

唐跃辉, 赵雨凡, 蒋心言, 等. 麻风树 *JcHDZ28* 基因克隆与功能分析[J]. 江苏农业学报, 2024, 40(1): 39-46.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2024.01.004

## 麻风树 *JcHDZ28* 基因克隆与功能分析

唐跃辉, 赵雨凡, 蒋心言, 张英颖, 王寒, 包欣欣, 范雨杰, 李彤  
(周口师范学院生命科学与农学院, 河南 周口 466001)

**摘要:** *HD-Zip* 家族基因与植物的生长和对环境胁迫的抗性密切相关, 被认为是作物改良的关键因子。在本研究中, 我们通过 RT-PCR 技术从麻风树中克隆了 1 个 *HD-Zip* 家族基因, 命名为 *JcHDZ28*。*JcHDZ28* 基因包含 1 个 882 bp 的开放阅读框, 编码 1 个含有 293 个氨基酸的蛋白质。氨基酸序列分析结果表明, *JcHDZ28* 含有高度保守的同源结构域和亮氨酸拉链(LZ)基序。表达模式分析结果表明, *JcHDZ28* 基因在种子中的相对表达量最高, 且盐胁迫下调该基因的表达。亚细胞定位分析结果表明, *JcHDZ28* 基因编码 1 个核定位蛋白。过表达 *JcHDZ28* 基因增加了转基因拟南芥对盐胁迫的敏感性, 且在盐胁迫条件下, 转 *JcHDZ28* 基因拟南芥叶片脯氨酸含量显著低于野生型拟南芥, 相对电导率显著高于野生型拟南芥, 非生物胁迫相关基因在转 *JcHDZ28* 基因拟南芥中的表达也显著低于在野生型拟南芥中的表达。本研究结果可以为进一步阐明 *HD-Zip* 转录因子基因 *JcHDZ28* 在麻风树生长发育和响应非生物胁迫中的功能提供理论依据。

**关键词:** 麻风树; *JcHDZ28*; *HD-Zip*; 盐胁迫; 转基因拟南芥

**中图分类号:** S511 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2024)01-0039-08

## Cloning and function analysis of *JcHDZ28* gene from *Jatropha curcas* L.

TANG Yue-hui, ZHAO Yu-fan, JIANG Xin-yan, ZHANG Ying-ying, WANG Han, BAO Xin-xin, FAN Yu-jie, LI Tong

(School of Life Sciences and Agronomy, Zhoukou Normal University, Zhoukou 466001, China)

**Abstract:** The genes of *HD-Zip* family are closely related to plant growth and resistance to environmental stress, and are considered to be key factors in crop improvement. In the study, we cloned a *HD-Zip* family gene from *Jatropha curcas* L. using RT-PCR technology, and named *JcHDZ28*. The *JcHDZ28* gene contained an open reading frame of 882 bp, and encoded a protein with 293 amino acids. Amino acid sequence analysis showed that *JcHDZ28* contained a highly conserved homologous domain and leucine zipper (LZ) motif. Expression profile analysis showed that the relative expression of *JcHDZ28* gene was the highest in seeds, and salt stress inhibited the expression of this gene. Subcellular localization analysis showed that *JcHDZ28* gene encoded a nuclear localization protein. Overexpression of *JcHDZ28* gene increased the sensitivity of transgenic *Arabidopsis* to salt stress. Under salt stress, the proline content of transgenic plants was significantly lower than that of wild type, and the relative conductivity was significantly higher than that of wild type. The expression of abiotic stress-related genes

in *JcHDZ28* transgenic plants was also significantly lower than that in wild type. The results of this study can provide a theoretical basis for further elucidating the function of *HD-Zip* transcription factor gene *JcHDZ28* in the growth, development and response to abiotic stress in *Jatropha curcas* L.

**Key words:** *Jatropha curcas* L.; *JcHDZ28*; *HD-Zip*; salt stress; transgenic *Arabidopsis*

收稿日期: 2023-09-02

基金项目: 河南省高等学校重点科研项目(24A180029); 河南省周口师范学院大学生创新创业训练计划项目(202210478038、202210478040)

作者简介: 唐跃辉(1985-), 男, 河南许昌人, 博士, 副教授, 主要从事植物基因克隆与功能研究。(E-mail) yhtang2005@163.com

非生物胁迫如干旱、高温、低温、氧化胁迫、高盐等都会降低作物产量,给农业生产造成重大的经济损失。为了适应这些极端环境条件,植物在生理、代谢、形态和分子水平上进化出复杂的调控机制,通过激活或者抑制胁迫相关基因的表达使得植物在这些极端条件下能够更好地生存<sup>[1]</sup>。研究表明,一些转录因子如 MYB、NAC、HD-Zip、AP2/ERF、WRKY、bZIP 等家族成员参与调控植物生长发育和逆境胁迫的调控<sup>[1-6]</sup>。

HD-Zip 蛋白是植物特异性转录因子,具有 1 个由 61 个氨基酸组成的高度保守的同源结构域(HD),以及 1 个与 HD 的羧基端紧密相连的亮氨酸拉链(LZ)元件。HD 负责特异性 DNA 序列结合,调控下游基因的转录。LZ 元件协助 HD-Zip 蛋白特异性识别目标 DNA 序列,起到二聚化的作用<sup>[1,7]</sup>。植物 HD-Zip 转录因子最先在玉米中被发现,编码 1 个涉及叶片发育的 HD-Zip I 类的转录因子<sup>[7]</sup>。之后,HD-Zip 基因在不同的植物中被发现,并通过构建这类基因的功能缺失突变体或功能获得突变体对其功能进行了研究,结果表明 HD-Zip 蛋白在植物生长发育和逆境胁迫的调控中扮演重要的角色<sup>[6-8]</sup>。例如,TaHDZipl-2 正调控小麦花期和穗的发育<sup>[9]</sup>;oshox33 突变体通过改变 GS1 和 GS2 的表达呈现出叶片衰老的表型<sup>[10]</sup>;AtHB12 是一种潜在的关键调节因子,参与植物叶片发育的调节<sup>[11]</sup>。除此之外,许多研究表明 HD-Zip 蛋白也参与调节植物对非生物胁迫的响应<sup>[12-13]</sup>。提高 TaHDZip1-5 基因的表达水平增强了转基因小麦对干旱胁迫和冷胁迫的抗性<sup>[12]</sup>;提高 OsHOX24 基因的表达水平增强了转基因水稻抗旱、抗盐能力<sup>[13]</sup>;玉米 HD-Zip 家族基因 Zmhdz10 通过调控干旱胁迫相关基因的表达正调控转基因拟南芥对干旱胁迫的响应<sup>[14]</sup>。尽管许多物种 HD-Zip 基因家族成员已被克隆并进行功能分析,然而,麻风树中参与生长发育和胁迫调控的 HD-Zip 基因仍然有待挖掘和进一步研究。

麻风树又名小桐子,由于其具有生长快、适应性强、耐贫瘠、耐干旱、耐盐碱、种仁含油量高等特点成为生产生物柴油的明星物种,越来越引起科学家的重视<sup>[15]</sup>。因此,本研究拟从麻风树中挖掘响应盐胁迫的 HD-Zip 家族基因并对其调控的分子机制进行

研究,以期为麻风树耐盐品种的培育提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 植物材料与胁迫处理

试验材料为麻风树自交系品种 GZQX0401 和拟南芥 Columbia-0。选取 6 叶期麻风树的根、茎、叶、花和授粉后 35 d 的种子进行 *JcHDZ28* 基因组织特异性表达分析。盐胁迫试验,对 6 叶期麻风树直接浇灌 150 mmol/L 的 NaCl 溶液,选取胁迫处理 0 h、2 h、6 h、12 h 和 24 h 的第 4 片叶,-80 °C 保存备用。

### 1.2 *JcHDZ28* 基因序列分析

麻风树 *JcHDZ28* 序列和该基因在别的物种中的同源基因均来自于 NCBI(美国国立生物技术信息中心),*JcHDZ28* 在拟南芥中的同源基因来自 TAIR 数据库。采用 DNA MAN 9.0 软件进行蛋白质氨基酸序列分析。

### 1.3 *JcHDZ28* 基因亚细胞定位

以麻风树叶片 cDNA 为模版,通过 RT-PCR 技术克隆获得不含终止密码子的 *JcHDZ28* 编码序列,随后将其连接到 pBWA(V) HS-GLOsgfp 载体构建 pBWA(V) HS-*JcHDZ28*-GLOsgfp 融合表达载体。将构建好的 pBWA(V) HS-*JcHDZ28*-GLOsgfp 载体和 pBWA(V) HS-GLOsgfp 载体通过聚乙二醇(PEG)介导转入拟南芥原生质体细胞,在共聚焦扫描显微镜(Leica TCS SP8)上获得定位样品的荧光图像。聚乙二醇介导的转化和原生质体制备参照文献<sup>[16]</sup>的方法进行。

### 1.4 基因克隆与转基因植株构建

以麻风树叶片 cDNA 为模版,通过 RT-PCR 技术克隆获得 *JcHDZ28* 基因的全长编码序列,测序后,将测序正确的序列连接到 p1301 载体 *Kpn* I 和 *Xba* I 的酶切位点之间,构建 35S::*JcHDZ28*-p1301 植物表达载体。然后通过 GV3101 介导的花序浸染法将 35S::*JcHDZ28*-p1301 载体转化到拟南芥中获得转基因植株<sup>[14]</sup>。通过潮霉素、 $\beta$ -葡萄糖苷酸酶(GUS)染色和 RT-PCR 确定有效 *JcHDZ28* 转基因植株用于后续试验研究,以期为麻风树耐盐品种的培育提供理论依据。

### 1.5 转 *JcHDZ28* 基因植株盐胁迫分析

首先用潮霉素将野生型拟南芥和转 *JcHDZ28* 基因植株种子消毒,4 °C 暗处理 2 d 后,将拟南芥 Columbia-0(WT,野生型)和转 *JcHDZ28* 基因植株种

子点播到 1/2 MS 和含有 100 mmol/L NaCl 的 1/2 MS 培养基中,置于 22 °C 生长间中生长(16 h 光照/8 h 黑暗),20 d 后观察表型。

### 1.6 生理指标分析

选用盐胁迫处理 15 d 的野生型拟南芥和转 *JcHDZ28* 基因植株叶片进行相对电导率和脯氨酸含量测定。相对电导率的测定方法参考文献[14],脯氨酸含量测定方法参考文献[17]。

表 1 本研究所用引物

Table 1 Primers used in this study

基因	引物序列(5'→3')	目的
<i>JcHDZ28</i>	F:GTGACCGTGTTCGGGTCCC R:CGAACGGTCCTGGTGTGATG	基因表达量检测
<i>P5CS1</i>	F:GCCGGATAGACAGGAGAGGT R:TCTTCACATGCTTGGCTTCA	基因表达量检测
<i>SNAC1</i>	F:GTCAAGACTGATTGGATCATGC R:CCAATCATCCAACCTGAGAGA	基因表达量检测
<i>AtCATA</i>	F:TGGAGCTACTAGAGTCAATCAACTG R:TGGCATCGGAAGCCAGAA	基因表达量检测
<i>LEA3</i>	F:AGTGAAGTTTCGGTGGGATC R:CACCGATGTTTACGGGTTTC	基因表达量检测
<i>JcActin</i>	F:TAATGGTCCCTCTGGATGTG R:AGAAAAGAAAAGAAAAGCAGC	内参基因
<i>AtActin2</i>	F:GCACCCTGTTCTTCTTACCG R:AACCCTCGTAGATTGGCACA	内参基因
<i>JcHDZ28</i>	F:ATGATGGTTGAGAAAGAAGATT R:TTACGATCGAGGACGGAGG	编码区序列片段克隆
<i>JcHDZ28</i>	F:ATGATGGTTGAGAAAGAAGATT R:CGATCGAGGACGGAGGGC	亚细胞定位片段克隆

## 2 结果与分析

### 2.1 *JcHDZ28* 基因的生物信息学分析

设计特异性引物,以麻风树叶 cDNA 为模版,通过 RT-PCR 克隆获得 *JcHDZ28* 基因编码区序列,测序并通过 NCBI 比对,结果表明,*JcHDZ28* 基因编码区序列(CDS)全长 882 bp,编码 293 个氨基酸。我们进一步通过 DNA MAN 软件对 *JcHDZ28* 及其在别的物种中的同源基因的相似性进行了分析,结果表明,麻风树 *JcHDZ28* 蛋白与拟南芥、玉米和水稻中的 HD-Zip 家族成员高度同源,且均含有高度保守的 HD 和 LZ 基序(图 1)。

### 2.2 *JcHDZ28* 基因的表达模式分析

为了进一步研究 *JcHDZ28* 在植物生长发育中的作用,我们使用 qRT-PCR 分析了 *JcHDZ28* 基因在根、茎、叶、花和种子中的表达模式,结果表明,在

### 1.7 RNA 提取和定量 PCR 分析

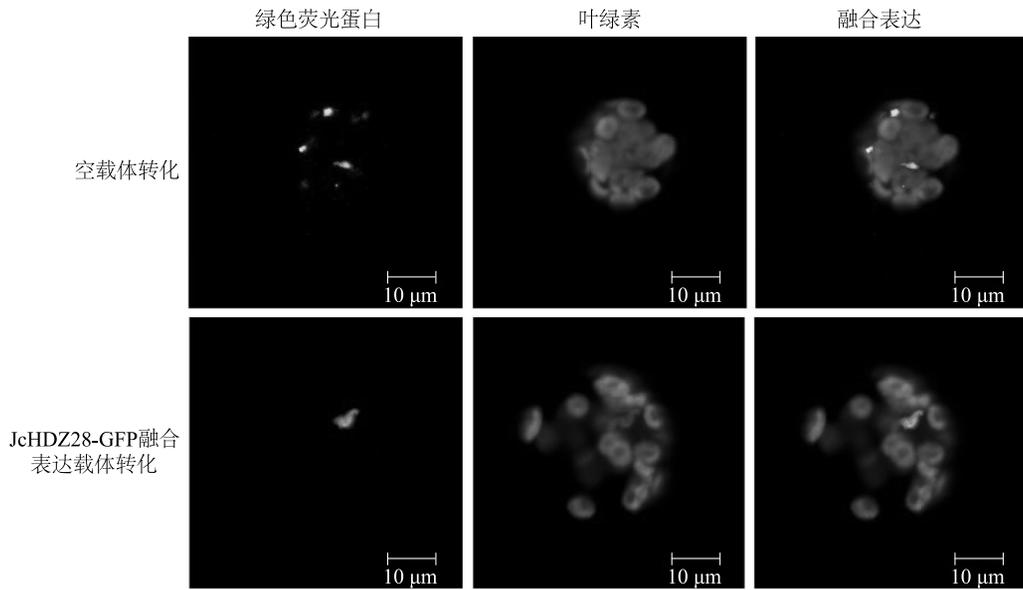
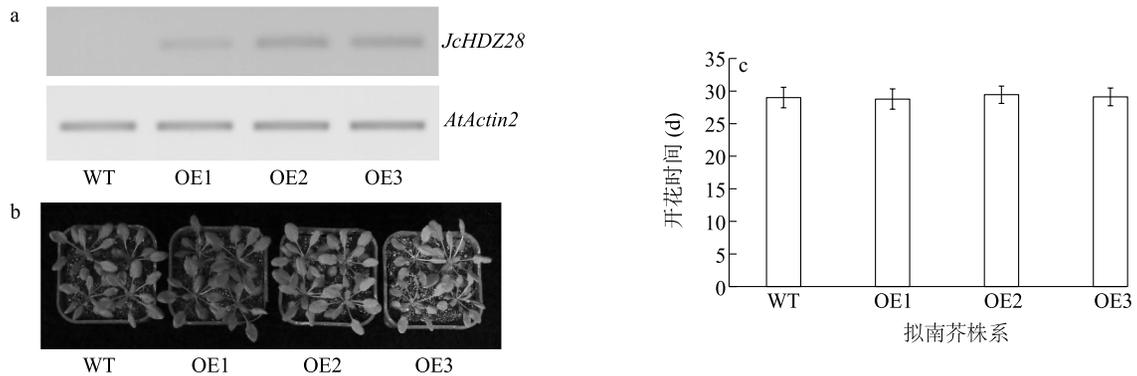
RNA 采用 TRIzol 试剂进行提取,采用 Invitrogen SuperScript III 逆转录酶试剂盒合成第一链 cDNA,具体操作方法参照试剂盒使用说明书进行。采用 SYBR Premix *Ex Taq*<sup>TM</sup> II 试剂盒和 LightCycler 480 定量 PCR 仪进行 qRT-PCR 检测。基因相对表达量采用  $2^{-\Delta\Delta C_t}$  方法进行计算。本研究所用引物信息见表 1。

所有被检测的器官中都检测到 *JcHDZ28* 的表达,且 *JcHDZ28* 基因在生殖器官(花和种子)中的相对表达量较高(图 2a)。我们进一步检测了 *JcHDZ28* 基因在盐胁迫下的表达模式,结果表明,*JcHDZ28* 基因在盐胁迫 2 h、6 h、12 h 和 24 h 的相对表达量均显著低于盐胁迫 0 h 的相对表达量,且盐胁迫 24 h 的相对表达量相比盐胁迫 6 h、12 h 有所提高(图 2b)。该结果进一步表明,*JcHDZ28* 基因也许在植物响应盐胁迫中起重要的调控作用。

### 2.3 *JcHDZ28* 蛋白的亚细胞定位

为了检测 *JcHDZ28* 蛋白的亚细胞定位,我们构建了 35S:: *JcHDZ28*-G<sub>Lo</sub>sgfp 融合表达载体。随后将构建好的质粒连同 35S::GFP 质粒一起转化到拟南芥原生质体细胞,在共聚焦扫描显微镜上获得定位样品的荧光图像。结果(图 3)表明,35S::GFP 质粒在所有细胞中都可以检测到荧光信号,然而,



图3 *JcHDZ28* 蛋白亚细胞定位分析Fig.3 Subcellular localization analysis of *JcHDZ28* protein

a: *JcHDZ28* 基因在野生型拟南芥和转基因拟南芥中的表达情况; b: 转 *JcHDZ28* 基因植株表型分析; c: 转 *JcHDZ28* 基因植株开花时间统计。WT: 野生型; OE1: 转 *JcHDZ28* 基因植株 1 号株系; OE2: 转 *JcHDZ28* 基因植株 2 号株系; OE3: 转 *JcHDZ28* 基因植株 3 号株系。

图4 转 *JcHDZ28* 基因拟南芥表型分析Fig.4 Phenotype analysis of *JcHDZ28* transgenic *Arabidopsis*

一步检测了野生型和转基因植株对盐胁迫的抗性。我们将消毒后的野生型和转 *JcHDZ28* 基因植株直接点播到 1/2 MS 和含有 100 mmol/L NaCl 的 1/2 MS 培养基中生长 20 d。结果表明,在盐胁迫条件下,转基因拟南芥植株大小明显小于野生型拟南芥植株大小,叶片白化更严重(图 5a),存活率极显著低于野生型拟南芥(图 5b)。生理指标测定结果表明,在盐胁迫条件下,转基因拟南芥植株叶片相对电导率极显著高于野生型拟南芥(图 5c),脯氨酸含量极显著低于野生型拟南芥(图 5d)。这些结果表明,

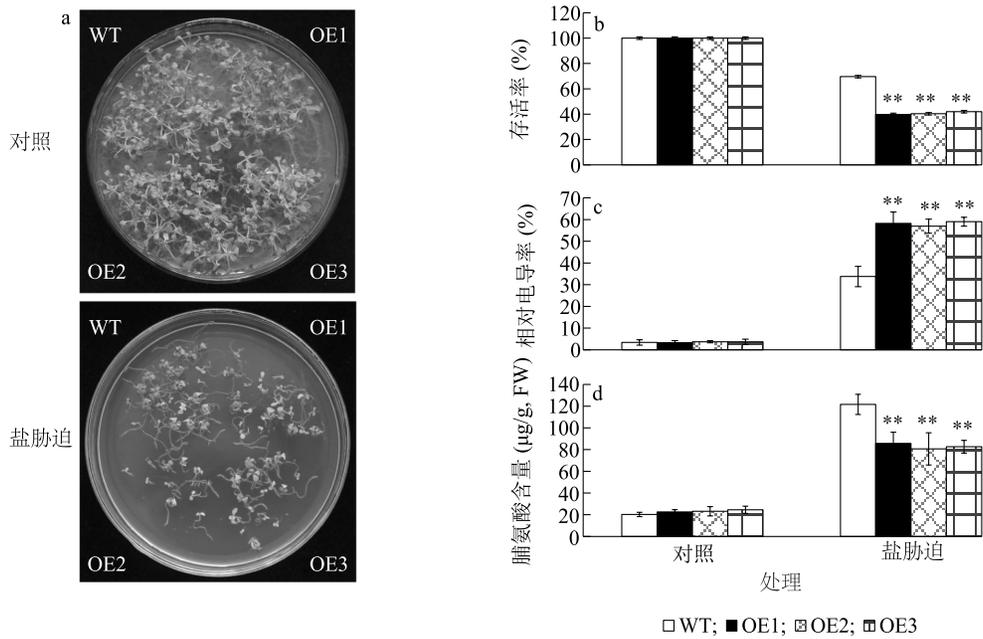
过表达 *JcHDZ28* 降低了转 *JcHDZ28* 基因植株对盐胁迫的抗性。

## 2.6 盐胁迫条件下非生物胁迫相关基因表达

为了进一步阐明 *JcHDZ28* 调控拟南芥响应盐胁迫的分子机理,我们通过 qRT-PCR 技术检测了 *SNAC1*、*AtCATA*、*LEA3*、*P5CS1* 等胁迫相关基因的表达。结果表明,在正常生长条件下,*SNAC1*、*AtCATA*、*LEA3*、*P5CS1* 在野生型拟南芥和转 *JcHDZ28* 基因拟南芥植株中的相对表达量没有显著差异,然而,在盐胁迫条件下,这些基因在转 *JcHDZ28* 基因拟南

芥植株中的相对表达量显著低于在野生型拟南芥中的相对表达量(图 6)。这些结果表明,盐胁迫条件下,过表达 *JcHDZ28* 增加转基因拟南芥对盐胁迫的

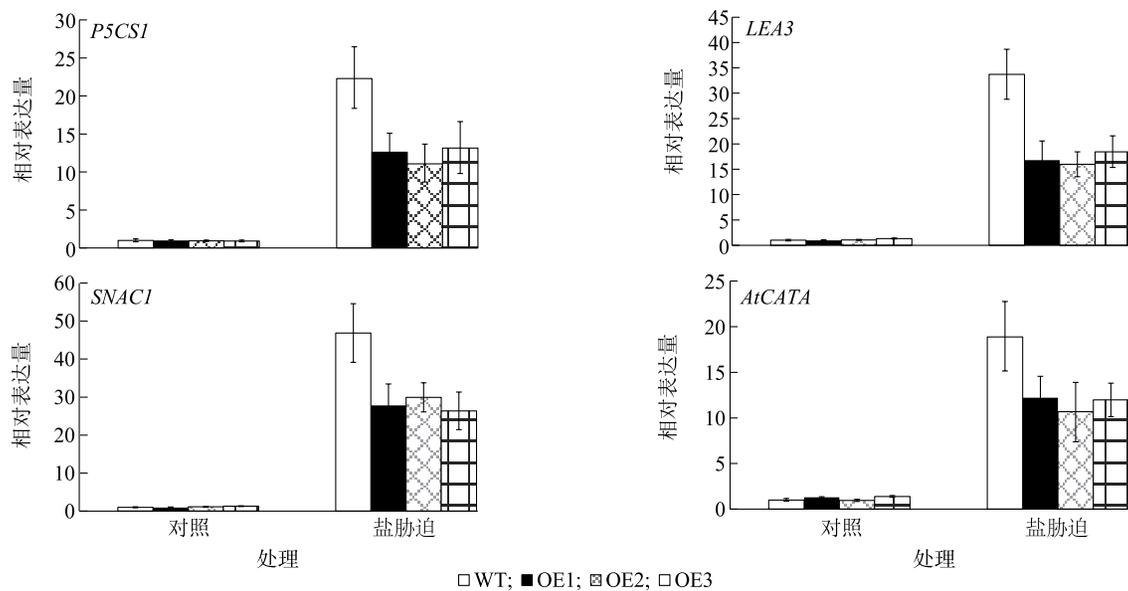
敏感性也许是通过改变这些非生物胁迫相关基因的表达引起的。



a:野生型拟南芥和转 *JcHDZ28* 基因拟南芥在正常生长和盐胁迫(100 mmol/L NaCl)条件下的生长分析;b:成活率分析;c:相对电导率分析;d:脯氨酸含量分析。WT:野生型;OE1:转 *JcHDZ28* 基因植株 1 号株系;OE2:转 *JcHDZ28* 基因植株 2 号株系;OE3:转 *JcHDZ28* 基因植株 3 号株系。 \*\* 表示在盐胁迫条件下转基因植株与野生型植株相比差异极显著( $P < 0.01$ )。

图 5 转 *JcHDZ28* 基因拟南芥对盐胁迫的抗性分析

Fig.5 Resistance analysis of *JcHDZ28* transgenic *Arabidopsis* to salt stress



WT:野生型;OE1:转 *JcHDZ28* 基因植株 1 号株系;OE2:转 *JcHDZ28* 基因植株 2 号株系;OE3:转 *JcHDZ28* 基因植株 3 号株系。

图 6 盐胁迫条件下相关基因的表达水平

Fig.6 Expression levels of related genes under salt stress conditions

### 3 讨论

*HD-Zip* 基因是植物特异性转录因子基因,这些转录因子基因在植物生长发育(如胚胎发生、分生组织调控等)和非生物胁迫(如高盐、干旱等)过程中发挥重要的作用<sup>[1]</sup>。尽管许多 *HD-Zip* 转录因子基因在拟南芥、水稻和别的物种中的功能已经被阐述,但是 *HD-Zip* 基因在大戟科尤其是麻风树中的研究较少。在本研究中,我们克隆了麻风树 *JcHDZ28* 基因(1个 *HD-Zip* 家族基因的成员)并分析了该基因的功能,在拟南芥中超表达 *JcHDZ28* 增加了转基因植物对盐胁迫的敏感性。

前人研究结果表明,超表达 *HD-Zip* 家族基因能够改变转基因植物对非生物胁迫的抗性<sup>[12-15]</sup>。在水稻中,过表达 *HD-Zip* 家族基因增加了转基因水稻对非生物胁迫的敏感性<sup>[15]</sup>。与此相似,在本研究中,转 *JcHDZ28* 基因拟南芥在盐胁迫条件下的植株大小和存活率均低于野生型拟南芥。前人研究结果表明,当植物遭遇非生物胁迫的时候,其体内的一些生理指标迅速变化使得植物能够更好地应对这些极端环境条件<sup>[12-14]</sup>。因此,生理指标可以用来衡量植物对非生物胁迫的抗性。相对电导率是植物遭受逆境胁迫时其细胞膜损伤程度的重要评价因子<sup>[15]</sup>。本研究结果表明,转 *JcHDZ28* 基因拟南芥在盐胁迫条件下的相对电导率极显著高于野生型拟南芥,该结果进一步表明,盐胁迫对转 *JcHDZ28* 基因拟南芥细胞膜的破坏程度显著高于野生型拟南芥。脯氨酸能够用来作为稳定剂降低高盐、干旱等极端环境胁迫对植物的危害<sup>[16-17]</sup>。本研究结果表明,在盐胁迫条件下,转 *JcHDZ28* 基因拟南芥叶片脯氨酸的含量显著低于野生型拟南芥,该结果进一步表明,在盐胁迫条件下,脯氨酸也许是一个导致转 *JcHDZ28* 基因拟南芥具有更高敏感性的因子。以上结果进一步表明,盐胁迫对转基因拟南芥的破坏程度显著高于野生型拟南芥。

除了上述生理指标外,转基因植物对盐胁迫敏感性的增加也归因于非生物胁迫响应基因的下调表达<sup>[18]</sup>。例如, *HsfA3s* 通过降低非生物胁迫响应基因的表达增加了转基因植物对盐胁迫的敏感性<sup>[18]</sup>。与此类似,在我们的研究中,在盐胁迫条件下,一些非生物胁迫应答基因 (*SNAC1*、*AtCATA*、*LEA3* 和 *P5CS1*) 在转基因拟南芥中的相对表达量显著低于

在野生型拟南芥中的相对表达量。综上,过表达 *JcHDZ28* 降低了转基因拟南芥对盐胁迫的抗性可能是因为降低了非生物胁迫相关基因的表达。本研究结果将有助于我们进一步了解 *HD-Zip* 转录因子基因 *JcHDZ28* 在麻风树中的生理功能。

#### 参考文献:

- [1] LI Y X, YANG Z R, ZHANG Y Y, et al. The roles of HD-ZIP proteins in plant abiotic stress tolerance[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1027071.
- [2] 沈丹, 杨莉, 胡威, 等. 柑橘胁迫响应基因 *WRKY47* 的克隆与表达分析[J]. *江苏农业学报*, 2021, 37(1): 129-138.
- [3] 董舒超, 凌嘉怡, 赵丽萍, 等. 转录因子调控番茄抗旱性研究进展[J]. *江苏农业科学*, 2023, 51(9): 9-16.
- [4] JIAO M Y, ZHANG J, CHENG W W, et al. Identification of the AP2/ERF transcription factor family of *Eleutherococcus senticosus* and its expression correlation with drought stress[J]. *3 Biotech*, 2023, 13(7): 259.
- [5] WANG H L, CHENG X, YIN D M, et al. Advances in the research on plant WRKY transcription factors responsive to external stresses[J]. *Current Issues in Molecular Biology*, 2023, 45(4): 2861-2880.
- [6] JOO H, BAEK W, LIM C W, et al. Post-translational modifications of bZIP transcription factors in abscisic acid signaling and drought responses[J]. *Current Genomics*, 2021, 22(1): 4-15.
- [7] ARIEL F D, MANAVELLA P A, DEZAR C A, et al. The true story of the HD-Zip family[J]. *Trends in Plant Science*, 2007, 12(9): 419-426.
- [8] LI Z Q, ZHANG C, GUO Y H, et al. Evolution and expression analysis reveal the potential role of the *HD-Zip* gene family in regulation of embryo abortion in grapes (*Vitis vinifera* L.)[J]. *BMC Genomics*, 2017, 18: 744.
- [9] KOVALCHUK N, CHEW W, SORNARAJ P, et al. The homeodomain transcription factor *TaHDZip1-2* from wheat regulates frost tolerance, flowering time and spike development in transgenic barley[J]. *New Phytologist*, 2016, 211(2): 671-687.
- [10] LUAN W J, SHEN A, JIN Z P, et al. Knockdown of *OsHox33*, a member of the class III homeodomain-leucine zipper gene family, accelerates leaf senescence in rice[J]. *Science China-Life Sciences*, 2013, 56(12): 1113-1123.
- [11] HUR Y S, UM J H, KIM S, et al. *Arabidopsis thaliana* homeobox 12 (*ATHB12*), a homeodomain-leucine zipper protein, regulates leaf growth by promoting cell expansion and endoreduplication[J]. *New Phytologist*, 2015, 205(1): 316-328.
- [12] YANG Y F, LUANG S, HARRIS J, et al. Overexpression of the class I homeodomain transcription factor *TaHDZip1-5* increases drought and frost tolerance in transgenic wheat[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16(6): 1227-1240.

- [13] TANG Y H, WANG J, BAO X X, et al. Genome-wide identification and expression profile of *HD-ZIP* genes in physic nut and functional analysis of the *JcHDZ16* gene in transgenic rice [J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19:298.
- [14] BHATTACHARJEE A, KHURANA J, JAIN M. Characterization of rice homeobox genes, *OsHOX22* and *OsHOX24*, and over-expression of *OsHOX24* in transgenic *Arabidopsis* suggest their role in abiotic stress response [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7:627.
- [15] ZHAO Y, MA Q, JIN X L, et al. A novel maize homeodomain-leucine zipper (*HD-Zip*) I gene, *Zmhdz10*, positively regulates drought and salt tolerance in both rice and *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell and Physiology*, 2014, 55(6):1142-1156.
- [16] ABDULLA R, CHAN E S, RAVINDRA P. Biodiesel production from *Jatropha curcas*: a critical review [J]. *Critical Reviews in Biotechnology*, 2011, 31(1):53-64.
- [17] LIU K Q, TANG Y H, TANG Y Y, et al. Ectopic expression of *WRINKLED1* in rice improves lipid biosynthesis but retards plant growth and development [J]. *PLoS One*, 2022, 17(8):e0267684.
- [18] WU Z, LIANG J H, WANG C P, et al. Overexpression of lily *HsfA3s* in *Arabidopsis* confers increased thermotolerance and salt sensitivity via alterations in proline catabolism [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(8):2005-2021.

(责任编辑:陈海霞)