

岩佳其, 韩长志. 植物病原丝状真菌中 bZIP 转录因子研究进展[J]. 江苏农业学报, 2026, 42(4): 855-864.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2026.04.022

植物病原丝状真菌中 bZIP 转录因子研究进展

岩佳其^{1,2}, 韩长志^{1,3}

(1.西南林业大学林学院, 云南 昆明 650224; 2.西南林业大学研究生院, 云南 昆明 650224; 3.云南省森林灾害预警与控制重点实验室, 云南 昆明 650000)

摘要: 针对植物病原丝状真菌与植物互作中 bZIP 转录因子的成员、分类及功能缺乏系统梳理的情况, 基于植物中该转录因子的结构特点展开相关研究梳理与分析, 同时提出其未来研究的难点、重点和热点。系统综述了植物病原丝状真菌中 bZIP 转录因子的结构特征、基因表达调控机制、分类及功能差异, 阐述了其参与的胁迫应答和致病相关信号转导途径。本综述可为探究该转录因子在病原菌生长发育、抗逆性提升等领域的分子机制提供参考, 也可为以病原菌转录因子作用靶标开展植物病害防治研究提供方向指引。

关键词: 植物病原丝状真菌; bZIP; 转录因子; 生长发育; 应激反应; 基因家族

中图分类号: Q949.32; S432.4 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2026)04-0855-10

Research progress on transcription factor bZIP in plant pathogenic filamentous fungi

YAN Jiaqi^{1,2}, HAN Changzhi^{1,3}

(1. College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 2. Graduate School of Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 3. Yunnan Key Laboratory of Forest Disaster Warning and Control, Kunming 650000, China)

Abstract: To address the lack of systematic collation regarding the members, classification, and functions of bZIP transcription factors in the interaction between plant pathogenic filamentous fungi and plants, this study conducted relevant research collation and analysis based on the structural characteristics of this transcription factor in plants, while proposed difficulties, priorities, and hotspots in future research. It systematically reviewed the structural features, gene expression regulatory mechanisms, classification, and functional differences of bZIP transcription factors in plant pathogenic filamentous fungi, and also elaborated the stress response and pathogenicity-related signal transduction pathways they participated in. This review provides a reference for exploring the molecular mechanisms of this transcription factor in areas such as pathogenic bacteria growth and development and stress resistance enhancement, and also offers directional guidance for plant disease control research targeting pathogen transcription factor action sites.

Key words: plant pathogenic filamentous fungi; bZIP; transcription factor; growth and development; stress response; gene family

收稿日期: 2025-09-08

基金项目: 西南林业大学林学学科和重点实验室开放基金项目(LXXK-2025M06); 云南省“兴滇英才支持计划”青年人才专项(YNWR-QNBJ-2020-188)

作者简介: 岩佳其(2002-), 女, 甘肃张掖人, 硕士研究生, 研究方向为资源利用与植物保护。(E-mail) 1204719746@qq.com

通讯作者: 韩长志, (E-mail) hanchangzhi2010@163.com

转录因子(TF), 也被称作反式作用因子, 是一类能够对基因表达过程发挥调控作用的蛋白质^[1]。在真核生物中, 转录因子通过特异性地与结构基因上游启动子序列中的顺式作用元件相结合, 进而在基因转录的激活或者抑制过程中扮演关键角色, 现已发现超过 90 种不同类型的转录因子。含有 bZIP

结构域(碱性亮氨酸拉链转录因子,因结构含碱性 DNA 结合域和亮氨酸拉链二聚化结构域得名)的蛋白质被定义为 bZIP 转录因子,在真核生物中它们不仅是分布范围较广的转录因子类型之一,同时也是保守性最强的类别,在动物、植物以及微生物中均展现出广泛的调控活性,参与到生长发育、氨基酸合成、营养利用以及各种胁迫响应等众多生物学过程中。在 200 多种真菌的全基因组中,除了碱性区域/亮氨酸拉链基序之外,还注释出 80 多种典型的转录因子类型,其中就包含真菌中常见的诸如 Zn(II)₂Cys₆ 锌簇转录因子、C2H2 锌指蛋白转录因子以及 AP2/ERF 转录因子等^[2]。

植物病原丝状真菌(如稻曲病菌、禾谷镰刀菌等)是农作物病害的主要致病菌,其侵染导致作物产量与品质下降。根据植物 bZIP 转录因子结构的差异,其可被划分为 10 个亚族:A 亚族、B 亚族、C 亚族、D 亚族、E 亚族、F 亚族、G 亚族、H 亚族、I 亚族、S 亚族。这些不同家族的 bZIP 转录因子成员参与种子储藏基因的表达、植物的生长发育、光信号转导、病害防御、生物和非生物胁迫应答以及脱落酸(ABA)的敏感性调控等各种信号的反应^[3]。对于植物病原丝状真菌中 bZIP 转录因子的研究主要集中在基因功能、基因家族分析以及转录因子结构和调控机制等方面。同时,转录因子作为基因表达的核心调控者,在病菌致病过程中起关键的作用。bZIP 家族因结构的保守性和功能多样性,成为解析病菌调控机制的重要靶标,有关它的研究对揭示致病机理、开发新型防治策略具有重要的价值。然而,随着植物与病原真菌互作研究的不断深入,在植物抵抗病原真菌以及病原真菌侵染植物这 2 个方面,双方转录因子是否存在共性关系,其结构特征如何,这些转录因子在各自的致病机制中又发挥着何种作用,值得进一步研究。

为了回答上述问题,本研究基于植物中 bZIP 家族结构特点,深入探究植物病原丝状真菌 bZIP 基因家族成员的结构特征、具体功能,并选择重要植物病原丝状真菌中的 bZIP 及其在调控次生代谢和响应胁迫等方面的研究成果展开综述,解析植物病原丝状真菌 bZIP 的分类情况,从而探究研究的相关难点、重点、热点,为深入探究 bZIP 转录因子在生长发育、抗逆性提升、次生代谢调控等领域的分子机制提供参考,也为针对病原菌转录因子作用靶标的研究提供方向指引。

1 bZIP 转录因子的结构特点

1.1 bZIP 转录因子 bZIP 基序的结构与功能解析

bZIP 转录因子通常具有 1 段包括 60~80 个氨基酸残基的高度保守区,称为 bZIP 基序,由碱性区域和亮氨酸拉链区域组成。其中,碱性区域一般包含 16~20 个氨基酸残基,具有保守的 N-x₇-R/K 模式(其中,N 代表天冬酰胺,R 代表精氨酸,K 代表赖氨酸,x 代表任意氨基酸,7 代表 7 个任意氨基酸),负责核信号转导和序列特异性 DNA 结合。而亮氨酸拉链区域在不同蛋白质之间差异较大,它包括具有寡聚功能的多种重复亮氨酸和其他疏水性氨基酸,能促进 bZIP 转录因子形成异源或同源二聚体^[4]。在许多植物病原真菌中都发现了 bZIP 转录因子,并具有非常广泛的功能多样性。碱性结构域与 DNA 特异性结合,其序列高度保守,决定了 bZIP 因子识别 DNA 的特异性。通过区域内带正电荷的氨基酸残基与 DNA 大沟中带负电荷的磷酸基团形成静电引力,实现对基因转录的精准调控,同时参与核信号的转导。亮氨酸拉链区存在约 35 个氨基酸残基,不同蛋白质间差异较大,每隔 7 个氨基酸规律性出现 1 个亮氨酸残基,在蛋白质二级结构中形成 α -螺旋,螺旋一侧的亮氨酸残基通过疏水作用相互结合^[5],如同“拉链”,促进 bZIP 转录因子单体形成同源二聚体或异源二聚体,增强其与 DNA 的结合能力和结合特异性。当 bZIP 转录因子与 DNA 相结合时,主要是通过碱性区域中带正电荷的氨基酸残基与 DNA 内带负电荷的磷酸基团以静电引力的方式相互作用,从而实现对基因转录的精准调控。除了碱性区域和亮氨酸拉链区域这 2 个保守结构域外,在同一个亚族内的 bZIP 转录因子往往还具备其他共同特征。

1.2 bZIP 转录因子 bZIP 基序的特殊结构域

部分亚族含脯氨酸、谷氨酰胺丰富区(如拟南芥接近 C 末端含有 2 个谷氨酰胺丰富区域),参与转录激活结构域相互作用从而调控下游基因的表达。除上述核心的碱性区域和亮氨酸拉链区域外,同一亚族内的 bZIP 转录因子还存在其他共同特征,这些结构域赋予亚族成员独特的功能特性。植物 bZIP 转录因子不同亚族的特殊结构域使其参与多样化的生物学过程,如种子储藏基因表达、光信号转导、胁迫应答、ABA 敏感性调控等。植物病原真菌中还存在潜在特征,尽管相关研究尚不深入,但推测

真菌不同亚族的 bZIP 转录因子也可能通过特有的额外结构域,实现对生长发育、次生代谢、致病过程等的特异性调控。图 1A 为 bZIP 与 DNA 结合的三维结构及结构域序列模式,呈现出 bZIP 转录因子与 DNA 双链结合的状态;图 1B 为 bZIP 二聚体的结构及相互作用模式,展示了 bZIP 二聚体的 α -螺旋结构分为疏水区域和亲水区域。亮氨酸拉链区的亮氨酸等疏水氨基酸相互靠近,通过疏水作用力使 2 个亚基稳定结合形成二聚体,是维持二聚体结构的核心力量^[6]。二聚体中带电荷氨基酸残基间,通过静电吸引或排斥调整亚基间相互作用,辅助稳定二聚体结构,也参与与 DNA 结合时的电荷匹配。

根据植物中 bZIP 转录因子的结构差异,目前将 bZIP 转录因子分为 A 亚族、B 亚族、C 亚族、D 亚族、E 亚族、F 亚族、G 亚族、H 亚族、I 亚族和 S 亚族共 10 个亚族(表 1)。

表 1 植物中 bZIP 转录因子典型成员及其主要功能

Table 1 Typical members and main functions of bZIP transcription factors in plants

名称	典型成员	主要功能
A 亚族	Afap1、AflRsmA、ABF2/AREB1、MoAP1	脱落酸(ABA)信号转导、干旱/盐胁迫响应、种子发育调控
C 亚族	Opaque2、CPFR2	种子储存蛋白质表达调控、逆境胁迫响应
D 亚族	AtbZIP57	病害防御(PR 基因调控)、器官形态建成
E 亚族	bZIP61	为韧皮部特异性转录因子,可能参与植物维管组织的发育或物质运输相关基因的调控
F 亚族	AtbZIP19、AtbZIP24、AtbZIP23	可能参与植物生长发育、胁迫响应或信号转导等过程,但具体机制尚未有明确研究结论
G 亚族	GBF、CPRF4a	光信号转导(紫外/蓝光响应)、种子成熟调控
H 亚族	HY5、HYH	光形态发生、硝酸盐还原酶基因表达调控
I 亚族	RSG、RF2a	维管组织发育调控、赤霉素合成
S 亚族	SbZIPs、ATB2、ATBZIP11	碳水化合物代谢、多逆境(低温/盐/病菌)胁迫响应

B 亚族的报道很少,故未列出。

A 亚族主要参与 ABA 信号转导和多种胁迫应答,如低温、干旱、高盐等胁迫应答,其中拟南芥 ABF1 主要参与低温、ABA 胁迫应答,而 ABF2/AREB1 参与 ABA、干旱等胁迫应答;关于 B 亚族的报道很少;C 亚族可通过特异性结合种子储存蛋白基因启动子区域的顺式作用元件,进而直接调控种子中储存蛋白质的产量等,部分可能参与逆境胁迫,主要表现在玉米 Opaque2 调控种子储存蛋白质产量;大豆 GmbZIP42 可能在逆境胁迫中起作用^[8];D 亚族参与防御病害和生理生长进程,主要表现在拟南芥 AtbZIP57 参与 PR 基因启动子相关信号转导;AtbZIP46 控制植物器官数目^[9];关于 E 亚族功能研究的报道较少,仅明确了该亚族部分成员属于韧皮部特异转录因子,例如番茄和

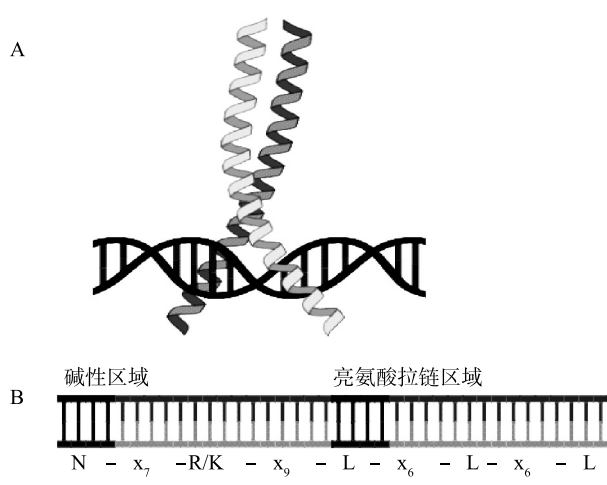


图 1 bZIP 转录因子结构特征^[7](有修改)
N 代表天冬酰胺,R 代表精氨酸,K 代表赖氨酸,L 代表亮氨酸,x 代表任意氨基酸,其后数字代表任意氨基酸的数量。A: bZIP 转录因子结构域与 DNA 结合的三维结构;B: 域基本组成。

图 1 bZIP 转录因子结构特征^[7](有修改)

Fig. 1 Structural characteristics of bZIP transcription factors^[7](modified)

水稻中的 bZIP61 编码韧皮部特异转录因子;关于 F 亚族的报道很少;G 亚族主要参与紫外和蓝光信号转导等光反应,部分可能参与种子成熟,其中拟南芥的 GBF 蛋白是典型代表,它通过特异性结合光反应相关基因启动子区域的“G 盒”;菜豆 ROM1 和 ROM2 可能调控储存蛋白质相关的基因表达^[1];H 亚族既参与光形态发生、光信号转导,也是植物感应氮同化相关酶正常发挥作用的必需因素;拟南芥的 HY5 和 HYH 是该亚族的典型成员,它们不仅直接参与光信号转导过程,而且是植物感知并激活硝酸盐还原酶功能的必要条件;I 亚族可能调控维管发育,主要表现在烟草的 RSG 基因通过调控赤霉素的生物合成间接影响维管组织发育,而水稻的 RF2a 基因则直接影响维管组织

的发育;S 亚族可能涉及碳水化合物供需平衡,参与胁迫应答等,主要表现在拟南芥 *ATB2* 可能平衡碳水化合物供需^[9];辣椒 *CAbZIP1* 参与病害防御和逆境胁迫应答^[11]。

2 bZIP 对基因表达的调控机制

2.1 作用元件的识别与结合

bZIP 转录因子对基因表达的调控是一个极其复杂且精细的过程,涉及多个关键环节。首先,bZIP 转录因子需要在特定的细胞环境和信号刺激下,形成具有活性的二聚体结构。如前文所述,亮氨酸拉链区域促使 bZIP 转录因子单体之间通过疏水相互作用形成同源二聚体或者异源二聚体,不同类型的二聚体在与 DNA 结合的特异性以及对基因表达的调控活性方面存在显著差异。在某些植物病原真菌中,特定的 bZIP 转录因子单体形成的异源二聚体能够对病原菌生长发育的相关基因的表达进行正调控^[10],而当形成同源二聚体时,则可能对这些基因的表达起到负调控作用。形成活性二聚体之后,bZIP 转录因子会凭借碱性区域与靶基因启动子区域中的特定顺式作用元件精准结合。这些顺式作用元件通常具有特定的 DNA 序列模式,比如在许多参与胁迫响应的基因启动子区域,常常存在 ACGT 核心序列,bZIP 转录因子能够特异性地识别并结合该序列,从而启动或者抑制基因的转录过程。在植物病原真菌应对氧化胁迫时,部分 bZIP 转录因子会结合到抗氧化酶基因启动子区域的相应顺式作用元件上,促进这些基因的表达,进而增强病原菌对氧化胁迫的耐受能力。bZIP 转录因子的调控活性还会受到多种翻译后修饰方式的影响。常见的翻译后修饰包括磷酸化、乙酰化、甲基化等。以磷酸化修饰为例,当病原菌受到外界环境信号刺激时,细胞内的蛋白激酶会被激活,进而使 bZIP 转录因子特定氨基酸残基发生磷酸化^[11]。这种磷酸化修饰可能会改变 bZIP 转录因子的空间构象,增强或者减弱其与 DNA 的结合能力,以及与其他转录调控因子的相互作用能力,最终对基因表达产生相应的影响。在玉米小斑病菌中,关键转录因子 *ChCpc1* 能够响应氨基酸饥饿信号,对病菌的产孢及致病过程发挥重要调控作用。研究发现,丝裂原活化蛋白激酶(*MAPK*)通路核心激酶 *ChChk1* 可直接磷酸化 *ChCpc1*,该修饰对维持病菌的氨基酸稳态至关重要,并且显著影响了 *ChCpc1* 对下游靶基因启动子的结合能力以及转录激

活性^[6]。bZIP 转录因子可识别含 ACGT 核心序列的顺式作用元件,常见类型包括 G 盒(CACGTG)、C 盒(GACGTC)、A 盒(TACGTA)。含 ACGT 核心序列的顺式作用元件存在于受光或 ABA 诱导的基因启动子区(如 *Em*、*Osem*、*Rab16* 基因、查尔酮合成酶基因 *chsl5*)、ABRE(ABA 应答元件),保守序列为 PYCGTGT/C(如 CAOGTG),是 ABA 依赖型基因(如 *rd28*、*rd29*)启动子的关键元件^[12]。

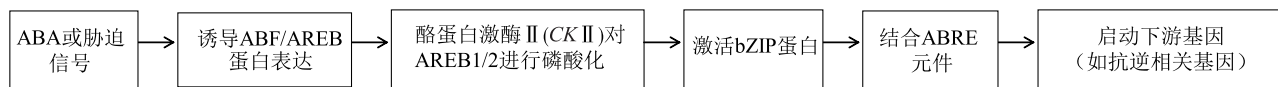
2.2 ABA 信号通路中的调控机制

ABA 依赖型基因(如 *rd28*、*rd29*)表达严重依赖 ABA,仅在 ABA 存在时被激活;而 ABA 非依赖型基因(如小麦 *Em*、玉米 *rab17*)除 ABA 外,还受高盐、干旱、低温等胁迫诱导,表明 bZIP 可能参与多重胁迫响应。在信号转导起始阶段,当植物感知到 ABA 或外界胁迫信号(如干旱、高盐、低温等逆境胁迫)时,启动后续调控流程(图 2)。ABA 或外界胁迫信号诱导 ABF/AREB 蛋白(属于 bZIP 转录因子家族,为 ABA 响应元件结合因子)表达,这类蛋白质是信号转导的关键节点,负责承接上游胁迫信号。酪蛋白激酶 II (*CK II*,一种丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶)对 AREB1/2 进行磷酸化修饰^[13]。磷酸化是蛋白质功能激活常见的方式,可改变蛋白质空间结构与活性,使 AREB1/2 从无活性或低活性转为高活性状态。经磷酸化后,bZIP 蛋白被激活,获得结合 DNA 元件的能力。激活的 bZIP 蛋白结合 ABRE 元件、ABA 响应元件,是基因启动子区一段特定 DNA 序列,精准识别并结合该元件是启动下游抗逆基因表达的前提。通过结合 ABRE 元件,启动下游抗逆相关基因(如编码渗透调节物质合成酶基因、抗氧化酶基因等,能帮助植物合成脯氨酸、可溶性糖等渗透调节剂,或增强抗氧化酶活性,提升植物抗逆能力^[12])表达,最终使植物产生抗逆生理响应,适应逆境环境。

3 植物病原丝状真菌 bZIP 及其分类情况

3.1 bZIP 转录因子的功能差异

基于系统发育分析分类结果,不同植物病原丝状真菌中已鉴定出多个 bZIP 转录因子成员,并通过系统发育分析进行分类。如玉米大斑病菌(*Setosphaeria turcica*)的 *StbZIP* 家族成员,系统进化分析结果显示它可分为 10 个类群,不同类群可能在调控玉米大斑病菌的菌丝生长、产孢等过程中发挥不同



ABA:脱落酸; ABF/AREB:ABA 响应元件结合因子; CK II:酪蛋白激酶 II; bZIP:碱性区域亮氨酸拉链; ABRE:ABA 应答元件。

图2 植物中依赖 ABA 信号通路的 bZIP 转录因子介导抗逆响应的调控流程

Fig.2 Regulatory pathway of stress resistance response mediated by bZIP transcription factors in the ABA-dependent signaling pathway in plants

功能。从功能聚类分类角度看,在功能上植物病原丝状真菌 bZIP 转录因子存在差异(表 2),可初步按功能聚类。比如在生长发育方面,禾谷镰刀菌(*Fusarium graminearum*)的 *FgAda1* 基因编码的 bZIP 转录因子,对病原菌的菌丝生长、分生孢子形成等生长发育过程具有重要调控作用;在胁迫响应方面,稻瘟病病菌的 *MoAP1* 转录因子能够调控病菌对氧化应激的反应;在次生代谢调控方面,黄曲霉(*Aspergillus flavus*)中多个 bZIP 基因参与了黄曲霉毒素的生物合成过程^[14]。

FgAda1 通过调控菌丝生长与分生孢子形成直接影响禾谷镰刀菌的致病性,敲除该基因后病原菌在小麦体内的定殖能力显著下降^[15];稻瘟病病菌的 *MoAP1* 作为氧化应激响应的核心调控因子,通过激活抗氧化酶基因(如 *CAT1*、*SOD1*)的表达增强病菌对寄主活性氧(ROS)的耐受能力。此外,玉米小斑病病菌的 *ChCpc1* 通过协调氨基酸合成与自噬过程调控对氮素的利用,其缺失会导致病菌产孢量减少及致病力降低。

表 2 植物病原丝状真菌中 bZIP 转录因子的功能

Table 2 Functions of bZIP transcription factors in plant pathogenic filamentous fungi

真菌名称	bZIP 成员	主要功能	参考文献
禾谷镰刀菌(<i>Fusarium graminearum</i>)	<i>FgAda1</i>	调控菌丝生长、分生孢子形成,影响致病性及在寄主体内的定殖和扩展	[9]、[12]
玉米大斑病病菌(<i>Exserohilum turcicum</i>)	StbZIP 家族成员(分 10 个类群)	可能在调控菌丝生长、产孢等过程中发挥不同功能	[16]、[17]
稻瘟病病菌(<i>Pyricularia oryzae</i>)	<i>MoAP1</i>	调控对氧化应激的反应,增强对氧化胁迫的耐受能力,帮助抵御寄主活性氧(ROS)损伤以维持侵染	[18]、[19]
水稻恶苗病病菌(<i>Fusarium fujikuroi</i> Nirenberg)	多个 bZIP 基因	参与对氧胁迫、渗透胁迫、细胞壁选择压力等多种胁迫的响应,表达模式存在差异	[11]、[15]
黄曲霉(<i>Aspergillus flavus</i>)	15 个 bZIP 基因	参与菌丝生长、分生孢子形成、黄曲霉毒素合成、氧化应激响应、细胞壁胁迫响应、渗透压胁迫响应、酸碱胁迫响应及对种子的致病性,部分直接调控黄曲霉毒素合成相关基因簇关键基因的表达	[20]
果生炭疽菌(<i>Colletotrichum fructicola</i>)	<i>CfHac1</i>	调控差异表达基因的表达(转录组中发现 127 个差异表达基因,其中 23 个与蛋白质组数据匹配)	[21]

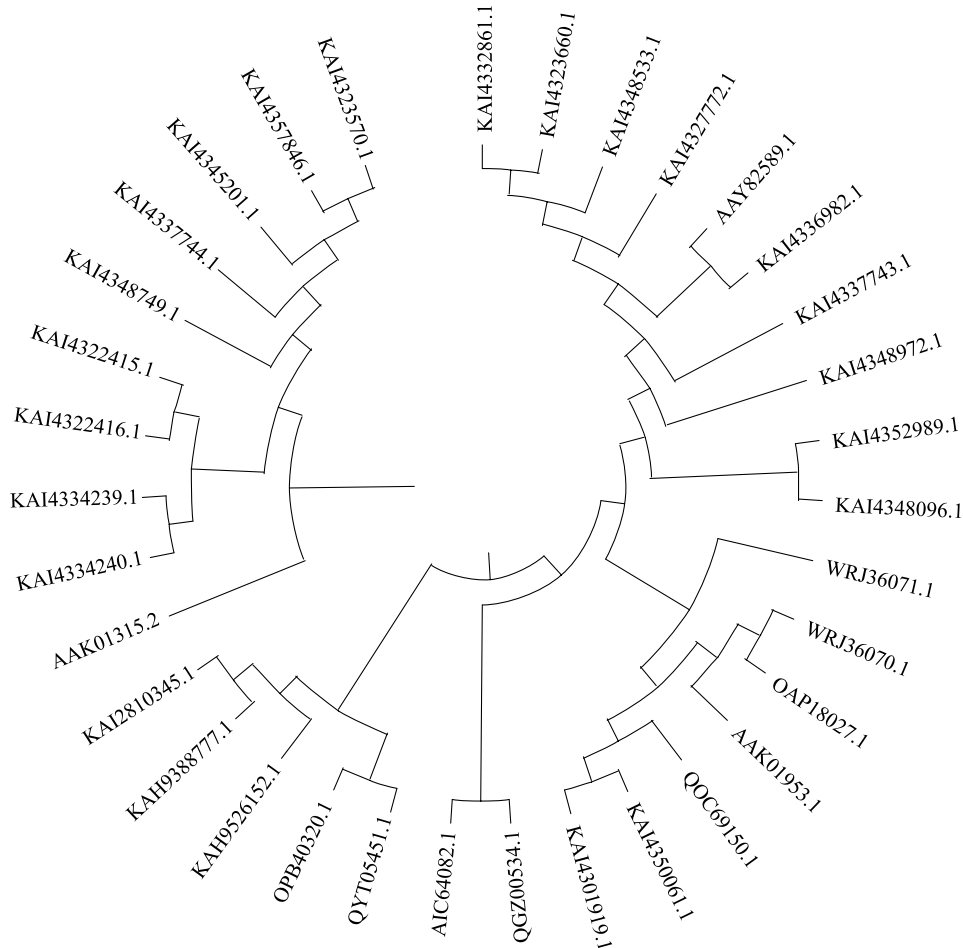
3.2 bZIP 的系统分类情况

在植物病原真菌中,虽然目前尚未像植物那样对 bZIP 转录因子进行系统、明确的亚族划分,但已有研究表明不同的 bZIP 转录因子在功能上存在明显差异,并且在进化关系上也呈现出一定的聚类特征。本研究利用 NCBI(美国国家生物技术信息中心)生物信息数据库中已经报道的植物病原丝状真菌中的 bZIP 转录因子序列开展遗传关系分析,结果(图 3)显示,不同来源的 bZIP 转录因子之间存在着一定的聚类关系。在生长发育方面,许多 bZIP 转录因子发挥着关键作用。禾谷镰刀菌的 *FgAda1* 基

因编码的 bZIP 转录因子,对病原菌的菌丝生长、分生孢子形成等生长发育过程具有重要调控作用。敲除 *FgAda1* 基因后,禾谷镰刀菌的菌丝生长速度显著减缓,分生孢子的形态和数量都出现异常,这直接导致了病原菌致病性的大幅下降^[16]。在小麦赤霉病的发生过程中,*FgAda1* 可能通过调控一系列与生长发育相关基因的表达,影响病原菌在寄主体内的定殖和扩展能力。同样,玉米大斑病病菌的 StbZIP 家族成员也对病菌的生长发育具有重要影响。系统进化分析结果显示,StbZIP 可分为 10 个类群,不同类群的 StbZIP 可能在调控玉米大斑病病菌的菌丝

生长、产孢等过程中发挥着不同的功能^[20]。在胁迫响应方面, bZIP 转录因子参与植物病原真菌对多种胁迫的应答。稻瘟病菌的 *MoAP1* 能够调控病菌对氧化应激的反应。在受到氧化胁迫时, *MoAP1* 基因的表达量显著上调, *MoAP1* 蛋白被激活后, 通过结合到下游抗氧化酶基因的启动子区域, 促进这些基因的表达, 从而增强稻瘟病菌对氧化胁迫的耐受能力。在实际侵染过程中, 当稻瘟病菌接触到水稻细胞产生的 ROS 时, *MoAP1* 介导的氧化应激响应机制能够帮助病原菌抵御活性氧 (ROS) 的损伤^[22], 确保病菌能够继续侵染水稻。在水稻恶苗病菌的研究中, 通过基因敲除和功能分析发现, 多个 *bZIP* 基因参与了对氧胁迫、渗透胁迫、细胞壁选择压力等多种胁迫的响应过程^[18]。这些 *bZIP* 基因在

不同胁迫条件下的表达模式存在差异, 表明它们在水稻恶苗病菌应对复杂环境胁迫时发挥着各自独特的作用。在次生代谢调控方面, bZIP 转录因子也起着关键作用。在黄曲霉中, 多个 *bZIP* 基因参与了黄曲霉毒素的生物合成过程。通过高通量基因敲除技术, 研究人员发现 15 个 *bZIP* 基因在黄曲霉的菌丝生长、分生孢子形成、黄曲霉毒素合成、氧化应激响应、细胞壁胁迫响应、渗透压胁迫响应、酸碱胁迫响应以及对种子的致病性等方面发挥着多样化的作用^[23]。其中部分 *bZIP* 基因直接调控黄曲霉毒素合成相关基因簇中关键基因的表达, 影响了黄曲霉毒素产量。在花生等农作物受到黄曲霉污染时, 这些 *bZIP* 转录因子调控的次生代谢途径可能会导致黄曲霉毒素的大量产生, 严重威胁了食品安全。



图中各序列编号 (如 KAJ4332861.1 等) 为美国国家生物技术信息中心 (NCBI) 数据库中的蛋白质登录号。

图 3 植物病原丝状真菌中 bZIP 转录因子遗传关系分析

Fig.3 Genetic analysis of bZIP transcription factors in plant pathogenic filamentous fungi

植物病原丝状真菌的遗传多样性与生物学特性

差异, 给 bZIP 转录因子的功能研究带来了显著的技术

术壁垒,主要体现在基因编辑效率与多组学数据整合 2 个方面。基因编辑技术的适用性受病原菌遗传背景限制显著。多数植物病原丝状真菌,如疫霉菌、锈菌存在转化效率低、筛选标记匮乏等问题;大豆疫霉菌细胞壁富含纤维素与几丁质复合物,导致 CRISPR-Cas9 核糖核蛋白复合体难以进入细胞,其 bZIP 基因的敲除效率不足 10%^[17];禾谷镰刀菌虽可实现基因编辑,但由于其具有多细胞菌丝与异核体特性,突变体的纯合化筛选需经过 3~4 代,严重影响研究效率。此外,部分真菌,如炭疽菌的基因组存在高重复序列,导致 sgRNA 脱靶率升高,进一步增加了功能验证的难度,多组学数据的整合分析面临“数据洪流与关联缺失”的困境。转录组、蛋白质组与代谢组技术已被广泛应用于 bZIP 调控网络的解析,例如在果生炭疽菌中,通过转录组测序发现 *CfHac1* 调控的 127 个差异表达基因中,仅 23 个能与蛋白质组数据匹配,而这些基因与代谢组中差异积累的次生代谢物的关联仍需手动验证^[24]。这种“组学孤岛”现象的根源在于两方面,一方面是真菌次生代谢途径的复杂性(如基因簇的共调控)导致代谢物与转录本的对应关系模糊;另一方面是现有生物信息学工具对真菌特异性的调控模式,如 bZIP 二聚体的靶基因偏好性的适配性不足,难以自动挖掘核心调控节点。橡胶树炭疽病病菌中的 23 个 *CsbZIPs* 参与对传统化学杀菌剂及新型天然杀菌剂的胁迫应答;在植物内生真菌拟盘多毛孢菌中,*PfZipa* 参与调控病菌对氧化试剂的抗性^[25]。

4 植物病原丝状真菌 bZIP 信号转导途径

4.1 胁迫应答相关信号通路

在植物病原丝状真菌中,bZIP 转录因子参与多条重要的信号转导途径,在病原菌感知外界环境变化并作出相应响应的过程中扮演着关键角色。其中,在应对氧化胁迫时,当病原菌受到 ROS 等氧化物质刺激时,细胞内会启动一系列的信号传递级联反应。例如,在构巢曲霉中,当细胞内 ROS 水平升高时,位于细胞膜上的特定受体蛋白能够感知这一变化,并将信号传递给下游的蛋白激酶级联系统^[26]。被激活的蛋白激酶会进一步磷酸化 bZIP 转录因子,如 AtfA 等。磷酸化后的 AtfA 会发生构象变化,从细胞质转移至细胞核内,在细胞核中与特定

基因启动子区域的顺式作用元件相结合^[21],启动抗氧化酶基因等相关基因的转录表达,从而增强细胞对氧化胁迫的防御能力,降低 ROS 对细胞造成的损伤。与靶基因顺式作用元件结合后,活性二聚体通过碱性区域识别并结合胁迫响应基因启动子中的特定顺式作用元件,启动或抑制基因转录。这些顺式作用元件通常具有特定的 DNA 序列模式,比如在许多参与胁迫响应的基因启动子区域,常常存在 ACGT 核心序列,bZIP 转录因子能够特异性地识别并结合该序列,从而启动或者抑制基因的转录过程^[27]。在植物病原真菌应对氧化胁迫时,部分 bZIP 转录因子会结合到抗氧化酶基因启动子区域的相应顺式作用元件上,促进这些基因的表达,进而增强病原菌对氧化胁迫的耐受能力。此外,胁迫信号可触发翻译后修饰,进一步调控 bZIP 转录因子的活性。常见的翻译后修饰包括磷酸化、乙酰化、甲基化等。以磷酸化修饰为例,在病原菌受到外界环境信号刺激时,细胞内的蛋白激酶会被激活,进而使 bZIP 转录因子特定氨基酸残基发生磷酸化。这种磷酸化修饰可能会改变 bZIP 转录因子的空间构象,增强或者减弱其与 DNA 的结合能力,以及与其他转录调控因子的相互作用能力,最终对基因表达产生相应的影响。例如玉米小斑病病菌(*Cochliobolus heterostrophus*)的 ChCpc1 在氨基酸饥饿胁迫下,被 MAPK 通路的 *ChChk1* 激酶磷酸化^[28],该修饰对维持病菌氨基酸稳态至关重要,同时影响其对下游靶基因的结合与激活能力,从而响应营养胁迫。

以氧化胁迫与次生代谢的关联为例,稻瘟病菌在接触水稻细胞产生 ROS 时,MoAP1 介导的抗氧化通路被激活,同时病菌的次生代谢产物合成量显著增加,推测二者可能通过 bZIP 因子实现联动,但 MoAP1 是否直接结合稻瘟菌素合成基因的启动子,或通过与次生代谢调控因子互作实现协同调控,目前尚无试验证据支持^[17]。在氮素代谢与胁迫响应的交叉中,黄栌枯萎病病菌的 bZIP1 与氮代谢阻遏因子 VdNut1 存在互作,但是二者如何通过这种互作协调氮源利用与微菌核形成,仍缺乏代谢流与转录调控的关联数据。

4.2 致病相关信号通路

在二聚体类型的功能差异方面,特定 bZIP 转录因子单体形成的异源二聚体可正调控病原菌生长发育相关基因的表达,而同源二聚体可能对这些基因

起负调控作用,通过二聚体类型的动态变化调控病菌的菌丝生长、分生孢子形成等与致病性相关的发育过程。在靶基因的特异性调控方面,在侵染过程中,bZIP 转录因子通过结合致病相关基因的顺式作用元件,调控其表达,增强病原菌的侵染能力。例如某些植物病原真菌中,bZIP 转录因子通过激活细胞壁降解酶基因的表达,帮助病菌突破寄主植物的防御屏障,促进了侵染。在翻译后修饰的作用方面,致病相关信号可诱导 bZIP 转录因子的翻译后修饰,改变其构象或结合能力,进而调控致病相关基因的表达。在玉米小斑病病菌中,关键转录因子 ChCpc1 能够响应氨基酸饥饿信号,对病菌的产孢及致病过程发挥重要调控作用。研究发现,MAPK 通路核心激酶 *ChChk1* 可直接磷酸化 ChCpc1^[29],该修饰对维持病菌的氨基酸稳态至关重要,并且显著影响了 ChCpc1 对下游靶基因启动子的结合能力以及转录激活能力。玉米小斑病病菌的 ChCpc1 被磷酸化后,不仅参与营养胁迫应答,还对病菌的产孢及致病过程发挥重要调控作用,直接影响病原菌的侵染效率^[28]。

5 展望

5.1 植物病原丝状真菌 bZIP 结构解析是未来学术研究的难点

bZIP 转录因子作为调控植物病原丝状真菌生长发育、胁迫响应及致病过程的核心分子,尽管近年来取得了阶段性进展,但该领域的研究仍面临诸多亟待突破的瓶颈,结构解析相关研究结果的缺乏严重制约了对 bZIP 家族整体调控网络的系统理解。其一,在次生代谢网络中的定位不明确。例如,黄曲霉中 15 个 bZIP 基因被证实参与黄曲霉毒素合成,但仅少数的直接靶基因(*aflD*、*aflQ*)被鉴定^[27],其余成员如何通过调控毒素合成基因簇影响代谢流仍不清晰。其二,与寄主互作的关键节点尚未得到解析。大丽轮枝菌的 bZIP1 被发现与病原菌在棉花体内的扩展相关,但它如何响应寄主的植保素信号、是否通过调控效应蛋白质(如 Vd 效应子)实现侵染及其分子机制仍缺乏深入研究。其三,分子层面的协同调控模式不明。多数 bZIP 转录因子需通过与其他调控因子(如 Zn₂Cys₆ 转录因子、MAPK)互作发挥功能,但这种互作的结构基础、动态变化及对靶基因的联合调控逻辑,在绝大多数病原菌中尚未被揭示。

这种现状,导致 bZIP 家族的整体调控网络难以构建,也限制了对其在病原菌生态适应与致病策略中核心作用的系统认知。

5.2 植物病原丝状真菌 bZIP 调控机制是未来学术研究的重点

bZIP 转录因子作为信号整合分子,广泛参与氧化胁迫、氮源代谢、次生代谢等多条生理通路,但通路间的交叉对话机制仍是当前研究的局限^[23]。已知病原菌在侵染寄主的过程中需同时应对多重环境压力(如寄主 ROS 攻击、营养匮乏)并协调次生代谢以增强致病性,而 bZIP 因子被推测是平衡这些生理过程的关键节点,但其具体协调机制尚未明确。此外,不同信号通路的“开关”机制也需要进一步解析,如翻译后修饰的特异性。同一 bZIP 因子在氧化胁迫下被磷酸化激活,而在氮源匮乏时可能发生乙酰化修饰^[30],这 2 种修饰如何分别调控其与抗氧化基因或氮代谢基因的结合能力,目前仅在少数模式真菌中开展了初探,在多数病原菌中的研究仍属空白。这种通路交叉机制的模糊性,使得无法阐明 bZIP 因子如何帮助病原菌“智能”平衡抗逆性与致病性,也制约了对其作为防控靶标的精准设计。通过碱性区域结合 DNA,在亮氨酸拉链区域形成二聚体(同源或异源),而二聚体类型的转换会影响其功能。而且磷酸化、乙酰化等翻译后修饰也会动态调控其作用,比如玉米小斑病病菌的 ChCpc1 被磷酸化后,结合下游靶基因的能力会增强。同时,借助转录组、代谢组等多组学分析,能了解它在病原菌生长发育、胁迫响应和次生代谢中的调控网络,像水稻恶苗病病菌的 bZIP 基因会调控抗氧化酶、细胞壁合成酶等相关基因^[31]。其次,在病原菌和寄主互作方面,bZIP 也扮演着重要角色。当寄主植物发起防御,比如产生 ROS 和植保素时,病原菌的 bZIP 会调控抗氧化和解毒机制来应对,像稻瘟病病菌的 MoAP1 会激活相关基因清除 ROS^[21]。而且,bZIP 还能调控病原菌致病因子的分泌,比如黄曲霉的 AflRsmA 会诱导黄曲霉毒素合成,增强侵染能力。基于这些研究结果,可以制定病原菌的防控策略。bZIP 的保守结构域可以作为杀菌剂的靶点,比如针对黄曲霉的 AflRsmA 设计小分子化合物,能降低黄曲霉毒素产生量。基因编辑和 RNA 干扰技术也有用武之地,敲除或干扰病原菌的 bZIP 基因,能减弱其致病性,还能通过改造作物增强抗病性。

5.3 植物病原丝状真菌 bZIP 功能探索是未来学术研究的热点

未来学术领域应聚焦植物病原丝状真菌 bZIP 的功能研究,主要源于其在病菌生长、致病性、抗逆性等方面的关键作用。许多植物病原丝状真菌的 bZIP 转录因子参与调控营养生长、繁殖等基本生命过程。在橡胶树炭疽病病菌中,3 个关键 bZIP 转录因子成员参与病菌营养生长;稻曲病病菌的 *UvATF21* 基因,靶向缺失后,虽然营养生长增加,但分生孢子形成减少^[32],说明其对病菌生长和繁殖的平衡调控至关重要。禾谷镰刀菌的 *FgBzip16* 对营养生长、无性发育或有性发育不可或缺^[33],其定位于细胞核,参与调控与脂肪酸代谢相关的基因,影响子囊孢子释放和侵染过程。这些研究结果表明,bZIP 转录因子是病菌生长发育的核心调控元件,深入探索其功能有助于全面了解病菌的生命活动规律。bZIP 转录因子在病菌侵染寄主植物的过程中发挥关键作用,决定病菌的致病能力。稻曲病病菌的 *UvbZIP6* 基因缺失突变体后虽能侵染水稻植株,但无法形成稻曲球,显著降低了病菌的致病性;在水稻恶苗病病菌中,通过基因敲除研究发现多个 bZIP 基因参与病菌对寄主的侵染过程^[19]。明确这些转录因子在致病过程中的具体功能,能够揭示病菌的致病机制,为制定精准的防控策略提供关键理论依据。在面临外界环境压力(如杀菌剂胁迫、氧化应激等)时 bZIP 转录因子会参与病菌的抗逆过程,帮助病菌适应不良环境。研究 bZIP 转录因子的抗逆功能,有助于理解病菌在复杂环境中的生存策略,为开发更有效的防治方法提供方向。为了给新型防治策略提供靶点,转录因子可作为药剂靶标开发新型杀菌剂,以解决现有化学农药存在的菌株耐药性增强、化学残留及环境污染等问题。植物病原丝状真菌 bZIP 转录因子在病菌生长、致病和抗逆过程中的关键作用,使其成为极具潜力的药物靶点。通过对其功能的深入研究,可以筛选出关键的 bZIP 转录因子,针对其结构和调控机制设计特异性抑制剂,进而精准阻断病菌的致病和抗逆过程,开发出高效、低毒、环保的新型杀菌剂。

参考文献:

- [1] 郝红燕,桑慧彤,吕山花,等. bZIP 转录因子提高植物抗逆性研究新进展[J]. 河南农业科学,2023,52(4):1-8.
- [2] 曹丽茹,马晨晨,庞芸芸,等. 玉米 bZIP 转录因子 ZmbZIP26 的分子特征、亚细胞定位及响应非生物胁迫的表达分析[J]. 华北农学报,2023,38(4):1-10.
- [3] 吕艳贞,崔凯伦,张昭,等. 转录因子 bZIP 调控种子发育与活力及植物非生物胁迫响应的研究进展[J]. 植物生理学报,2024,60(10):1502-1513.
- [4] 马博涛,伍国强,魏明. bZIP 转录因子在植物逆境胁迫响应和生长发育中的作用[J]. 生物技术通报,2024,40(9):148-160.
- [5] 张瑜,原淑佳,李瑞锋,等. 植物 bZIP 转录因子生物学功能研究进展[J]. 山西中医药大学学报,2023,24(2):221-225.
- [6] 张瑜,徐志超,季爱加,等. bZIP 转录因子调控植物次生代谢产物生物合成的研究进展[J]. 植物科学学报,2017,35(1):128-137.
- [7] JAKOBY M, WEISSHAAR B, DRÖGE-LASER W, et al. bZIP transcription factors in *Arabidopsis* [J]. Trends in Plant Science, 2002,7(3):106-111.
- [8] 李影,赵伟迪,杨敬华,等. 碱性亮氨酸拉链转录因子的翻译后修饰在植物响应非生物胁迫中的作用[J]. 生物工程学报,2024,40(1):53-62.
- [9] 王婷婷,曹树青,吴席,等. 拟南芥 35S:NAS2 载体构建和转基因株系的筛选[J]. 合肥工业大学学报(自然科学版),2024,47(3):417-421.
- [10] 韩明珍,周炼,王静,等. 转录因子在水稻干旱胁迫响应中的功能研究进展[J]. 广东农业科学,2024,51(6):128-144.
- [11] 李依雯,张先文. 参与非生物胁迫的水稻 bZIP 转录因子家族分析[J/OL]. 分子植物育种,2023:1-13. <https://kns.cnki.net/kcms2/detail/46.1068.S.20230629.1450.004.html>.
- [12] CHEN N, WANG L X, ZHONG J, et al. Genome-wide analysis of bZIP transcription factor family and its expression in graft healing of soapberry (*Sapindus mukorossi* Gaertn.) [J]. International Journal of Molecular Sciences,2025,26(10):4862.
- [13] LAMBOU K, TAG A, LASSAGNE A, et al. The bZIP transcription factor *BIP1* of the rice blast fungus is essential for infection and regulates a specific set of appressorium genes [J]. PLoS Pathogens,2024,20(1):e1011945.
- [14] QIN L G, GUO S H, LI A, et al. An effective strategy for identifying autogenous regulation of transcription factors in filamentous fungi [J]. Microbiology Spectrum,2023,11(6):e02347-e02323.
- [15] 崔荣秀,张议文,陈晓倩,等. 植物 bZIP 参与胁迫应答调控的最新研究进展[J]. 生物技术通报,2019,35(2):143-155.
- [16] 马浩,张丽敏,赵彦翔,等. 禾谷镰孢菌 bZIP 转录因子 Fg-MetR 的生物学功能[J]. 菌物学报,2025,44(4):32-46.
- [17] 朱倩. 4 个 bZIP 转录因子在稻瘟病菌生长发育及致病过程中的功能研究[D]. 南京:南京农业大学,2014.
- [18] 肖玉洁,李泽明,易鹏飞,等. 转录因子参与植物低温胁迫响应调控机理的研究进展[J]. 生物技术通报,2018,34(12):1-9.
- [19] 赵亚男,张会灵,张中华,等. 转录因子 HY5 在植物花青素合成中的调控作用[J]. 植物遗传资源学报,2022,23(3):670-677.

- [20] 王茂存,曹嘉伟,周贺,等.玉米大斑病菌转录因子基因 *St-bZIP9* 的克隆、表达分析及其下游靶基因的筛选[J]. 华北农学报,2023,38(5):158-165.
- [21] 姚权,郭源,魏丰园,等. bZIP 转录因子 *CfHac1* 参与调控果生刺盘孢菌的生长发育和致病力[J]. 菌物学报,2019,38(10):1643-1652.
- [22] 张金龙. 稻瘟病菌 bZIP 转录因子 *MoGcn4* 的生物学功能分析及化合物 *sporothriolide* 对稻瘟病菌的影响研究[D]. 南京:南京农业大学,2015.
- [23] LIU Y R, QU J S, WANG Y F, et al. bZIP transcription factor *UvATF21* mediates vegetative growth, conidiation, stress tolerance and is required for full virulence of rice false smut fungus *Ustilago-noidea vires*[J]. Rice Science,2023,30(1):50-57.
- [24] 赵同,张盛敏,曹杰,等. 橡胶草 bZIP 基因家族鉴定及胶乳高表达基因功能分析[J]. 南方农业学报,2025,56(9):2723-2735.
- [25] 韩聪,何禹畅,吴丽娟,等. 水稻碱性亮氨酸拉链(bZIP)蛋白家族功能研究进展[J]. 中国水稻科学,2023,37(4):436-448.
- [26] 刘玉兵,曹春信,张伟春,等. 转录因子 *HYS* 调控植物生长的生理机制[J/OL]. 分子植物育种,2023:1-10. <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20230907.0853.002>.
- [27] DE ASSIS L J, SILVA L P, BAYRAM O, et al. Carbon catabolite repression in filamentous fungi is regulated by phosphorylation of the transcription factor *CreA*[J]. mBio,2021,12(1):e03146-e03120.
- [28] YU H L, ZHANG J Y, SU L H, et al. *ChCpc1*, a bZIP transcription factor, coordinates amino acid synthesis and autophagy and modulates conidiation and virulence in *Cochliobolus heterostrophus*[J]. mBio,2025,16(8):e0084525.
- [29] YU H L, JIA W T, XIAO K Q, et al. The autophagy genes *ChATG4* and *ChATG8* are required for reproductive development, virulence, and septin assembly in *Cochliobolus heterostrophus*[J]. Phytopathology,2022,112(4):830-841.
- [30] AN P P, LIU T X, SHUI Z J, et al. Genome-wide identification and analysis of bZIP transcription factor gene family in broomcorn millet (*Panicum miliaceum* L.)[J]. Genes,2025,16(7):734.
- [31] LIU J Q, MA T, LIANG J X, et al. A core *Plasmopara viticola* effector attenuates the DNA-binding activity of bZIP transcription factor to compromise plant immunity[J]. The Plant Journal,2025,122(2):e70143.
- [32] 蒲茂霞. 番茄脱落酸信号关键基因 *ABI5* 在抗旱中的功能解析[D]. 南充:西华师范大学,2024.
- [33] 吴玉,沈永宝,史锋厚. 调控植物种子发育的转录因子研究进展[J]. 生物技术通报,2019,35(11):150-159.

(责任编辑:陈海霞)