



王顺杰,齐薇,罗志,等.ERF020参与调控水稻避旱性[J].江西农业大学学报,2026,48(1):1-10.

WANG S J,QI W,LUO Z,et al.ERF020 participates in regulating drought avoidance in rice[J].Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis,2026,48(1):1-10.

ERF020 参与调控水稻避旱性

王顺杰^{1,2},齐薇²,罗志²,王磊²,周立国²,罗利军^{1,2},夏辉^{1,2*}

(1.华中农业大学 植物科学技术学院,湖北 武汉 430072;2.上海市农业生物基因中心,上海 201106)

摘要:【目的】水稻是我国最主要的粮食作物之一,生产过程中需要消耗大量的水资源。干旱频发严重影响了水稻生产,威胁我国粮食安全。利用水稻抗旱基因资源、培育节水抗旱稻已成为水稻育种的重要方向之一。在众多抗旱基因中,DREB亚族转录因子在调控植物对非生物胁迫的响应中起到了重要作用,是水稻抗旱性改良重要的基因资源。【方法】通过蛋白质序列比对和系统发育分析确定ERF020转录因子的分类及其进化关系。采用RNA实时定量PCR分析ERF020时空表达模式及其在典型水稻品种(中花11)和典型陆稻品种(草皮谷)根系中对渗透胁迫的响应表达模式。为进一步研究ERF020对避旱性的影响,比较了过表达株系与野生型拟南芥在渗透胁迫下的表现。【结果】ERF020含有一个AP2结构域,属于DREB亚族转录因子。ERF020在根系中的表达量较高,且响应渗透胁迫上调。ERF020在草皮谷中的表达要高于中花11,特别是在渗透胁迫处理条件下。中花11在处理前根长显著高于草皮谷,但在处理后中花11根长显著低于草皮谷。此外,处理前后中花11根冠比无显著差异,但处理后草皮谷根冠比显著高于处理前。在典型水稻和典型陆稻背景下,处理后ERF020表达量均显著上升,且处理前后草皮谷中ERF020的表达量均显著高于中花11。拟南芥渗透胁迫的实验结果表明,处理前后ERF020超表达株系根长均显著小于野生型,处理后野生型单株最大叶片叶面积显著大于超表达株系。【结论】ERF020具有AP2结构域,属于DREB亚族转录因子,并且在水稻根系中的表达量较高。ERF020的表达响应渗透胁迫,且在草皮谷品种中表达量高于中花11。在拟南芥中超表达ERF020可以有效改变其在渗透胁迫下的根系生长,表明其在避旱性中可能具有潜在的作用。ERF020是一个值得进一步研究和利用的水稻抗旱基因资源。

关键词:水稻;陆稻;避旱性;转录因子;渗透胁迫

中图分类号:S511;S503.4 文献标志码:A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

文章编号:1000-2286(2026)01-0001-10

CSTR:32399.14.aauj.2026001



ERF020 participates in regulating drought avoidance in rice

WANG Shunjie^{1,2}, QI Wei², LUO Zhi², WANG Lei²,
ZHOU Ligu², LUO Lijun^{1,2}, XIA Hui^{1,2*}

(1.College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430072, China;
2.Shanghai Agrobiological Gene Center, Shanghai 201106, China)

收稿日期:2025-07-31 修回日期:2025-09-12 接受日期:2025-09-19

基金项目:国家自然科学基金项目(U24A20399)和上海市基金项目(23JC1403500)

Project supported by National Natural Science Foundation of China(U24A20399)and Shanghai Science and Technology Commission Fund(23JC1403500)

作者简介:王顺杰,硕士,orcid.org/0009-0005-3253-110X,2044161770@qq.com;*通信作者:夏辉,教授,博士,主要从事节水抗旱稻分子育种研究,orcid.org/0000-0003-2446-5171,hxia@sage.org.cn。

©《江西农业大学学报》编辑部,开放获取CC BY-NC-ND协议

Abstract: [Objective] Rice is one of the most important food crops in China and requires a large amount of water in production. Frequent droughts have seriously affected rice production and threatened food security in China. Research on the utilization of rice drought-resistant genes and the development of water-saving and drought-resistant rice has become important in rice research. Among various drought resistant, DREB subfamily transcription factors play an important role in regulating plant tolerances to abiotic stresses and are important gene resources in improving rice drought resistance. [Method] Protein sequence alignment and phylogenetic analysis were used to determine the classification of transcription factors for ERF020 and its evolutionary relationship. Real-time quantitative PCR was used to analyze the spatiotemporal expression pattern of ERF020. And its expression pattern in response to osmotic stress in the roots of typical lowland rice genotype (Zhonghua 11) and a typical upland rice genotype (Caopigu). To further study the effect of ERF020 on drought avoidance ability, the performance of ERF020 overexpression lines and the wild-type *Arabidopsis thaliana* under osmotic stress were compared. [Result] ERF020 contains an AP2 domain and belongs to the DREB subfamily of transcription factor. The expression level of ERF020 is relatively high in the root and it is upregulated in response to osmotic stress. The expression of ERF020 in Caopigu is higher than that of Zhonghua 11, especially under osmotic stress conditions. Before the treatment, the root length of Zhonghua 11 was significantly higher than that of Caopigu, but after the treatment, the root length of Zhonghua 11 was significantly lower than that of Caopigu. Furthermore, there was no significant difference in the ratio of root-shoot in Zhonghua 11 before and after the treatment, but the ratio of root-shoot in Caopigu was significantly higher after the treatment than before. The expression of ERF020 significantly increased after treatment in both typical rice and typical upland rice backgrounds, and the expression of ERF020 in Caopigu background was significantly higher than that in Zhonghua 11 background before and after treatment. The experimental results on osmotic stress in *Arabidopsis* showed that the root length of ERF020 overexpression lines was significantly shorter than that of wild type before and after treatment, and the maximum leaf area of a single plant in wild type was significantly larger than that in overexpression lines after treatment. [Conclusion] ERF020 contains an AP2 domain and belongs to the DREB subfamily of transcription factor and it has a relatively high expression level in the roots of rice. The expression of ERF020 responds to osmotic stress, and its expression level is higher in Caopigu than in Zhonghua 11. Overexpression of ERF020 in *Arabidopsis* can effectively alter the root growth of the plant under osmotic stress, indicating that it may have potential roles in drought avoidance. ERF020 is a valuable resource of rice drought-resistant genes that is worthy of further research and utilization.

Keywords: lowland rice; upland rice; drought avoidance; transcription factor; osmotic stress

【研究意义】水稻 (*Oryza sativa* L.) 是世界上人口消费最广泛的主食^[1], 提高稻谷产量对于保障粮食安全具有重要意义。随着全球气温的不断升高, 高温的影响造成了全球土壤形成不同程度的干旱, 对一些植物的生长发育造成各种非生物胁迫。转录因子也称序列特异性 DNA 结合因子, 主要通过 DNA 的特定序列结合调节相邻基因的表达, 其中 DREB 亚族转录因子, 具有高度保守的 AP2 结构域, 在调控水稻抗逆方面发挥重要的作用。【前人研究进展】干旱对作物产量的影响取决于胁迫的规模、时间间隔和植物的生长阶段, 其中干旱胁迫主要的影响是生长抑制和结实率下降^[2-3]。水稻对干旱的胁迫响应非常复杂, 涉及各种生理、生化和分子变化^[4]。面对复杂多变的环境, 植物在细胞和分子方面均进化出复杂的机制来应对逆境胁迫。水稻的抗旱性主要包括 4 种机制: 逃旱性、避旱性、耐旱性以及复原抗旱性^[5], 其中避旱性和耐旱性是最重要的 2 种机制。避旱性是指植物在面临干旱胁迫时, 通过根系向深层土壤生长吸取更多水分或者通过气孔调节减少水分散失, 从而保持高水势的能力^[6]。耐旱性是指植物在遇到生理性缺水的情况下, 通过渗透调节维持细胞膨压或者通过启动活性氧清除机制保护细胞的能力^[6]。根系在植物生命周期中起着至关重要的作用, 通过生长和分支形成复杂的结构, 完成植物在土壤中锚定、吸收水分和养分的主要功能^[7-8]。在所有的抗旱机制中, 根系介导的避旱性也是植物

抗旱的第一道防线。就水稻而言,具有深根、粗根、多分枝能力和高根冠比的基因型对干旱的抵御能力越强^[9]。有研究^[10]表明,RRS1敲除系植株根系生长加快,根长、侧根长增加,侧根密度更大。RRS1通过促进水分吸收,提高了水稻的抗旱性和水分利用效率。*DRO1*基因可以通过调控生长素在根系的极性分布,影响根系向重性。因此,携带*DRO1*突变型的材料表现出更为发达的向下发展的根系,从而使水稻能在遇到干旱时向深层土壤吸水^[11]。因此,研究根系介导的避旱性对于水稻抗旱性的研究和育种具有重要意义。AP2/ERF转录因子,也称乙烯反应元件结合因子^[12],具有保守的AP2结构域。该结构域由60~70个氨基酸残基组成^[13],且通过与顺式作用元件直接相互作用来参与调节植物的生长发育。根据AP2结构域的数量和基因功能的不同,可将其大致分为AP2、ERF、DREB、RAV和Soloist 5个家族^[14-15],其中DREB亚族主要通过识别脱水响应元件(DRE)/C-repeat(CRT)来调控非生物胁迫^[16],并且在植物生长发育、逆境胁迫中占主导地位。在水稻中,*OsDREB1G*、*OsDREB2B*、*OsDREB1E*和*OsDREB1F*均能特异地与脱水应答元件结合调控水稻抗旱性,其中过表达*OsDREB1G*和*OsDREB2B*显著提高水稻抗旱性^[17];过表达*OsDREB1E*略微提高水稻抗旱性^[18]; *OsDREB1F*基因的转基因水稻和拟南芥对高盐、干旱和低温的抗性增强。在拟南芥中,过表达*OsDREB1A*可诱导胁迫相关基因的表达,增强植株耐旱性^[19]。

【本研究切入点】目前,科学研究广泛关注的是耐旱性,避旱性的研究较少。而ERF020是鲜有的在水稻根系表达量高于其他组织的转录因子,且尚未有人研究其对水稻避旱性的潜在价值。此外,有关水稻避旱性的试验方法少有报道。根系渗透胁迫试验通过控制水位模拟真实土壤中的含水量梯度,并通过对比试验组和对照组水稻根长、芽长和根冠比等指标,反映渗透胁迫对水稻的影响,为水稻避旱性研究提供新的思路和方法。【拟解决的关键问题】揭示ERF020转录因子在调控水稻避旱性中的重要作用,为进一步分析其基因功能及调控网络提供参考,为水稻避旱性研究提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

水稻品种:典型水稻品种中花11和典型陆稻品种草皮谷。

拟南芥材料:拟南芥野生型(WT)和超表达株系(OE1、OE2、OE3)。

1.2 ERF020蛋白多序列比对

ERF020全基因组数据来源于国家水稻数据中心(<https://www.ricedata.cn/>)。为鉴定水稻AP2/ERF基因家族成员,将从数据库获取的水稻AP2/ERF家族基因编码的蛋白质序列作为参考序列,并通过MEGA7软件进行蛋白多序列比对。将比对结果用Gene Doc进行分析,以确定其同源序列。

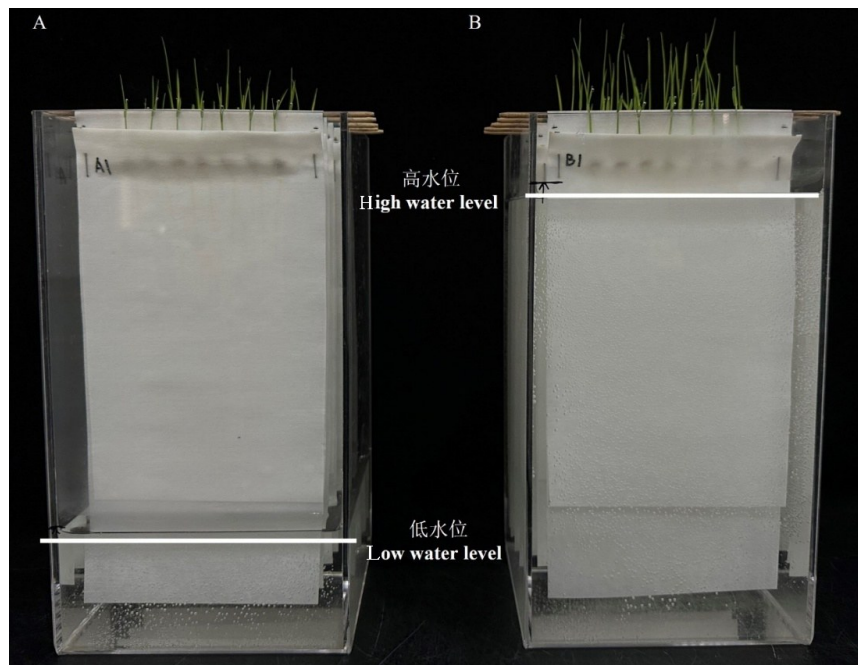
1.3 系统发育分析

基于上述MEGA7多序列比对结果,利用MEGA7软件,基于bootstrap方法,根据同源氨基酸序列对ERF020与水稻中其他AP2/ERF家族蛋白做进化树分析。

1.4 水稻根系渗透胁迫试验

利用根盒来模拟水稻渗透胁迫实验,探究水稻避旱性。根盒形状如图1所示,为长15 cm、宽14 cm、高28.5 cm的长方体。用此长方体根盒为媒介,将宽和高略低于长方体宽和高的两层滤纸垂直放于根盒中,并剪切放置水稻幼苗的小孔。通过控制根盒中的水位来控制滤纸不同位置的水分含量(即水位越低,滤纸顶端到水位的水分含量差异越大)。利用水稻根系主动吸取水分的特性(向水性),来模拟渗透胁迫。

将水稻种子放入培养盒中加入25%次氯酸钠消毒30 min,然后加水浸没水稻种子放入37℃培养箱中浸种12 h;然后把培养盒中的水分倒掉保持湿润即可,催芽2 d;待水稻发芽长出主根系,将其布置于滤纸中并放入根盒中,实验组加入少量水分,水位高度为5 cm(图1A);对照组加满水分,水位高度为23 cm(图1B),放置在智能光照培养箱(GXZ型多段编程,宁波江南仪器厂)中培养;5 d后将水稻幼苗取出,测量其根长和芽长,并计算根冠比。



A:根盒低水位水稻生长示意;B:根盒高水位水稻生长示意。

A: Schematic diagram of rice growth at low water level in root box; B: Schematic of rice growth at root box high water level.

图 1 向水性试验

Fig.1 Schematic diagram of the water-borne experiment

1.5 RNA 提取、反转录和实时荧光定量 PCR

对 ERF020 在水稻不同生育期和不同组织部位的表达模式进行了分析, RNA 取样包括: 萌发 1 d 的胚芽; 5 d 的地上部分及地下部分; 15 d 的根、茎、叶; 25 d 的根、茎、叶; 55 d 的根、茎、叶; 75 d 的根、茎、叶、穗。每个样品取 3 个生物学重复, 取完用铝箔纸包裹, 并迅速放入液氮中, 然后放入 -80°C 冰箱冻存备用。

1.5.1 水稻总 RNA 提取

提取方法按照 TRNzol-A⁺ reagent 说明书进行, 具体操作如下:

(1) 取水稻叶片样品, 放入研钵中, 加入适量液氮, 研磨至粉末状; (2) 迅速转移至不含 RNA 酶的 2 mL 离心管中, 加入 1 mL TRNzol-A⁺, 振荡 45 s, 涡旋混匀, 随后在冰上静置 10 min; (3) 加入 200 μL 氯仿, 振荡 45 s, 充分混匀后在冰上静置 3 min; (4) 4°C , 12 000 r/min, 离心 10 min, 吸取上清 450 μL 至新的不含 RNA 酶的 1.5 mL 离心管中, 加入 450 μL 异丙醇上下颠倒混匀, 室温放置 10 min; (5) 4°C , 12 000 r/min, 离心 10 min, 倒上清; (6) 加入 1 mL 体积分数 75% 乙醇, 洗涤沉淀。 4°C , 5 000 r/min, 离心 5 min, 弃上清, 注意避免倒出底部 RNA, 剩余少量液体用枪头吸出; (7) 室温干燥, 加入 50 μL ddH₂O。用 NanoDrop2000 测定 RNA 浓度及纯度, 放置于 -80°C 冰箱保存。

1.5.2 水稻总 RNA 反转录

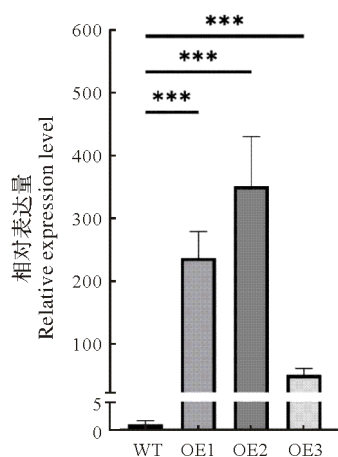
按照反转录试剂盒 (EasyScript[®] One-Step gDNA Removal and cDNA Synthesis SuperMix; 全式金, TransGen) 说明书。以 RNA 为模板, 在同一反应体系中, 合成第一链 cDNA 的同时, 去除 RNA 模板中残留的 DNA。反应结束后, 在 85°C 加热 5 s, 使同时失活 E-Mix (EasyScript[®] RT/RI Enzyme Mix) 与 gDNA Remover。反转反应总体积为 20 μL , 体系成分为: 水稻 RNA 模板 5 μL 、2 $\times$ ES Reaction Mix (R-Mix) 10 μL 、Anchored Oligo (dT) Primer 1 μL 、EasyScript[®] RT/RI Enzyme Mix (E-Mix) 1 μL 、gDNA Remover 1 μL 、RNAase-free water 2 μL 。因 OsDAT 基因在水稻中表达量较少, 故采用两步法, 先将模板 RNA 和引物预热 15 min, 再加入其他组分进行反转, PCR 程序设置为: 42°C 、5 min; 85°C 、5 s。反转好的 cDNA 可以立即使用或存放于 -20°C 备用。

1.5.3 实时荧光定量PCR

所用的试剂是全式金公司 Perfectstart Green qPCR Super Mix 试剂盒 (Lot#N31105), 使用 Bio-Rad CFX96 Real-Time PCR 仪, 每个样品设置 3 个重复。qPCR 数据通过内参基因 *OsActin1* 进行均一化处理。(1) 反应体系: 2xSYBR Premix Ex *Taq* 10 μ L、Forward primer 1 μ L、Reverse primer 1 μ L、CDNA 模板 1 μ L、ddH₂O 7 μ L。(2) 反应程序: 第一步 94 $^{\circ}$ C、30 s; 第二步 94 $^{\circ}$ C、5 s, 55 $^{\circ}$ C、15 s, 72 $^{\circ}$ C、10 s, 设置循环数为 40; 第三步 72 $^{\circ}$ C、1 min。反应程序结束后, 用 Excel 进行数据分析, 采用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法。

1.6 ERF020 拟南芥超表达材料构建与鉴定

为探究 ERF020 是否影响水稻的避旱性, 以拟南芥模式植物为背景材料, 构建 ERF020 超表达株系, 并成功获得了 3 个超表达株系, 分别命名为 OE1、OE2、OE3, OE1、OE2、OE3 的表达量均显著高于野生型 (图 2), 为研究 ERF020 对拟南芥避旱性的影响提供了重要的材料基础。



***表示差异0.001水平显著性。

*** significant at 0.001 level.

图2 拟南芥野生型和超表达株系 ERF020 相对表达量

Fig.2 Relative expression of ERF020 in wild-type and overexpression lines of Arabidopsis

1.7 拟南芥渗透胁迫实验方法

首先将拟南芥种子在无菌水里浸泡 30 min, 加入体积分数 70% 乙醇放置 30 s, 倒掉乙醇, 无菌水洗 3 次, 加入 10% 次氯酸钠振荡 5 min, 用无菌水洗 5~6 次。然后将拟南芥种子重悬于无菌水中, 用 1 mL 移液器吸取水溶液中的拟南芥种子播种于 1/2 MS 固体培养基上, 在 22 $^{\circ}$ C 光照 16 h、18 $^{\circ}$ C 黑暗 8 h 的光周期条件下进行培养。2 d 后将发芽的拟南芥种子在超净工作台下分别移植到 1/2 MS 和 1/2 MS+200 nmol/L 甘露醇的固体培养基中, 然后放入 22 $^{\circ}$ C 光照 16 h、18 $^{\circ}$ C 黑暗 8 h 的光周期条件下进行培养, 并将固体培养基垂直放置保证拟南芥根系向下生长, 4 d 后测量植株的叶面积和根长, 叶面积通过拍照, 并用 Image J 软件进行测量。

2 结果与分析

2.1 ERF020 蛋白序列比对分析

为研究 ERF020 与 AP2/ERF 转录因子家族的进化关系, 通过国家水稻数据中心 (<http://www.ricedata.cn>) 获取 12 个水稻 AP2/ERF 家族基因的蛋白质序列作为参考序列, 进行蛋白多序列比对分析 (图 3), ERF020 与图中所示的 12 个 DREB 亚族基因在氨基酸序列上有较高的同源性, 且 ERF020 转录因子含有一个 AP2 结构域。

2.2 ERF020 的系统发育分析

为进一步预测 ERF020 基因功能, 对上述 12 个 DREB 家族和 ERF020 蛋白氨基酸序列进行系统发育进化树分析 (图 4), ERF020 属于 DREB 亚族。有大量研究表明, DREB 亚族在调控水稻逆境胁迫中发挥重要作用, 因此推测 ERF020 可能是调控水稻抗逆性的重要转录因子。

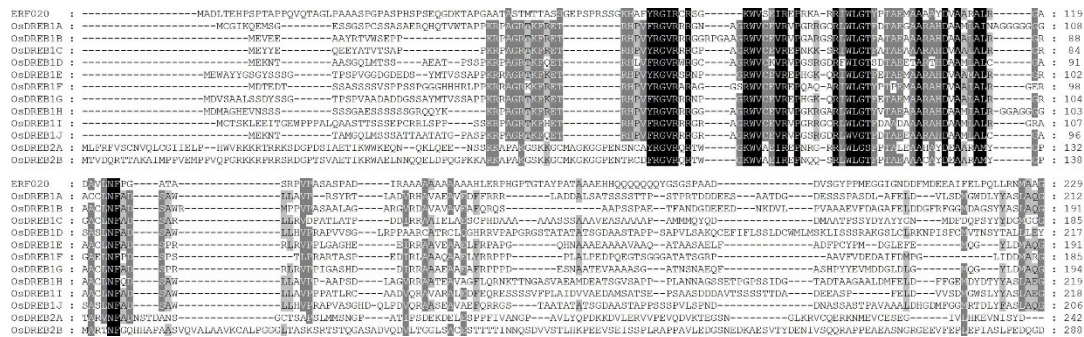


图3 水稻DREB亚族转录因子氨基酸多序列比对结果

Fig.3 Amino acid multiple sequence alignment results of DREB subfamily transcription factors in rice

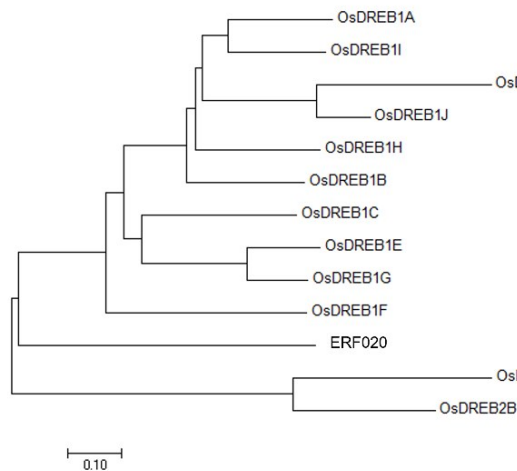
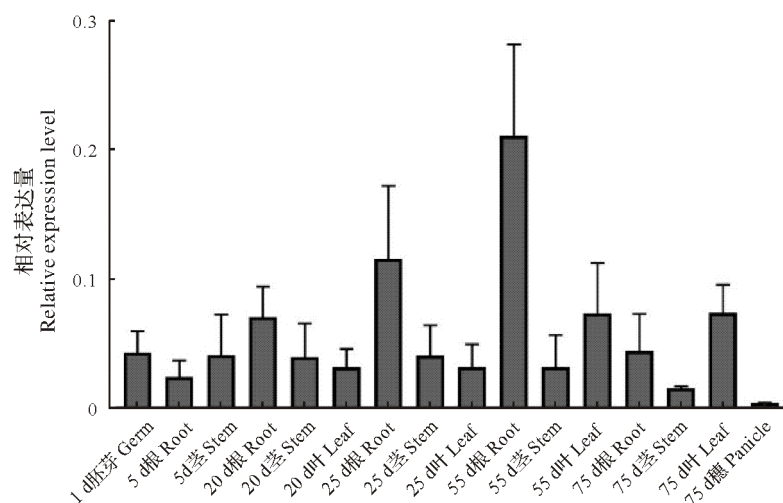


图4 水稻DREB亚族蛋白系统发育树

Fig.4 Phylogenetic tree of the DREB subfamily proteins in rice

2.3 ERF020时空表达模式分析

为探究DREB1亚族和DREB2亚族转录因子的组织特异性表达,从The Rice Annotation Project(RAP)下载了12个转录因子的表达模式图。值得注意的是,相较于DREB亚族的其他转录因子,ERF020在根系中的表达量相对高于其他组织。为验证这一结果,提取不同生长时期的水稻各组织样品的总RNA,进行实时荧光定量PCR(qRT-PCR)分析。ERF020在20,25,55 d的水稻根系中表达量均相对其他组织较



误差线表示标准差, $n=3$ 。

The error bars represents the standard deviation, $n=3$.

图5 ERF020时空表达模式。

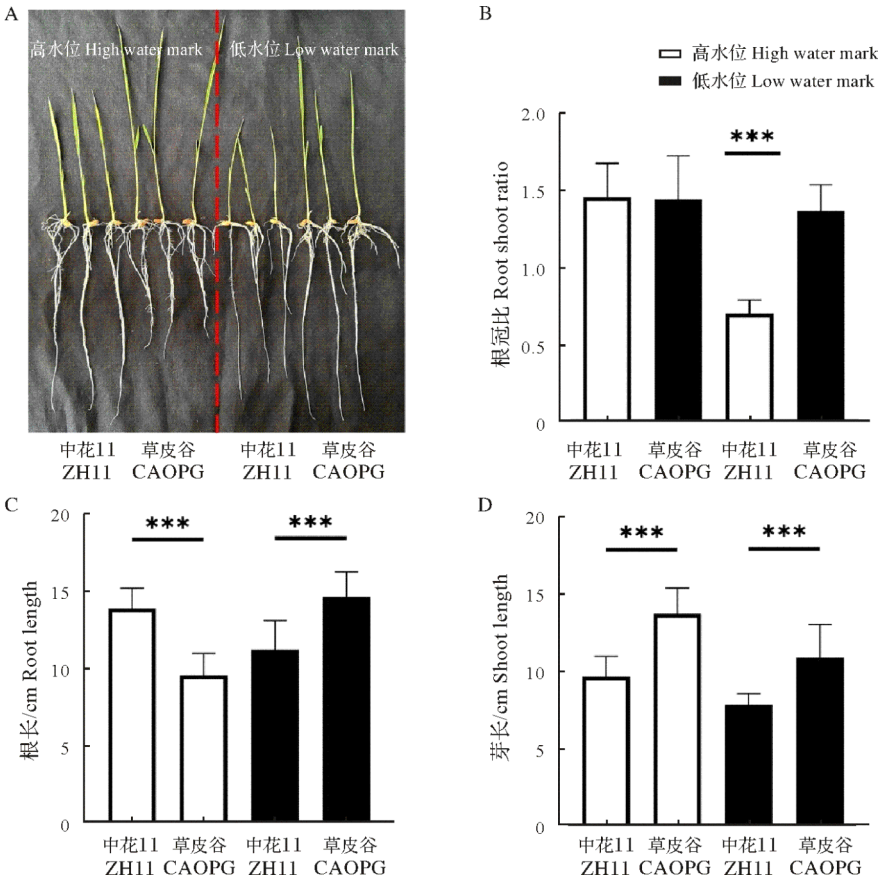
Fig.5 ERF020 spatiotemporal expression pattern

高,属于少有的在根系中特异性表达的 AP2/ERF 转录因子(图 5)。结果表明,ERF020 很可能通过调节水稻根系的生长发育来应对逆境胁迫。

2.4 典型水稻和陆稻品种根系渗透胁迫试验

陆稻和水稻代表了 2 种最重要的栽培稻生态型,它们适应具有不同土壤和水条件的农业生态系统。近几十年来,对陆稻和水稻的形态、根系和农艺性状的一系列表型鉴定和研究表明,2 种生态型的差异主要表现在干旱适应性上^[20]。传统陆稻是一种适应旱作有氧农业环境的生态型,具有较强的抗旱性,主要生长在地等比较干旱的土壤,且需要扎根到深层的土壤中,这也是陆稻抵御干旱胁迫的一个主要的方式,即避旱性。而传统水稻种植在水分充足的田地,根系受制于犁底层,不能向下生长增加避旱性,但耐旱性受到选择,即耐旱性较强。因此,本研究选用了典型陆稻品种草皮谷和典型水稻材料中花 11 作为渗透胁迫试验的品种。

将草皮谷和中花 11 放入根盒中进行渗透胁迫试验,每个品种对照组和试验组分别设置 10 个重复,对照组水位高度设置为 23 cm,试验组水位高度设置为 5 cm,并对水稻根长、芽长指标进行测量。结果如图 6A 和图 6D 所示,渗透胁迫处理后,水稻整体生长变慢,主要表现为芽长变短,结果表明此试验中试验组水稻幼苗遭受渗透胁迫。中花 11 在处理前根长显著高于草皮谷,但在处理后中花 11 根长显著低于草皮谷(图 6C)。进一步计算根冠比后,发现处理前后中花 11 根冠比无显著性差异,但草皮谷根冠比处理后显著高于处理前(图 6B)。植物受到干旱胁迫时根系的生长情况是研究水稻避旱性的重要指标。因此,此试验方法有效地模拟了土壤环境的水分含量梯度,渗透胁迫试验中根系生长情况和根冠比等重要指标直观反映了渗透胁迫对水稻生长的影响。



A:胁迫处理前后中花 11 和草皮谷品种幼苗生长情况;B:胁迫处理前后 2 个水稻品种根冠比;C:胁迫处理前后 2 个水稻品种根长(cm);D:胁迫处理前后 2 个水稻品种芽长(cm)。***表示差异 0.001 水平显著性。

A:Seedling growth of Zhonghua 11 and Caopigu cultivars before and after stress treatment;B:Root shoot ratio of two rice varieties before and after stress treatment;C:Root length(cm)of the two rice varieties before and after stress treatment;D:Shoot length (cm)of two rice varieties before and after stress treatment.*** significant at 0.001 level.

图 6 水稻根系渗透胁迫试验
Fig.6 Rice root osmotic stress experiment

2.5 ERF020 的表达受渗透胁迫影响

为进一步分析 ERF020 的表达是否受渗透胁迫的影响,将上述根盒试验中的中花 11 和草皮谷根系进行取样,提取水稻根系总 RNA,反转录成 cDNA 后进行实时荧光定量 PCR 试验。无论是草皮谷还是中花 11,在渗透胁迫处理后 ERF020 的表达量均显著上升,且处理前后 ERF020 在草皮谷中的表达量均显著高于在中花 11 中的表达量(图 7)。因此研究推测 ERF020 的表达受渗透胁迫影响,可能参与调控水稻避旱性。

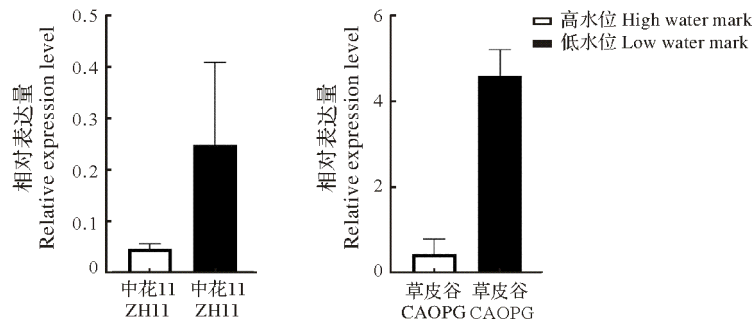
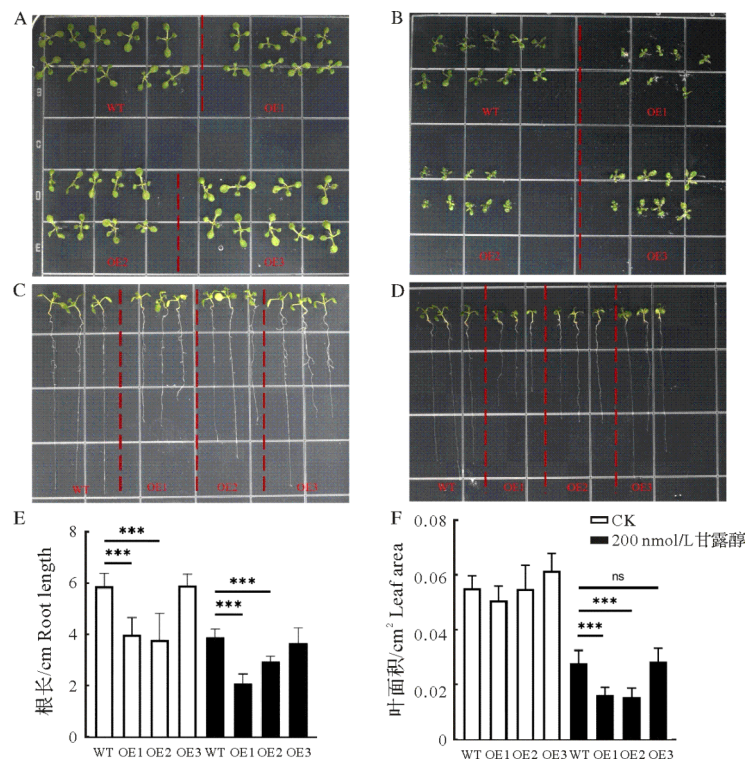


图 7 ERF020 在中花 11 和草皮谷 2 个品种中胁迫处理前后的表达量

Fig.7 Expression levels of ERF020 in Zhonghua 11 and Caopigu Valley cultivars before and after stress treatment

2.6 ERF020 影响拟南芥避旱性

在无菌条件下,将超表达株系和野生型拟南芥种子培养至发芽,并移植到对照组 1/2 MS 和试验组 1/2 MS+200 nmol/L 甘露醇的固体培养基中,放入光照培养箱生长 4 d 后观察并测量拟南芥的叶面积和根长。由图 8A~图 8D 可知,200 nmol/L 甘露醇处理后拟南芥植株生长受到抑制,表现为叶面积变小,根长



A, C: 200 nmol/L 甘露醇处理前,野生型和超表达株系叶面积和根系生长情况;B, D: 200 nmol/L 甘露醇处理后,野生型和超表达株系叶面积和根系生长情况;E, F: 200 nmol/L 甘露醇处理前后,野生型和超表达株系叶面积(cm^2)和根长(cm)数据统计。***表示差异 0.001 水平显著性。

A, C: leaf area and root growth of wild-type and overexpression lines before 200 nmol/L mannitol treatment; B, D: Leaf area and root growth of wild-type and overexpression lines after 200 nmol/L mannitol treatment; E, F: Statistics of leaf area (cm^2) and root length (cm) data for wild-type and overexpressed lines before and after 200 nmol/L mannitol treatment. *** indicates a significance level of 0.001.

图 8 ERF020 影响拟南芥避旱性

Fig.8 ERF020 affects drought avoidance in *Arabidopsis thaliana*

变短。200 nmol/L 甘露醇处理前后,野生型比超表达株系根长更长,且 OE1 和 OE2 根长显著短于野生型(图 8E)。正常条件下,野生型和超表达株系单株最大叶片叶面积无显著性差异,但在 200 nmol/L 甘露醇处理后,野生型的单株最大叶片叶面积 WT: $0.028 \pm 0.004\ 24(\text{cm}^2)$ 显著大于超表达株系 OE1: $(0.016\ 3 \pm 0.002\ 56)\text{cm}^2$, $P < 0.05$ 和 OE2: $(0.015\ 6 \pm 0.003\ 06)\text{cm}^2$, $P < 0.05$ (图 8F)。结果表明,ERF020 影响拟南芥根系的生长,并进一步影响干旱情况下的耐受性。根系的粗细、长度直接影响植物的吸水能力,是影响水稻避旱性的重要因素之一。而 ERF020 转录因子影响拟南芥模式植物根系生长,进一步影响拟南芥的避旱性。因此,推测 ERF020 在调控水稻避旱性中也起到一定的作用。

3 讨论与结论

ERF020 含有一个 AP2 保守结构域,并且属于 DREB 亚族转录因子。通过对比 DREB 亚族其他转录因子的组织模式表达发现,ERF020 是少有的在根系中表达水平较高的转录因子。

根系作为水稻吸收水分的主要组织,其粗细、长度直接影响水稻植株的吸水能力。利用植物根系向水性的特性,通过根盒试验模拟水稻根系渗透胁迫,在水稻植株受到渗透胁迫时,水稻根系会主动吸收更远端的水分,从而促进水稻根系生长。通过根长、芽长和根冠比指标来反映水稻植株受渗透胁迫的影响。典型陆稻品种草皮谷和典型水稻品种中花 11 的根系渗透胁迫试验表明,在渗透胁迫处理前中花 11 的根长显著高于草皮谷,但在渗透胁迫处理后中花 11 根长显著低于草皮谷;此外,处理后中花 11 根系生长明显受到抑制,但草皮谷根长在渗透胁迫处理后显著增加。进一步计算处理前后根冠比表明草皮谷在干旱处理后根冠比显著升高,但是中花 11 根冠比无明显变化。渗透胁迫处理后,ERF020 在水稻根系中的表达量显著上升,且胁迫处理前后在草皮谷中的表达量均显著高于在中花 11 中的表达量。

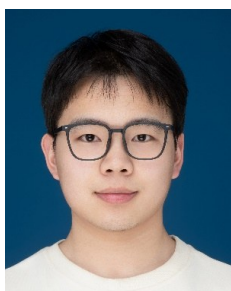
为证明 ERF020 是否调控水稻避旱性,以拟南芥模式植物为背景材料构建超表达株系,进行拟南芥渗透胁迫试验。结果表明,200 nmol/L 甘露醇处理下,ERF020 超表达株系的根系显著短于野生型,并且叶面积显著小于野生型。因此,研究推测 ERF020 通过影响拟南芥根系的生长进一步影响植株的避旱性。然而,这与水稻中观察的现象相反,在拟南芥中超表达 ERF020 似乎减弱了其根系对渗透胁迫的响应。这可能与水稻与拟南芥遗传背景差异有关,具体原因需要进一步的研究来揭示。综上所述,ERF020 参与调控水稻避旱性。

参考文献 References:

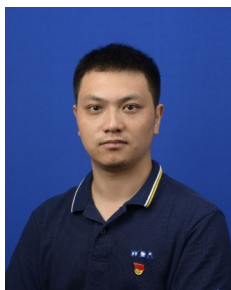
- [1] SAMAL R, ROY P S, SAHOO A, et al. Morphological and molecular dissection of wild rices from eastern India suggests distinct speciation between *O. rufipogon* and *O. nivara* populations [J]. Scientific reports, 2018, 8(1): 2773-2785.
- [2] KADAM N, TAMILSELVAN A, LAWAS L M F, et al. Genetic control of plasticity in root morphology and anatomy of rice in response to water deficit [J]. Plant physiology, 2017, 174(4): 2302-2315.
- [3] MISHRA S S, BEHERA P K, KUMAR V, et al. Physiological characterization and allelic diversity of selected drought tolerant traditional rice (*Oryza sativa* L.) landraces of Koraput, India [J]. Physiology and molecular biology of plants, 2018, 24(6): 1035-1046.
- [4] MELANDRI G, ABDELGAWAD H, RIEWE D, et al. Biomarkers for grain yield stability in rice under drought stress [J]. Journal of experimental botany, 2020, 71(2): 669-683.
- [5] 罗利军. 节水抗旱稻的培育与产业发展 [J]. 中国稻米, 2022, 28(5): 14-19.
LUO L J. Breeding and industrial development of water-saving and drought-resistance rice [J]. China rice, 2022, 28(5): 14-19.
- [6] 罗利军. 节水抗旱稻的培育与应用 [J]. 生命科学, 2018, 30(10): 1108-1112.
LUO L J. Development of water-saving and drought-resistance rice (WDR) [J]. Chinese bulletin of life sciences, 2018, 30(10): 1108-1112.
- [7] GUO W, CHEN L M, HERRERA-ESTRELLA L, et al. Altering plant architecture to improve performance and resistance [J]. Trends in plant science, 2020, 25(11): 1154-1170.
- [8] ZHANG H M, ZHU J H, GONG Z Z, et al. Abiotic stress responses in plants [J]. Nature reviews genetics, 2021, 23(2): 104-119.

- [9] KIM Y, CHUNG Y S, LEE E, et al. Root response to drought stress in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. International journal of molecular sciences, 2020, 21(4): 1513-1524.
- [10] GAO J, ZHAO Y, ZHAO Z K, et al. RRS1 shapes robust root system to enhance drought resistance in rice [J]. New phytologist, 2023, 238(3): 1146-1162.
- [11] KITOMI Y, HANZAWA E, KUYA N, et al. Root angle modifications by the DRO1 homolog improve rice yields in saline paddy fields [J]. proceedings of the national academy of sciences of the United States of America, 2020, 117(35): 21242-21250.
- [12] OKAMURO J K, CASTER B, VILLARROEL R, et al. The AP2 domain of APETALA2 defines a large new family of DNA binding proteins in Arabidopsis [J]. Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America, 1997, 94(13): 7076-7081.
- [13] MAGNANI E, SJOLANDER K, HAKE S, et al. From endonucleases to transcription factors: evolution of the AP2 DNA binding domain in plants [J]. The plant cell, 2004, 16(9): 2265-2277.
- [14] NAKANO T, SUZUKI K, FUJIMURA T, et al. Genome-wide analysis of the ERF gene family in *Arabidopsis* and rice [J]. Plant physiology, 2006, 140(2): 411-432.
- [15] SAKUMA Y, LIU Q, DUBOUZET J G, et al. DNA-binding specificity of the ERF/AP2 domain of *Arabidopsis* DREBs, transcription factors involved in dehydration- and cold-inducible gene expression [J]. Biochemical and biophysical research communications, 2002, 290(3): 998-1009.
- [16] STOCKINGER E J, GILMOUR S J, THOMASHOW M F. *Arabidopsis thaliana* CBF1 encodes an AP2 domain-containing transcriptional activator that binds to the C-repeat/DRE, a cis-acting DNA regulatory element that stimulates transcription in response to low temperature and water deficit [J]. Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America, 1997, 94(3): 1035-1040.
- [17] CHEN J Q, MENG X P, ZHANG Y, et al. Over-expression of OsDREB genes lead to enhanced drought tolerance in rice [J]. Biotechnology letters, 2008, 30(12): 2191-2198.
- [18] MOON S J, MIN M K, KIM J A, et al. Ectopic expression of OsDREB1G, a member of the OsDREB1 subfamily, confers cold stress tolerance in rice [J]. Frontiers in plant science, 2019, 10: 297-307.
- [19] HERATH V. Small family, big impact; in silico analysis of DREB2 transcription factor family in rice [J]. Computational biology and chemistry, 2016, 65: 128-139.
- [20] XIA H, LUO Z, XIONG J, et al. Bidirectional selection in upland rice leads to its adaptive differentiation from lowland rice in drought resistance and productivity [J]. Molecular plant, 2019, 12(2): 170-184.

(责任编辑:张前锋)



第一作者简介:王顺杰,农学硕士,2017—2021年就读于河北农业大学植物科学与技术专业,2021—2024年就读于华中农业大学作物遗传育种专业,获2019年农学院二等奖学金、2018年国家励志奖学金、2021年农学院二等奖学金、2022年植物科学与技术学院乙等奖学金、2023年植物科学与技术学院丙等奖学金。研究方向为节水抗旱稻抗旱性分子机制研究和抗旱育种,参与科研项目1项。



通信作者简介:夏辉,时任上海市农业生物基因中心实验室主任,研究员;现任华南农业大学教授、博士生导师,华南农业大学节水抗旱稻绿色产业研究院副院长。主要从事水稻抗旱性的基础与应用基础研究,聚焦陆稻旱作驯化与节水抗旱稻分子设计育种。近10年来在 *Molecular Plant*, *New Phytologist*, *Evolutionary Applications*, *Plant Journal* 等知名期刊上发表论文20多篇,主持省部级项目7项。此外,担任农业农村部粮食作物基因资源研究和利用重点实验室(上海)主任、作物遗传改良国家重点实验室副主任;入选上海市闵行区领军人才(2019)、上海市闵行区春申金字塔杰出人才(2020)、上海市东方英才计划青年项目(原上海市青年拔尖人才)(2022)。