

Trihelix 转录因子家族研究进展

向小雪, 娄红梅, 杨庆玲 (重庆大学, 重庆 400044)

摘要 Trihelix 转录因子家族基因在光响应和植物形态建成, 如花、萼片、气孔、表皮毛、胚胎和种子发育等不同生长发育过程, 以及在病害、盐胁迫、干旱胁迫和低温胁迫等生物胁迫和非生物胁迫响应等过程中都扮演重要角色。从结构特征、生物学功能及逆境胁迫和激素的响应等方面对 Trihelix 转录因子家族进行综述, 以期加深研究者对 Trihelix 转录因子家族的理解, 进而促进 Trihelix 转录因子家族基因功能研究的开展。

关键词 Trihelix; 转录因子; 结构特征; 功能; 胁迫响应

中图分类号 Q943.2 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2022)06-0007-05

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2022.06.002

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Research Progress of Trihelix Transcription Factor Family

XIANG Xiao-xue, LOU Hong-mei, YANG Qing-ling (Chongqing University, Chongqing 400044)

Abstract Trihelix transcription factor family genes are established in light response and plant morphology, such as flower, sepal, stomata, epidermal hair, embryo and seed development and other different growth and development processes, as well as in diseases, salt stress, drought stress, and low temperature stress. Both stress and abiotic stress response process play an important role. This article mainly analyzes the Trihelix transcription factor family from the aspects of structural characteristics, biological functions, and response to adversity stress and hormones, in order to deepen researchers' understanding of the Trihelix transcription factor family and promote the development of studies on the gene function of the Trihelix transcription factor family.

Key words Trihelix; Transcription factor; Structural characteristics; Function; Stress response

Trihelix 转录因子家族也被称为 GT 因子家族^[1], 是含有 3 个串联的螺旋(螺旋-环-螺旋-环-螺旋)的能特异地与 DNA 序列上的光应答元件 GT 元件结合的 DNA 结合结构域。Trihelix 家族基因仅在拟南芥和水稻中研究得比较多且相对深入。在拟南芥基因组中有转录因子 GT-1、GT-2、GT-

3 和 NISIP1 样蛋白等 29 个成员属于三螺旋蛋白家族^[2], 在水稻中鉴定出 41 个 Trihelix 蛋白^[3]。在许多其他物种中也鉴定出了 Trihelix 蛋白(表 1), 但大都停留在生物信息学分析的层面, 缺乏对具体 Trihelix 家族成员的深入研究。

表 1 鉴定出的 Trihelix 蛋白
Table 1 Trihelix proteins identified

序号 No.	物种 Species	学名 Scientific name	Trihelix 蛋白数量 Trihelix protein quantity	参考文献 Reference
1	拟南芥	<i>Arabidopsis thaliana</i>	29	[2]
2	水稻	<i>Oryza sativa</i> L.	41	[3]
3	大豆	<i>Glycine max</i>	63	[4]
4	番茄	<i>Lycopersicon esculentum</i>	36	[5]
5	菊花	<i>Chrysanthemum morfolium</i>	20	[6]
6	毛果杨	<i>Populus trichocarpa</i>	56	[7]
7	茶	<i>Camellia sinensis</i>	10	[8]
8	白菜型油菜	<i>Brassica rapa</i>	52	[9]
9	二穗短柄草	<i>Brachypodium distachyon</i>	27	[10]
10	陆地棉	<i>Gossypium hirsutum</i>	102	[11]
11	亚洲棉	<i>Gossypium arboreum</i>	52	[12]
12	雷蒙德氏棉	<i>Gossypium raimondi</i>	51	[12]
13	毛竹	<i>Phyllostachys edulis</i>	35	[13]
14	苦荞	<i>Fagopyrum tataricum</i>	31	[14]
15	小麦	<i>Triticum aestivum</i> L.	94	[10]
16	链毛杆菌	<i>M. truncatula</i>	38	[15]

研究者在动物中也检测到了 Trihelix 蛋白, 说明 Trihelix 蛋白可能并不是植物所特有的蛋白。最近, 在链毛杆菌(*M. truncatula*)基因组中发现了 38 个三螺旋基因。干旱、盐和 ABA 处理能显著诱导 *MtGT19*、*MtGT20*、*MtGT22* 和 *MtGT33*

基因的表达, 说明链毛杆菌 MtGT 在非生物胁迫的响应中非常重要。

1 Trihelix 蛋白结构特点及分类

Trihelix 转录因子具有能够特异结合光响应所需的 GT 元件的保守的三螺旋(螺旋-环-螺旋-环-螺旋)结构域^[16]。这些功能域的氨基酸序列具有高度一致性, 且在不同成员家

族间有很强的保守性,一般以 1 或 2 个的形式存在于 Trihelix 蛋白的 N 端或 C 端。最先被发现的 Trihelix 转录因子亚家族是 GT-1 和 GT-2 亚家族,通过进化树分析,GT-1 和 GT-2 亚家族的同源性相较于其他亚家族也是最近的^[17]。但是由于 GT-1 和 GT-2 亚家族基因内部的氨基酸序列存在差异,因此 GT-1 和 GT-2 亚家族基因的功能也不尽相同。

SH4 亚家族相比其他亚家族的 Trihelix 结构域较长^[18],

但是其他亚家族蛋白在保守的功能结构域下游均存在一个第 4 α -螺旋结构。这可能与靶基因序列的结合相关,表明 SH4 亚家族蛋白较长的 Trihelix 结构域可能充当此角色。

Trihelix 家族蛋白可根据 GT 蛋白结构域的保守的氨基酸和 DNA 结合域的数目,分为 GT-1、GT-2、SH4、GT γ 和 SIP1 5 个亚家族^[17]。各个 Trihelix 亚家族蛋白结构特点见表 2。

表 2 Trihelix 转录因子亚家族蛋白结构特点

Table 2 Trihelix transcription factor subfamily protein structure characteristics

序号 No.	Trihelix 亚家族 Trihelix subfamily	N 端 Trihelix 结构域 N-terminal Trihelix domain	第 4 α 螺 旋结构域 4 th alpha helix domain	中央 α 螺 旋结构域 Central alpha helix domain	C 端长的 α - 螺旋结构域 C-terminal long α -helical domain	第三个 酸残基 Third amino acid residue
1	GT-1	有 1 个	有 1 个	无	有 1 个	色氨酸残基
2	GT-2	有 2 个	有 2 个	有 1 个	无	C 端色氨酸残基,N 端苯丙氨酸残基
3	SH4	有 1 个	无	无	有 1 个	色氨酸残基
4	GT γ	有 1 个	有 1 个	无	有 1 个	苯丙氨酸残基
5	SIP1	有 1 个	有 1 个	无	有 1 个	异亮氨酸残基

2 Trihelix 家族基因的功能

Trihelix 家族基因在参与光调控、植物形态建成以及对生物和非生物胁迫应答等方面发挥着重要的作用。Trihelix

转录因子 GT-1 和 GT-2 两个亚家族大多数成员与光响应有关, Trihelix 家族基因的功能见表 3。

表 3 Trihelix 家族基因的功能

Table 3 Functions of Trihelix family genes

序号 No.	物种 Species	基因 Gene	功能 Functions	参考文献 Reference
1	拟南芥	GT-1	光诱导	[19]
2	拟南芥	GT-4	光诱导	[19]
3	水稻	RML1	光抑制	[20]
4	豌豆	DF1	光抑制	[16]
5	大豆	GmGT-2	光抑制	[21]
6	拟南芥	At5g63420	早期的胚胎发生	[22]
7	水稻	LOC_0s02g3610	早期的胚胎发生	[22]
8	水稻	SH4	落粒性丧失,影响种子的离层发育	[23-25]
9	拟南芥	ASIL1	幼苗胚胎性状的负调控因子,维持种子灌浆的精确时间控制	[26]
10	拟南芥	ASIL2	早期胚胎发育	[27-28]
11	拟南芥	PETAL LOSS (PTL)	抑制启动萼片之间的生长,控制萼片边缘的大小,并且 PTL 功能缺失会导致花瓣数量减少	[29]
12	番茄	SIGT11	在花器官的分型和花特性的维持中发挥作用	[30]
13	拟南芥	GT-2-LIKE1 (GTL1)	毛状体发育、气孔发育调控、缺失突变增强了植株的抗旱能力、抑制根毛生长	[31-32]
14	杨树	PtaGTL1	调节气孔发育和植物水分利用	[33-34]
15	拟南芥	At3g10030	缺失突变可以导致植株矮化,叶片卷曲并呈现淡绿色	[35]
16	水稻	Os02g33610	单碱基突变的 gry79 突变体叶绿体发育受阻	[36]
17	番茄	ShGT-1	超表达后转基因植株出现矮化表型,如节间变短、叶片变小等	[37]

由表 3 可知,拟南芥中 GT-1 和 GT-4 能够被光诱导表达,而水稻 RML1、豌豆 DF1 和大豆 GmGT-2 却被光抑制表达,表明 Trihelix 家族基因参与光响应的模式不仅有正反馈调节,还与负反馈调节有关。

拟南芥中 At5g63420 和水稻中 LOC_0s02g3610 基因参与早期的胚胎发生,并且水稻 SH4 基因功能的缺失,导致落粒性丧失,影响种子的离层发育,说明 Trihelix 家族基因在胚胎发育和种子离层发育中有重要功能。

拟南芥中一个主要的三螺旋蛋白组因其与烟草 SIP1 相似而被称为 ASIL 因子。ASIL1 基因是种子鼓粒期的关键调控子。ASIL1 特异地识别与 G-box 重叠且与 2S 启动子的 RY 重复序列非常接近的 GT 原件。此外,ASIL1 不仅有助于维持种子灌浆的精确时间控制,而且是幼苗胚胎性状的负调控因子。在胚胎早期成熟时 MicroRNA 在一定程度上识别拟南芥 Trihelix 转录因子 6b-interacting protein 1-like1 (ASIL1)、ASIL2 和组蛋白脱乙酰酶 HDA6/SIL1。目前已知

ASL1 和 HDA6/SIL1 均可在萌发后阻止胚胎成熟基因的表达,这是首次表明它们在胚胎发生过程中发挥作用。拟南芥中 ASL1 和 ASL2 密切相关,ASL1 和 ASL2 被鉴定为可能是 MicroRNA 合成酶 DICER-LIKE1 下游的部分冗余早期成熟抑制因子。asl1-1 和 dcl1-15 突变体中上调的基因存在重叠,支持了这一结论。在种子植物中发现了 ASL2 的同源性,表明它们在成熟过程中的作用可能是保守的。

拟南芥中 *PETAL LOSS (PTL)* 基因能抑制启动萼片之间的生长,控制萼片边缘的大小,并且 *PTL* 功能缺失会导致花瓣数量减少。而番茄 *SIGT11* 在花器官的分型和花特性的维持中发挥作用。番茄 *SIGT11* 在花的早期表达,并且在花发育后期与雄蕊和心皮相对应的原基位置表达更加特异。RNAi 沉默 *SIGT11* 的 slf 突变体的果柄状雄蕊表明 *SIGT11* 在第 3 轮的 B 功能活性中是必需的。slf 中花分生组织的终止失败和花的逆转发生说明部分 C 功能需要 *SIGT11* 在第 4 轮活性。此外,在更高的温度下,slf 突变体的缺陷显著增强,花瓣转变为萼片,雄蕊全部消失,第 4 轮异位芽/花分生组织出现的频率增加,表明 *SIGT11* 参与了 3 个内部花轮的发育。Trihelix 家族基因在萼片、花瓣和雄蕊等花器官的发育过程中扮演重要角色。

拟南芥中 *GT-2-LIKE1 (GTL1)* 直接结合 RSL4 启动子,并调节其表达以抑制根毛的生长。此外,*GTL1* 参与毛状体发育、气孔发育调控并且缺失突变增强了植株的抗旱能力。 Ca^{2+} /CaM 与 *GTL1* 蛋白 N 端三螺旋 DNA 结合域 (*GTLIN*) 的第二螺旋的相互作用破坏了 *GTLIN* 的疏水核并变构抑制第三个螺旋与 SDD1 启动子对接,导致渗透应激诱导的 Ca^{2+} /SDD1 表达的 CaM 依赖的去抑制。这导致了依赖性抑制气孔发育的反应。可见 Trihelix 家族基因在毛状体发育、根毛发育、气孔发育以及叶绿体发育等植物形态建成中发挥不可或缺的作用。

表 5 Trihelix 家族基因与非生物胁迫应答

Table 5 Trihelix family genes and abiotic stress response

序号 No.	物种 Species	基因 Gene	干旱处理 Drought treatment	高盐 High salt treatment	寒冷 Cold treatment	ABA 处理 ABA treatment	参考文献 Reference
1	拟南芥	<i>GT-4</i>	未知	诱导	未知	未知	[44]
2	茶	<i>CsGT1-3</i> 、 <i>CsGT2-1</i>	未知	诱导	未知	未知	[8]
3	黄瓜	<i>CsGT-3b</i>	未知	诱导	未知	未知	[45]
4	番茄	<i>SICGT</i>	诱导	未知	诱导	诱导	[46]
5	刺槐	<i>PatTHs</i>	诱导	诱导	诱导	未知	[43]
6	草莓	<i>FaGT-2-like</i>	抑制	抑制	抑制	抑制	[47]
7	拟南芥	<i>GmGT-2A</i> 、 <i>GmGT-2B</i>	诱导	诱导	诱导	诱导	[48]
8	拟南芥	<i>AtGTL1</i>	诱导	未知	未知	未知	[49]
9	白杨树	<i>PTaGTL1</i>	诱导	未知	未知	未知	[7]
10	拟南芥	<i>AtGT2L</i>	未知	诱导	诱导	诱导	[7]
11	陆地棉	<i>GT-2</i>	诱导	未知	未知	未知	[11]
12	小麦	<i>TaGT2L1</i>	诱导	未知	未知	未知	[50]
13	水稻	<i>OsGTγ-2</i>	未知	诱导	诱导	诱导	[51]
14	油菜	<i>BnSIP1-1</i>	未知	诱导	未知	诱导	[52]
15	拟南芥	<i>AST1</i>	未知	诱导	未知	未知	[53]
16	小麦	<i>TaGT</i>	抑制	抑制	抑制	抑制	[10]
17	二穗短柄草	<i>BdGT</i>	抑制	抑制	抑制	抑制	[10]

3 Trihelix 基因家族成员与胁迫应答

大多数 Trihelix 基因家族成员广泛参与植物生物胁迫和非生物胁迫应答过程,但相关研究主要集中在 *GT-1*、*GT-2*、*GTγ* 及 *SIP1* 亚家族,而几乎没有 *SH4* 亚家族基因在非生物胁迫方面的研究。

3.1 Trihelix 基因家族成员与生物胁迫应答 在生物胁迫应答方面,Trihelix 基因家族成员的研究非常有限。仅有 *GT-1*、*GT-2*、*GTγ* 以及 *SH4* 4 个亚家族极少数家族成员的相关研究,目前还没有 *SIP1* 亚家族在生物胁迫上的研究(表 4)。

表 4 Trihelix 家族基因与生物胁迫应答

Table 4 Trihelix family genes and biological stress response

序号 No.	物种 Species	病原菌 Pathogen	基因 Gene	表达量 Expression	参考文献 Reference
1	拟南芥	丁香假单胞菌	<i>AtGT-3b</i>	诱导	[38]
2	水稻	稻瘟病菌	<i>OsRML1</i>	诱导	[20]
3	小麦	小麦条锈菌 小种 CYR32	<i>TuGTγ-3</i>	诱导	[39]
4	拟南芥	细菌	<i>GTL1</i>	诱导	[40]
5	拟南芥	农杆菌	<i>VFP3</i> 、 <i>VFP5</i>	诱导	[41]
6	拟南芥	强致病菌	<i>ASR3</i>	抑制	[42]

综上所述,Trihelix 家族基因在应对生物胁迫时,*AtGT-3b*、*OsRML1* 和 *TuGTγ-3* 作为正调控因子被病原菌诱导表达,而 *SH4* 亚家族基因 *ASR3* 在强致病菌感染时作为负调控因子降低植株抗病性。这个现象是否与 *SH4* 亚家族基因的特殊结构有关值得探究。

3.2 Trihelix 家族基因与非生物胁迫应答 刺槐 (*Pogostemon cablin*) 大多数 *PatTHs* 是由茉莉酸甲酯 (MeJA) 诱导的^[43]。在盐、干旱和寒冷等非生物胁迫条件下,所有 *PatTH* 都会对至少一种胁迫做出反应。干旱、盐和脱落酸 (ABA) 处理能显著诱导某些 Trihelix 基因的表达^[15],说明 Trihelix 家族基因在非生物胁迫响应中发挥重要作用(表 5)。

在参与干旱、低温、盐害等非生物胁迫的响应时,GT-2 亚家族基因比 GT-1 和 GT γ 亚家族基因更加突出。多种非生物胁迫均能诱导大豆 GT-2 亚家族基因 *GmGT-2A* 和 *GmGT-2B* 的表达^[48]。

水稻 *OsGT γ* 家族成员 *OsGT γ -2* 直接与 *OsRAV2* 启动子中盐诱导的关键元件 GT-1 (GAAAAA) 元件相互作用。高盐和 ABA 诱导 *OsGT γ -2* 表达。在高盐胁迫下 *OsGT γ -2* 超表达株系 (*PZmUbi::OsGT γ -2*) 种子萌发率、幼苗生长和存活率均得到提高。而敲除系 *osgt γ -2* 则表现出盐胁迫的高敏感性表型。高盐处理下,在 *PZmUbi::OsGT γ -2* 株系和 *osgt γ -2* 植物中观察到不同的 Na⁺ 和 K⁺ 捕集模式。此外,*OsGT γ -2* 直接与负责离子转运 *OsHKT2* 基因的启动子相互作用。这些结果表明 *OsGT γ -2* 是参与水稻中响应盐胁迫的一个重要正调节因子^[51]。

拟南芥中 *AST1* (*Arabidopsis SIP1 clade Trihelix1*) 的表达受渗透胁迫和盐胁迫的诱导。在 *AST1* 调控基因的启动子中发现了与 *AST1* 结合的高度保守的 AGAG-box 序列 ([A/G][G/A][A/T]GAGAG 序列)。*AST1* 通过调控胁迫响应基因进而产生生理变化,最终提高了转基因植株盐和渗透的耐受性^[53]。过表达番茄三螺旋转录因子 GT-1 亚家族基因 *ShCIGT* 增强了番茄的耐寒性和耐旱性^[46]。

绝大多数 *Trihelix* 基因家族成员在低温、干旱、高盐和 ABA 等非生物胁迫中被激活。但是草莓所有 *FaGT-2-like* 基因表达都可以被高盐、干旱、低温和 ABA 的处理所抑制,而且大多数的小麦 *TaGT* 和二穗短柄草 *BdGT* 基因的表达被低温、高盐、ABA 和 PEG 处理下调,表明 *TaGT* 和 *BdGT* 基因对非生物胁迫作出负面反应。

Trihelix 家族基因通过结合一些 GT 元件,调节胁迫响应基因 (*MYB74/75*、*DREB2A*、*LTP4*、*CBF2*、*RD29A*、*ERD10*、*BnERD15*、*BnERD15*、*BnLEA1*、*BnNHX1*、*BnHKT*、*SOS1*、*ABF4* 和 *CBL1* 等基因) 的表达,以降低丙二醛、过氧化氢含量并提高活性氧清除酶活性以此增强植株的抗旱性;与此同时,减少活性氧、Na²⁺ 的积累、气孔的孔径、脂质过氧化反应、细胞死亡和失水率,并增加脯氨酸含量和活性氧清除能力,最终提高了高盐胁迫的耐受性,表明 *Trihelix* 家族基因在调控植物对干旱、低温、高盐和 ABA 处理的响应中具有强大的功能。

4 小结与展望

Trihelix 家族基因因结合光响应的 GT 元件而被发现,早期的研究仅仅局限于与光诱导的关系。后来证实 *Trihelix* 家族基因不仅参与植物毛状体生长、萼片、花器官、气孔、胚胎、种子以及离层等形态建成,还参与病害、低温、干旱以及高盐等生物胁迫和非生物胁迫应答^[54-56]。

随着研究的深入,*Trihelix* 家族基因功能研究取得了很大的进展,但是目前对 *Trihelix* 家族基因的研究还不够全面;且绝大部分研究仍然局限于拟南芥、水稻中,而对于其他物种中的 *Trihelix* 转录因子家族基因少有涉及。此外,大多数研究结果仅证明 *Trihelix* 转录因子具有调控抗逆的能力,但缺乏对 *Trihelix* 家族基因的上游调控基因、*Trihelix* 蛋白所识

别的顺式作用元件、*Trihelix* 蛋白调控的下游靶基因及靶基因调控的生理生化反应途径等调控网络的深入研究。因此,深入研究 *Trihelix* 家族基因的功能,不仅可以加深对 *Trihelix* 家族基因功能的认识,而且对理解植物生长发育调控机制和胁迫应答机制具有重要的理论意义,并为农作物的遗传改良奠定坚实的理论基础。

参考文献

- [1] 关秋玲,陈焕新,张毅,等.植物 GT 元件和 GT 因子的研究进展[J].遗传,2009,31(2):123-130.
- [2] GUO A Y, CHEN X, GAO G, et al. plantTFDB: A comprehensive plant transcription factor database [J]. Nucleic Acids Res, 2007, 36 (S1): D966-D969.
- [3] LI J M, ZHANG M H, SUN J, et al. Genome-wide characterization and identification of trihelix transcription factor and expression profiling in response to abiotic stresses in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Int J Mol Sci, 2019, 20(2): 1-24.
- [4] OSORIO M B, BÜCKER-NETO L, CASTILHOS G, et al. Identification and *in silico* characterization of soybean trihelix-GT and bHLH transcription factors involved in stress responses [J]. Genet Mol Biol, 2012, 35(S1): 233-246.
- [5] YU C Y, CAI X F, YE Z B, et al. Genome-wide identification and expression profiling analysis of trihelix gene family in tomato [J]. Biochem Biophys Res Commun, 2015, 468(4): 653-659.
- [6] SONG A P, WU D, FAN Q Q, et al. Transcriptome-wide identification and expression profiling analysis of Chrysanthemum trihelix transcription factors [J]. Int J Mol Sci, 2016, 17(2): 1-13.
- [7] WANG Z C, LIU Q G, WANG H Z, et al. Comprehensive analysis of trihelix genes and their expression under biotic and abiotic stresses in *Populus trichocarpa* [J]. Sci Rep, 2016, 6: 1-15.
- [8] LI H, HUANG W, LIU Z W, et al. Trihelix family transcription factors in tea plant (*Camellia sinensis*): Identification, classification, and expression profiles response to abiotic stress [J]. Acta Physiol Plant, 2017, 39(10): 1-11.
- [9] WANG W L, WU P, LIU T K, et al. Genome-wide analysis and expression divergence of the Trihelix family in *Brassica rapa*: Insight into the evolutionary patterns in plants [J]. Sci Rep, 2017, 7(1): 1-15.
- [10] WANG C W, WANG Y, PAN Q, et al. Comparison of Trihelix transcription factors between wheat and *Brachypodium distachyon* at genome-wide [J]. BMC Genomics, 2019, 20(1): 1-14.
- [11] MAGWANGA R O, KIRUNGU J N, LU P, et al. Genome wide identification of the trihelix transcription factors and overexpression of Gh_A05G2067 (GT-2), a novel gene contributing to increased drought and salt stresses tolerance in cotton [J]. Physiol Plant, 2019, 167(3): 447-464.
- [12] MO H J, WANG L L, MA S Y, et al. Transcriptome profiling of *Gossypium arboreum* during fiber initiation and the genome-wide identification of trihelix transcription factors [J]. Gene, 2019, 709: 36-47.
- [13] CHENG X R, XIONG R, YAN H W, et al. The trihelix family of transcription factors: Functional and evolutionary analysis in Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) [J]. BMC Plant Biol, 2019, 19(1): 1-20.
- [14] MA Z T, LIU M Y, SUN W J, et al. Genome-wide identification and expression analysis of the trihelix transcription factor family in tartary wheat (*Fagopyrum tataricum*) [J]. BMC Plant Biol, 2019, 19(1): 1-15.
- [15] LIU X Q, ZHANG H, MA L, et al. Genome-wide identification and expression profiling analysis of the trihelix gene family under abiotic stresses in *Medicago truncatula* [J]. Genes (Basel), 2020, 11(11): 1-18.
- [16] NAGANO Y, INABA T, FURUHASHI H, et al. Trihelix DNA-binding protein with specificities for two distinct cis-elements [J]. J Biol Chem, 2001, 276(25): 22238-22243.
- [17] KAPLAN-LEVY N R, BREWER P B, QUON T, et al. The trihelix family of transcription factors-light, stress and development [J]. Trends in Plant Sci, 2012, 17(3): 163-171.
- [18] KUHN R M, CASPAR T, DEHESH K, et al. DNA binding factor GT-2 from *Arabidopsis* [J]. Plant Mol Biol, 1993, 23(2): 337-348.
- [19] LE GOURRIERE J, LI Y F, ZHOU D X. Transcriptional activation by *Arabidopsis* GT-1 may be through interaction with TFIIA-TBP-TATA complex [J]. Plant J, 1999, 18(6): 663-668.
- [20] WANG R, HONG G F, HAN B. Transcript abundance of m11, encoding a putative GT1-like factor in rice, is up-regulated by *Magnaporthe grisea* and down-regulated by light [J]. Gene, 2004, 324: 105-115.
- [21] O'GRADY K, GOEKJIAN V H, NAIM C J, et al. The transcript abundance of *GmGT-2*, a new member of the GT-2 family of transcription factors from

- soybean, is down-regulated by light in a phytochrome-dependent manner [J]. *Plant Mol Biol*, 2001, 47(3): 367-378.
- [22] TZAFRIR I, PENA-MURALLA R, DICKERMAN A, et al. Identification of genes required for embryo development in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2004, 135(3): 1206-1220.
- [23] LI C B, ZHOU A L, SANG T. Rice domestication by reducing shattering [J]. *Science*, 2006, 311(5769): 1936-1939.
- [24] LIN Z W, GRIFFITH M E, LI X R, et al. Origin of seed shattering in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Planta*, 2007, 226(1): 11-20.
- [25] WIN T K, YAMAGATA Y, DOI K, et al. A single base change explains the independent origin and selection for the nonshattering gene in African rice domestication [J]. *New Phytol*, 2017, 213(4): 1925-1935.
- [26] GAO M J, LI X, LUI H, et al. ASIL1 is required for proper timing of seed filling in *Arabidopsis* [J]. *Plant Signal Behav*, 2011, 6(12): 1886-1888.
- [27] WILLMANN M R, MEHALICK A J, PACKER R L, et al. MicroRNAs regulate the timing of embryo maturation in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2011, 155(4): 1871-1884.
- [28] BARR M S, WILLMANN M R, JENIK P D. Is there a role for trihelix transcription factors in embryo maturation? [J]. *Plant Signal Behav*, 2012, 7(2): 205-209.
- [29] QUON T, LAMPUGNANI E R, SMYTH D R. PETAL LOSS and ROXY1 interact to limit growth within and between sepals but to promote petal initiation in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8(152): 1-37.
- [30] YANG L L, QI S L, TOUQUEER A, et al. SGT11 controls floral organ patterning and floral determinacy in tomato [J]. *BMC Plant Biol*, 2020, 20(1): 1-14.
- [31] BREUER C, MOROHASHI K, KAWAMURA A, et al. Transcriptional repression of the APC/C activator CCS52A1 promotes active termination of cell growth [J]. *EMBO J*, 2012, 31(24): 4488-4501.
- [32] SHIBATA M, BREUER C, KAWAMURA A, et al. GTL1 and DF1 regulate root hair growth through transcriptional repression of *ROOT HAIR DEFECTIVE 6-LIKE 4* in *Arabidopsis* [J]. *Development*, 2018, 145(3): 1-11.
- [33] WENG H, YOO C Y, GOSNEY M J, et al. Poplar GTL1 is a Ca²⁺/calmodulin-binding transcription factor that functions in plant water use efficiency and drought tolerance [J]. *PLoS One*, 2012, 7(3): 1-10.
- [34] YOO C Y, MANO N, FINKLER A, et al. A Ca²⁺/CaM-regulated transcriptional switch modulates stomatal development in response to water deficit [J]. *Sci Rep*, 2019, 9: 1-15.
- [35] KUROMORI T, WADA T, KAMIYA A, et al. A trial of phenome analysis using 4000 Ds-insertional mutants in gene-coding regions of *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2006, 47(4): 640-651.
- [36] WAN C M, LI C M, MA X Z, et al. GRY79 encoding a putative metallo-β-lactamase-trihelix chimera is involved in chloroplast development at early seedling stage of rice [J]. *Plant Cell Rep*, 2015, 34(8): 1353-1363.
- [37] 宋露露. 番茄逆境响应基因 *ShGT-1* 的功能鉴定及调控机制解析 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2017.
- [38] PARK H C, KIM M L, KANG Y H, et al. Pathogen- and NaCl-induced expression of the SCaM-4 promoter is mediated in part by a GT-1 box that interacts with a GT-1-like transcription factor [J]. *Plant Physiol*, 2004, 135(4): 2150-2161.
- [39] 佚名. 转录因子基因 *TuGTγ-3* 参与乌拉尔图小麦对条锈病的抗性 [J]. *遗传*, 2016, 38(12): 1090-1101.
- [40] VÖLZ R, KIM S K, MI J N, et al. The Trihelix transcription factor GT2-like 1 (GTL1) promotes salicylic acid metabolism, and regulates bacterial-triggered immunity [J]. *PLoS Genet*, 2018, 14(10): 1-22.
- [41] GARCÍA-CANO E, MAGORÍ S, SUN Q, et al. Interaction of *Arabidopsis* trihelix-domain transcription factors VFP3 and VFP5 with *Agrobacterium* virulence protein VirF [J]. *PLoS One*, 2015, 10(11): 1-23.
- [42] TRIPTI, KUMAR A, USMANI Z, et al. Biochar and flyash inoculated with plant growth promoting rhizobacteria act as potential biofertilizer for luxuriant growth and yield of tomato plant [J]. *J Environ Manage*, 2016, 190: 20-27.
- [43] LI J R, CHEN X Z, ZHOU X X, et al. Identification of trihelix transcription factors in *Pogostemon cablin* reveals PatGT-1 negatively regulates patchoulol biosynthesis [J]. *J.OL*. *Ind Crops Prod*, 2021, 161[2021-01-17]. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2020.113182>.
- [44] WANG X H, LI Q T, CHEN H W, et al. Trihelix transcription factor GT-4 mediates salt tolerance via interaction with TEM2 in *Arabidopsis* [J]. *BMC Plant Biol*, 2014, 14(1): 1-14.
- [45] WANG L W, HE M W, GUO S R, et al. NaCl stress induces CsSAMs gene expression in *Cucumis sativus* by mediating the binding of CsGT-3b to the GT-1 element within the CsSAMs promoter [J]. *Planta*, 2017, 245(5): 889-908.
- [46] YU C Y, SONG L L, SONG J W, et al. ShCIGT, a Trihelix family gene, mediates cold and drought tolerance by interacting with SnRK1 in tomato [J]. *Plant Sci*, 2018, 270: 140-149.
- [47] FENG C, SONG X, TANG H R. Molecular cloning and expression analysis of *GT-2-like* genes in strawberry [J]. *J.3 Biotech*, 2019, 9(3): 1-10.
- [48] XIE Z M, ZOU H F, LEI G, et al. Soybean Trihelix transcription factors GmGT-2A and GmGT-2B improve plant tolerance to abiotic stresses in transgenic *Arabidopsis* [J]. *PLoS One*, 2009, 4(9): 1-14.
- [49] YOO C Y, PENCE H E, JIN J B, et al. The *Arabidopsis* GTL1 transcription factor regulates water use efficiency and drought tolerance by modulating stomatal density via transrepression of SDD1 [J]. *Plant Cell*, 2010, 22(12): 4128-4141.
- [50] ZHENG X, LIU H P, JI H T, et al. The wheat GT factor *TaGT2L1D* negatively regulates drought tolerance and plant development [J]. *Sci Rep*, 2016, 6: 1-14.
- [51] LIU X S, WU D C, SHAN T F, et al. The trihelix transcription factor OsGTγ-2 is involved adaption to salt stress in rice [J]. *Plant Mol Biol*, 2020, 103(4/5): 545-560.
- [52] LUO J L, TANG S H, MEI F L, et al. *BnSIP1-1*, a trihelix family gene, mediates abiotic stress tolerance and ABA signaling in *Brassica napus* [J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1-14.
- [53] XU H Y, SHI X X, HE L, et al. *Arabidopsis thaliana* trihelix transcription factor AGT1 mediates salt and osmotic stress tolerance by binding to a novel AGAG-box and some GT motifs [J]. *Plant Cell Physiol*, 2018, 59(5): 946-965.
- [54] 卢惠君, 李子义, 贺子航, 等. 植物 Trihelix 转录因子响应非生物胁迫的研究进展 [J]. *分子植物育种*, 2019, 17(10): 3241-3246.
- [55] 李月. 棉花逆境胁迫应答 Trihelix 转录因子的鉴定及功能分析 [D]. 石河子: 石河子大学, 2013.
- [56] 李纷芬. Trihelix 转录因子 SIPTL 调控番茄生长发育和非生物胁迫的功能鉴定 [D]. 重庆: 重庆大学, 2018.

(上接第 6 页)

- [40] O' HARE M T, BAATTRUP-PEDERSEN A, BAUMGARTE I, et al. Responses of aquatic plants to eutrophication in rivers: A revised conceptual model [J]. *Frontiers in plant science*, 2018, 9: 1-13.
- [41] 秦登, 唐旭栋, 钟晴, 等. 5 种木本植物对富营养化水体的净化效果 [J]. *浙江农业科学*, 2016, 57(9): 1429-1431.
- [42] 周淑贤. 水生植物及其生物炭对富营养化水体的净化研究 [D]. 广州: 广东工业大学, 2020.
- [43] 唐静杰. 水生植物—根际微生物系统净化水质的效应和机理及其应用研究 [D]. 无锡: 江南大学, 2009.
- [44] 张玉华, 高新红. 水生植物在水污染治理中的净化机理及应用 [J]. *中国资源综合利用*, 2020, 38(11): 199-201.
- [45] 李善升. 水体污染治理中水生植物应用探讨 [J]. *资源节约与环保*, 2019(6): 79.
- [46] 刘春英. 鄱阳湖湿地植物对重金属的转运机制研究 [M]. 北京: 新华出版社, 2017.
- [47] ERVIN G N, WETZEL R G. An ecological perspective of allelochemical interference in land-water interface communities [J]. *Plant and soil*, 2003, 256(1): 13-28.
- [48] 孙金霆. 水污染治理中应用水生植物的作用和机理分析 [J]. *决策探索 (中)*, 2018(12): 88.
- [49] 常会庆, 丁学峰, 蔡景波. 水生植物分泌物对微生物影响的研究 [J]. *水土保持研究*, 2007, 14(4): 57-60.
- [50] 刘弋璐, 何宗健. 水生植物净化富营养化水质的机理探讨和研究进展 [J]. *江西化工*, 2006(1): 27-30.
- [51] 王宝贞, 王琳. 水污染治理新技术: 新工艺、新概念、新理论 [M]. 北京: 科学出版社, 2004.
- [52] 高楠. 几种城市绿化植物水体中污染物去除效果研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2009.
- [53] 陈永华, 吴晓芙, 郝君, 等. 4 种木本植物在潜流人工湿地环境下的适应性及去污效果 [J]. *生态学报*, 2014, 34(4): 916-924.
- [54] 张海珍, 唐宇力, 周虹, 等. 关于黄菖蒲和再力花固定西湖底泥中重金属 Cd 和 Pb 能力的研究 [J]. *中国园林*, 2019, 35(12): 135-138.
- [55] 王晓雯, 许铭宇, 黄丽, 等. 湿地木本植物资源应用的综合评价 [J]. *湿地科学与管理*, 2018, 14(2): 61-64.