

葡萄抗逆相关转录因子的研究进展

徐莉^{1,2*}, 谢祥恩¹, 陈毅群^{1,2#}

¹南雄市农业农村局, 广东 南雄

²南雄市乡村振兴服务中心, 广东 南雄

收稿日期: 2024年10月24日; 录用日期: 2024年12月27日; 发布日期: 2024年12月30日

摘要

葡萄是一种深受人们喜爱的水果。但其生长过程中却要遭受各种生物胁迫和非生物胁迫, 如病虫害、低温、干旱、盐碱等, 这些因素都成为了制约我国葡萄产业可持续发展的重要因素。本研究通过对WRKY、AP2/ERF、MYB、NAC和bZIP等转录因子家族在葡萄抗逆过程中的重要作用进行归纳, 为葡萄抗逆遗传改良及分子育种提供理论基础。

关键词

葡萄, 生物胁迫, 非生物胁迫, 转录因子

Research Advances of Transcription Factors in Grape Stress Resistance

Li Xu^{1,2*}, Xiangen Xie¹, Yiqun Chen^{1,2#}

¹Bureau of Agriculture and Rural Affairs of Nanxiong, Nanxiong Guangdong

²Nanxiong Rural Revitalization Service Center, Nanxiong Guangdong

Received: Oct. 24th, 2024; accepted: Dec. 27th, 2024; published: Dec. 30th, 2024

Abstract

Grape is a kind of fruit that is popular among people. But they are subjected to a variety of biological and abiotic stresses during their growth, such as pests, low temperature, drought, salt and alkali; these factors have become the important factors that restrict the sustainable development of China's grape industry. This study summarized the important role of WRKY, AP2/ERF, MYB, NAC and bZIP transcription factor family in the process of grape stress resistance; it provides the theoretical basis for genetic improvement and molecular breeding of grape stress resistance.

*第一作者。

#通讯作者。

文章引用: 徐莉, 谢祥恩, 陈毅群. 葡萄抗逆相关转录因子的研究进展[J]. 生物过程, 2024, 14(4): 235-241.

DOI: 10.12677/bp.2024.144029

Keywords

Grape, Biological Stress, Abiotic Stress, Transcription Factor

Copyright © 2024 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

葡萄是一种在全球范围内均有广泛种植的水果，它的果实既可以鲜食，也可以制成果干后食用，还能够加工成葡萄酒、葡萄果醋、葡萄果酱等多种产品，同时，其种子还可以在经过深加工提取之后转变成对人类健康有着极大促进作用的保健产品。葡萄是我国重要的农产品之一，其主要种植区为新疆、宁夏、甘肃等大陆性季风气候和温带干旱气候区，而葡萄本身的适应种植环境要求一般为夏季炎热干燥、冬季温和多雨，因此，气候环境便成为了制约我国葡萄产业可持续发展的重要因素之一。此外，我国大部分葡萄主产区种植的主栽品种为欧洲葡萄，虽然其具有高产的重要优良特性，但其也存在抗病性差的突出缺点，病害的发生极大的影响了葡萄果实的品质和产量。因此，对葡萄抗逆性的探究对于提高葡萄果实的产量和品种具有重要意义。植物在响应外界生物胁迫及非生物胁迫过程中，转录因子发挥着极其重要的作用[1]。转录因子作为基因时控表达的调控子，其发挥调控作用的模式包括通过其作用元件直接调节下游功能基因表达和通过调控其他转录因子对下游基因的表达进行调控两种重要模式。目前，研究人员在植物中共发现了 64 个重要的转录因子家族。在葡萄逆境应答中发挥重要作用的转录因子家族主要包括 WRKY、AP2/ERF、MYB、NAC 和 bZIP 等转录因子家族，本文主要针对上述主要转录因子家族在葡萄抗逆过程中的重要作用进行归纳，以期对葡萄抗逆育种提供相关参考。

2. WRKY 转录因子家族

2.1. WRKY 转录因子重要结构特征

在对葡萄的全基因组测序工作完成之后，经过生物信息学分析表明，葡萄基因组中共包含了 59 个 WRKY 转录因子家族成员[2]。作为植物中最大的转录因子家族之一，WRKY 转录因子最重要的结构特征是其 DNA 结合域中至少含有一个大约由 60 个高度保守的氨基酸构成的 WRKY 结构域，同时其 C 端还包含了锌指结构，而根据其所包含的保守结构域个数和种类可以将这 59 个成员分为 3 个大类，分别为包含 2 个 WRKY 结构域和锌指结构为 C2H2 的 GroupI、仅包含 1 个 WRKY 结构域和锌指结构为 C2H2 的 GroupII 以及同样仅包含 1 个 WRKY 结构域但锌指结构为 C2HC 的 GroupIII [3]。研究认为，WRKY 结构域和锌指结构是 WRKY 转录因子维持 DNA 结合功能的重要元件，其具有识别 W-box 序列的作用，同时还能够与靶基因启动子中的特定位点进行结合，从而发挥其调控作用[4]。

2.2. WRKY 转录因子在葡萄逆境应答中的作用

目前为止，WRKY 转录因子在调控葡萄逆境胁迫响应的研究已涵盖了生物胁迫和非生物胁迫。张洁等[5]在筛选出中国野生毛葡萄“商-24”这一对白粉病具有显著抗性的品种后发现，“商-24”中 *VqWRKY6* 能够与 *VqbZIP1* 进行互作达到促进活性氧积累的目的，从而减缓菌丝发育的进程，以增强其对白粉病的抗性。沈才琦[6]利用胶炭疽菌侵染葡萄叶片后进行转录组测序分析后挖掘出 *WRKY22* 作为重要的葡萄

抗炭疽病候选基因, 转入了葡萄 *WRKY22* 基因的过表达烟草相较于野生型烟草在被胶孢炭疽菌侵染后表现出更轻的病症, 进一步研究表明, 过表达葡萄 *WRKY22* 基因的烟草叶片中的同 MAPK 信号途径、SA 信号途径相关联的基因表达量出现了不同程度的上调, 说明葡萄 *WRKY22* 基因在抗炭疽病过程中发挥了重要的调控作用。张郎郎等[7]的研究表明, 过表达 *VaWRKY12* 的山葡萄愈伤经过低温处理后有大量的与参与 ROS 清除的 GST 基因和 POD 基因出现上调表达, 说明 *VaWRKY12* 增强植株抗寒性的方式可能会影响 ROS 的清除; 过表达 *VaWRKY14* 的拟南芥植株在干旱条件下抗氧化活性明显高于野生型植株, 说明 *VaWRKY14* 能够响应干旱胁迫。肖培连等[8]以抗盐葡萄品种 *Vidal Blanc* 为材料克隆获得了 *VvWRKY54* 基因, 并对植株进行耐盐性和耐寒性测定, 实时荧光定量 PCR 结果表明, 逆境胁迫能够诱导 *VvWRKY54* 上调表达。

3. AP2/ERF 转录因子家族

3.1. AP2/ERF 转录因子重要结构特征

AP2/ERF 是植物中所特有的转录因子超家族, 因其数量庞大研究人员根据其所包含的 AP2 保守结构域数量将其分为 3 个主要的家族(AP2、ERF、RAV)及 1 个额外的 Soloist 蛋白。AP2 家族可以根据其具有的 2 个 AP2 结构域的氨基酸序列及核定位序列的差异再细分为 AP2 和 ANT 两个亚族; 而 ERF 家族则仅包含 1 个 AP2 结构域, 因其能与某些蛋白的 GCC 元件进行特异性结合发挥响应生物胁迫作用而被广泛关注; RAV 家族因具有一个 AP2 结构域的同时还具有 1 个 B3 结构域而同时能够响应生物胁迫和非生物胁迫; 而 Soloist 蛋白虽然包含一个 AP2 结构域, 但通过比对后发现大部分 Soloist 蛋白都与 ERF 转录因子的其他成员亲缘关系较远。经过葡萄全基因组测序分析表明, 葡萄中共鉴定出 149 个 AP2/ERF 转录因子, 在响应不同逆境胁迫中发挥着重要的调控作用[9]。

3.2. WRKY 转录因子在葡萄逆境应答中的作用

王岚等[10]克隆获得山葡萄 *VaERF095* 基因, 对其进行不同胁迫处理后结果表明, 在进行 4℃低温处理 3 h 后, *VaERF095* 基因便出现显著上调表达, 在处理 12 h 后, 表达量达到峰值, 对其启动子序列进行分析后同样表明其含有 2 个低温响应元件(LTR), 说明山葡萄 *VaERF095* 是一个正向响应低温诱导的重要抗寒候选基因。高嘉沛等[11]用黑痘菌(*Elsinoë ampelina*)侵染葡萄叶片, 利用半定量和实时荧光定量 PCR 两种方法检测对 ERF 基因家族对病菌的响应, 结果表明, *VvERF12*、*VvERF17*、*VvERF21*、*VvERF33*、*VvERF35* 和 *VvERF47* 在半定量分析中表现出显著响应, 通过实时荧光定量 PCR 测定, 则 *VvERF12* 在处理 12 h 后便出现显著上调表达, 在处理 72 h 后仍然表现为显著上调表达, 因此推测 *VvERF12* 是响应黑痘菌侵染的重要候选基因。代瑛姿等[12]用不同浓度的外源 NaCl 处理野生型和过表达 *VvERF2* 的葡萄愈伤组织, 结果表明, 在外源 NaCl 处理下转基因愈伤组织的生长量能够基本保持稳定, 而野生型愈伤组织的生长量则下降了 82%, 同时, 经过 NaCl 处理的转基因愈伤组织的抗氧化酶活性也显著高于野生型, 推测 *VvERF2* 可能通过调控活性氧代谢平衡以达到提高细胞抗氧化水平的目的, 最终提高葡萄的耐盐性。王梦楠[13]研究表明葡萄叶片在接种灰霉菌后 *VaERF20* 基因会出现显著上调表达, 并且在 4 h 后达到峰值。将 *VaERF20* 基因导入拟南芥植株中形成转基因植株, 接种灰霉菌后的转基因植株在 SA 和 JA/ET 信号相关的防御基因的表达水平出现显著上调表达。

4. MYB 转录因子家族

4.1. MYB 转录因子重要结构特征

MYB 是植物中重要的转录因子家族, 因含有 DNA 结合结构域而可以与下游靶基因的启动子区域的

顺式作用元件进行结合,从而发挥对靶基因的调控作用。MYB 转录因子的重要结构特征是其 N 端所包含的由 R 结构组成的 MYB 结构域,而根据 R 结构的数量可以将 MYB 转录因子区分为 4 个亚家族,分别为含有 1 个 R1/2 或 R3 结构的 1R-MYB (MYB-related)亚家族、含有 R2 和 R3 结构各 1 个的 2R-MYB (R2R3-MYB)亚家族、含有 R1、R2、R3 结构各 1 个的 3R-MYB (R1R2R3-MYB)亚家族和含有 1 个 R1 结构、2 个 R2 结构、1 个 R1/2 结构的 4R-MYB 亚家族。目前为止,发现数量最多的 MYB 转录因子是 2R-MYB (R2R3-MYB)转录因子,在植物生长过程中参与了包括代谢及生长发育相关调控,同时对于外界逆境胁迫发挥着重要的响应作用。

4.2. MYB 转录因子在葡萄逆境应答中的作用

孙洋等[14]把“摩尔多瓦”葡萄作为实验材料进行 PCR 克隆,获得 *VvMYB4b* 基因序列,对其果实进行不同的外源胁迫处理,结果表明,在 0.3% NaCl 处理、PEG6000 处理、碧护处理和壳聚糖处理下,葡萄果实中的 *VvMYB4b* 基因均出现了不同程度的诱导表达,其中在 0.3% NaCl 处理下,6 h 便出现了表达峰值,其表达量显著高于对照组,而在壳聚糖的处理下 *VvMYB4b* 基因的表达峰值出现在 12 h,其表达量同样显著高于对照组,说明 *VvMYB4b* 基因能够响应 0.3% NaCl 处理和壳聚糖处理。侯鸿敏等[15]以华东葡萄抗白粉病株系“白河-35-1”为实验材料进行 PCR 克隆获得 *VpMYBR1* 基因,对不同抗性的葡萄株系进行白粉菌接种后,华东葡萄在接种 6 h 后的表达量是接种前表达量的 28 倍,呈现显著诱导表达,说明 *VpMYBR1* 基因是一个响应白粉菌侵染的重要抗病基因,对抗白粉病株系施以外源激素 SA 和 MeJA 处理,SA 的诱导表达峰值出现在 24 h,MeJA 的诱导表达峰值出现在 12 h,其表达量均达到初始表达量的 40-70 倍,说明 SA 途径和 MeJA 途径可能是 *VpMYBR1* 基因响应白粉病的重要途径。解振强[16]以“阳光玫瑰”葡萄为实验材料,利用 PCR 技术克隆获得 *VvMYB30* 基因,并将其转入拟南芥中进行过量表达,同时将野生型和过表达植株种子置于含 $125 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 的培养基中,在处理的第二天过表达株系便明显表现出较野生型萌发率高;而在另一组实验中,用 NaCl 溶液浇灌 20 d 的野生型和过表达株系,结果同样表明过表达株系存活率显著高于野生型,由此判断 *VvMYB30* 基因在葡萄响应盐胁迫过程中可能发挥着重要的作用。

5. NAC 转录因子家族

5.1. NAC 转录因子重要结构特征

植物中的 NAC 转录因子家族成员非常多,不同成员也因其结构的不同而在植物生长发育过程中发挥着不同的作用。NAC 转录因子家族所具有的典型结构特征是 N 端所包含的约 150 个氨基酸组成的 NAC 结构域,这一结构域还可以被区分为 A、B、C、D、E 五个亚结构域,其中 A、C、D 属于保守结构域,而 B、E 则属于可变结构域,这些结构域的主要功能是与 DNA 或者特异的蛋白进行结合[17]。NAC 转录因子 C 端一般包含有与转录激活或抑制作用的结构域,也有某些特殊的 NAC 转录因子 C 端所包含的是 α -螺旋跨膜结构。相较于其他转录因子家族,NAC 转录因子家族成员表现出了结构的多样性,如有些简单的 NAC 转录因子可能仅包含一个 NAC 结构域或者是两个串联的 NAC 结构域;而有些 NAC 转录因子在具有 N 端和 C 端的典型结构域的同时还包含了一段 NTE 末端延伸结构;还有部分 NAC 转录因子除包含了 N 端和 C 端的典型结构域之外还包含一段锌指结构[18]。目前为止,根据对葡萄全基因组的测定结果表明,葡萄 NAC 转录因子家族含有 74 个成员。

5.2. NAC 转录因子在葡萄逆境应答中的作用

王婉妮等[19]对三种抗旱葡萄砧木进行了干旱处理,结果表明 *VvNAC8* 在三种葡萄砧木中均出现了

不同程度的响应,其中砧木 110R 在进行干旱处理 15 天后的表达量达到峰值,砧木 1103P 在处理第 5 天、第 15 天和第 20 天的表达量均显著上升; *VvNAC17* 则是在砧木 110R 中呈现出显著上调表达; *VvNAC18* 在三种葡萄砧木中均是在干旱处理 20 天后出现显著上调表达, 并由此推测 NAC 转录因子是葡萄中响应干旱胁迫的重要候选基因。Zhu 等[20]对中国野生葡萄 *VpNAC1* 的研究表明, *VpNAC1* 可通过调节病程相关蛋白 PR1、PR2、PR4 和 PR5 来提高葡萄对白粉病菌的抗性, 转基因烟草对黑胫病菌的抗性也得到了提高, 说明 *VpNAC1* 在葡萄抗病响应过程中发挥了正向调控作用。朱自果等[21]将欧洲葡萄“粉红亚都蜜”作为实验材料进行研究, 结果表明, NAC 转录因子 *DRL1* 基因在不同的非生物胁迫处理下均呈现出显著的下调表达, 其中 4℃低温处理 6 小时后呈现显著下调表达, 干旱处理 1 小时后呈现出显著下调表达, 而将 *DRL1* 基因转入烟草中进行过表达的结果表明, 干旱处理 10 天后的转基因烟草成活率仅为野生型烟草的 1/4 左右, 说明 *DRL1* 基因是一个负向调控葡萄抗旱性的转录因子。徐美隆等[22]将山葡萄作为砧木进行耐寒基因的筛选, 通过转录组测序和实时荧光定量 PCR 检测共获得了 4 个 NAC 家族转录因子, 其中 3 个为上调表达基因, 1 个为下调表达基因, 说明 NAC 转录因子在葡萄抗寒性调控中扮演了重要的角色。

6. bZIP 转录因子家族

6.1. bZIP 转录因子重要结构特征

bZIP 转录因子是葡萄响应外界生物或非生物等逆境胁迫的重要转录因子。bZIP 转录因子在结构特征中最主要的特点是其 C 端所包含的 DNA 结合结构域和亮氨酸拉链结构区域, 这两个特征结构域紧密结合, DNA 结合结构域之后的亮氨酸拉链区域因每隔 7 个氨基酸便包含 1 个亮氨酸而得名。早在 2002 年 Jakoby 等[23]在鉴定拟南芥基因组中的 bZIP 转录因子时就将其区分为 10 个亚家族, 分别是 A、B、C、D、E、F、G、H、I 和 S。此后鉴定的多种植物 bZIP 转录因子也按照这一分类标准进行了划分, 其中也包括了葡萄, 而葡萄 bZIP 转录因子研究报道相对较多的属 A 亚族和 S 亚族, 其中 A 亚族成员可以通过与下游靶基因的启动子序列中所包含的 ACGT 顺式作用元件相结合的方式参与种子或组织在 ABA 信号途径的网络调控; S 亚族的 bZIP 转录因子成员发挥的主要作用则是病害防御, 同时也参与外界逆境胁迫应答。目前为止, 研究人员在葡萄基因组中共鉴定出 55 个 bZIP 转录因子[24]。

6.2. bZIP 转录因子在葡萄逆境应答中的作用

Tu 等[25]以“巨峰”葡萄为试验材料, 对其叶片进行干旱处理后进行转录组测定, 并从转录组测序结果中筛选出葡萄抗旱关键候选基因 *VvbZIP30*, 将 *VvbZIP30* 基因分别进行异源转化和同源转化, 结果表明, 转 *VvbZIP30* 拟南芥植株的抗渗透胁迫能力显著强于野生型植株, 转入葡萄中进行过表达后, 转基因植株的木质素出现了显著沉积, 其抗旱性同样得到增强, 说明 *VvbZIP30* 的作用机理可能是通过激活木质素合成相关基因的大量表达达到积累木质素的目的, 同时调控干旱胁迫相关基因的表达以提高葡萄的抗旱能力。Gao 等[26]研究表明, 葡萄 bZIP 转录因子家族中 *VvbZIP37* 和 *VvbZIP16* 受白粉菌侵染后呈现显著诱导表达, 有 15 个葡萄 bZIP 转录因子在高盐胁迫下呈现上调表达, 10 个葡萄 bZIP 转录因子在干旱胁迫下呈现上调表达, 其中有 6 个葡萄 bZIP 转录因子同时响应高盐胁迫和干旱胁迫, 说明葡萄 bZIP 转录因子在响应生物胁迫和非生物胁迫过程中都发挥着重要作用。Tu 等[27]研究表明来自 K 亚族的 bZIP 转录因子 *VvbZIP36* 基因在拟南芥中过表达后可显著提高拟南芥各个时期对干旱胁迫的抗性, 对不同时期的拟南芥进行生理生化指标测定也表明, *VvbZIP36* 基因提高植物抗旱性的作用机理是通过调控相关基因以减少水分流失, 另一方面, *VvbZIP36* 基因还能够对抗氧化酶相关基因的表达进行调控, 以达到清楚 ROS 的目的, 保护植物组织中的各类膜活性。

7. 展望

随着社会的不断发展,人们对生活品质的要求也不断提升,就葡萄而言,人们追求葡萄美味的同时还对其营养价值有了更高的要求,而传统的育种方式已经难以满足大众的需求了。目前,借助于转录组测序技术已挖掘了大量葡萄抗逆基因,对这些基因的探究主要目的是培育出果实品质优良且抗逆性良好的葡萄品种。其中,有关葡萄 WRKY、AP2/ERF、MYB、NAC 和 bZIP 等转录因子家族在葡萄生长过程中响应生物胁迫和非生物胁迫的研究已取得较大研究进展,但多数研究仍停留在基因的表达层面,未对其调控机制进行深入的探究,同时值得关注的是,转录因子对于葡萄响应逆境胁迫的过程同时存在正向调控和负向调控,在对相关文献的整理表明,研究者们多将注意力集中于正向调控因子的研究,对于负向调控因子的研究相对较为匮乏。随着基因编辑技术的不断发展,对于负向调控因子的基因敲除可增加实验的可信度,同时也为分子育种提供新的思路。植物转基因技术正处于迅速发展阶段,关于葡萄转录因子功能的研究已不再停留在拟南芥、烟草等异源模式植物的探究,而是逐步建立起了葡萄遗传转化体系,这也为系统的鉴定和探究葡萄抗逆转录因子的重要功能奠定了良好的基础。

参考文献

- [1] 胡雅丹,伍国强,刘晨,等. MYB 转录因子在调控植物响应逆境胁迫中的作用[J]. 生物技术通报, 2024, 40(6): 5-22.
- [2] 李晋圆,李莉娟,宋晶晶,等. 葡萄 VvWRKY70 基因生物信息学及表达特性分析[J]. 山西农业科学, 2023, 51(9): 1034-1041.
- [3] 朱丹,马倩,郝杰,等. 葡萄 WRKY 家族蛋白在非生物胁迫中的功能探讨[J]. 生物技术通报, 2016, 32(10): 77-83.
- [4] 叶红,王斌,任飞,等. 园艺植物 WRKY 基因功能研究进展[J]. 广东农业科学, 2023, 50(9): 68-78.
- [5] 张洁,姜长岳,王跃进. 中国野生毛葡萄转录因子 Vq WRKY6 与 Vqb ZIP1 互作调控抗白粉病功能分析[J]. 中国农业科学, 2022, 55(23): 4626-4639.
- [6] 沈才琦. 葡萄抗炭疽病转录组分析及 WRKY22 功能初步验证[D]: [硕士学位论文]. 北京: 中国农业科学院, 2022.
- [7] Zhang, L., Cheng, J., Sun, X., Zhao, T., Li, M., Wang, Q., et al. (2018) Overexpression of VaWRKY14 Increases Drought Tolerance in Arabidopsis by Modulating the Expression of Stress-Related Genes. *Plant Cell Reports*, 37, 1159-1172. <https://doi.org/10.1007/s00299-018-2302-9>
- [8] 肖培连,吕晓彤,侯丽霞,等. 葡萄 WRKY54 基因克隆及表达特性分析[J]. 核农学报, 2017, 31(1): 21-28.
- [9] Licausi, F., Giorgi, F.M., Zenoni, S., Osti, F., Pezzotti, M. and Perata, P. (2010) Genomic and Transcriptomic Analysis of the AP2/ERF Superfamily in *Vitis vinifera*. *BMC Genomics*, 11, Article No. 719. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-11-719>
- [10] 王岚,许建韧. 山葡萄 VaERF095 基因表达及其启动子功能分析[J]. 南方农业学报, 2024, 55(1): 37-46.
- [11] 高嘉沛,林仕钰,张景怡. 葡萄黑痘菌感染应答中 ERF 转录因子的基因表达分析[J]. 江西农业, 2020, 2(4): 126-127.
- [12] 代璞姿,郭宏扬,杨志峰,等. 葡萄转录因子 VvERF2 耐盐功能鉴定[J]. 中国农业科学, 2024, 57(2): 336-348.
- [13] 王梦楠. 中国野生山葡萄转录因子 VaERF20 克隆与功能研究[D]: [硕士学位论文]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2018.
- [14] 孙洋,王超霞,田淑芬,等. "摩尔多瓦"葡萄 MYB4b 基因克隆鉴定及表达分析[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2022(3): 8-15.
- [15] 侯鸿敏,王浩,殷向静,等. 华东葡萄抗白粉病 VpMYBR1 基因表达与功能分析[J]. 中国农业科学, 2013, 46(7): 1408-1418.
- [16] 解振强,许桓瑜,黄金霞,等. 葡萄 MYB 转录因子基因 VvMYB30 的克隆及其耐盐性分析[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2024(1): 20-27.
- [17] 陈倩,游双梅,邢乐华,等. 果树 NAC 转录因子的研究进展[J]. 分子植物育种, 2021, 19(19): 6396-6405.
- [18] 刘惠玲,江炳玉,张静,等. 植物 NAC 转录因子的研究进展[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2024, 53(6): 742-753.

- [19] 王婉妮, 孟凡君, 贾若一, 等. 干旱胁迫下三种抗旱葡萄砧木 NAC 基因表达分析[J]. 分子植物育种, 2022, 20(13): 4261-4269.
- [20] Zhu, Z., Shi, J., He, M., Cao, J. and Wang, Y. (2012) Isolation and Functional Characterization of a Transcription Factor VpNAC1 from Chinese Wild *Vitis pseudoreticulata*. *Biotechnology Letters*, **34**, 1335-1342. <https://doi.org/10.1007/s10529-012-0890-y>
- [21] 朱自果, 阴启忠, 张庆田, 等. 欧洲葡萄“粉红亚都蜜”NAC 基因 DRL1 负向调节植物抗旱性[J]. 园艺学报, 2020, 47(12): 2290-2300.
- [22] 徐美隆, 王毅, 牛锐敏, 等. 山葡萄砧木提高葡萄耐寒性的转录调控研究[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2024(3): 22-29.
- [23] Jakoby, M., Weisshaar, B., Dröge-Laser, W., Vicente-Carbajosa, J., Tiedemann, J., Kroj, T., *et al.* (2002) bZIP Transcription Factors in Arabidopsis. *Trends in Plant Science*, **7**, 106-111. [https://doi.org/10.1016/s1360-1385\(01\)02223-3](https://doi.org/10.1016/s1360-1385(01)02223-3)
- [24] Liu, J., Chen, N., Chen, F., Cai, B., Dal Santo, S., Tornielli, G.B., *et al.* (2014) Genome-Wide Analysis and Expression Profile of the bZIP Transcription Factor Gene Family in Grapevine (*Vitis vinifera*). *BMC Genomics*, **15**, Article No. 281. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-281>
- [25] Tu, M., Wang, X., Huang, L., Guo, R., Zhang, H., Cai, J., *et al.* (2016) Expression of a Grape bZIP Transcription Factor, VqbZIP39, in Transgenic Arabidopsis Thaliana Confers Tolerance of Multiple Abiotic Stresses. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, **125**, 537-551. <https://doi.org/10.1007/s11240-016-0969-6>
- [26] Gao, M., Zhang, H., Guo, C., Cheng, C., Guo, R., Mao, L., *et al.* (2014) Evolutionary and Expression Analyses of Basic Zipper Transcription Factors in the Highly Homozygous Model Grape PN40024 (*Vitis vinifera* L.). *Plant Molecular Biology Reporter*, **32**, 1085-1102. <https://doi.org/10.1007/s11105-014-0723-3>
- [27] Tu, M., Wang, X., Zhu, Y., Wang, D., Zhang, X., Cui, Y., *et al.* (2018) VlbZIP30 of Grapevine Functions in Dehydration Tolerance via the Abscisic Acid Core Signaling Pathway. *Horticulture Research*, **5**, Article No. 49. <https://doi.org/10.1038/s41438-018-0054-x>