

段娅敏, 王后苗, 杨泽峰, 等. 基于转录组解析玉米苗期根系对非生物胁迫的响应[J]. 江苏农业学报, 2025, 41(5): 848-857.  
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2025.05.003

## 基于转录组解析玉米苗期根系对非生物胁迫的响应

段娅敏, 王后苗, 杨泽峰, 徐辰武, 李鹏程, 王芸芸

(扬州大学农学院/江苏省作物遗传生理重点实验室/植物功能基因组学教育部重点实验室/江苏省作物基因组学与分子育种重点实验室/粮食作物现代产业协同创新中心, 江苏 扬州 225009)

**摘要:** 非生物胁迫已成为制约玉米产量和品质的关键因素之一。为了阐明玉米响应非生物胁迫的机制, 本研究以玉米自交系 B73 为试验材料, 设置了对照(CK)、干旱胁迫处理(D)、盐胁迫处理(S)以及干旱+盐复合胁迫处理(DS), 对 B73 主胚根长进行动态监测, 并对根系进行转录组测序。表型分析结果表明, 与对照相比, 卷苗后第 3 d 至第 7 d 不同胁迫处理主胚根长均显著变短。差异表达分析结果显示, 在对照和不同胁迫处理比较组中共鉴定到 1 526 个差异表达基因。在对照与干旱胁迫、盐胁迫和干旱+盐复合胁迫比较组中分别鉴定到 207 个、170 个和 1 274 个差异表达基因。功能富集结果表明, 这些差异表达基因主要参与由脱落酸(ABA)合成和信号转导、转录因子介导的应对非生物胁迫的生物学过程。其中, *MYB* 家族和 *ERF* 家族转录因子基因对非生物胁迫的响应最大。本研究结果为进一步揭示玉米幼苗响应非生物胁迫的分子机制奠定了基础。

**关键词:** 玉米; 非生物胁迫; 转录组学; 差异表达基因; 脱落酸

**中图分类号:** T513      **文献标识码:** A      **文章编号:** 1000-4440(2025)05-0848-10

## Transcriptome-based analysis of the response of maize root to abiotic stress at seedling stage

DUAN Yamin, WANG Houmiao, YANG Zefeng, XU Chenwu, LI Pengcheng, WANG Yunyun

(Agricultural College of Yangzhou University/Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology/Key Laboratory of Plant Functional Genomics (Yangzhou University), Ministry of Education/Jiangsu Key Laboratory of Crop Genomics and Molecular Breeding/Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Yangzhou 225009, China)

**Abstract:** Abiotic stresses (drought, salt) have become one of the key factors restricting the yield and quality of maize. To elucidate the mechanisms of maize responded to abiotic stresses, in this study, B73 was used as the experimental material, and four treatments were set up: control (CK), drought stress treatment (D), salt stress treatment (S) and drought + salt compound stress treatment (DS). Primary root length was dynamically monitored, and the root transcriptome was sequenced. The results of phenotypic analysis showed that the primary root length was significantly shorter under different treatments compared with the control. A total of 1 526 differentially expressed genes were identified in the comparison groups between the control and different stress treatments. A total of 207, 170 and 1 274 differentially expressed genes were identified in the comparison groups between the control and drought stress, salt stress and drought + salt compound stress. Functional enrichment results suggested that these differentially expressed genes were mainly involved in the biological processes mediated by abscisic acid synthesis and signal transduction, and transcription factors in response to abiotic stress. *MYB* and *ERF* family transcription factor genes showed the

greatest response to abiotic stress. The results of this study lay a foundation for further revealing the molecular mechanism of maize seedlings in response to abiotic stress.

**Key words:** maize; abiotic stress; transcriptomics; differentially expressed genes; abscisic acid

收稿日期: 2024-09-13

基金项目: 国家自然科学基金项目(32302654)

作者简介: 段娅敏(2000-), 女, 甘肃天水人, 硕士研究生, 主要从事玉米遗传育种研究。(E-mail) 1446595629@qq.com

通讯作者: 王芸芸, (E-mail) 008307@yzu.edu.cn

玉米(*Zea mays* L.)是世界上重要的粮食、饲料和经济作物,在农业生产和经济发展中占据重要地位<sup>[1]</sup>。随着全球气候的变化,极端天气出现频率增加,玉米遭受干旱、盐等非生物胁迫的可能性增高。植物对非生物胁迫的响应是动态的和复杂的<sup>[2-3]</sup>。严重非生物胁迫会导致作物植株死亡<sup>[4]</sup>。不同的非生物胁迫对植物造成的伤害程度不同,自然界中非生物胁迫往往不是孤立的,两种或两种以上的复合胁迫在农业生产中很常见<sup>[5]</sup>,如干旱和盐、高温和盐、干旱和极端温度或强光等复合胁迫,各种不良环境因素会导致玉米产量大幅度下降<sup>[6]</sup>。玉米是对干旱胁迫非常敏感的作物,研究结果显示,干旱胁迫可使玉米平均单产下降25%~30%,严重时导致绝收<sup>[7]</sup>。不同植物的耐盐性不同,玉米为盐敏感作物,严重盐胁迫下可致其死亡<sup>[8]</sup>。

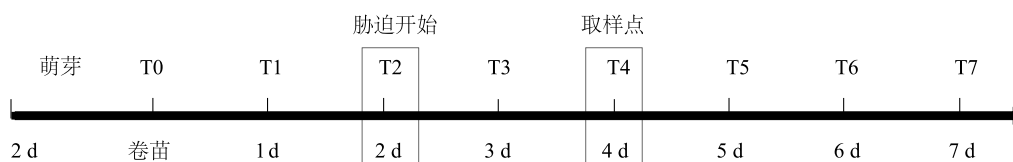
植物生长过程中为了抵御和适应长期的逆境胁迫,在细胞、生理生化和分子层面上建立了一系列复杂的调控机制,使自身能够迅速并准确地感知和响应非生物胁迫,从而更好地适应极端的生态环境<sup>[9]</sup>。脱落酸(ABA)是一种胁迫响应激素,在植物生长发育、光合作用和气孔运动中都起关键的调节作用,在植物抵御逆境胁迫中也发挥重要作用<sup>[10-11]</sup>。在胁迫环境下,植物各个器官中ABA含量会增加,从而激活其防御机制,如调节气孔孔径和表达防御相关基因来抵抗环境胁迫<sup>[12]</sup>。ABA信号通路在植物响应干旱或盐胁迫时起核心作用<sup>[13]</sup>。当植物受到逆境胁迫时,响应逆境的相关转录因子上调表达,进而调控其下游抗逆靶基因的表达。与植物耐逆相关的转录因子主要有WRKY、NAC、MYB、MYC、bZIP和DREBs等家族成员<sup>[14]</sup>。提高应对非生物胁迫的抗性被认为是预防或减少玉米生产中非生物胁迫伤害最具效益的管理方法<sup>[15]</sup>。一些转录因子也被设计用于提高模式植物和

农作物的抗逆性<sup>[16-17]</sup>。然而,玉米响应各种非生物胁迫的分子机制还有待研究。本试验以玉米自交系B73为材料,对不同胁迫下的根系样品进行转录组分析,以期获得玉米响应非生物胁迫的候选基因,为培育抗非生物胁迫玉米新品种提供基因资源。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验设计

以玉米自交系B73为试验材料,选取籽粒饱满、大小一致的种子200粒。将种子用10% H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>溶液消毒30 min后再用蒸馏水冲洗3次。灭菌后的种子在饱和CaSO<sub>4</sub>溶液中浸泡6 h,用蒸馏水冲洗3次后转移到湿润的发芽纸(发芽纸为美国安科纸业公司产品)上,置于人工气候箱中黑暗培养2 d(28℃、相对湿度60%)。待种子萌发后,选取长势一致的植株用发芽纸卷成一卷,每卷8株为一个生物学重复。在植株生长过程中每3 d换一次霍格兰营养液<sup>[5]</sup>。本试验设置4个处理,分别为对照(CK)、盐胁迫处理(S)、干旱胁迫处理(D)、干旱+盐复合胁迫处理(DS)。设置多个时间点对主胚根长进行测量,具体设计如图1所示,记卷苗的时间点为T<sub>0</sub>,卷苗后第1 d、第2 d、第3 d、第4 d、第5 d、第6 d、第7 d分别记为T<sub>1</sub>、T<sub>2</sub>、T<sub>3</sub>、T<sub>4</sub>、T<sub>5</sub>、T<sub>6</sub>、T<sub>7</sub>。在T<sub>2</sub>时间点,添加NaCl溶液(100 mmol/L)诱导盐处理,干旱处理利用PEG溶液(-0.8 MPa)来模拟水分亏缺,复合处理两者兼用。植株在气候箱中进行培养,昼夜温度分别为28℃和22℃,光照时间14 h,相对湿度60%。在T<sub>2</sub>~T<sub>7</sub>每个时间点分别选取长势一致的植株20株,用直尺测量主胚根长(PRL)。在T<sub>4</sub>时间点每个重复选取6株,切取主胚根后迅速置于液氮中。每个处理设2个生物学重复。根系样品放入-80℃冰箱保存,用于转录组测定。



T<sub>1</sub>~T<sub>7</sub> 分别为卷苗后第1 d至第7 d。

图1 取样时间示意图

Fig.1 Diagram of the time for sampling

### 1.2 主胚根长统计分析

采用Excel 2019进行数据整理,利用SPSS 23.0软

件进行单因素方差分析,并用最小显著差异法(LSD)对不同处理下的根系性状进行多重比较,显著水平为 $P <$

0.05)。利用 GraphPad Prism 软件进行绘图。

### 1.3 根系 RNA 提取及 RNA-Seq

采用 TeZol 试剂(南京诺唯赞生物科技股份有限公司产品)法提取根系样品的总 RNA。每个样品取 2.5  $\mu\text{g}$  RNA 使用 Illumina TruSeq RNA 样品制备试剂盒加工成 cDNA 文库。基于 Illumina 测序平台对 cDNA 文库进行双末端测序。对测序获得的原始数据进行过滤得到高质量测序数据。利用 Hisat 2 将高质量测序数据与玉米参考基因组序列(RefGen\_v3)进行比对<sup>[18]</sup>。使用 featureCounts 软件计算每千个碱基的转录每百万映射读取的 fragments, 即 FPKM 值。利用 FPKM 值作为衡量基因表达水平的指标<sup>[19]</sup>。

### 1.4 差异表达基因(DEG)筛选和 GO 功能富集分析

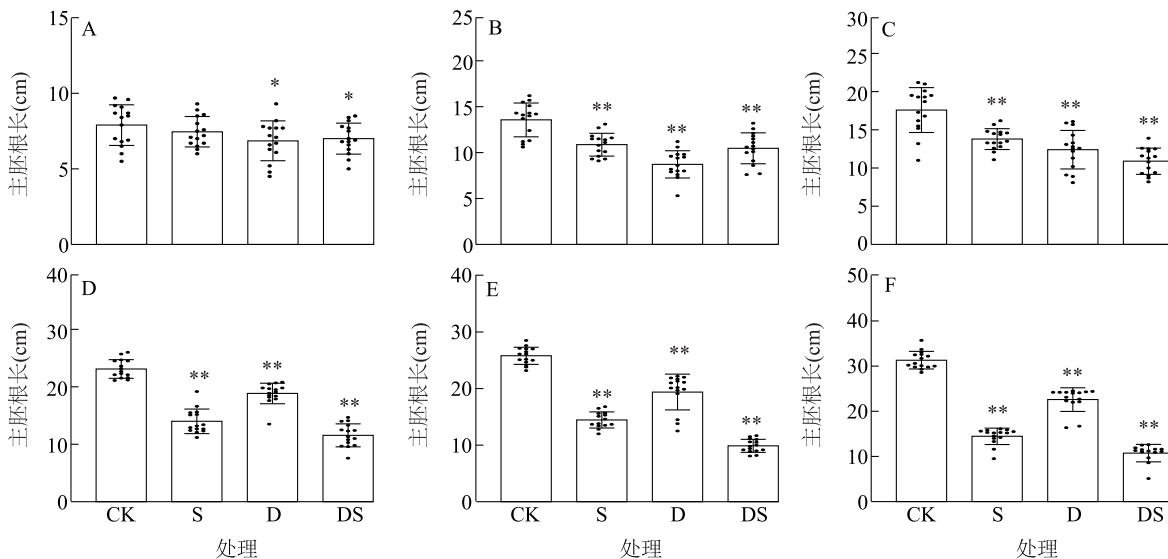
采用 DESeq 2 分别比较对照与不同胁迫处理的计数值, 将  $|\log_2(\text{FoldChange})| \geq 1$  且  $FDR < 0.05$  作为筛选标准( $\text{FoldChange}$ : 差异倍数,  $FDR$ : 错误发现率)得到差异表达基因。

使用 AgriGOv 3.0 (<http://systemsbiology.cau.edu.cn/agriGOv2/>) 对差异表达基因进行 GO 富集分析,  $FDR < 0.05$  的 GO term 为显著富集的 GO term。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同非生物胁迫处理玉米主胚根长

为了研究干旱胁迫、盐胁迫和干旱+盐复合胁迫处理对玉米根系生长的影响, 本试验对不同处理玉米自交系 B73 的主胚根长进行了动态监测。结果表明, 与对照相比, 盐胁迫处理、干旱胁迫处理和干旱+盐复合胁迫处理玉米主胚根生长均受到了不同程度的抑制(图 2)。在 T2 时间节点, 干旱胁迫处理和干旱+盐复合胁迫处理主胚根长显著降低( $P < 0.05$ )。在 T3 时间节点, 盐胁迫处理、干旱胁迫处理和干旱+盐复合胁迫处理主胚根长比对照分别降低了 19.85%、35.72% 和 22.80%。在 T4 时间节点, 盐胁迫处理、干旱胁迫处理和干旱+盐复合胁迫处理主胚根长比对照分别降低了 21.57%、29.45% 和 38.02%。在 T5 时间节点, 盐胁迫处理、干旱胁迫处理和干旱+盐复合胁迫处理主胚根长比对照分别降低了 39.42%、18.43% 和 50.00%。在 T6 时间节点, 盐胁迫处理、干旱胁迫处理和干旱+盐复合胁迫处理主胚根长比对照分别降低了 43.95%、24.83% 和 61.69%。在 T7 时间节点, 盐胁迫处理、干旱胁迫处理和干旱+盐复合胁迫处理主胚根长比对照分别降低了 53.82%、27.81% 和 65.66%。



A~F 分别是卷苗后第 2 d(T2)~卷苗后第 7 d(T7)。CK: 对照; S: 盐胁迫处理; D: 干旱胁迫处理; DS: 干旱+盐复合胁迫处理。\* 表示与 CK 相比差异达显著水平( $P < 0.05$ ), \*\* 表示与 CK 相比差异达极显著水平( $P < 0.01$ )。

图 2 不同非生物胁迫处理 B73 主胚根长的动态变化

Fig.2 Dynamic changes in primary root length of B73 under different abiotic stress treatments

### 2.2 不同非生物胁迫处理根系的转录组

利用 Illumina 平台对不同处理的 8 个根系样品

进行转录组测序, 结果显示 8 个样品的原始读数为  $4.07 \times 10^7 \sim 5.22 \times 10^7$ , G+C 含量为 55.24%~56.44%,

Q30(测序质量值) $>87.85\%$ (表1)。正确比对到B73参考基因组上的序列占 $83.71\% \sim 86.16\%$ 。表明测序数据具有良好的准确性和可靠性。皮尔逊相关分析结果表明,不同处理的2个生物学重复间的相关系数为 $0.88 \sim 0.97$ (图3A),说明样品具有高度的可重复性。进一步对不同处理根系样品中表达的基因数目进行统计,结果表明,对照胚根表达的基因

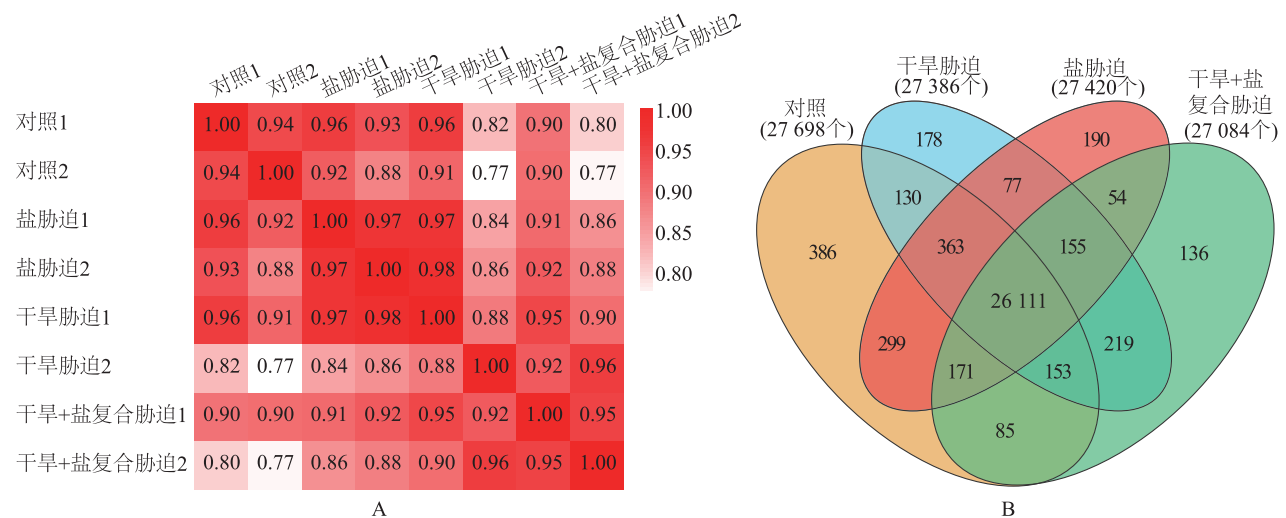
有27 698个,干旱胁迫处理胚根表达的基因有27 386个,盐胁迫处理胚根表达的基因有27 420个,干旱+盐复合胁迫处理胚根表达的基因有27 084个。其中,对照、干旱胁迫处理、盐胁迫处理和干旱+盐复合胁迫处理分别与其他处理相比有386个、178个、190个、136个特异表达基因(图3B)。

表1 转录组测序数据统计

Table 1 Statistics of transcriptome sequencing data

处理	生物学重复	原始数据	高质量测序数据	映射读数	映射唯一读数	映射比(%)	Q30(%)	G+C含量(%)
对照	1	52 214 474	50 249 926	42 871 233	41 889 463	85.32	89.58	55.59
对照	2	50 531 838	49 667 640	41 808 015	40 877 488	84.18	88.67	56.12
盐胁迫	1	46 318 278	45 367 372	37 977 842	37 102 708	83.71	87.85	55.91
盐胁迫	2	44 843 358	44 054 182	37 222 416	36 346 993	84.49	88.56	56.44
干旱胁迫	1	44 367 432	43 553 800	36 923 064	36 065 657	84.78	88.61	56.02
干旱胁迫	2	42 440 798	40 817 454	35 075 735	34 278 111	85.93	89.48	55.94
干旱+盐复合胁迫	1	40 736 326	39 234 198	33 205 583	32 462 142	84.63	87.90	55.24
干旱+盐复合胁迫	2	43 565 378	41 501 758	35 758 636	34 962 832	86.16	88.90	55.88

Q30:测序质量值。



A:不同处理主胚根转录本的皮尔逊相关分析;B:不同处理根系样品表达的基因数目。

图3 不同非生物胁迫处理玉米根系转录组总体分析结果

Fig.3 Overall transcriptome analysis of maize roots under different abiotic stress treatments

### 2.3 不同非生物胁迫处理根系差异表达基因

为了明确不同处理主胚根的转录差异,本研究进一步比较了对照与不同处理的转录本,共鉴定到1 526个差异表达基因。与对照相比,干旱胁迫处理鉴定到207个差异表达基因,其中167个基因上调表达,40个基因下调表达;盐胁迫处理鉴定到170个差异表达基因,160个上调表达,10个下调表达;干旱+盐复合胁迫

处理共鉴定到1 274个差异表达基因,601个上调表达,673个下调表达(图4A)。进一步分析发现,有9个基因的表达水平在盐胁迫处理、干旱胁迫处理和干旱+盐复合胁迫处理均发生了变化。其中,8个上调表达基因,1个下调表达基因。在干旱胁迫处理、盐胁迫处理、干旱+盐复合胁迫处理根系中分别鉴定到108个、134个、1 176个特异表达的差异表达基因(图4B)。

对不同处理间的差异表达基因进行 GO 功能富集分析,结果表明,在干旱胁迫处理下,差异表达基因主要参与对非生物胁迫的响应、对渗透胁迫的响应、对盐胁迫的响应、对胁迫的响应、对外部刺激的响应等生物学过程。在盐胁迫处理下,差异表达基因富集到的 GO 条目主要有对非生物胁迫的响应、对渗透胁迫的响应、对盐胁迫的响应、对胁迫的响应、对高渗透盐胁迫的响应等途径。在干旱+盐复合胁迫处理下,差异表达基因富集的 GO 条目主要包括对非生物胁迫的响应、对渗透胁迫的响应、对盐

胁迫的响应、对激素的响应、对刺激的响应等生物学过程。3 个 GO 条目(对非生物胁迫的响应、对盐胁迫的响应、对胁迫的响应)在不同处理下都得到了富集。在干旱胁迫处理和盐胁迫处理下共同富集到的 GO 条目包括对渗透胁迫的响应、对外部刺激的响应、对胁迫的细胞响应。另外,在干旱胁迫处理与干旱+盐复合处理下共同富集到的 GO 条目包括参与对乙烯的响应、对水分的响应、对水分亏缺的响应、对脱落酸的响应、激素介导的信号转导途径和对脱落酸刺激的细胞响应等生物学过程(图 4C)。

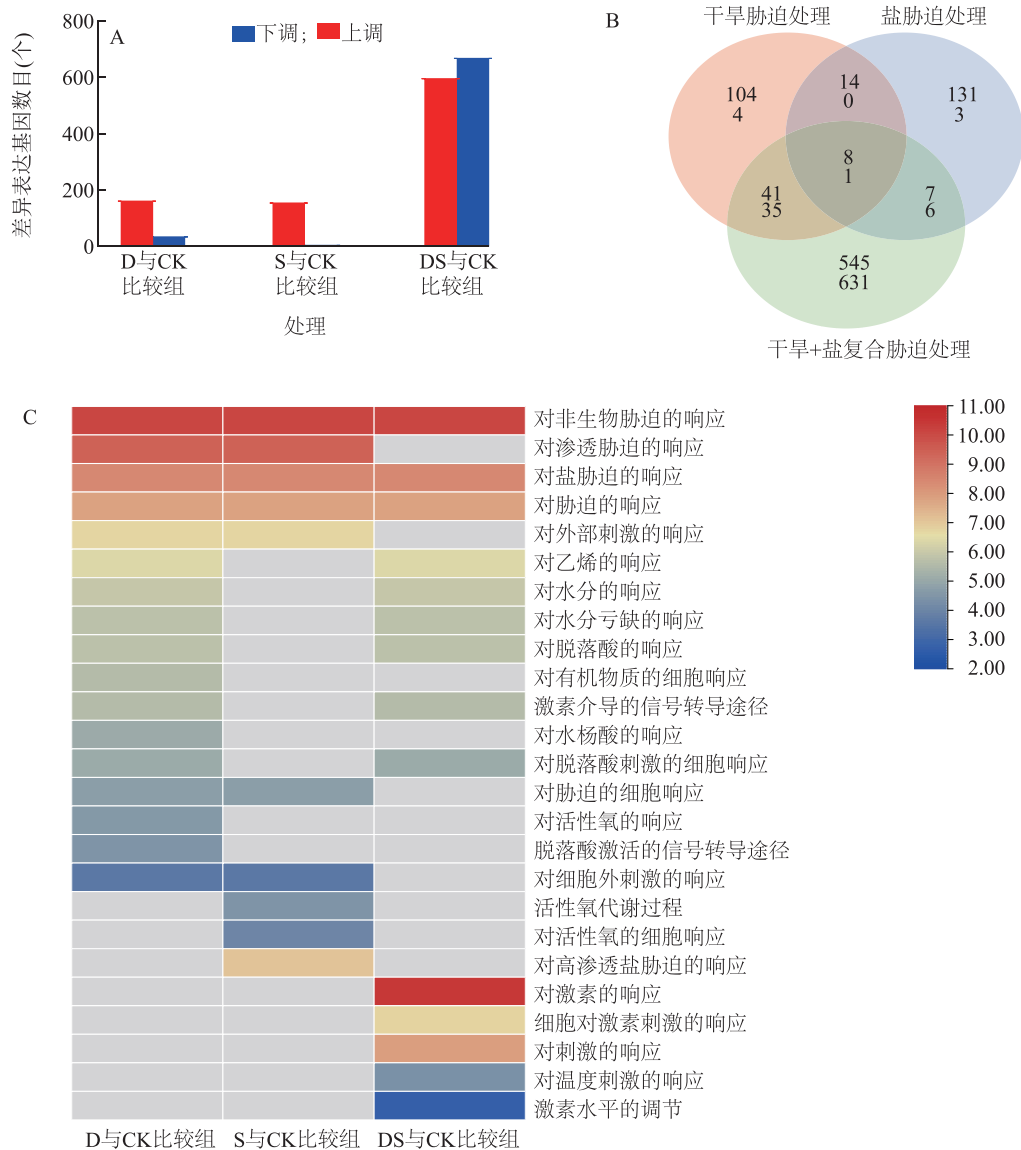


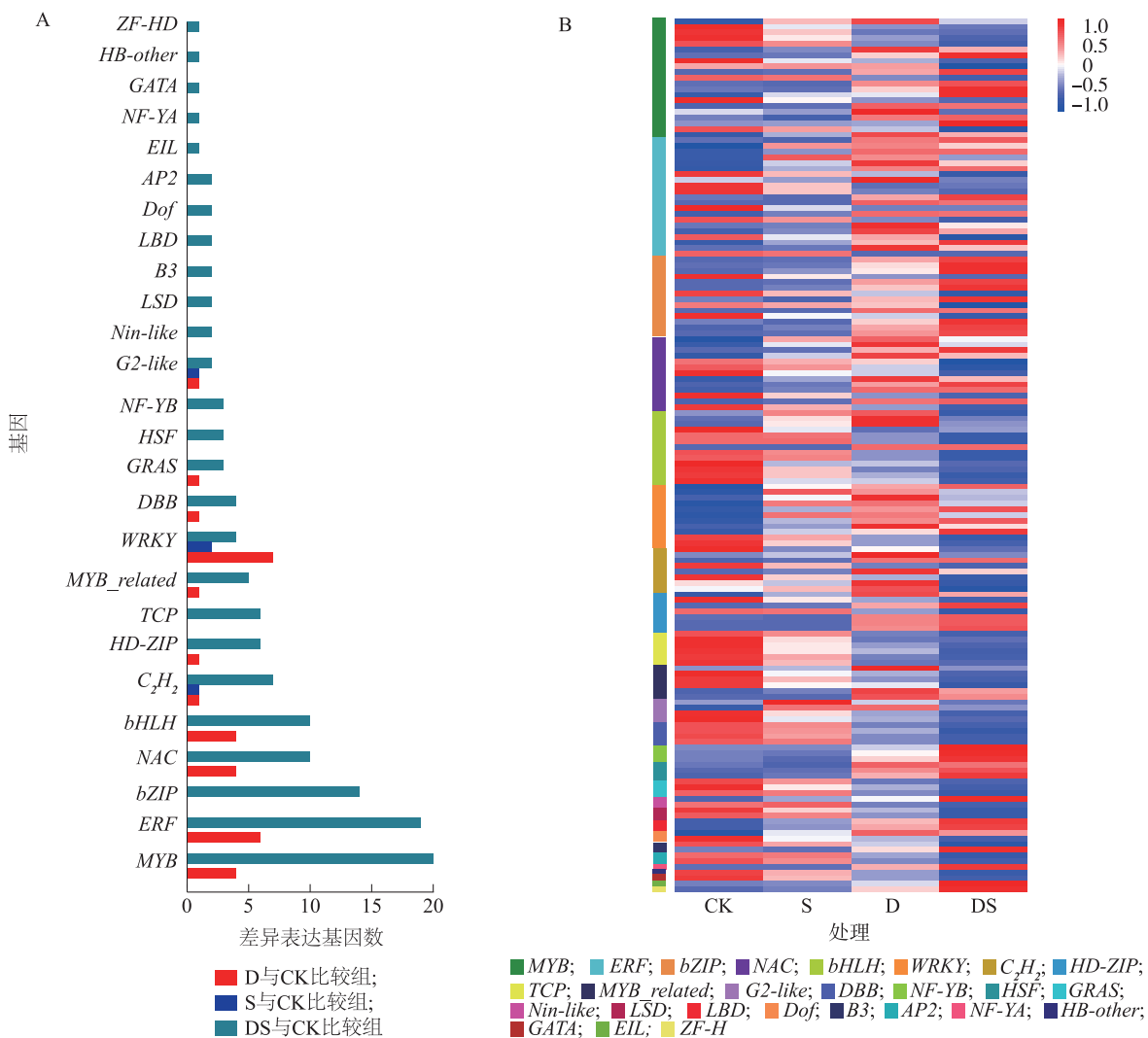
图 4 不同非生物胁迫处理玉米根系差异表达基因分析结果

Fig.4 Analysis results of differentially expressed genes in maize roots under different abiotic stress treatments

### 2.4 不同非生物胁迫处理根系转录因子的表达模式

对编码转录因子(TF)的差异表达基因分析结果(图5)显示,在不同处理下共鉴定到133个编码转录因子的差异表达基因,包含26种转录因子家族基因。主要包括MYB、ERF、bZIP、NAC、bHLH、C<sub>2</sub>H<sub>2</sub>、HD-ZIP、TCP和WRKY等转录因子基因(图5A)。其中,MYB和ERF家族对非生物胁迫响应最大。MYB家族的差异表达基因共有24个,其中干旱处理下4个,干旱+盐复合处理下20个。ERF家

族共有25个差异表达基因,其中,干旱处理和干旱+盐复合处理下分别有6个和19个。WRKY、C<sub>2</sub>H<sub>2</sub>和G2-like家族基因在3种非生物胁迫下均有响应。WRKY家族共有13个差异表达基因,其中干旱处理、盐处理和干旱+盐复合处理下分别为7个、2个和4个;C<sub>2</sub>H<sub>2</sub>家族共有9个差异表达基因,其中干旱处理、盐处理和干旱+盐复合处理下分别为1个、1个和7个;G2-like家族共有4个差异表达基因,其中干旱处理、盐处理和干旱+盐复合处理下分别为1个、1个和2个。



A:不同处理编码转录因子的差异表达基因;B:对照和不同处理下差异表达转录因子基因热图。CK:对照;D:干旱胁迫处理;S:盐胁迫处理;DS:干旱+盐复合胁迫处理。

图5 不同非生物胁迫处理玉米转录因子基因的表达

Fig.5 Expression of transcription factor genes in maize under different abiotic stress treatments

进一步对不同处理下转录因子基因的表达模式 进行分析,结果发现与对照相比,MYB 和 ERF 家族

基因在盐处理下分别有 11 个和 9 个基因的表达量上调,干旱处理下分别有 6 个和 10 个基因的表达量上调,干旱+盐复合处理下分别有 8 个和 13 个基因的表达量上调。其中,*MYB* 和 *ERF* 家族基因中分别有 3 个和 5 个差异表达基因在所有处理中表达量均表现为显著上调。在玉米根系中,这些转录因子基因对盐胁迫、干旱胁迫和干旱+盐复合胁迫处理的响应中有不同的表达模式(图 5B),这表明玉米具有广泛的非生物胁迫抗性机制。

### 2.5 参与脱落酸合成和信号转导的差异表达基因

为了明确激素在非生物胁迫响应中的作用,本研究对参与激素合成和信号转导的差异表达基因进行了分析。结果发现,不同处理下共鉴定到 327 个差异表达基因。其中,有 28 个差异表达基因参与脱落酸合成和信号转导(图 6)。参与脱落酸合成的差异表达基因主要属于 *ZEP*(*ABAI*) 家族和 *NCED* 家族。*GRMZM2G127139* 编码黄质环氧化酶(*ZEP*) 在干旱+盐复合处理下表达显著上调。在干旱胁迫和干旱+盐复合胁迫处理下,4 个 *NCED* 家族基因(*GRMZM2G014392*、*GRMZM2G408158*、*GRMZM5G838-285*、*GRMZM2G417954*) 均上调表达。参与脱落酸信号转导途径的差异表达基因分布于 5 个基因家族,分别是 *CYP707A*、*PYL*、*PP2C*、*SNRK2*、*ABF* 家族。在干旱+盐复合胁迫下,4 个 *PYR1/PYL* 家族基因(*GRMZM2G154987*、*GRMZM2G144224*、*GRMZM2G-047677*、*GRMZM2G057959*) 的表达水平显著降低。除 *GRMZM2G019819* 外,*PP2C*、*SNRK2* 和 *ABF* 家族基因在干旱+盐复合处理下均显著上调表达。综上所述结果表明,在不同的非生物胁迫下参与脱落酸合成和转导相关基因的转录发生了改变。

## 3 讨论

非生物胁迫严重制约了玉米生长发育及产量的提高<sup>[20]</sup>。研究玉米对非生物胁迫响应的分子机制有助于培育抗逆性强的品种<sup>[21]</sup>。利用 RNA-Seq 可以深入了解玉米对非生物胁迫响应的分子机制。由于玉米苗期对非生物胁迫特别敏感<sup>[22]</sup>,本研究将玉米自交系 B73 苗期根系作为研究对象,通过转录分析发现在不同胁迫下根系中的表达基因数量相近。本研究中有 26 111 个基因在 3 种胁迫中共表达,136 个、178 个、190 个基因在 1 种胁迫中特异表达。比较对照与不同胁迫处理的转录本,共鉴定到 1 526

个差异表达基因。在非生物胁迫中,干旱+盐复合胁迫对基因调控的影响最大,共鉴定出 601 个上调表达的差异表达基因和 673 个下调表达的差异表达基因。在干旱胁迫和盐胁迫下,上调表达的差异表达基因数量远高于下调表达的基因数量。对差异表达基因进行功能富集发现,许多生物途径,包括激素合成和信号转导以及转录因子等参与了玉米根系对非生物胁迫的响应。

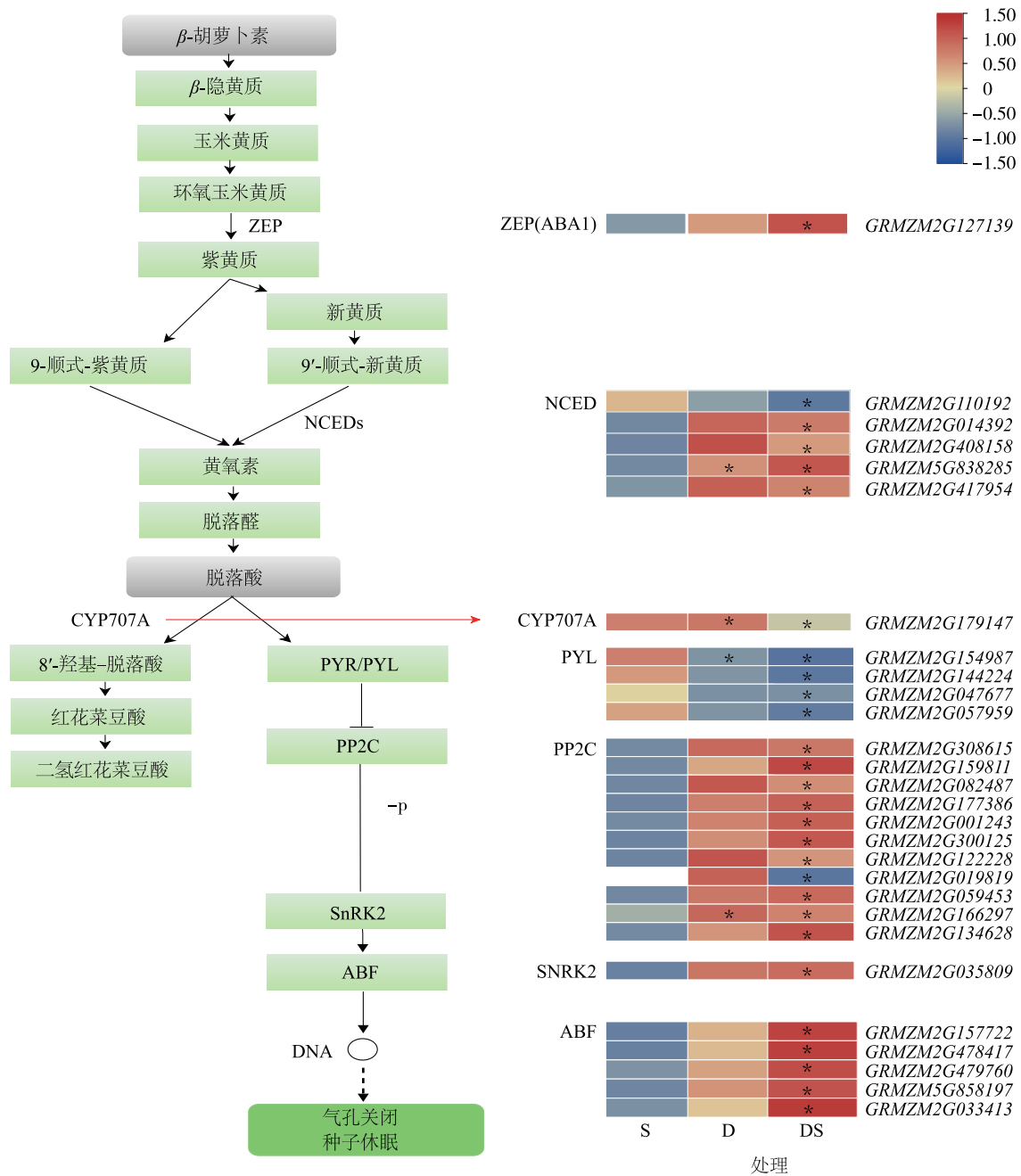
### 3.1 参与脱落酸生物合成和信号转导的差异表达基因

脱落酸作为主要植物激素之一,通常与植物对胁迫的响应有关<sup>[23]</sup>。脱落酸的生物合成与分解代谢受 *BCH*、*ABAI* (*ZEP*)、*NCED*、*ABA2*、*AAO* 以及 *CYP707A* 的调控<sup>[22,24-30]</sup>。*ZEP* 可催化玉米黄素的环氧化成为反式紫黄质,继而转化为新黄质,然后被 9-顺式环氧类胡萝卜素双加氧酶(*NCED*) 催化成叶黄氧化素,再被短链醇脱氢酶(*ABA2*) 转化为脱落酸醛,最后脱落酸醛氧化酶(*AAO3*) 将其氧化成脱落酸,而 *CYP707A* 编码的酶可以催化脱落酸的分解代谢。

本研究发现,在干旱胁迫、盐胁迫和干旱+盐复合胁迫下,玉米根系中参与脱落酸合成的关键家族基因 *ABAI*、*NCED* 和 *CYP707A* 的表达量显著上调。在非生物胁迫下,*NCED* 家族基因在根和叶中的表达水平都有所提高,特别是在玉米中<sup>[31-33]</sup>。本研究中参与脱落酸生物合成的基因在非生物胁迫下上调表达,可能导致苗期玉米的内源脱落酸水平增加,以适应各种非生物胁迫。脱落酸信号转导相关家族基因的表达,如 *PYR/PYL*、*PP2C*、*ABF* 和 *SnRK* 表达与作物中的各种非生物胁迫有关<sup>[24,34-35]</sup>。在玉米<sup>[35]</sup> 和拟南芥<sup>[25]</sup> 中,*PP2C* 和 *SnRK* 的表达水平主要上调,而 *PYR/PYPS* 的表达水平则下调。本研究鉴定了 4 个 *PYR/PYL* 家族基因在盐胁迫下其表达量显著上调。此外,在干旱胁迫和干旱+盐复合胁迫下,鉴定到 11 个 *PP2C*、5 个 *ABF* 和 1 个 *SnRK2* 家族基因显著上调表达。本研究转录分析结果显示了玉米苗期脱落酸生物合成和信号转导的相关基因在非生物胁迫下的不同表达模式。

### 3.2 转录因子在非生物胁迫响应中的作用

植物通过转录因子间的相互调节来增强对逆境的抵抗力,植物生长发育的各个方面几乎都受到转录因子的调节。植物中主要的转录因子家族如



S: 盐胁迫处理; D: 干旱胁迫处理; DS: 干旱+盐复合胁迫处理。

图6 参与脱落酸合成和信号转导的差异表达基因

Fig.6 Differentially expressed genes involved in abscisic acid synthesis and signal transduction

NAC、AP2/ERF、bZIP 和 MYB 已经被鉴定为植物响应生物胁迫与非生物胁迫的重要调节因子<sup>[17,26,30,36-38]</sup>。本研究通过比较共鉴定出 26 个转录因子基因家族,包含 133 个差异表达基因。大多数差异表达基因属于 MYB、ERF、bZIP、NAC、bHLH 和 WRKY 转录因子基因家族。本研究结果表明,MYB 和 ERF 转录因子基因家族受非生物胁迫的影

响最大。有研究发现,在玉米中有 184 个 AP2/ERF 家族基因,其中 38 个参与了对渍水胁迫的反应<sup>[39-40]</sup>。此外,ERF 家族成员的 GhERF38 基因过表达可以提高棉花对高盐胁迫、干旱胁迫以及脱落酸处理的敏感性<sup>[41]</sup>。在水稻中过表达 OsMYB6 基因可以提高其抵抗盐胁迫的能力<sup>[42]</sup>。小麦中 TaMYB73 基因通过调控胁迫响应相关基因的表达

提高了盐胁迫耐受性<sup>[43]</sup>。本研究发现玉米根系对抗干旱胁迫和干旱+盐复合胁迫的响应分别有4个和20个MYB家族的差异表达基因。值得注意的是,MYB家族成员OsMYB55的过表达可以激活玉米中抗性相关基因的表达来提高对热和干旱胁迫的抗性<sup>[44]</sup>。在非生物胁迫下,MYB家族成员主要通过调控脱落酸信号来提高植物抗性<sup>[45]</sup>。bZIP家族成员的ZmbZIP4过表达能够增强玉米的抗逆性<sup>[46]</sup>,ZmbZIP72过表达可以提高拟南芥的抗旱性和耐盐性<sup>[47]</sup>。本研究鉴定出14个bZIP转录因子在干旱+盐复合胁迫下的响应。这些结果强调了转录因子在玉米应对多种非生物胁迫时起着至关重要的作用。

## 4 结论

本研究利用RNA-Seq检测玉米幼苗根系基因组对非生物胁迫的转录变化。在对照和不同胁迫处理之间共鉴定出1526个差异表达基因。研究表明,与脱落酸合成和信号转导以及编码转录因子相关的基因主要参与了玉米根系对盐胁迫、干旱胁迫和干旱+盐复合胁迫处理的响应。重要的是,在玉米根系中共检测到9个差异表达基因共同对盐胁迫、干旱胁迫和干旱+盐复合胁迫的响应,这表明玉米对各种非生物胁迫的抗性存在许多共同和独特的分子机制。本研究拓展了对玉米根系抗非生物胁迫分子机制的认识,将有助于寻找提高玉米抗非生物胁迫能力的主要候选基因和分子标记。

### 参考文献:

- [1] 陈淑梅,安玉富.我国玉米种植业发展现状及方向探讨[J].中国农业信息,2012,24(19):97.
- [2] SKIRYCYZ A, INZÉ D. More from less: plant growth under limited water[J]. Current Opinion in Biotechnology, 2010, 21(2): 197-203.
- [3] CRAMER G R. Abiotic stress and plant responses from the whole vine to the genes[J]. Australian Journal of Grape and Wine Research, 2010, 16: 86-93.
- [4] 彭菲. UPF基因在玉米非生物胁迫抗性中的作用[D]. 济南: 山东大学, 2023.
- [5] YANG X Y, ZHU X J, WEI J, et al. Primary root response to combined drought and heat stress is regulated via salicylic acid metabolism in maize[J]. BMC Plant Biology, 2022, 22(1): 417.
- [6] 关淑艳,姜青平,韩利圆,等. 生物育种在玉米逆境胁迫中的研究进展[J]. 吉林农业大学学报, 2024, 46(1): 1-9.
- [7] 吴祖葵,杨敬华,刘勍. 我国玉米主产省自然灾害灾情分析[J]. 中国农业资源与区划, 2018, 39(3): 9-17.
- [8] 葛瑶,栾明鉴,张雪楠,等. 中国盐生植物分布与盐碱地类型的关系[J]. 齐鲁工业大学学报, 2021, 35(2): 14-20.
- [9] 张鹏钰. ZmRL6在玉米幼苗期应答干旱胁迫中的功能及机制解析[D]. 郑州: 河南农业大学, 2021.
- [10] MENG Y T, HUANG J, JING H K, et al. Exogenous abscisic acid alleviates Cd toxicity in *Arabidopsis thaliana* by inhibiting Cd uptake, translocation and accumulation, and promoting Cd chelation and efflux[J]. Plant Science, 2022, 325: 111464.
- [11] ABLEY K, FORMOSA-JORDAN P, TAVARES H, et al. An ABA-GA bistable switch can account for natural variation in the variability of *Arabidopsis* seed germination time[J]. Elife, 2021, 10: e59485.
- [12] 贺正华. ZmPYL及ZmPP2C-A家族基因调控玉米非生物胁迫应答的功能及自然变异研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2021.
- [13] ZHU J K. Salt and drought stress signal transduction in plants[J]. Annual Review of Plant Biology, 2002, 53: 247-273.
- [14] SHAO H B, WANG H Y, TANG X L. NAC transcription factors in plant multiple abiotic stress responses: progress and prospects[J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 902.
- [15] MAHAJAN S, TUTEJA N. Cold, salinity and drought stresses: an overview[J]. Archives of Biochemistry and Biophysics, 2005, 444(2): 139-158.
- [16] QIN F, SHINOZAKI K, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K. Achievements and challenges in understanding plant abiotic stress responses and tolerance[J]. Plant & Cell Physiology, 2011, 52(9): 1569-1582.
- [17] WANG H Y, WANG H L, SHAO H B, et al. Recent advances in utilizing transcription factors to improve plant abiotic stress tolerance by transgenic technology[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 67.
- [18] KIM D, LANGMEAD B, SALZBERG S L. HISAT: a fast spliced aligner with low memory requirements[J]. Nature Methods, 2015, 12(4): 357-360.
- [19] 董菁,张春宵,刘学岩,等. 玉米苗期根部比较转录组分析揭示耐盐性差异机制[J]. 玉米科学, 2023, 31(6): 30-40.
- [20] 陈东滨,王茜茜,孙智仪,等. 玉米ZmXTH23的克隆、表达及其对盐胁迫和干旱胁迫的响应[J]. 农业生物技术学报, 2019, 27(9): 1533-1541.
- [21] LI P C, CAO W, FANG H M, et al. Transcriptomic profiling of the maize (*Zea mays* L.) leaf response to abiotic stresses at the seedling stage[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 290.
- [22] PELEG Z, BLUMWALD E. Hormone balance and abiotic stress tolerance in crop plants[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2011, 14(3): 290-295.
- [23] CHEN K, LI G J, BRESSAN R A, et al. Abscisic acid dynamics, signaling, and functions in plants[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2020, 62(1): 25-54.
- [24] NAMBARA E, MARION-POLL A. Abscisic acid biosynthesis and catabolism[J]. Annual Review of Plant Biology, 2005, 56: 165-

- 185.
- [25] CHAN Z L. Expression profiling of ABA pathway transcripts indicates crosstalk between abiotic and biotic stress responses in *Arabidopsis*[J]. *Genomics*,2012,100(2):110-115.
- [26] SHAN X H, LI Y D, JIANG Y, et al. Transcriptome profile analysis of maize seedlings in response to high-salinity, drought and cold stresses by deep sequencing[J]. *Plant Molecular Biology Reporter*,2013,31(6):1485-1491.
- [27] SHI G X, HUANG F, GONG Y, et al. RNA-Seq analysis reveals that multiple phytohormone biosynthesis and signal transduction pathways are reprogrammed in curled-cotyledons mutant of soybean (*Glycine max* (L.) Merr)[J]. *BMC Genomics*,2014,15(1):510.
- [28] SONG Y P, CI D, TIAN M, et al. Comparison of the physiological effects and transcriptome responses of *Populus simonii* under different abiotic stresses[J]. *Plant Molecular Biology*,2014,86(1/2):139-156.
- [29] MIAO Z Y, XU W, LI D F, et al. *De novo* transcriptome analysis of *Medicago falcata* reveals novel insights about the mechanisms underlying abiotic stress-responsive pathway[J]. *BMC Genomics*,2015,16:818.
- [30] SHANKAR R, BHATTACHARJEE A, JAIN M. Transcriptome analysis in different rice cultivars provides novel insights into desiccation and salinity stress responses[J]. *Scientific Reports*,2016,6:23719.
- [31] TAN B C, SCHWARTZ S H, ZEEVAART J A, et al. Genetic control of abscisic acid biosynthesis in maize[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*,1997,94(22):12235-12240.
- [32] IUCHI S, KOBAYASHI M, TAJI T, et al. Regulation of drought tolerance by gene manipulation of 9-*Cis*-epoxycarotenoid dioxygenase, a key enzyme in abscisic acid biosynthesis in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Journal*,2001,27(4):325-333.
- [33] XIONG L, ISHITANI M, LEE H, et al. The *Arabidopsis* *LOS5/ABA3* locus encodes a molybdenum cofactor sulfurase and modulates cold stress- and osmotic stress-responsive gene expression[J]. *The Plant Cell*,2001,13(9):2063-2083.
- [34] FINKELSTEIN R. Abscisic acid synthesis and response[J]. *The Arabidopsis Book*,2013,11:e0166.
- [35] FAN W Q, ZHAO M Y, LI S X, et al. Contrasting transcriptional responses of PYR1/PYL/RCAR ABA receptors to ABA or dehydration stress between maize seedling leaves and roots[J]. *BMC Plant Biology*,2016,16:99.
- [36] GOLLDACK D, LÜKING I, YANG O. Plant tolerance to drought and salinity: stress regulating transcription factors and their functional significance in the cellular transcriptional network[J]. *Plant Cell Reports*,2011,30(8):1383-1391.
- [37] DU H W, HUANG M, ZHANG Z X, et al. Genome-wide analysis of the *AP2/ERF* gene family in maize waterlogging stress response[J]. *Euphytica*,2014,198(1):115-126.
- [38] GOLLDACK D, LÜKING I, YANG O. Plant tolerance to drought and salinity: stress regulating transcription factors and their functional significance in the cellular transcriptional network[J]. *Plant Cell Reports*,2011,30(8):1383-1391.
- [39] DU H W, HUANG M, ZHANG Z X, et al. Genome-wide analysis of the *AP2/ERF* gene family in maize waterlogging stress response[J]. *Euphytica*,2014,198(1):115-126.
- [40] RABINOWICZ P D, BRAUN E L, WOLFE A D, et al. Maize *R2R3 Myb* genes: sequence analysis reveals amplification in the higher plants[J]. *Genetics*,1999,153(1):427-444.
- [41] MA L F, HU L X, FAN J B, et al. Cotton *GhERF38* gene is involved in plant response to salt/drought and ABA[J]. *Ecotoxicology*,2017,26(6):841-854.
- [42] TANG Y H, BAO X X, ZHI Y L, et al. Overexpression of a *MYB* family gene, *OsMYB6*, increases drought and salinity stress tolerance in transgenic rice[J]. *Frontiers in Plant Science*,2019,10:168.
- [43] HE Y N, LI W, LV J, et al. Ectopic expression of a wheat *MYB* transcription factor gene, *TaMYB73*, improves salinity stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Journal of Experimental Botany*,2012,63(3):1511-1522.
- [44] CASARETTO J A, EL-KEREAMY A, ZENG B, et al. Expression of *OsMYB55* in maize activates stress-responsive genes and enhances heat and drought tolerance[J]. *BMC Genomics*,2016,17:312.
- [45] 朱叶青. 玉米转录因子 ZmMYB39 的耐旱功能与作用机制研究[D]. 武汉:长江大学,2022.
- [46] MA H Z, LIU C, LI Z X, et al. *ZmZIP4* contributes to stress resistance in maize by regulating ABA synthesis and root development[J]. *Plant Physiology*,2018,178(2):753-770.
- [47] YING S, ZHANG D F, FU J, et al. Cloning and characterization of a maize bZIP transcription factor, *ZmZIP72*, confers drought and salt tolerance in transgenic *Arabidopsis*[J]. *Planta*,2012,235(2):253-266.

(责任编辑:黄克玲)