

植物C2H2锌指蛋白响应盐胁迫的研究进展

任 凡

长江大学园艺园林学院, 湖北 荆州

收稿日期: 2025年12月8日; 录用日期: 2026年1月1日; 发布日期: 2026年1月13日

摘 要

土壤盐渍化是影响农林业资源生产力的主要原因之一, 盐胁迫主要通过引发离子危害、渗透胁迫和次生胁迫等方式, 对植物的生产发育、产量、代谢等方面产生严重的迫害。在长期的自然选择过程中, 植物形成了多层次的适应逆境胁迫机制, 包括清除活性氧、调节信号激素、维持细胞内离子平衡、参与激素传导等。本文综述盐胁迫对植物的影响、植物对盐胁迫的响应, 锌指蛋白转录因子、并着重分析有关植物C2H2锌指蛋白的耐盐方面机理和相关基因的分子研究进展, 为改善盐碱地现状和耐盐育种提供一定的参考。

关键词

C2H2, 盐胁迫, 耐盐机理, 分子基因, 研究进展

Research Progress on the Response of Plant C2H2 Zinc Finger Protein to Salt Stress

Fan Ren

College of Horticulture and Landscape Architecture, Yangtze University, Jingzhou Hubei

Received: December 8, 2025; accepted: January 1, 2026; published: January 13, 2026

Abstract

Soil salinization is one of the main reasons affecting the productivity of agricultural and forestry resources. Salt stress mainly causes serious harm to the production and development, yield, metabolism and cellular structure of plants by triggering ionic hazards, osmotic stress and secondary stress. During the long-term process of natural selection, plants have developed multi-level mechanisms to adapt to adverse stress, including eliminating reactive oxygen species, regulating signal hormones, maintaining intracellular ion balance, and participating in hormone conduction. This article reviews the effects of salt stress on plants, the responses of plants to salt stress, zinc finger protein

transcription factors, and focuses on analyzing the mechanism of salt tolerance of plant C2H2 zinc finger protein and the molecular research progress of related genes, providing certain references for improving the current situation of saline-alkali land and salt-tolerant breeding.

Keywords

C2H2, Salt Stress, Salt Tolerance Mechanism, Molecular Genes, Research Progress

Copyright © 2026 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

在植物生长过程中,随着极端环境的频繁变动,环境网络变得复杂多变,出现了很多对植物生长构成严峻挑战的不良现象,这些导致植物生长受到限制,他们被称为植物逆境胁迫,可以分为生物胁迫和非生物胁迫[1]。植物生长被迫的承受高温、盐碱、干旱等被称为非生物胁迫[2]。其中盐胁迫对植物影响非常严重,据统计全球盐渍化土地约为9亿公顷土地,约占全球土地的20%,占全球灌溉耕地总量的一半,是当前全球农业生产面临的巨大挑战,严重制约了农业的生产[3]。土壤中高浓度的盐分使土壤溶液渗透压升高,引起植物生理干旱,严重时还会导致水分从根细胞外渗,使植物萎蔫甚至是死亡,并且由于Na⁺的竞争,植物对钾、磷和其他营养元素吸收减少,磷转运受到阻碍,从而影响植物的生长发育[4]。

2. 盐胁迫对植物的影响

2.1. 盐胁迫对植物生长发育和产量的影响

一般来说,植物可以忍耐土壤中含盐量在0.2%以下的轻微盐胁迫,但当土壤中盐含量的浓度大于0.3%时,植物正常的生长就会遭到不同强度的伤害,而且植物受到盐胁迫时最初的现象就是植物生长遭受到抑制[5]。科学结果已证明不同种类小麦吸胀后的种子经不同浓度的氯化钠(NaCl)水溶液处理后,各个品种的萌发率有明显差异,只是由于品种间耐盐性的不同,在低盐浓度下根部对盐害反应比较灵敏而在高盐浓度下地上部对盐害比较灵敏[6]。盐胁迫可以通过改变种子的生理活性而对种子萌发产生负面影响,如盐胁迫可以通过降低拟南芥种子中磷酸酶的活性来抑制拟南芥种子的萌发[7]。此外,盐胁迫对植物产量及其组成有显著影响,如高盐土壤导致了作物生物量、叶面积、产量、茎长和根长的减少[8]。

2.2. 盐胁迫对植物代谢的影响

盐胁迫对植物光合作用、呼吸作用、体内有机物的合成和代谢等过程有很多负面的影响[9]。光合作用是绿色植物在生长发育过程中最重要的生物学过程,而且这个过程对盐胁迫非常敏感[10]。盐胁迫条件下,植物组织或器官会严重缺水,此时植物会通过关闭气孔的方式来降低自身的蒸腾作用,蒸腾作用作用的降低会使叶绿体遭受伤害、叶绿素被降解,部分与光合作用相关的酶的活性会变低或失活,从而直接或间接影响到光合作用,导致光合作用的能力降低[11]。盐胁迫还可通过阻碍蒸腾作用,降低气孔孔隙导电性,使绿色植物与外界环境之间的气体交换变得困难,进而降低其光合速率。实验发现耐盐性较高的小麦品种在盐胁迫下其可溶性蛋白质的含量增多,这表明了耐盐性较好的小麦可以通过增加体内可溶性蛋白质的浓度来缓解一定程度的盐胁迫[12]。

2.3. 盐胁迫对植物其他方面的影响

除了对植物生长发育、作物产量和代谢产生影响外,盐胁迫还可以对植物细胞的结构和功能进行损害。盐胁迫作用下植物会吸收过量的盐离子,这些盐离子在降低植物吸收水分能力的同时也会通过破坏细胞质膜来增大质膜的过氧化作用,使植物细胞膜脂或膜蛋白受到破坏且降低细胞内超氧化物歧化酶(SOD)活性,从而使细胞内活性氧自由基的浓度增加、质膜透性增大,细胞膜结构受到破坏,细胞膜功能遭到损害,从而对植物生长产生负面影响[13]。有实验发现杨树叶片中MDA含量会随着盐胁迫浓度的增加呈先减少再增加的现象,说明一定含量的盐胁迫会使其叶片细胞膜脂过氧化,破坏叶片中膜体系,阻碍胡杨生长最终导致其死亡[14]。

3. 植物对土壤中盐胁迫的响应

3.1. 产生氧化应激反应

活性氧(ROS)作为应激因子反应信号,可被病原体感染、高盐、低温、高温胁迫等多种环境胁迫和非生物胁迫快速诱导[15]。活性氧物质在植物内的存在状态一般有超氧阴离子、过氧化氢和羟基自由基等,其主要产生部位在质外体、内质网、过氧化物酶体和叶绿体[16]。拟南芥 *AtCIPK8* 蛋白激酶突变体对盐处理的敏感度比较高,盐胁迫下过表达 *AtCIPK8* 基因拟南芥的 K^+/Na^+ 比值高于野生型且 *AtCIPK8* 能通过调节细胞内离子平衡和活性氧(ROS)稳态来促进转基因植物的生长,提高植物耐盐性[17]。植物体中渗透胁迫诱导的气孔关闭和细胞质中高水平 Na^+ 的积累都损害了光合机制,使被吸收的光量超过了光合作用的需求量,从而导致了植物体中ROS的形成[18]。

3.2. 调节植物体内与盐胁迫相关激素

许多激素在植物对逆境胁迫的响应中起着关键性的作用。一些植物激素如乙烯、脱落酸(ABA)等植物激素被认为是应激反应激素;其他激素如赤霉素(GA)、油菜素类固醇(BRs)等被归类为生长促进激素[19]。ABA是最主要的应激性反应激素之一,在植物响应高盐应激防御过程中发挥着关键作用,它参与并主导了在盐分胁迫下植物的渗透压平衡、离子平衡以及对ROS的调节作用。作为一个许多生化过程的反应中心,ABA对复杂的生长发育和盐胁迫过程起到了连接和重新编程的作用,特别是在植物的渗透胁迫和植物的适应性信号级联方面。

GA是与植物生长密切相关的激素,也是一种参与减轻各种环境压力的植物激素,其在非生物胁迫的反应中的核心作用正变得越来越明显,它与非生物胁迫下植物的生长调节密切相关。GA积累量的降低增加了可溶性糖类和叶绿素浓度,最终提高了植物的耐盐性[20]。盐胁迫可显著诱导锌指转录因子 *GhPLATZ1* 在棉花中的表达且 *GhPLATZ1* 在拟南芥中的异位表达可以抑制 *ABI4* 的转录,有报道称 *ABI4* 调控GA分解代谢基因 *GA2ox7* 和ABA合成基因 *NCED6* 的转录,所以 *GhPLATZ1* 介导的盐胁迫萌发可能依赖于GA:ABA比值的调控[21]。

BRs是一种在植物体内广泛分布的自然生成的植物类固醇激素,被称作第六大类植物激素,其主要以偶联、游离或脂肪酸的形式存在。在盐胁迫等非生物胁迫下,BRs可促进种子萌发、花粉管生长、维管分化、质子泵激活、光合作用和繁殖[22]。BRs也可以增强抗渗透保护剂的含量和抗氧化剂,植物通过增加BRs的功能来实现对耐盐胁迫的响应,BRs也参与了盐度条件下的蛋白酶沉积可以通过一些有差异的BRs基因的表达以对抗盐度[23]。

4. 转录因子

转录因子是重要的分子开关,它能够通过和顺式功能元件特异性结合来启动并调控下游功能基因的

转录[24]。植物在生长繁殖过程中,除了对自身内一些特殊的信号响应之外还要对外界各种复杂的环境信号做出响应,这些信号能够刺激植物体内相应的转录因子结合特定的功能作用元件,来激活 RNA 聚合酶 II 对形成的复合物进行转录,从而启动相对应基因的表达,最后再通过表达产物来对各种信号做出应答[25]。植物中的转录因子一般可分为两类,一类是不需要特定刺激就能控制基因表达转录的非特异性转录因子,一类是可以选择特定基因来表达的特异型转录因子。此外,转录因子在控制植物的各种发育程序、协调任何遗传网络的作用方面发挥着重要作用。胁迫环境刺激下,与胁迫有关的某些转录因子会被大量激发表达,而与其相应的一些胁迫信号在传递的同时会被逐渐放大,以此来控制下游许多功能基因的表达,进而提高植物对胁迫条件的适应,提高自身抗逆性[26]。有科学研究已证明植物当中有不少和耐盐有关的转录因子,如 NAC、MYB、Cys2/His2 锌指蛋白、bZIP、WRKY 等[27]。

4.1. 植物锌指蛋白转录因子

锌是植物必需的营养元素,锌指蛋白因其具有指状结构特征且能结合锌离子而得名[28]。研究非洲爪蟾卵母细胞时发现了第一个控制基因转录的锌指蛋白转录因子,此后的二十几年中国内外学者对锌指的结构功能做了大量研究已在哺乳动物、酵母、病毒体内各种控制复制和转录的多种蛋白中发现这种锌指类结构基序[29]。据统计在酵母基因组中大约有个编码锌指蛋白的基因而哺乳动物有的基因编码锌指蛋白人类基因组中可能有将近的序列编码含有锌指基序的蛋白质人们已经从拟南芥、水稻、大豆、棉花等植物中克隆了许多编码锌指蛋白的基因并对其结构、分类及功能进行了研究[30]。

4.2. 植物 C2H2 锌指蛋白转录因子

4.2.1. C2H2 锌指蛋白转录因子的结构和分类

锌指蛋白(zinc Finger protein, ZFP)是植物中最大的转录因子之一[31],其重要特征主要以 Zn^{2+} 作为核心,结合半胱氨酸(C)和/或组氨酸(H)形成手指型结构,即锌指[32]。锌指蛋白根据结合锌离子的胱氨酸(cysteine, Cys)和组氨酸(histidine, His)残基的数量与顺序分为 C2H2 (Q 型)、C2C2、C2HC、C2C2C2C2 和 C2HCC2C2, C2H2、C8、C4HC3 和 CCCH 等类型[33],其中 C2H2 类研究最为深入,数量最多,是植物界关键的转录调控家族,它们与植物响应和抵抗逆境胁迫关系较为密切[34]。C2H2 型锌指蛋白根据其典型特征也称为 TFIIIA 型,其氨基酸结构模式一般是 Cys-X2~4-Cys-X3-Phe-X5-Leu-X2-His-X3~5-His (X: 任意氨基酸),包含两个反向平行的 β 发夹和一个 α 螺旋[35]。

随着情况不同, C2H2 锌指蛋白的分类方法也不同,但主要以第三种分类方式为主。首先根据锌指的数目及分布情况,大多数 C2H2 型锌指蛋白可以分为四种,即含有一个 C2H2 锌指结构的、含有三个 C2H2 锌指结构的、含多个 C2H2 锌指结构的及含有锌指结构成对间隔排列的这四种[36]。其次,根据 C 末端的保守序列不同,可以将 C2H2 型转录因子分为指形相关盒, FAR, ZIN, krüppel 相关性保守盒,痘病毒锌指, SCAN, BTB [37]。最后,依据保守结构域与锌指基序不同可以将 C2H2 型锌指蛋白分为 Q 型、M 型、Z 型和 C 型[38]。

4.2.2. C2H2 锌指蛋白与核酸的相互作用

C2H2 锌指蛋白作为真核生物中最大的转录因子家族之一,其核心功能依赖于核酸(主要为 DNA, 部分可与 RNA)的特异性相互作用。C2H2 型锌指蛋白通过其指状结构中的 α 螺旋与 DNA 碱基建立特异性相互作用,能够深入 DNA 双螺旋的大沟内部,从而实现稳定结合[39]。每个锌指结构以反向平行的方式与 DNA 序列结合,其 N 端区域靠近 DNA 链的 3'端,而 C 端区域则靠近 DNA 链的 5'端,所有碱基均通过特异性的氢键和范德华力与 α 螺旋中的关键残基识别,且识别位点集中在 DNA 的一条特定链上[40]。单个锌指通常识别 3~4 个碱基对,多个锌指结构域以串联方式排列,能够识别更长的序列、更特异性的

DNA 序列[41]。在矮牵牛中发现的 C2H2 锌指蛋白 ZPT2-2, 能够特异性识别两个含有“AGT”核心序列的 DNA 片段。该蛋白的每个锌指结构域可分别结合一个 AGT 基序, 实现序列特异性识别与结合。拟南芥中锌指蛋白 STZ 和 AZF2 都可以和具有 2 个 AGT 特定碱基序列结合, 有研究表明 STZ 与 AZF2 对 DNA 靶序列的识别, 要求序列中至少包含两个“A(G/C)T”核心基序。但这些核心基序两侧的碱基组成也会显著影响其与蛋白的结合亲和力与特异性[42]。目前, 关于植物 C2H2 锌指蛋白在其体内表达调控的具体分子机制, 相关研究仍较为有限, 并非所有该类蛋白均依赖与靶 DNA 序列的直接结合来实现其调控功能。

C2H2 锌指蛋白结合 RNA 的机制与 DNA 有着相似之处, 但也存在不同。C2H2 锌指结构域可能通过其指状结构的表面, 特异性识别这些 RNA 的高级结构特征, 而不仅仅是初级序列。RNA 聚合酶 I、II 和 III 分别由三类不同的通用转录因子介导其转录起始, 即 TFI、TFII 和 TFIII, 锌指蛋白属于 TFIII 型转录因子, 是真核生物中已发现种类最丰富且具有重要调控功能的核酸结合蛋白家族之一。已有人研究发现, 拟南芥 AtC3H14 是一种 CCCH 锌指蛋白, 可以参与调控细胞壁合成相关基因的 mRNA 的稳定性[43], 表明锌指蛋白在基因调控中有着多功能性的作用。

4.2.3. C2H2 锌指蛋白转录因子功能

真核生物基因表达的调控是分子生物学研究的热点与前沿, 真核生物的基因调控主要在转录水平上进行。而锌指蛋白正是作为真核生物中普遍存在的基因转录因子来调控的转录[44], 锌指蛋白通过与生物大分子如 DNA, RNA 来结合实现转录调控或通过蛋白间的连接直接调控基因转录, 所以 C2H2 型锌指蛋白质不仅参加转录调控, 同时还在 RNA 代谢以及其他生物活性中起到重要作用, 它参加的生命活动也十分广泛, 包括植物生长的所有过程以及植物的生物胁迫与非生物胁迫反应等。

C2H2 在植物激素信号转导、DNA 识别、RNA 结合、转录调控、生长发育、生物和非生物胁迫等生理生化过程中发挥重要作用[45]-[47], 如在生长发育方面, 从植物中克隆得到的一个 C2H2 锌指蛋白基因是 ZPT2-1, 能在矮牵牛花瓣中特异性表达[49]。在非生物胁迫方面, STZ 是在生物届中第一个耐盐胁迫的锌指蛋白转录因子, 在调控耐盐胁迫方面有关键作用[38][49][50], 能够降低酵母因缺失钙调磷酸酶导致的盐敏感性; 研究人员已在拟南芥、水稻、硬粒小麦、黄瓜、人参和番茄中分别鉴定出 176 [51]、189 [52]、122 [53]、101 [54]、115 [55]、99 [56]个 C2H2 型锌指蛋白基因, 它们主要参与植物生长发育以及非生物胁迫下基因的表达调控, 如把大豆锌指蛋白基因 SCOF-1 转入拟南芥和烟草转基因植株的抗盐能力会显著增强[57], 水稻锌指蛋白基因 OSISAPI 转入烟草, 转基因后代对高盐抗性增强[58]。

最早报道与抗逆有关的 C2H2 类 ZFP 基因来自拟南芥 STZ [59], 随后大量来自植物与抗逆性相关的 C2H2-ZFP 基因被发现和鉴定, 如拟南芥 AtZF1、AtZF2、AtZF3、ZAT10, 它们的表达水平在干旱、高盐或 ABA 处理下都有提高[60]; C2H2 型锌指蛋白也参与了水稻的寒冷胁迫、干旱胁迫、氧化胁迫和盐胁迫反应[61]; 小麦中发现一个新型的 C2H2 型锌指蛋白 TaZNF 编码基因, 转入拟南芥中转基因植株的抗盐性增强[62]; GIS 突变体相关基因 KINI 在盐胁迫和干旱胁迫下会受到诱导表达, ZFP5 增强了拟南芥对盐胁迫和渗透胁迫的抗性表达[63]; 以小盐芥为材料克隆出 ThZF1, 农杆菌转入拟南芥转基因植株会受到盐胁迫诱导表达[64]; 在野生多毛番茄中发现 C2H2 型锌指蛋白 ShZF1 基因通过构建过表达载体在盐胁迫、干旱胁迫和低温胁迫中抗性都有所提升[65]。这些研究表明, C2H2-ZFP 参与植物响应和抵抗逆境胁迫作用机制的复杂性, 所以去挖掘研究 C2H2 锌指蛋白, 探究其他基因的相关功能和调控机理等进行深入研究很有必要。

5. 展望

改良盐碱地不仅提高了农作物产量, 还能减少人口持续增长和耕地资源不断缩减带来的双重压力,

可以更好的促进现代农业的发展。尽管目前研究已明确相关植物 C2H2 锌指蛋白在盐胁迫响应中扮演了重要作用, 在植物生长发育和非生物胁迫方面有着重要作用, 但大多集中在拟南芥、矮牵牛、水稻、小麦等植物中, 其他植物研究进展较少, 这激励着研究人员们利用先进的技术继续对植物 C2H2 锌指蛋白做更深入的研究, 其复杂的调控性和其他植物耐盐的分子机制还需要继续挖掘, 将是未来植物抗逆基因工程中的一个主要研究方向。

参考文献

- [1] 陈刘平. 小麦 TaRING-H2 和 TaLHC 基因家族鉴定及 TaSDIR1 和 TaLHC86 的耐盐性分析[D]: [博士学位论文]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2023.
- [2] Lobell, D.B., Schlenker, W. and Costa-Roberts, J. (2011) Climate Trends and Global Crop Production since 1980. *Science*, **333**, 616-620. <https://doi.org/10.1126/science.1204531>
- [3] Velmurugan, A., Swarnam, P., Subramani, T., Meena, B. and Kaledhonkar, M.J. (2020) Water Demand and Salinity. In: *Desalination—Challenges and Opportunities*, IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.88095>
- [4] 齐琪, 马书荣, 徐维东. 盐胁迫对植物生长的影响及耐盐生理机制研究进展[J]. 分子植物育种, 2020, 18(8): 2741-2746.
- [5] 张淑红, 张恩平, 庞金安, 等. 植物耐盐性研究进展[J]. 北方园艺, 2000(5): 19-20.
- [6] 叶梅荣, 刘玉霞. NaCl 对吸胀后小麦种子发芽和幼苗生长的影响[J]. 安徽农业技术师范学院学报, 2000(2): 35-36.
- [7] Nasri, N., Maatallah, S., Kaddour, R. and Lachâal, M. (2016) Effect of Salinity on Arabidopsis Thaliana Seed Germination and Acid Phosphatase Activity. *Archives of Biological Sciences*, **68**, 17-23. <https://doi.org/10.2298/abs150620003n>
- [8] Ma, W., Cheng, Q., Li, L., et al. (2010) Effect of Slight Saline Water Irrigation on Soil Salinity and Yield of Crop. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, **26**, 73-80.
- [9] 唐都. 南疆幼龄枣树需肥规律及合理施肥量的研究[D]: [硕士学位论文]. 阿拉尔: 塔里木大学, 2014.
- [10] 史中飞. 外源褪黑素诱导黄瓜耐盐性的生理及分子机制研究[D]: [硕士学位论文]. 兰州: 西北师范大学, 2019.
- [11] Betzen, B.M., Smart, C.M., Maricle, K.L. and MariCle, B.R. (2019) Effects of Increasing Salinity on Photosynthesis and Plant Water Potential in Kansas Salt Marsh Species. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, **122**, 49-58. <https://doi.org/10.1660/062.122.0105>
- [12] 杨颖丽, 杨宁, 王莱, 等. 盐胁迫对小麦幼苗生理指标的影响[J]. 兰州大学学报: 自然科学版, 2007, 43(2): 29-34.
- [13] Flowers, T. and Yeo, A. (1995) Breeding for Salinity Resistance in Crop Plants: Where Next? *Australian Journal of Plant Physiology*, **22**, 875-884. <https://doi.org/10.1071/pp9950875>
- [14] 王利界, 周智彬, 常青, 等. 盐旱交叉胁迫对灰胡杨(*Populus pruinosa*)幼苗生长和生理生化特性的影响[J]. 生态学报, 2018, 38(19): 7026-7033.
- [15] Miller, G., Suzuki, N., Ciftci-Yilmaz, S. and Mittler, R. (2010) Reactive Oxygen Species Homeostasis and Signalling during Drought and Salinity Stresses. *Plant, Cell & Environment*, **33**, 453-467. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02041.x>
- [16] Apel, K. and Hirt, H. (2004) Reactive Oxygen Species: Metabolism, Oxidative Stress, and Signal Transduction. *Annual Review of Plant Biology*, **55**, 373-399. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701>
- [17] 朱云峰, 刘银弟, 谢青, 等. AtCIPK8 超表达增强拟南芥耐盐性[J]. 分子植物育种, 2022, 20(10): 3248-3256.
- [18] Asada, K. (2006) Production and Scavenging of Reactive Oxygen Species in Chloroplasts and Their Functions. *Plant Physiology*, **141**, 391-396. <https://doi.org/10.1104/pp.106.082040>
- [19] Verma, V., Ravindran, P. and Kumar, P.P. (2016) Plant Hormone-Mediated Regulation of Stress Responses. *BMC Plant Biology*, **16**, Article No. 86. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0771-y>
- [20] Zhou, J., Li, Z., Xiao, G., Zhai, M., Pan, X., Huang, R., et al. (2019) CYP71D8L as a Key Regulator Involved in Growth and Stress Response by Mediating Gibberellins Homeostasis in Rice. *Journal of Experimental Botany*, **71**, 1160-1170. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz491>
- [21] Shu, K., Chen, Q., Wu, Y., Liu, R., Zhang, H., Wang, P., et al. (2016) ABI4 Mediates Antagonistic Effects of Abscissic Acid and Gibberellins at Transcript and Protein Levels. *The Plant Journal*, **85**, 348-361. <https://doi.org/10.1111/tpj.13109>
- [22] 李钱峰, 鲁军, 余佳雯, 等. 油菜素内酯与脱落酸互作调控植物生长与抗逆的分子机制研究进展[J]. 植物生理学

- 报, 2018, 54(3): 370-378.
- [23] Rostami, M., Parast, B.M. and Golfam, R. (2015) The Effect of Different Levels of Salinity Stress on Some Physiological Characteristics of Saffron *Crocus sativus* L. *Zirāat va Fanāvar-i Zāfarān*, **3**, 193-179.
 - [24] Lopato, S., Bazanova, N., Morran, S., Milligan, A., Shirley, N. and Langridge, P. (2006) Isolation of Plant Transcription Factors Using a Modified Yeast One-Hybrid System. *Plant Methods*, **2**, Article No. 3. <https://doi.org/10.1186/1746-4811-2-3>
 - [25] Washburn, K.B., Davis, E.A. and Ackerman, S. (1997) Coactivators and TAFs of Transcription Activation in Wheat. *Plant Molecular Biology*, **35**, 1037-1043. <https://doi.org/10.1023/a:1005930118379>
 - [26] 桑新华, 吴忠义, 黄丛林, 等. 植物逆境抗性相关转录因子的研究进展[J]. 植物学报, 2004, 21(6): 700-708.
 - [27] Goldack, D., Lüking, I. and Yang, O. (2011) Plant Tolerance to Drought and Salinity: Stress Regulating Transcription Factors and Their Functional Significance in the Cellular Transcriptional Network. *Plant Cell Reports*, **30**, 1383-1391. <https://doi.org/10.1007/s00299-011-1068-0>
 - [28] 李禹欣, 李苗, 杜晓芬, 等. 谷子 SiSAP 基因家族的鉴定与表达分析[J]. 生物技术通报, 2025, 41(1): 143-156.
 - [29] 汪洋, 欧阳倩, 吕浩, 等. 锌转运蛋白家族在胰腺癌中的作用[J]. 基础医学与临床, 2024, 44(10): 1455-1459.
 - [30] 张思远. 大豆花叶病毒抗性相关基因功能研究及应用[D]: [硕士学位论文]. 扬州: 扬州大学, 2024.
 - [31] 李艳伟, 杨妍妍, 孙亚玲, 等. 基于转录组分析植物激素对洋葱鳞茎膨大发育的调控机制[J]. 生物技术通报, 2025, 41(2): 187-201.
 - [32] Natale, F., Spinelli, M., Rinaudo, M., Gulisano, W., Nifo Sarapochiello, I., Aceto, G., *et al.* (2024) Inhibition of zDHC7-Driven Protein S-Palmitoylation Prevents Cognitive Deficits in an Experimental Model of Alzheimer's Disease. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **121**, e2402604121. <https://doi.org/10.1073/pnas.2402604121>
 - [33] Huang, Y., Du, L., Wang, M., Ren, M., Yu, S. and Yang, Q. (2022) Multifaceted Roles of Zinc Finger Proteins in Regulating Various Agronomic Traits in Rice. *Frontiers in Plant Science*, **13**, Article ID: 974396. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.974396>
 - [34] 翟晨元, 李永龙, 李岩, 等. 草坪草抵御干旱胁迫生理和分子机制研究进展[J]. 北方园艺, 2024(21): 106-114.
 - [35] Sun, B., Zhao, Y., Shi, S., Yang, M. and Xiao, K. (2019) TaZFP1, a C2H2 Type-ZFP Gene of *T. aestivum*, Mediates Salt Stress Tolerance of Plants by Modulating Diverse Stress-Defensive Physiological Processes. *Plant Physiology and Biochemistry*, **136**, 127-142. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.01.014>
 - [36] Klug, A. and Schwabe, J.W.R. (1995) Zinc Fingers. *The FASEB Journal*, **9**, 597-604. <https://doi.org/10.1096/fasebj.9.8.7768350>
 - [37] 周畅, 李麓芸. C2H2 型锌指蛋白的研究进展[J]. 生命科学研究, 2004(3): 215-220.
 - [38] Ciftci-Yilmaz, S. and Mittler, R. (2008) The Zinc Finger Network of Plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*, **65**, 1150-1160. <https://doi.org/10.1007/s00018-007-7473-4>
 - [39] Rizkallah, R., Batsomboon, P., Dudley, G.B. and Hurt, M.M. (2015) Identification of the Oncogenic Kinase TOPK/PBK as a Master Mitotic Regulator of C2H2 Zinc Finger Proteins. *Oncotarget*, **6**, 1446-1461. <https://doi.org/10.18632/oncotarget.2735>
 - [40] Morita, M.T., Sakaguchi, K., Kiyose, S., Taira, K., Kato, T., Nakamura, M., *et al.* (2006) A C2H2-Type Zinc Finger Protein, SGR5, Is Involved in Early Events of Gravitropism in Arabidopsis Inflorescence Stems. *The Plant Journal*, **47**, 619-628. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313x.2006.02807.x>
 - [41] Anonymous (2017) Hormones—Adrenal Cortex Hormones; New Adrenal Cortex Hormones Findings from Eunice Kennedy Shriver National Institute of Child Health and Human Development Described (Genome-Wide Regulatory Roles of the C2H2-Type Zinc Finger Protein ZNF764 on the Glucocorticoid Receptor). *Science Letter*.
 - [42] Sakamoto, H., Maruyama, K., Sakuma, Y., Meshi, T., Iwabuchi, M., Shinozaki, K., *et al.* (2004) Arabidopsis Cys2/His2-Type Zinc-Finger Proteins Function as Transcription Repressors under Drought, Cold, and High-Salinity Stress Conditions. *Plant Physiology*, **136**, 2734-2746. <https://doi.org/10.1104/pp.104.046599>
 - [43] Kim, W., Kim, J., Ko, J., Kang, H., Kim, J. and Han, K. (2014) AtC3H14, a Plant-Specific Tandem CCCH Zinc-Finger Protein, Binds to Its Target mRNAs in a Sequence-Specific Manner and Affects Cell Elongation in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, **80**, 772-784. <https://doi.org/10.1111/tpj.12667>
 - [44] 郑光明, 孙建华, 宋秋月. 结直肠癌组织中锌指蛋白 139 (znf139)的表达及临床意义研究[J]. 现代检验医学杂志, 2022, 37(4): 107-111, 168.
 - [45] Zhang, A., Liu, D., Hua, C., Yan, A., Liu, B., Wu, M., *et al.* (2016) The Arabidopsis Gene Zinc Finger Protein 3 (ZFP3) Is Involved in Salt Stress and Osmotic Stress Response. *PLOS ONE*, **11**, e0168367. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0168367>

- [46] 王彬, 陈敏氢, 林亮, 等. 植物干旱胁迫的信号通路及相关转录因子研究进展[J]. 西北植物学报, 2020, 40(10): 1792-1806.
- [47] 徐晓东, 张国斌, 李林倩, 等. 拟南芥 C2H2 型转录因子 AtIDD5 结构和功能的生物信息学分析[J]. 西南农业学报, 2023, 36(11): 2319-2328.
- [48] Shuai, Y., Feng, G., Yang, Z., Liu, Q., Han, J., Xu, X., *et al.* (2022) Genome-Wide Identification of C2H2-Type Zinc Finger Gene Family Members and Their Expression during Abiotic Stress Responses in Orchardgrass (*Dactylis glomerata*). *Genome*, **65**, 189-203. <https://doi.org/10.1139/gen-2020-0201>
- [49] Yin, M., Wang, Y., Zhang, L., Li, J., Quan, W., Yang, L., *et al.* (2017) The Arabidopsis Cys2/His2 Zinc Finger Transcription Factor ZAT18 Is a Positive Regulator of Plant Tolerance to Drought Stress. *Journal of Experimental Botany*, **68**, 2991-3005. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx157>
- [50] Schmitges, F.W., Radovani, E., Najafabadi, H.S., Barazandeh, M., Campitelli, L.F., Yin, Y., *et al.* (2016) Multiparameter Functional Diversity of Human C2H2 Zinc Finger Proteins. *Genome Research*, **26**, 1742-1752. <https://doi.org/10.1101/gr.209643.116>
- [51] Puentes-Romero, A.C., González, S.A., González-Villanueva, E., Figueroa, C.R. and Ruiz-Lara, S. (2022) AtZAT4, a C2H2-Type Zinc Finger Transcription Factor from Arabidopsis Thaliana, Is Involved in Pollen and Seed Development. *Plants*, **11**, Article No. 1974. <https://doi.org/10.3390/plants11151974>
- [52] Agarwal, P., Arora, R., Ray, S., Singh, A.K., Singh, V.P., Takatsui, H., *et al.* (2007) Genome-Wide Identification of C2H2 Zinc-Finger Gene Family in Rice and Their Phylogeny and Expression Analysis. *Plant Molecular Biology*, **65**, 467-485. <https://doi.org/10.1007/s11103-007-9199-y>
- [53] Faraji, S., Rasouli, S.H. and Kazemitabar, S.K. (2018) Genome-Wide Exploration of C2H2 Zinc Finger Family in Durum Wheat (*Triticum turgidum* Ssp. Durum): Insights into the Roles in Biological Processes Especially Stress Response. *BioMetals*, **31**, 1019-1042. <https://doi.org/10.1007/s10534-018-0146-y>
- [54] Chen, Y., Wang, G., Pan, J., Wen, H., Du, H., Sun, J., *et al.* (2020) Comprehensive Genomic Analysis and Expression Profiling of the C2H2 Zinc Finger Protein Family under Abiotic Stresses in Cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Genes*, **11**, Article No. 171. <https://doi.org/10.3390/genes11020171>
- [55] Jiang, Y., Liu, L., Pan, Z., Zhao, M., Zhu, L., Han, Y., *et al.* (2022) Genome-Wide Analysis of the C2H2 Zinc Finger Protein Gene Family and Its Response to Salt Stress in Ginseng, *Panax Ginseng* Meyer. *Scientific Reports*, **12**, Article No. 10165. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-14357-w>
- [56] Zhao, T., Wu, T., Zhang, J., Wang, Z., Pei, T., Yang, H., *et al.* (2020) Genome-Wide Analyses of the Genetic Screening of C2H2-Type Zinc Finger Transcription Factors and Abiotic and Biotic Stress Responses in Tomato (*Solanum lycopersicum*) Based on RNA-Seq Data. *Frontiers in Genetics*, **11**, Article No. 540. <https://doi.org/10.3389/fgene.2020.00540>
- [57] 宋冰. 大豆 C2H2 型锌指蛋白基因 SCTF-1、STF-2、STF-3 的克隆及功能分析[D]: [博士学位论文]. 长春: 吉林农业大学, 2012.
- [58] Mukhopadhyay, S., Mandal, S.K., Bhaduri, S. and Armstrong, W.H. (2004) Manganese Clusters with Relevance to Photosystem II. *Chemical Reviews*, **104**, 3981-4026. <https://doi.org/10.1002/chin.200447268>
- [59] Lippuner, V., Cyert, M.S. and Gasser, C.S. (1996) Two Classes of Plant cDNA Clones Differentially Complement Yeast Calcineurin Mutants and Increase Salt Tolerance of Wild-Type Yeast. *Journal of Biological Chemistry*, **271**, 12859-12866. <https://doi.org/10.1074/jbc.271.22.12859>
- [60] Sakamoto, H., Araki, T., Meshi, T. and Iwabuchi, M. (2000) Expression of a Subset of the Arabidopsis Cys2/His2-Type Zinc-Finger Protein Gene Family under Water Stress. *Gene*, **248**, 23-32. [https://doi.org/10.1016/S0378-1119\(00\)00133-5](https://doi.org/10.1016/S0378-1119(00)00133-5)
- [61] Huang, J., Sun, S., Xu, D., Yang, X., Bao, Y., Wang, Z., *et al.* (2009) Increased Tolerance of Rice to Cold, Drought and Oxidative Stresses Mediated by the Overexpression of a Gene That Encodes the Zinc Finger Protein ZFP245. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, **389**, 556-561. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2009.09.032>
- [62] Ma, X., Liang, W., Gu, P. and Huang, Z. (2016) Salt Tolerance Function of the Novel C2H2-Type Zinc Finger Protein TaZNF in Wheat. *Plant Physiology and Biochemistry*, **106**, 129-140. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.04.033>
- [63] 刘冬冬. 锌指蛋白 gis 和 zfp5 响应非生物胁迫的分子机理研究[D]: [硕士学位论文]. 杭州: 浙江大学, 2019.
- [64] 许守明. 小盐芥 C2H2 类锌指蛋白基因 ThZF1 的克隆及其功能研究[D]: [博士学位论文]. 北京: 中国农业大学, 2005.
- [65] 田静. 番茄抗逆相关基因 ShZFP1 的克隆与功能分析[D]: [硕士学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2014.