2H2型锌指蛋白NbcZF1的研究中发现, NbcZF1可以通过ROS-NO途径介导多种SsCut触发的反应(Qun等2014; Zhang等2016)。NbcZF1基因沉默的植株表现出SsCut无法正常激发植物免疫, 气孔关闭受阻, 保卫细胞中ROS和NO产生减少, 对烟草黑胫病等疾病抗性降低。相似地, 辣椒(*Capsicum annuum*) C2H2型CaZNF基因沉默植株表现出对青枯病的不耐受性, 植株体内免疫相关的标记基因(包括*CaHIR*、*CaN-PR*、*CaPR*和*CaABR*)的转录水平下降, 而在辣椒中将*CaZNF*瞬时表达, 叶片出现了典型的过敏性坏死反应表型, 因此, 辣椒C2H2型锌指蛋白CaZNF可以提高辣椒对青枯病的抗性(Noman等2018)。拟南芥C2H2型锌指蛋白AtZAT6通过直接结合防御相关基因(*EDS1*、*PAD4*、*PR1*、*PR2*和*PR5*)的启动子区域中的TACAAT基序, 正向调节应激相关基因的表达水平, 提高植株体内SA和ROS积累, 正调控拟南芥对丁香假单胞杆菌(*Pseudomonas syringae* pv. tomato DC3000)的抗性(Shi等2014)。

不难发现, C2H2型锌指蛋白在不同物种的抗病过程中发挥不可或缺的多重功能, 主要表现为

激活防卫反应相关基因表达、促进ROS产生与积累。但是, C2H2型锌指蛋白在抗病方面的研究相对较少, 其在抗病反应中的下游靶标和功能尚待进一步挖掘。

3.6 C2H2型锌指蛋白调控植物生长发育

抗落粒性是油料作物育种中重要的农业性状之一, 油菜籽在收获前和收获期间从角果脱落会导致含油种子产量损失严重(胡文诗等2019)。C2H2型锌指蛋白BnLATE是角果壁中木质素合成的负调控因子, 通过抑制单木质素和木质素的聚合, 促进甘蓝型油菜(*Brassica napus*)角果耐落粒性(Tao等2017)。另一方面, Liu等(2018)揭示了C2H2锌指转录因子GIS在EGL3-GL1-TTG1转录激活复合物的上游起作用以调节毛状体起始。烟草C2H2锌指转录蛋白NbGIS响应赤霉素(gibberellic acid, GA)信号来控制本氏烟中腺毛的发育, 通过影响GA合成积累和标记基因的表达, 从而调控烟草生长发育。王伟等(2018)研究发现C2H2型锌指蛋白JAG在拟南芥中除了调控细胞分化以及花形态发育外, 还能调控植物体内叶绿素a和叶绿素b的平衡。当拟南芥处于弱光条件, JAG转录因子上调叶绿素a转变为叶绿素b的主要调控基因*CAO*的转录水平, 进而改变植株体内的叶绿素a、b含量的比例, 加强拟南芥对弱光的利用。因此, C2H2型锌指蛋白既能直接调节植株发育, 也能通过控制植物代谢物合成、调控相关基因的转录水平间接调控植物生长发育, 但是具体调控机制尚待研究。

4 展望

C2H2型锌指蛋白在植物生长发育、抗病以及逆境胁迫中都发挥了重要的作用。目前对C2H2型锌指蛋白的报道绝大多数集中于基本逆境胁迫中, 如干旱、低温、盐处理等, 而其在严重影响作物质量、产量的金属离子污染(如镉、铝等)以及病虫害抗性中的作用却报道甚少。一些C2H2型锌指蛋白可以参与和整合多种抗逆信号途径, 但是其具体调控方式还不清楚(Huang等2020)。

此外, C2H2型锌指蛋白在调控植物抗病、抗逆方面的分子机理仍有待进一步研究, 例如: C2H2型锌指蛋白氨基酸序列的C末端大多数都存在一

个EAR (ethylene-responsive element binding factor-associated amphiphilic repression)基序, EAR基序通常作为转录抑制因子负调控各类与生物胁迫、非生物胁迫有关的响应基因(Singh等2019)。在抗病、抗逆反应中, EAR基序可能抑制了植物防御反应的另一个抑制因子, 从而引起植物防御反应(Yu等2016)。推进EAR基序的研究将有利于解析C2H2型锌指蛋白在生物胁迫与非生物胁迫下转录因子间的相互作用机制与下游信号传导过程。除此之外, C2H2型锌指蛋白生物学功能调控网络中还存在哪些成员以及调控机制? 功能行使时是否以激素互作为背景? 这些问题都需要未来进行重点研究。

综上所述, C2H2型锌指蛋白的功能与作用分子机制尚未完全明确, 具有进一步深入研究的价值和科学意义, 对C2H2型锌指蛋白的研究将有助于人们进一步深入解析植物抗逆境胁迫以及植物免疫分子机理以及为作物抗病、抗逆分子育种提供重要基因资源。

参考文献(References)

- Arbelaez JD, Maron LG, Jobe TO, et al (2017). *ALUMINUM RESISTANCE TRANSCRIPTION FACTOR 1 (ART1)* contributes to natural variation in aluminum resistance in diverse genetic backgrounds of rice (*O. sativa*). *Plant Direct*, 1 (4): e00014
- Che J, Tsutsui T, Yokosho K, et al (2018). Functional characterization of an aluminum (Al) -inducible transcription factor, ART2, revealed a different pathway for Al tolerance in rice. *New Phytol*, 220 (1): 209–218
- Chen YX (2019). Function of wheat zinc finger transcription factors *TaZFP593* and *TaSAP1-1* on mediating tolerance to abiotic stress (dissertation). Baoding, Hebei: Hebei Agricultural University (in Chinese with English abstract) [陈耀仙(2018). 小麦锌指转录因子基因*TaZFP593*和*TaSAP1-1*抵御非生物逆境的功能(学位论文). 河北保定: 河北农业大学]
- Cheng R (2017). Mapping and cloning of *RpsYu* conferring resistance to *Phytophthora* root rot in *Soybean* Yudou (dissertation). Changsha: Hunan Agricultural University (in Chinese with English abstract) [成蓉(2017). 豫豆抗疫霉根腐病基因*RpsYu*的定位与克隆(学位论文). 长沙: 湖南农业大学]
- Cheuk A, Ouellet F, Houde M (2020). The barley stripe mosaic virus expression system reveals the wheat C2H2 zinc finger protein TaZFP1B as a key regulator of drought tolerance. *BMC Plant Biol*, 20 (1): 144
- Chu YG, Zhang WX, Wu B, et al (2016). Overexpression of the novel *Zygophyllum xanthoxylum* C2H2-type zinc finger gene *ZxZF* improves drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* and poplar. *Biologia*, 71 (7): 769–776
- Ciftci-Yilmaz S, Morsy MR, Song LH, et al (2007). The EAR-motif of the Cys2/His2-type zinc finger protein Zat7 plays a key role in the defense response of *Arabidopsis* to salinity stress. *J Biol Chem*, 282 (12): 9260–9268
- Cui P, Liu HB, Ruan SL, et al (2017). A zinc finger protein, interacted with cyclophilin, affects root development via IAA pathway in rice. *J Integr Plant Biol*, 59 (7): 496–505
- Fan W, Lou HQ, Gong YL, et al (2015). Characterization of an inducible C2H2-type zinc finger transcription factor VuSTOP 1 in rice bean (*Vigna umbellata*) reveals differential regulation between low pH and aluminum tolerance mechanisms. *New Phytol*, 208 (2): 456–468
- Han GL, Yuan F, Guo JR, et al (2019). AtSIZ1 improves salt tolerance by maintaining ionic homeostasis and osmotic balance in *Arabidopsis*. *Plant Sci*, 285: 55–67
- Han YC, Fu CC (2019). Cold-inducible MaC2H2s are associated with cold stress response of banana fruit via regulating *MaICE1*. *Plant Cell Rep*, 38 (5): 673–680
- Han YY, Zhou HY, Xu LA, et al (2018). The zinc-finger transcription factor *BcMF20* and its orthologs in *Cruciferae* which are required for pollen development. *Biochem Biophys Res Commun*, 503 (2): 998–1003
- He F, Li HG, Wang JJ, et al (2019). PeSTZ1, a C2H2-type zinc finger transcription factor from *Populus euphratica*, enhances freezing tolerance through modulation of ROS scavenging by directly regulating *PeAPX2*. *Plant Biotechnol J*, 17 (11): 2169–2183
- Hou SY, Sun ZX, Guo SY, et al (2014). Cloning and expression analysis of two C2H2 transcription factors in soybean. *Plant Physiol J*, 50 (5): 665–674 (in Chinese with English abstract) [侯思宇, 孙朝霞, 郭彬等(2014). 大豆两个C2H2型转录因子基因序列特征及表达分析. 植物生理学报, 50 (5): 665–674]
- Hu WS, Lu ZF, Meng FJ, et al (2019). Effect of potassium application rate on photosynthesis of winter oilseed rape (*Brassica napus*) silique wall. *Plant Physiol J*, 55 (6): 774–782 (in Chinese with English abstract) [胡文诗, 陆志峰, 孟凡金等(2019). 施钾量对冬油菜角果皮光合作用的影响机制. 植物生理学报, 55 (6): 774–782]
- Hu X, Zhu LL, Zhang Y, et al (2019). *Solanum lycopersicum* genome-wide identification of C2H2 zinc-finger genes and their expression patterns under heat stress in tomato. *Peer J*, 7: e7929
- Hu YX, Ma CQ, Jing Q (2019). Research progress of RNA

- binding protein Zfp36L1. *Chin J Evid Based Cardiovasc Med*, 11 (6): 760–762, 765 (in Chinese) [胡杨兮, 马超群, 荆清(2019). RNA结合蛋白Zfp36L1的研究进展. *中国循证心血管医学杂志*, 11 (6): 760–762, 765]
- Huang J, Wang JF, Zhang HS (2005). Rice *ZFP15* gene encoding for a novel C2H2-type zinc finger protein lacking DLN box, is regulated by spike development but not by abiotic stresses. *Mol Biol Rep*, 32 (3): 177–183
- Huang J, Wang JF, Zhang HS (2004). Structure and function of plant C2H2 zinc finger protein. *Hereditas*, 26 (3): 414–418 (in Chinese with English abstract) [黄骥, 王建飞, 张红生(2004). 植物C2H2型锌指蛋白的结构与功能. *遗传*, 26 (3): 414–418]
- Huang J, Yang X, Wang MM, et al (2007). A novel rice C2H2-type zinc finger protein lacking DLN-box/EAR-motif plays a role in salt tolerance. *Biochim Biophys Acta*, 1769 (4): 220–227
- Huang K (2017). Functional analysis of C2H2 transcription factor OsZFP151 in Rice (*Oryza sativa* L.) under low temperature stress (dissertation). Changchun: Jilin University (in Chinese with English abstract) [黄凯(2017). 水稻C2H2型转录因子OsZFP151在低温胁迫中的功能研究(学位论文). 长春: 吉林大学]
- Huang LL, Jiang QN, Wu JY, et al (2020). *Zinc finger protein 5 (ZFP5)* associates with ethylene signaling to regulate the phosphate and potassium deficiency-induced root hair development in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 102: 143–158
- Huang S, Gao J, You JF, et al (2018). Identification of STOP1-like proteins associated with aluminum tolerance in sweet sorghum (*Sorghum bicolor* L.). *Front Plant Sci*, 9: 258
- Huang TB, Lopez-Giraldez F, Townsend JP, et al (2012). RBE controls microRNA164 expression to effect floral organogenesis. *Development*, 139 (12): 2161–2169
- Jin YM, Piao RH, Yan YF, et al (2018). Overexpression of a new zinc finger protein transcription factor *OsCTZFP8* improves cold tolerance in rice. *Int J Genomics*, 5480617
- Kundu A, Das S, Basu S, et al (2019). *GhSTOP1*, a C2H2 type zinc finger transcription factor is essential for Aluminum and proton stress tolerance and lateral root initiation in cotton. *Plant Biol*, 21 (1): 35–44
- Lawrence SD, Novak NG (2018). Over-expression of *StZFP2* in *Solanum tuberosum* L. var. Kennebec (potato) inhibits growth of tobacco hornworm larvae (THW, *Manduca sexta* L.). *Plant Signal Behav*, 13 (7): e1489668
- Li J, Wang YZ, Zhang YX, et al (2016). *RABBIT EARS* regulates the transcription of *TCP4* during petal development in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 67 (22): 6473–6480
- Li WT, Zhu ZW, Chern MS, et al (2017). A natural allele of a transcription factor in rice confers broad-spectrum blast resistance. *Cell*, 170 (1): 114–126
- Li Y, Chu ZN, Luo JY, et al (2018). The C2H2 zinc-finger protein SlZF3 regulates AsA synthesis and salt tolerance by interacting with CSN5B. *Plant Biotechnol J*, 16 (6): 1201–1213
- Liao JK (2014). Functional analysis of ubiquitin-binding zinc finger protein ZFP319 from rice (*Oryza sativa* L.) (dissertation). Nangjing: Nangjing Agricultural University (in Chinese with English abstract) [廖家凯(2014). 水稻泛素结合锌指蛋白ZFP319的功能研究(学位论文). 南京: 南京农业大学]
- Liu DC, Yang L, Luo M, et al (2017). Molecular cloning and characterization of *PtrZPT2-1*, a ZPT2 family gene encoding a Cys2/His2-type zinc finger protein from trifoliate orange (*Poncirus trifoliata* (L.) Raf.) that enhances plant tolerance to multiple abiotic stresses. *Plant Sci*, 263: 66–78
- Liu H, Guo DL, Cai DR, et al (2016). Heterologous overexpression of *ApZFP* gene in *Arabidopsis* promotes flowering and improves stress tolerance in *Arabidopsis*. *Chin Bull Bot*, 51 (3): 296–305 (in Chinese with English abstract) [刘慧, 郭丹丽, 蔡大润等(2016). 小拟南芥*ApZFP*基因异源超表达促进拟南芥开花并提高耐逆性. *植物学报*, 51 (3): 296–305]
- Liu TQ, Liu WM, Hu ZW, et al (2020). Molecular characterization and expression analysis reveal the roles of Cys/His zinc-finger transcription factors during flower development of *Brassica rapa* subsp. *chinensis*. *Plant Mol Biol*, 102: 123–141
- Liu YH, Liu DD, Hu R, et al (2017). AtGIS, a C2H2 zinc-finger transcription factor from *Arabidopsis* regulates glandular trichome development through GA signaling in tobacco. *Biochem Biophys Res Commun*, 483 (1): 209–215
- Liu YT, Shi QH, Cao HJ, et al (2020). Heterologous expression of a *Glycine soja* C2H2 zinc finger gene improves aluminum tolerance in *Arabidopsis*. *Int J Mol Sci*, 21 (8): 2754
- Liu YH, Liu DD, Khan AR, et al (2018). *NbGIS* regulates glandular trichome initiation through GA signaling in tobacco. *Plant Mol Biol*, 98 (1–2): 153–167
- Lu D (2013). C2H2 zinc-finger recognition of biomolecules. *Acta Pharm Sin*, 48 (6): 834–841 (in Chinese with English abstract) [卢多(2013). C2H2型锌指对生物大分子的识别. *药学报*, 48 (6): 834–841]
- Luo SL, Lian XP, Pu M, et al (2018). Molecular cloning, location and expression analysis of *Brassica oleracea* zinc finger protein transcription factor BoC2H2. *Acta Agron Sin*, 44 (11): 1650–1660 (in Chinese with English abstract) [罗绍兰, 廉小平, 蒲敏等(2018). 甘蓝锌指蛋白转录因子BoC2H2的克隆, 定位与表达分析. *作物学报*,

- 44 (11): 1650–1660]
- Lv TQ (2019). Studies on evolution of C2H2 zinc-finger protein gene family in *Brassica campestris* subsp. *chinensis* and transcriptional regulation of DAZ3 pollen development (dissertation). Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese with English abstract) [吕天琦(2019). 白菜C2H2型锌指蛋白基因家族的进化及DAZ3在转录水平调控花粉发育的研究(学位论文). 杭州: 浙江大学]
- Lyu TQ, Hu ZW, Liu WM, et al (2019). *Arabidopsis* Cys/His zinc-finger protein MAZ1 is essential for intine formation and exine pattern. *Biochem. Biophys Res Commun*, 518: 299–305
- Ma XL, Liang WJ, Gu PH, et al (2016). Salt tolerance function of the novel C2H2-type zinc finger protein TaZNF in wheat. *Plant Physiol Biochem*, 106: 129–140
- Miller J, McLachlan AD, Klug A (1985). Repetitive zinc-binding domains in the protein transcription factor IIIA from *Xenopus oocytes*. *EMBO J*, 4 (6): 1609–1614
- Nguyen XC, Kim SH, Hussain S, et al (2016). A positive transcription factor in osmotic stress tolerance, ZAT10, is regulated by MAP kinases in *Arabidopsis*. *J Plant Biol*, 59 (1): 55–61
- Ni XX, Wang XR, Lu J, et al (2018). Study on the function of zinc finger protein gene *EgrZFP7* in cold stress response of *Eucalyptus grandis*. *J Agric Biotechnol*, 26 (8): 1288–1295 (in Chinese with English abstract) [倪晓详, 王晓荣, 陆军等(2018). 巨桉锌指结构蛋白基因*EgrZFP7*在低温胁迫中的功能研究. 农业生物技术学报, 26 (8): 1288–1295]
- Noman A, Liu ZQ, Yang S, et al (2018). Expression and functional evaluation of *CaZNF830* during pepper response to *Ralstonia solanacearum* or high temperature and humidity. *Microb Pathog*, 118: 336–346
- Wu Q, Zhao TY, Tang SY, et al (2014). Cloning, prokaryotic expression and purification of the elicitor gene *SsCut* from *Sclerotinia sclerotiorum*. *Acta phytophylacica Sin*, 41 (5): 630–636 (in Chinese with English abstract) [吴群, 赵同瑶, 唐仕好等(2014). 核盘菌激发子基因*SsCut*克隆、原核表达及纯化. 植物保护学报, 41 (5): 630–636]
- Ren MY, Wang ZL, Guo HQ, et al (2017). Cloning and expression analysis of *AmZFPI*, a C2H2-type ZFP gene from *Ammopiptanthus mongolicus*. *Acta Agri Boreali-Sinica*, (2): 8–13 (in Chinese with English abstract) [任美艳, 王志林, 郭慧琴等(2017). 沙冬青C2H2型锌指蛋白基因*AmZFPI*的克隆与表达分析. 华北农学报, (2): 8–13]
- Saravanan S, Kumar KK, Raveendran M, et al (2018). Genetic engineering of sugarcane for drought and salt tolerant transgenic plants expressing the *BcZAT12* gene. *Int J Curr Microbiol App Sci*, 7 (7): 1594–1613
- Shi HT, Wang X, Ye TT, et al (2014). The Cysteine2/Histidine2-type transcription factor *ZINC FINGER OF ARABIDOPSIS THALIANA6* modulates biotic and abiotic stress responses by activating salicylic acid-related genes and *C-REPEAT-BINDING FACTOR* genes in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 165 (3): 1367–1379
- Shi XD, Wu Q, Xiang DB, et al (2019). Bioinformatics analysis of GIS gene family in *Fagopyrum tataricum*. *S Chin J Agric Sci*, (8): 1717–1722 (in Chinese with English abstract) [时小东, 吴琪, 向达兵等(2019). 苦荞GIS基因家族生物信息学分析. 西南农业学报, (8): 1717–1722]
- Shi XD, Wu Y, Dai TW, et al (2018). *JcZFP8*, a C2H2 zinc finger protein gene from *Jatropha curcas*, influences plant development in transgenic tobacco. *Electron J Biotechnol*, 34 (5): 76–82
- Singh P, Mathew IE, Verma A, et al (2019). Analysis of rice proteins with DLN repressor Motif/ S. *Int J Mol Sci*, 20 (7): 1–14
- Song B, Hong Y, Wang PW, et al (2010). Advances on plant C2H2-type zinc finger protein. *Genomics Appl Biol*, 29 (6): 1133–1141 (in Chinese with English abstract) [宋冰, 洪洋, 王丕武等(2010). 植物C2H2型锌指蛋白的研究进展. 基因组学与应用生物学, 29 (6): 1133–1141]
- Song K, Kim HC, Shin S, et al (2017). Transcriptome analysis of flowering time genes under drought stress in maize leaves. *Front Plant Sci*, 8: 267
- Sri Krishna S, Majumdar I, Grishin NV (2003). Structural classification of zinc fingers. *Nucleic Acids Res*, 31 (2): 532–550
- Sun BG, Zhao YJ, Shi SY, et al (2019). *TaZFP1*, a C2H2 type-ZFP gene of *T. aestivum*, mediates salt stress tolerance of plants by modulating diverse stress-defensive physiological processes. *Plant Physiol Biochem*, 136: 127–142
- Sun ZX, Liu RH, Guo B, et al (2019). Ectopic expression of *GmZAT4*, a putative C2H2-type zinc finger protein, enhances PEG and NaCl stress tolerances in *Arabidopsis thaliana*. *Biotech*, 9 (5): 166
- Takatsuji H (1998). Zinc-finger transcription factors in plants. *Cell Mol Life Sci*, 54 (6): 582–596
- Tao ZS, Huang Y, Zhang LD, et al (2017). BnLATE, a Cys2/His2-type zinc-finger protein, enhances silique shattering resistance by negatively regulating lignin accumulation in the silique walls of *Brassica napus*. *PLOS One*, 12 (1): e0168046
- Teng K, Tan PH, Guo WE, et al (2018). Heterologous expression of a novel *Zoysia japonica* C2H2 zinc finger gene, *ZjZFN1*, improved salt tolerance in *Arabidopsis*. *Front Plant Sci*, 9: 1159
- Tian LM, Huang CL, Zhang XH, et al (2005). Advances of plant zinc finger proteins involved in abiotic stress. *Biotechnol Bull*, (6): 12–16 (in Chinese with English ab-

- stract) [田路明, 黄丛林, 张秀海等(2005). 逆境相关植物锌指蛋白的研究进展. 生物技术通报, (6): 12–16]
- Tsutsui T, Yamaji N, Ma JF (2011). Identification of a cis-acting element of ART1, a C2H2-type zinc-finger transcription factor for aluminum tolerance in rice. *Plant Physiol*, 156 (2): 925–931
- Wang DZ, Mo XT, Zhang X, et al (2018). Isolation and functional characterization of a stress-response transcription factor *ZmC2H2-1* in *Zea mays*. *Hereditas*, 40 (9): 767–778 (in Chinese with English abstract) [汪德州, 莫晓婷, 张霞等(2018). 玉米逆境响应相关转录因子*ZmC2H2-1*基因克隆及功能验证. 遗传, 40 (9): 767–778]
- Wang FB, Tong WJ, Zhu H, et al (2016). A novel Cys/His zinc finger protein gene from sweet potato, *IbZFP1*, is involved in salt and drought tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Planta*, 243 (3): 783
- Wang HB, Cheng LL, He P, et al (2017). Identification of genes encoding transcription factors of apple cold-resistant dwarfing rootstock in response to cold stress. *Plant Physiol J*, 53 (8): 152–162 (in Chinese with English abstract) [王海波, 程来亮, 何平等(2017). 苹果抗寒矮化砧应答冷胁迫的转录因子基因鉴定. 植物生理学报, 53 (8): 152–162]
- Wang HB, Gong M, Liu C, et al (2017). Isolation and cige expression of *JcZAT10* gene from *Jatropha curcas*. *Chin J Oil Crop Sci*, 39 (6): 805 (in Chinese with English abstract) [王海波, 龚明, 刘潮等(2017). 小桐子转录因子*JcZAT10*基因的分离与低温表达分析. 中国油料作物学报, 39 (6): 805]
- Wang JY, Liu JH, Jia CH, et al (2019). Clone and expression of the C2H2-type zinc finger transcription factor gene *MaZAT10* in banana. *Mol Plant Breed*, 17 (14): 4551–4559 (in Chinese with English abstract) [王静毅, 刘菊华, 贾彩红等(2019). 香蕉C2H2类锌指蛋白基因*MaZAT10*的克隆及表达分析. 分子植物育种, 17 (14): 4551–4559]
- Wang L (2019). Functional analysis of wheat transcription factor TaC2H2ZF involved in salt-alkaline stress response (dissertation). Qingdao: Shandong University (in Chinese with English abstract) [王丽(2019). 小麦转录因子TaC2H2ZF参与盐碱胁迫应答的功能研究(学位论文). 青岛: 山东大学]
- Wang QQ, Guo DL, Wu XQ, et al (2015). A study on *OpZFP* increasing salt tolerance of *Nicotiana tabacum*. *Biotechnol Bull*, 31 (10): 119–124 (in Chinese with English abstract) [王崎崎, 郭丹丽, 吴晓庆等(2015). 无苞芥锌指蛋白基因*OpZFP*提高烟草耐盐性的研究. 生物技术通报, 31 (10): 119–124]
- Wang W, Yu HY, Huang TB, et al (2018). *JAG*'s regulation in controlling the chlorophyll a/ chlorophyll b ratio in *Arabidopsis* floral organ. *J Shenzhen Univ (Sci & Eng)*, 35 (1): 8–14 (in Chinese with English abstract) [王伟, 余泓漾, 黄腾波等(2018). 拟南芥*JAG*基因调控花器官中叶绿素a与b比例. 深圳大学学报: 理工版, 35 (1): 8–14]
- Wang XR, Cheng LJ, Xu FH, et al (2017). Function of *ZFP6* gene from *Eucalyptus grandis* in response to abiotic stresses. *Sci Sinicae*, 53 (11): 60–68 (in Chinese with English abstract) [王晓荣, 程龙军, 徐凤华等(2017). 巨桉*EgrZFP6*基因在非生物逆境胁迫响应中的功能. 林业科学, 53 (11): 60–68]
- Wu WW, Lin Y, Chen Q, et al (2018). Functional conservation and divergence of soybean GmSTOP1 members in proton and aluminum tolerance. *Front Plant Sci*, 9: 570
- Yang L, Liu ZQ, Lu F, et al (2006). SERRATE is a novel nuclear regulator in primary microRNA processing in *Arabidopsis*. *Plant J*, 47 (6): 841–850
- Yanover C, Bradley P (2011). Large-scale characterization of peptide-MHC binding landscapes with structural simulations. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108 (17): 6981–6986
- Yin MZ, Wang YP, Zhang LH, et al (2017). The *Arabidopsis* Cys2/His2 zinc finger transcription factor ZAT18 is a positive regulator of plant tolerance to drought stress. *J Exp Bot*, 68 (11): 2991–3005
- Yu GH, Jiang LL, Ma XF, et al (2014). A soybean C2H2-type zinc finger gene *GmZFP1* enhanced cold tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *PLOS One*, 9 (10): e109399
- Yu HX, Luo C, Fan Y, et al (2019). Cloning and expression analysis of *MiZFP1* and *MiZFP2* genes in mango. *Mol Plant Breed*, 17 (23): 7692–7699 (in Chinese with English abstract) [余海霞, 罗聪, 樊琰等(2019). 芒果*MiZFP1*和*MiZFP2*基因克隆与表达模式分析. 分子植物育种, 17 (23): 7692–7699]
- Yu YH, Li XZ, Wu ZJ, et al (2016). VvZFP11, a Cys2His2-type zinc finger transcription factor, is involved in defense responses in *Vitis vinifera*. *Biol Plant*, 60 (2): 292–298
- Yuan X, Huang P, Wang RQ, et al (2018). A zinc finger transcriptional repressor confers pleiotropic effects on rice growth and drought tolerance by down-regulating stress-responsive genes. *Plant Cell Physiol*, 59 (10): 2129–2142
- Yun-Hee K, Myoung Duck K, Sun-Chul P, et al (2016). Transgenic potato plants expressing the cold-inducible transcription factor *SCOF-1* display enhanced tolerance to freezing stress. *Plant Breed*, 135: 513–518
- Zang DD, Li HY, Xu HY, et al (2016). An *Arabidopsis* zinc finger protein increases abiotic stress tolerance by regulating sodium and potassium homeostasis, reactive oxygen species scavenging and osmotic potential. *Front Plant Sci*, 7: 1272

- Zhang AD (2016). Cloning and functional analysis of C2H2 zinc finger protein ZFP5 homologous gene *ZFP3*, *ZFP1* and *ZFP7* in *Arabidopsis thaliana* (dissertation). Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese with English abstract) [张爱冬(2016). 拟南芥C2H2型锌指蛋白ZFP5同源基因*ZFP3*, *ZFP1*和*ZFP7*的克隆及功能验证(学位论文). 杭州: 浙江大学]
- Zhang AD, Liu DD, Hua CM, et al (2016). The *Arabidopsis* gene *zinc finger protein 3 (ZFP3)* is involved in salt stress and osmotic stress response. *PLOS One*, 11 (12): e0168367
- Zhang DY, Tong JF, Xu ZL, et al (2016). Soybean C2H2-type zinc finger protein GmZFP3 with conserved QALGGH Motif negatively regulates drought responses in transgenic *Arabidopsis*. *Front Plant Sci*, 7: 325
- Zhang H, Liu YP, Wen F, et al (2014). A novel rice C2H2-type zinc finger protein, ZFP36, is a key player involved in abscisic acid-induced antioxidant defence and oxidative stress tolerance in rice. *J Exp Bot*, 65 (20): 5795–5809
- Zhang H, Zhao T, Zhuang P, et al (2016). NbCZF1, a novel C2H2-type zinc finger protein, as a new regulator of Ss-Cut-induced plant immunity in *Nicotiana benthamiana*. *Plant Cell Physiol*, 57 (12): 2472–2484
- Zhang X, Zhang B, Li MJ, et al (2016). *OsMSR15* encoding a rice C2H2-type zinc finger protein confers enhanced drought tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *J Plant Biol*, 59 (3): 271–281
- Zhang XY, Lin SD, Zhang T, et al (2015). Cloning and expression analysis of *GhSIZ1*, encoding a C2H2 zinc finger protein in cotton (*Gossypium hirsutum*). *Cotton Sci*, 27 (3): 189–197 (in Chinese with English abstract) [张新宇, 林书岱, 张涛等(2015). 棉花C2H2类型锌指蛋白基因*GhSIZ1*的克隆及表达分析. 棉花学报, 27 (3): 189–197]
- Zhang ZY, Liu HH, Sun C, et al (2018). A C2H2 zinc-finger protein OsZFP213 interacts with OsMAPK3 to enhance salt tolerance in rice. *J Plant Physiol*, 229: 100–110
- Zhao H, Huang W, Zhang YG, et al (2018). Natural variation of *CsSTOP1* in tea plant (*Camellia sinensis*) related to aluminum tolerance. *Plant Soil*, 431 (1–2): 71–87
- Zhao N, Zhao F, Li YH (2009). Advances in research on zinc finger protein. *Lett Biotechnol*, 20 (1): 131–134 (in Chinese with English abstract) [赵楠, 赵飞, 李玉花(2009). 锌指蛋白结构及功能研究进展. 生物技术通讯, 20 (1): 131–134]
- Zhou C, Li LY (2004). Advances in C2H2 zinc finger proteins. *Life Sci Res*, 8 (3): 215–220 (in Chinese with English abstract) [周畅, 李麓芸(2004). C2H2型锌指蛋白的研究进展. 生命科学研究, 8 (3): 215–220]
- Zhou SH, Liu NN, Sun Y, et al (2015). MmZFP1 response to abiotic stress in the invasive plant *Mikania micrantha*. *Nat Environ Pollut Technol*, 14 (2): 251–258
- Zhou Y, Yang ZM, Gong L, et al (2018). Molecular characterization of *GmSTOP1* homologs in soybean under Al and proton stress. *Plant Soil*, 427 (1–2): 213–230

Advances of plant C2H2 zinc finger proteins in response to stresses

ZHONG Chanjuan, PENG Weiye, WANG Bing, LIU Shiming, DAI Liangying, LI Wei*

College of Plant Protection, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China

Abstract: Plant zinc finger proteins are a class of key regulatory proteins that have nucleic acid binding effects. Among them, C2H2-type zinc finger protein is the most widely distributed in plants and regulates many physiological and biochemical reactions, such as the identification of target DNA and interaction with RNA, which in turn regulates plant disease and stress resistance. In this paper, we reviewed the biological functions and molecular mechanisms of C2H2-type zinc finger protein in the regulation of plant resistance to stress, disease and growth development.

Key words: C2H2 zinc finger protein; transcription factor; nucleic acid binding; stress

Received 2020-05-08 Accepted 2020-08-24

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31300250 and 31672017).

*Corresponding author (liwei350551@163.com).