



锦葵科植物转录因子的研究进展

李弯弯^{1†}, 陈欣^{1†}, 朱玉贤^{1,2*}

1. 北京大学生命科学学院, 基因功能研究与操控全国重点实验室, 北京 100871

2. 武汉大学高等研究院, 武汉 430072

† 同等贡献

* 联系人, E-mail: zhuyx@whu.edu.cn

收稿日期: 2024-11-23; 接受日期: 2025-03-10; 网络版发表日期: 2025-03-27

摘要 锦葵科植物在经济和生态系统领域具有重要作用, 其成员包括经济作物棉花、可可、黄麻等, 不仅是纤维、食品和药物的重要来源, 还在全球农业和工业中占据重要地位. 转录因子是基因调控网络的核心组成部分, 通过调节基因的表达控制生物体的发育、细胞分化、代谢和胁迫响应, 从而影响多种生物学过程. 转录因子的研究不仅有助于解析植物基因功能, 还为提高作物产量、抗逆性及品质提供了重要的理论基础和应用潜力. 过去几十年, 锦葵科植物的转录因子研究取得了重要进展. 通过该科内转录因子的研究并结合生物信息学分析, 本文总结了10个锦葵科代表物种的转录因子总数量、各类转录因子的占比, 阐述了MYB, bHLH和ERF三类重要的转录因子家族在锦葵科物种中的生物学功能, 并对锦葵科植物转录因子未来研究的方向进行了展望.

关键词 锦葵科, 转录因子, MYB, bHLH, ERF

锦葵科(Malvaceae)属于锦葵目(Malvales), 目前已知包括244属和约4225种, 大多数种类是草本植物或灌木, 但也有一些是乔木或藤本植物, 主要分布于温带及热带^[1]. 中国有19属、81种, 其中有4属及16种为引入种(植物智: <https://www.iplant.cn/>). 根据形态学和分子系统学研究, 锦葵科被划分为多个亚科, 包括锦葵亚科(Malvoideae)、椴树亚科(Tilioideae)、刺果藤亚科(Byttnerioideae)、扁担杆亚科(Grewioideae)、梧桐亚科(Sterculioideae)、非洲芙蓉亚科(Dombeyoideae)、杯萼亚科(Brownlowioideae)、山芝麻亚科(Helicteroideae)和木棉亚科(Bombacoideae)^[2,3]. 锦葵科的起源可以追溯到白垩纪晚期, 分子钟分析表明, 其在新生代早期经历了快速辐射, 适应了从热带雨林到干旱草原

的多种生态环境, 包括干旱、盐碱等恶劣生境, 进而推动了该科物种的演化和多样化, 这也是该科内植物普遍具有较强的适应非生物胁迫能力的原因之一^[4,5]. 锦葵科植物在现代农业、医药与工业领域具有广泛应用. 在农业方面, 棉花(*Gossypium* spp.)是全球最重要的纤维作物, 其高产和抗病性研究是育种的核心^[6-8]; 可可(*Theobroma cacao*)作为巧克力生产的原料, 具有重要经济价值^[9]; 榴莲(*Durio zibethinus*)因其具有独特的气味和口感, 以及非常可观的经济效益而被称为“水果之王”^[10,11]; 玫瑰茄(*Hibiscus sabdariffa*)因具丰富的花青素被广泛应用于食品和饮料中^[12,13]. 在医药领域, 秋葵(*Abelmoschus esculentus*)果实和种子中富含的黏液质具有抗炎、降血糖等药理作用^[14,15]. 在工业方面, 锦

引用格式: 李弯弯, 陈欣, 朱玉贤. 锦葵科植物转录因子的研究进展. 中国科学: 生命科学, 2025, 55: 838–853

Li W W, Chen X, Zhu Y X. Advances in transcription factors of Malvaceae plants (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2025, 55: 838–853, doi: [10.1360/SSV-2024-0330](https://doi.org/10.1360/SSV-2024-0330)

葵科植物的木材, 如椴树(*Tilia tuan*), 在建筑和化工领域广泛应用^[16,17]. 木槿(*H. syriacus*)、香铃草(*H. trionum*)、木芙蓉(*H. mutabilis*)等观赏植物因花型和颜色多样性成为园艺设计的重要元素^[18-21].

转录因子(transcription factor, TF)是指一类能够特异性地结合到基因上游调控区域(如启动子)核苷酸序列上的蛋白质, 这些蛋白质通过与DNA结合或与其他转录相关因子相互作用, 调控基因的转录启动率, 从而决定基因的时空表达模式, 最终决定细胞的命运、功能和状态^[22,23]. 转录因子通常具有至少两个功能域, 包括DNA结合域(DNA-binding domain, DBD)和转录调控域(transcriptional regulatory domain, TRD), 其中前者负责特异性识别靶基因的调控序列, 后者通过与其他蛋白或RNA聚合酶复合体相互作用, 实现对转录的激活或抑制^[23]. 因此, 它们对许多重要的细胞过程至关重要, 在生物体的发育、细胞分化、代谢调控和胁迫响应中发挥核心作用. 植物中的转录因子家族种类繁多, 不同家族在植物的生长、发育和胁迫响应中具有特定的功能. 例如, MYB(myeloblastosis)家族是植物中最大的转录因子家族之一, 具有典型的R2R3-MYB DNA结合域, 广泛参与次生代谢、细胞周期调控、胁迫响应以及组织分化等过程^[24-26]; bHLH(basic Helix-Loop-Helix)家族一般通过形成同源或异源二聚体与E-box序列结合, 参与调控植物的发育过程、光信号传导以及次生代谢产物的合成^[27-29]; ERF(ethylene response factor)家族属于AP2/ERF(APETALA2/ethylene responsive factor)超家族, 该类转录因子广泛参与植物胁迫响应(如干旱、盐胁迫)以及乙烯信号传导途径, 是环境适应的重要调节因子^[30-32].

锦葵科植物的转录因子研究开始较早, 主要集中在纤维素合成、次生代谢及抗逆性调控等功能领域. 这类研究最初主要以经济作物棉花(*Gossypium* spp.)为代表, 通过传统分子生物学手段对关键转录因子进行功能解析^[7,33]. 然而, 尽管锦葵科植物中部分转录因子家族的功能已在棉花中得到深入研究, 但在其他锦葵科物种, 如可可、榴莲、木棉、香铃草等中的研究相对较少. 近年来, 随着高通量测序技术的普及, 越来越多的锦葵科物种基因组被测序和组装, 为挖掘这些物种中的转录因子奠定了基础. 本文将对锦葵科已完成基因组测序的代表性植物的转录因子进行预测, 并对已有的相关研究进展进行梳理, 同时提出对未来研究

方向的几点浅见, 为锦葵科植物的品种改良和可持续生产提供科学依据.

1 锦葵科代表性物种的基因组及转录因子概况

1.1 锦葵科代表性物种的基因组概况

解决物种间的亲缘关系以及预测物种内所有转录因子通常依赖于高质量的参考基因组, 依赖于对基因组序列中蛋白质编码基因的精确预测. 随着高通量测序技术的迅速发展和测序成本的降低, 越来越多的锦葵科植物基因组被测序和组装. 截至目前, 已有53种锦葵科植物的基因组发布(<https://www.plabipd.de/>), 其中棉属内的物种最多, 共28种; 其次是木槿属, 共6种. 其他较为为人们所熟知的物种, 如可可^[9]、榴莲^[10,11]、黄麻(*Corchorus* spp.)^[34]、木棉(*Bombax ceiba*)^[35]等也已完成基因组测序组装. 本文基于17个物种(其中包括10个锦葵科物种)的基因组数据所构建的系统发育树表明, 锦葵科的物种起源于约82.49 Mya(million years ago, 百万年前), 黄麻属的植物为该科最古老的类群, 其次是可可, 二者的分化时间约为51.09 Mya. 榴莲与可可、木棉的亲缘关系最近, 与之发生物种分化的时间分别约为44.45和36.23 Mya. 木槿属和棉属为近期分化的物种, 互为姐妹类群, 两属的物种分化时间约为17.95 Mya(图1A). 锦葵科植物在进化过程中经历了多次基因组复制(whole genome duplication, WGD)事件, 对基因组大小、基因数目以及适应性进化具有重要影响. 除与核心真双子叶植物共享的一次祖先三倍化(core eudicots-common hexaploidization, ECH)事件外^[36], 黄麻属植物发生过一次二倍化事件; 榴莲发生过一次近期三倍化事件; 木棉和吉贝(*Ceiba pentandra*)发生过一次近期五倍化事件; 木槿属和棉属共同经历过一次五倍化事件, 之后木槿属的植物又发生了一次属内特有的二倍化事件(图1A和B). 在不同的WGD事件后, 各物种基因组的大小和基因数量均有所差异, 大致呈现出从基部类群至木槿属扩大的趋势(图1C和D). 最小的基因组为黄麻, 大小为336 Mb, 最大的基因组为亚洲棉(*G. arboreum*), 大小为1710 Mb. 基因数量从25874个(长蒴黄麻, *C. capsularis*)扩增至66004个(大麻槿, *H. cannabinus*). 测序技术发展至今, 基因组已不单是一门学科, 而是成为了多学科交叉的核心平

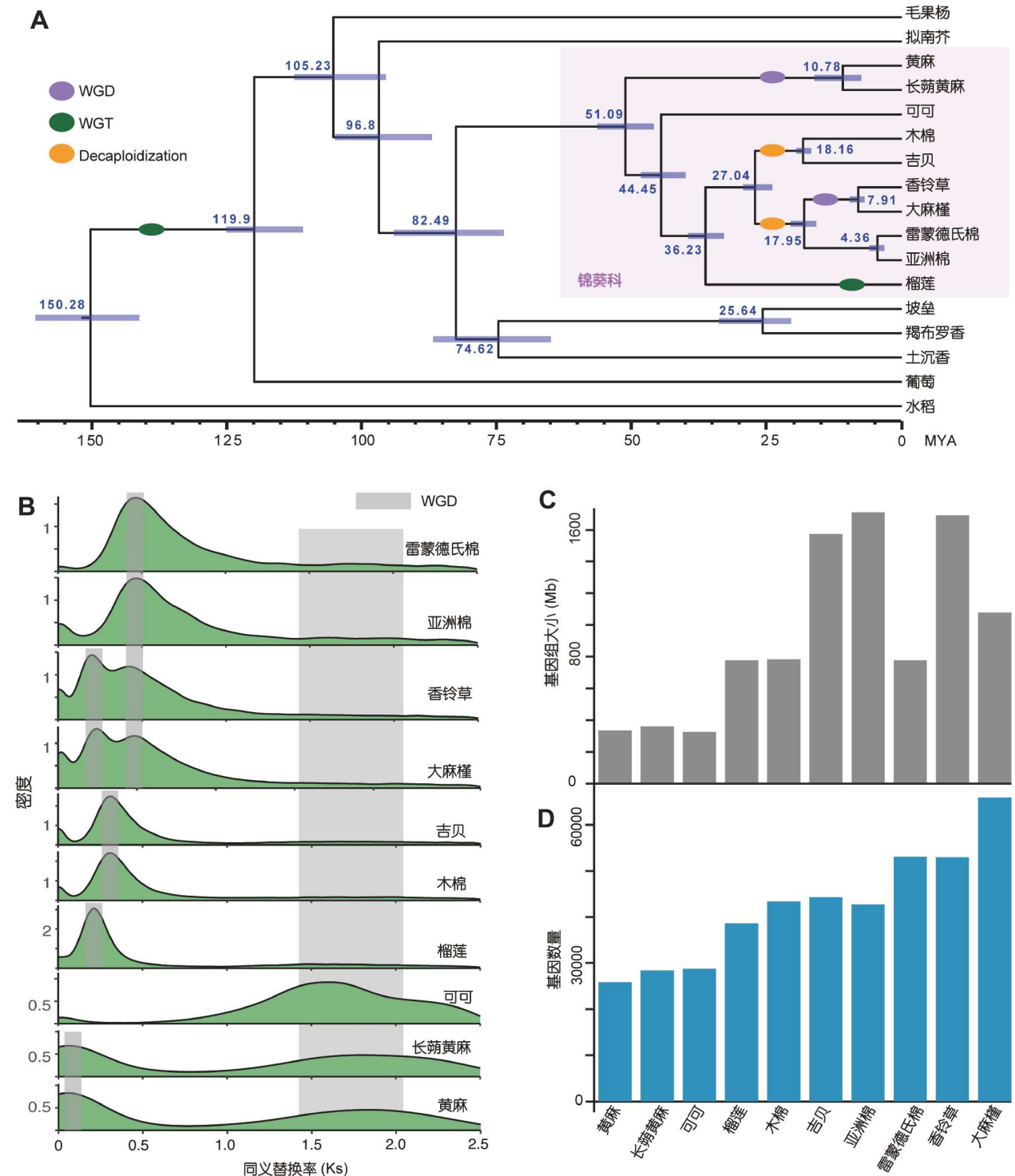


图 1 锦葵科的演化分析. A: 17个物种的系统进化树, 分支上的蓝色数字和蓝色长条分别表示物种分化时间和95%置信区间; B: Ks分析显示10个锦葵科物种的WGD事件; C和D: 10个锦葵科物种的基因组大小(C)以及基因数目(D)统计

Figure 1 Evolution of Malvaceae. A: Phylogenetic tree of 17 species, the blue number and the blue bar on the branch indicate the time of species differentiation and the 95% confidence interval, respectively; B: Ks analysis showed WGD events in 10 Malvaceae species. Genome size (C) and gene number (D) of 10 Malvaceae species

台, 与其他学科, 如转录组学、蛋白质组学、代谢组学、表观遗传学等相结合, 形成了生物学的框架, 逐渐成为研究适应性演化、转录因子调控网络、基因功能等领域的基础工具。

1.2 锦葵科代表性物种的转录因子概况

转录因子在基因组中通常通过特定的DNA结合域(如bHLH, MYB, AP2/ERF等)识别目标基因的调控区域^[23]。目前, 基于基因组序列的预测方法已成为转录因子研究的核心。HMMER(<http://hmmer.org>)是一种常用的工具, 基于隐马尔可夫模型(hidden Markov model, HMM)可以识别转录因子中常见的结构域。除了HMMER方法, BLAST^[37]和SMART(<https://smart.embl.de/>)等工具也可以用于识别蛋白质序列中的结构域, 进一步帮助识别转录因子家族。为方便转录因子的预测, 多个在线工具和数据库被开发出来, 常用的在线预测工具有PlantTFDB^[38]和iTAK^[39]。

作为基因调控网络的重要组成部分, 经过WGD后, 部分转录因子经历了复制, 形成了新的基因拷贝。这些复制的基因可以通过不同的进化过程(如基因丧失、功能分化或功能增强)发挥新的功能, 推动了转录因子家族的扩张。锦葵科代表性物种的转录因子数量与基因数量的变化趋势相似, 从基部类开始呈现出大致的扩张趋势。黄麻、长蒴黄麻、可可、榴莲、木棉、吉贝、亚洲棉、雷蒙德氏棉、大麻槿和香铃草的转录因子总数分别为: 1775, 1282, 1526, 2892, 3183, 3320, 2698, 2761, 4233和3541(图2A)。在除亚洲棉以外的其他物种中, MYB转录因子含量均最多, 在大麻槿、香铃草、榴莲中分别为359, 295及278个, 而在基部类群黄麻基因组只有82个(图2B)。同样的扩张趋势普遍存在于ERF, bHLH, C2H2, NAC等转录因子家族中(图2B)。

2 锦葵科植物MYB转录因子

2.1 锦葵科植物MYB转录因子的特征

10个锦葵科代表物种的MYB共2136个, 聚类为7个大的分支, 分别是: Clade1, Clade2, Clade3, Clade4, Clade5, Clade6和Clade7。这7个Clade分别包含291, 115, 403, 467, 92, 147和621个MYB同源基因(图3A)。Clade3, Clade4和Clade7数量上有明显扩张的趋势, 是

在这10个物种中均存在的规律(图3B)。MYB转录因子的GO(Gene Ontology)富集分析表明, Clade1主要参与植物发育(development)和生物合成过程(biosynthetic process), Clade2主要参与调控植物发育, Clade3及Clade7主要富集在胁迫响应(response to stress)过程, Clade4与Clade6参与植物发育及应对胁迫过程, Clade5参与植物发育及生物合成过程(图3C)。总的来说, MYB家族成员的功能主要集中在次生代谢调控、发育与细胞分化 and 环境响应三个方面, 起源较早的分支Clade7主要与逆境胁迫相关, 其次是发育过程。这部分的分析总结与近期发表的关于R2R3-MYB转录因子的进化与功能多样化的研究结果保持一致^[40]。

2.2 锦葵科植物MYB转录因子的功能

目前已有一些综述对MYB转录因子的生物学功能进行了归纳和总结。例如, Dubos等人^[25]总结了拟南芥中MYB家族的分类及其在植物生长发育、次生代谢和环境胁迫响应中的关键作用, 系统分析了MYB转录因子的进化模式及功能分化。Ambawat等人^[41]进一步探讨了MYB家族成员在调控植物形态建成(如胚胎发育、气孔分化等)和应对生物及非生物胁迫中的多功能性, 指出其在提高农作物产量和抗逆性中的潜在应用价值。2024年, 胡等人^[42]对MYB转录因子在调控植物响应逆境胁迫中的作用进行了全面总结: MYB转录因子参与调控下游胁迫应答相关基因的表达, 从而调节植物对逆境胁迫的耐受性, 也通过参与脱落酸(abscisic acid, ABA)、油菜素内酯(brassinolide, BR)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)和活性氧(reactive oxygen species, ROS)等信号通路的方式, 对非生物胁迫以及生物胁迫做出响应。

锦葵科植物的MYB转录因子研究主要集中在纤维素合成、次生代谢及抗逆性调控等功能领域。这类研究最初主要以经济作物棉花为代表, 尤其是陆地棉(*G. hirsutum*)。已有数量较多的研究表明, 陆地棉基因组中的GhMYB25和GhMYB25-like是棉纤维细胞发育的重要调控因子, 分别在纤维细胞起始和发育过程中发挥关键作用^[43]。此外, GhMYB109, GhMYB7和GhMYB2参与纤维细胞的伸长和壁厚积累调控^[44-47]。GhMYB36可以通过调控黄酮类化合物的代谢合成, 增强棉花的抗病能力^[48]。在雷蒙德氏棉中, MYB转录因子Gr04G3294在胚珠发育0天时较20天及其他器官显

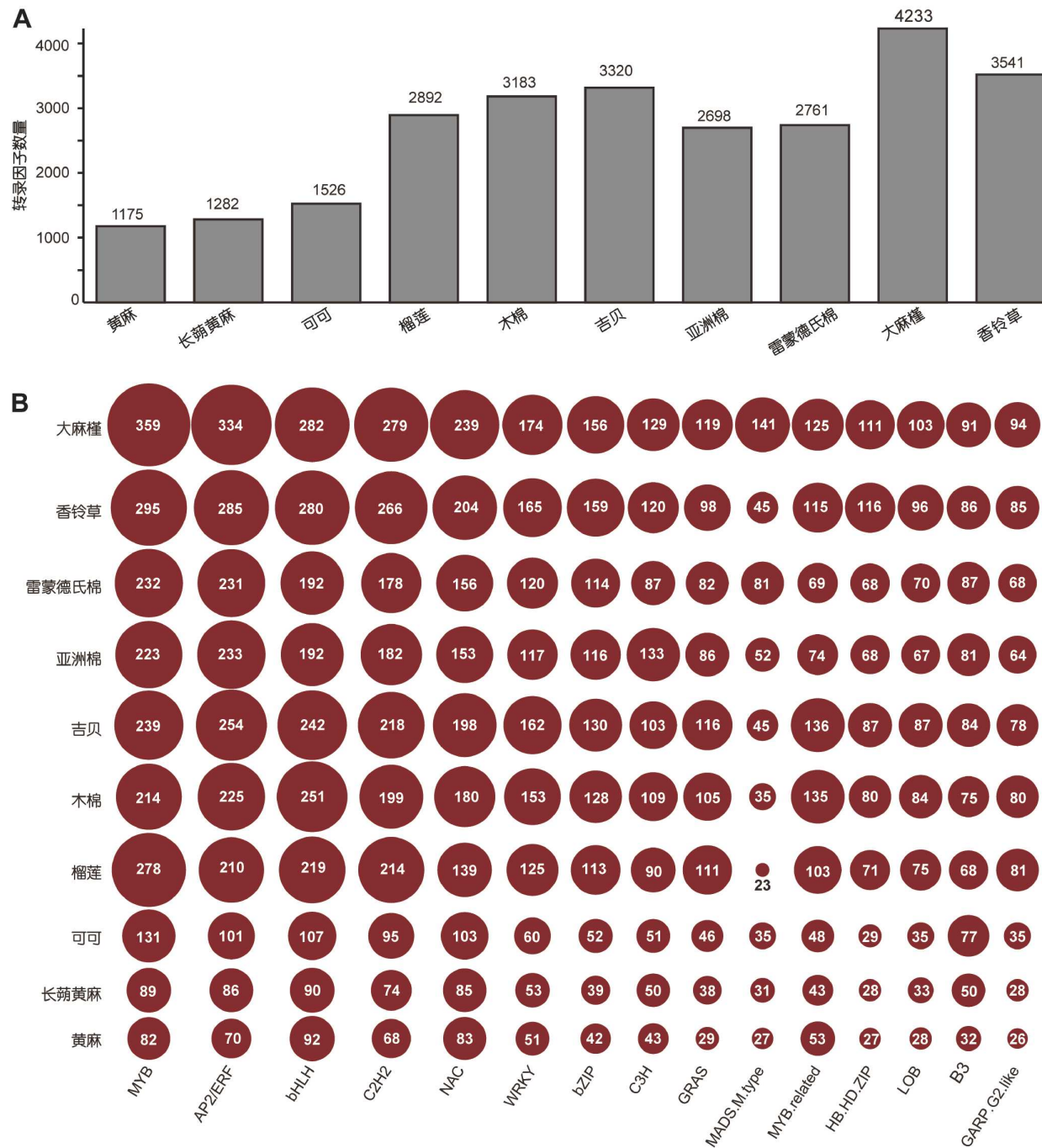


图 2 10个锦葵物种的转录因子分析. A: 不同物种中的所有转录因子数目统计; B: 15个转录因子家族的数量统计表明转录因子的扩张(数字和圆的大小均表示转录因子的数量)
Figure 2 Transcription factor analysis of 10 Malvaceae species. A: Statistical analysis of the number of all transcription factors in different genomes; B: the number of 15 transcription factor families in different species indicates the expansion of transcription factors (both the number and the size of the circle indicate the number of transcription factors)

著上调, 暗示其可能参与调控纤维的起始(图3D); 在亚洲棉基因组中, MYB转录因子Ga12G03680在胚珠及

纤维发育15天时显著上调, 表明其可能参与纤维伸长过程(图3E). 锦葵科的麻类物种包括黄麻和大麻槿, 二

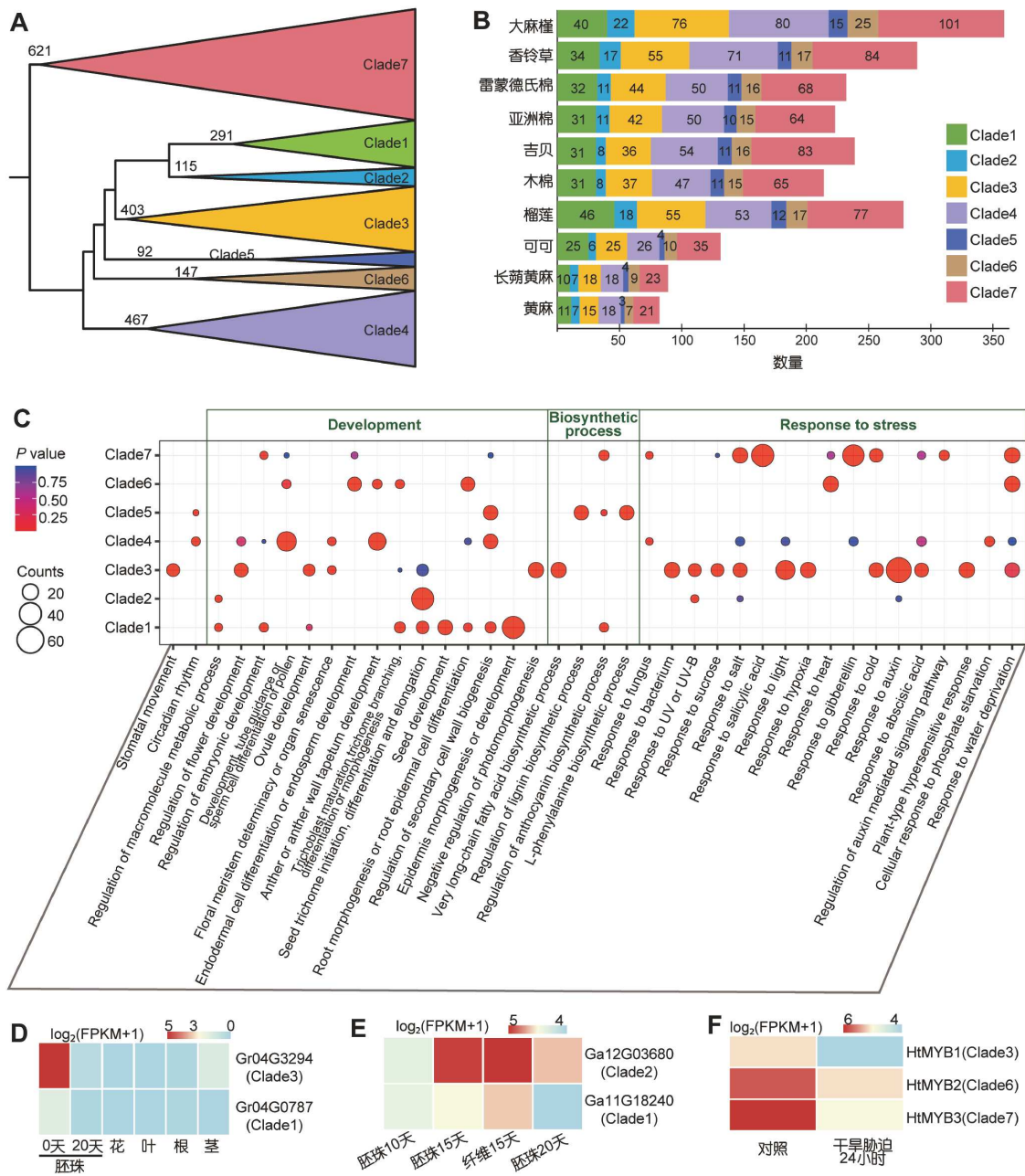


图 3 MYB转录因子家族分析。A: MYB转录因子家族的系统发育进化树, 分支上的数字表示该分支内所有MYB同源基因的总数; B: 不同物种在系统发育树中不同分支的数量分布情况; C: 10个物种中的MYB转录因子家族的GO富集分析; D: 雷蒙德氏棉的MYB转录因子Gr04G3294和Gr04G0787在胚珠0天的表达量显著高于胚珠20天以及根、茎、叶和花中的表达量, 可能参与纤维的起始^[8]; E: 亚洲棉的MYB转录因子Ga12G03680和Ga11G18240在纤维发育到15天时表达量较高, 可能参与纤维的伸长^[5]; F: 富集在“Response to water deprivation”功能的香铃草3个MYB转录因子HtMYB1, HtMYB2和HtMYB3在响应干旱胁迫时表现为负调控

Figure 3 Analysis of the MYB transcription factor family. A: Phylogenetic tree of the MYB family, the number on the branch represents the total number of all MYB homologous genes within the branch; B: the number distribution of different species in different branches of the phylogenetic tree; C: GO enrichment analysis of the MYB transcription factor family in 10 species; D: the expression levels of MYB TFs Gr04G3294 and Gr04G0787 in *G. raimondii* at day 0 were significantly higher than those at day 20 and in roots, stems, leaves, and flowers, therefore Gr04G3294 and Gr04G0787 may be involved in fiber initiation^[8]; E: the MYB TFs Ga12G03680 and Ga11G18240 in *G. arboreum* were highly expressed at 15 d of fiber, which may be involved in fiber elongation^[5]; F: three MYB TFs enriched in the “Response to water deprivation” function of *H. trionum*, HtMYB1, HtMYB2 and HtMYB3, were negatively regulated in response to drought stress

者均是重要的天然韧皮部纤维作物。在黄麻纤维素合成途径中MYB83高表达说明其在纤维发育过程中的重要作用^[49,50]。此外,转录组测序显示,黄麻MYB转录因子参与响应盐胁迫^[51]。大麻槿基因组中的MYB83和MYB103可能参与细胞壁的形成,同时MYB83在纤维发育过程中也发挥重要作用^[52]。Shao等人^[35]于2024年的研究发现,MYB-MIXTA-like3(MML3)在木棉纤维起始过程中发挥重要作用,并且该研究总结指出,MML类转录因子在锦葵科植物的演化过程中呈现出不断扩张的趋势,形成了锦葵科植物特有的家族,参与细胞分化和角质层发育,以及与这些性状相关的纤维和叶片毛状体的发育。Weerawanich等人^[53]研究发现,从榴莲中提取的一种新的MYB转录因子DzMYB1调节果肉中类黄酮的生物合成。在Weerawanich等人^[54]的另一项研究中发现,DzMYB2可通过调控苯丙氨酸解氨酶、查尔酮合成酶、查尔酮异构酶和二氢黄酮醇还原酶等多种生物合成基因的启动子,从而调控榴莲中苯丙氨酸类丙烷的生物合成;而DzMYB3可调控PAL、4-coumaroyl-CoA连接酶、CHS和CHI的启动子,激活和抑制这些基因的表达。香铃草基因组中的HtMYB2和HtMYB3在干旱胁迫24小时后表达量显著降低,表明其可能是响应干旱胁迫的负调控因子(图3F)。

3 锦葵科植物bHLH转录因子

3.1 锦葵科植物bHLH转录因子的特征

在锦葵科物种中,bHLH转录因子共聚类为10个大的分支:Clade1~Clade10(图4A)。Clade8中基因数量较多,在榴莲、木棉、吉贝、亚洲棉、雷蒙德氏棉、大麻槿和香铃草中分别存在49, 45, 45, 37, 38, 57和57个;Clade3, Clade4, Clade6, Clade9中也含有较多数量(图4B)。bHLH转录因子通常由两个主要结构域组成:N端的碱性区域和连接的螺旋-环-螺旋区域。在10个锦葵科物种中,均含有bHLH转录因子的典型碱性区域和螺旋-环-螺旋区域(图4C)。

3.2 锦葵科植物bHLH转录因子的功能

在植物中,bHLH是继MYB之后的第二大转录因子家族,该家族的成员可通过与相关基因启动子区域的顺式作用元件特异性结合,调节靶基因的转录表达,在植物的生长发育、非生物胁迫响应及代谢调节中发

挥作用^[55,56]。锦葵科内关于bHLH的功能研究最多的还是集中在棉花。例如,GhbHLH18虽然在纤维伸长早期高表达,但同时还会作为负调控因子,调控纤维伸长和次生细胞壁形成,参与调控松柏醇及芥子醇的含量,从而完成对木质素含量的调控^[57]。关于bHLH调控棉纤维的起始调控,最经典的还是通过与其他蛋白形成MYB-bHLH-WDR(MBW)转录因子复合体来实现^[7]。在代谢调节方面的研究较纤维的起始和发育相对少。例如,Weerawanich等人^[54]的研究发现,DzMYB2和DzMYB3可以与另一个DzbHLH1结合,调控榴莲类黄酮的生物合成。在非生物胁迫响应的研究中,Li等人^[58]通过比较大麻槿的转录组数据发现,盐胁迫下一些AP2/ERF和bHLH的表达量上调,表明这些转录因子通过多种不同途径参与了该物种盐胁迫响应。本文通过相关物种的转录组数据分析发现,在热胁迫处理3小时后,榴莲中Dz04.899和Dz11.172的表达水平明显上调,而Dz17.159, Dz03.1206和Dz14.838明显下调,前两者可能作为热胁迫的正调控因子,而后三者可能在热胁迫中扮演了负调控因子的作用(图4D);在对香铃草进行干旱和盐胁迫处理后,HtbHLH1和HtbHLH4在盐胁迫处理24小时后表达量显著升高,HtbHLH5在干旱胁迫24小时后表达量显著升高,HtbHLH2和HtbHLH3在盐胁迫和干旱胁迫后表达量均升高(图4E),这些转录因子的快速响应提高了香铃草的抗盐和抗旱能力。

4 锦葵科植物ERF转录因子

4.1 锦葵科植物转录因子ERF特征

ERF转录因子家族在锦葵科植物中共聚类为9个分支:Clade1~Clade9,其中Clade5和Clade8中数量最多,呈现扩张趋势(图5A)。Clade5中,榴莲、木棉、吉贝、亚洲棉、雷蒙德氏棉、大麻槿和香铃草分别存在52, 70, 70, 56, 56, 87和76个;Clade8中依次分别存在54, 57, 69, 81, 82, 105和88个(图5B)。在锦葵科10个物种的代表性ERF转录因子中均存在典型的YRG及WLG单元。其中,YRG单元除香铃草为YRG外,其余均为FLG,表明此转录因子家族在锦葵科内的结构特点(图5C)。

4.2 锦葵科植物ERF转录因子的功能

AP2/ERF类的数量占植物转录因子的6%

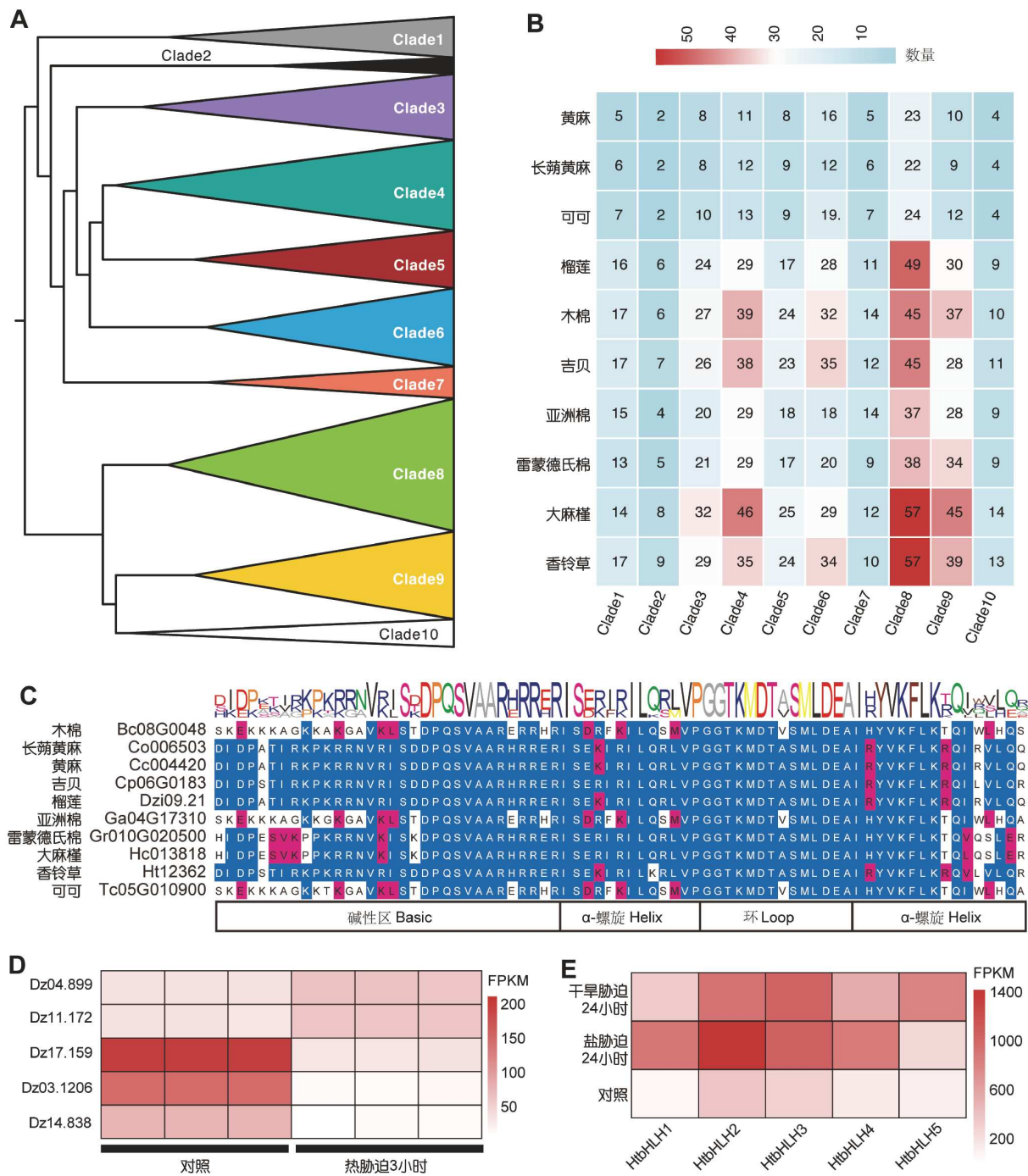


图 4 bHLH转录因子家族分析。A: bHLH转录因子家族的系统发育进化树; B: 不同物种在系统发育树中不同分支的数量分布情况; C: bHLH转录因子的结构域; D: 热胁迫处理3小时后, 榴莲中的bHLH转录因子Dz04.899和Dz11.172表现为正调控, Dz17.159, Dz03.1206和Dz14.838表现为负调控^[11]; E: 香铃草中的bHLH转录因子HtbHLH1和HtbHLH4在盐胁迫处理24小时后表达量显著升高, HtbHLH5在干旱胁迫24小时后表达量显著升高, HtbHLH2和HtbHLH3在盐胁迫和干旱胁迫后表达量均升高

Figure 4 Analysis of the bHLH transcription factor family. A: Phylogenetic tree of the bHLH family; B: the number distribution of different species in different branches of the phylogenetic tree; C: the domain of bHLH transcription factor; D: after 3 h of heat stress treatment, the bHLH TFs Dz04.899 and Dz11.172 in durian genome were positively regulated, and Dz17.159, Dz03.1206 and Dz14.838 were negatively regulated^[11]; E: the expressions of bHLH TFs HtbHLH1 and HtbHLH4 in *H. trionum* were significantly increased after 24 h of salt stress treatment, the expression of HtbHLH5 was significantly increased after 24 h of drought stress, and the expressions of HtbHLH2 and HtbHLH3 were increased after both salt and drought stress

~7%^[59,60], 广泛参与植物的生长发育、胁迫响应及次生代谢调控, 例如, 调控细胞生长、分化及果实成熟等过程^[61,62], 调控植物的抗病性^[63], 参与植物应对盐、干旱、低温等非生物胁迫^[64-66], 调控植物次生代谢产物的合成^[67]。锦葵科物种中, 以经济作物棉花为代表的研究居多。例如, GhERF41和ERF108可参与棉纤维细胞壁的形成^[68,69]。翁等人^[70]利用病毒诱导的基因沉默技术下调GhERF020表达后, 棉花植株对大丽轮枝菌的敏感性显著增强, 病情指数和病原菌生物量明显升高, 由此表明GhERF020是棉花抗黄萎病的正向调控因子。GhERF91和GhERF109可提高棉花对大丽花黄萎病的防御能力^[71,72]。GhERF105-like与棉花色素腺体发育密切相关, 可通过ABA, BR, Eth和JA通路调控腺体发育或棉酚代谢^[73]。在黄麻中, AP2/ERF不仅能作为一类逆境响应转录因子与CAMTA1相互作用, 共同调控植物的生长发育及响应生物与非生物胁迫^[74], 还参与真菌感染的免疫反应, 增强防御能力, 抑制病原菌的生长和扩散^[75]。大麻槿基因组中的ERF转录因子在盐胁迫下上调, 通过多种不同途径参与该植物的耐盐性^[58]。本文选取了香玲草及榴莲中的ERF转录因子, 对其进行胁迫处理后的表达量进行了分析(图5D和E)。在干旱及盐胁迫处理后, 香玲草基因组中HtERF1~HtERF11的表达量均显著增高(图5D), 以增强该植物的抗旱抗盐的能力。在热胁迫处理3小时后, 榴莲ERF转录因子Dz10.773和Dz23.451表达量增高, 而Dz08.1803及Dz16.456表达量降低, 表明前两者可能作为热胁迫的正调控因子, 后两者可能作为热胁迫的负调控因子。

5 锦葵科植物其他转录因子的研究进展

锌指类蛋白(zinc finger proteins)是一类具有手指状结构域的转录因子, 其中C2H2型是结构最为典型、参与生物过程最多的一类锌指蛋白^[76,77]。目前为止, 已有黄骥等人^[78]、赵丽娟等人^[79]、Fedotova等人^[80]、张佳等人^[81]、钟婵娟等人^[82]、Han等人^[83]、Bonchuk和Georgiev^[84]对C2H2转录因子的结构以及生物学功能进行了综合阐述。总之, C2H2转录因子主要参与植物生长发育和非生物胁迫下的基因表达调控。张等人^[85]通过RT-PCR技术从陆地棉中克隆到1个编码C2H2的转录因子GhSIZ1, 并经过实验证明其在响应低温、高

盐、干旱等非生物胁迫中起着重要作用。Salih等人^[86]通过对陆地棉、亚洲棉和雷蒙德氏棉RNA-seq数据和RT-qPCR数据的分析表明, 部分C2H2在棉花纤维发育的不同阶段有不同的表达模式, 从而推测C2H2在棉花纤维发育过程中起着重要的启动和调控作用。在榴莲、木棉等物种中还未有C2H2功能的相关研究报道。

NAC转录因子在植物的种子萌发、侧根起始、次生壁发育、叶片发育和衰老、花器官形成与开花、果实成熟等生长阶段和对生物胁迫与非生物胁迫的响应中起着重要作用^[87,88]。GhNAC056通过调控氮肥营养吸收过程中的氮转运蛋白基因的表达来参与棉花对氮胁迫的响应过程^[89]。Shan等人^[90]的研究发现, 陆地棉NAC类转录因子依赖ABA和乙烯信号途径, 在叶片衰老和非生物胁迫中发挥不同的作用。GhNAC100与茉莉酸相关基因*GhPR3*和*GhPDF1.2*启动子的CG-TA-box结合并抑制其表达, 负调控植株对大丽轮枝菌的抗性^[91,92]。Li等人^[58]通过比较转录组发现, 盐胁迫下大麻槿基因组中的大部分NAC转录因子均呈现上调趋势, 由此推测这些转录因子可能提高了该物种的耐盐性。Sun等人^[93]通过单细胞转录组测序(single-cell RNA sequencing, scRNA-seq)发现了三个影响色素腺形成的新基因: *GbiERF114*, *GbiZAT11*和*GbiNTL9* (NAC like 9), 并为今后的棉花scRNA-seq研究奠定了基础。GhNAC4受非生物胁迫的诱导, 沉默该转录因子可以显著降低对干旱胁迫的耐受性, 而过表达株系则呈现出相对较强的耐旱性^[94]。

Ishiguro和Nakamura^[95]于1994年从红薯中克隆出了第1个WRKY转录因子SPF1, 并发现其受蔗糖诱导表达。之后, 研究者在拟南芥、水稻、大豆、杨树、黄瓜、玉米、棉花等植物中开展了WRKY转录因子的广泛研究。WRKY转录因子在植物的生长发育和对环境变化的响应中起着至关重要的作用, 尤其是在非生物胁迫的响应^[96-98]。例如, 王等人^[99]的研究发现, 沉默转录因子GhWRKY44会降低棉花的抗旱性, 表明GhWRKY44是棉花抗旱性的正调控因子。转录因子GhWRKY41会促进水杨酸合成以增强棉花对黄萎病菌的抗性^[100]。李辉等人曾两次对大麻槿基因组中的所有WRKY转录因子进行了全面的分析, 2022年通过实时荧光定量PCR技术分析发现, 盐胁迫诱导表达的WRKY家族成员有26个, 其中23个具有正向调控作用, 3个具有负向调控作用^[101]; 2024年又通过实时荧光定

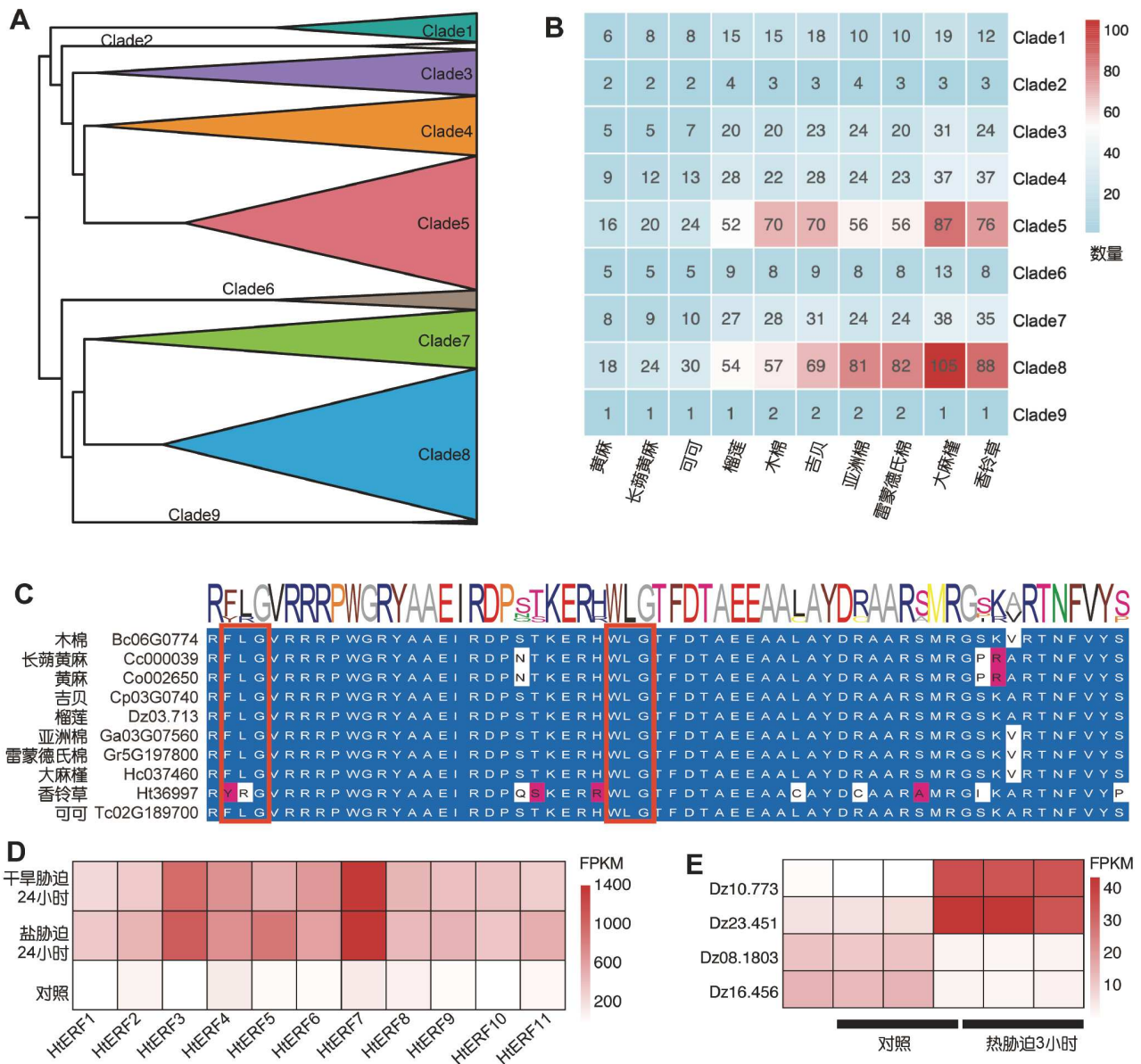


图 5 AP2/ERF转录因子家族分析。A: AP2/ERF转录因子家族的系统发育进化树; B: 不同物种在系统发育树中不同分支的数量分布情况; C: AP2/ERF转录因子的结构域, 红色框表示AP2结构域中典型的YRG和WLG单元; D: 香铃草中的ERF转录因子HtERF1~HtERF11在盐胁迫和干旱胁迫处理24小时后表达量均显著升高; E: 热胁迫处理3小时后, 榴莲中的ERF转录因子Dz10.773和Dz23.451表达量显著升高, Dz08.1803和Dz16.456表达量显著降低^[11]

Figure 5 Analysis of the AP2/ERF transcription factor family. A: Phylogenetic tree of the AP2/ERF family; B: the number distribution of different species in different branches of the phylogenetic tree; C: the domain of the AP2/ERF transcription factor, the red boxes indicate the typical YRG and WLG units in the AP2 structural domains; D: the expression levels of ERF TFs HtERF1~HtERF11 in *H. trionum* were significantly increased after 24 h of salt stress and drought stress; E: after 3 h of heat stress, the expression levels of ERF TFs Dz10.773 and Dz23.451 in durian were significantly increased, while the expression levels of Dz08.1803 and Dz16.456 were significantly decreased^[11]

量PCR分析表明, 受镉胁迫诱导表达的WRKY家族成员有24个, 其中22个表达量上调, 2个表达量下调, 推测这也可能是该物种耐镉能力强的一个重要因素^[102]。

还有研究表明, HcWRKY75在大麻槿苗期响应盐胁迫中具有正向调控作用^[103]。在陆地棉的纤维早期发育过程中, GhWRKY16直接与GhHOX3, GhMYB109, GhCe-

*sA6D-D11*和*GhMYB25*的启动子结合, 诱导它们的表达, 从而促进纤维的萌发和伸长^[104]。Mi等人^[105]于2024年的研究表明, 磷酸化的*GhWRKY40a*可进一步激活*GhERF1b*的转录, 上调防御相关基因, 同时抑制*GhABF2*的转录, 调节气孔开放, 从而提高棉花对轮纹病的抗性。

6 讨论

随着分子生物学和测序技术的迅猛发展, 过去几十年锦葵科植物的研究逐渐迈向分子和组学层面, 并取得了显著进展。本文聚焦于锦葵科植物转录因子的研究, 综述了其在家族进化、生物学功能解析等方面的成果。尽管转录因子研究已有较为系统的积累, 但随着群体基因组学、表观遗传学、单细胞组学和时空转录组学等新兴技术的应用, 锦葵科植物转录因子领域的许多未解之谜有望被逐步破解, 未来的研究仍有很大的空间。

第一, 转录因子的研究在模式植物拟南芥中取得了最为透彻和广泛的进展。虽然棉花作为经济作物已成为转录因子研究的热点植物, 大多数研究集中于棉花的转录因子在纤维素合成、抗逆性以及次生代谢调控等方面的作用。但其他锦葵科植物, 如木棉、可可、榴莲等的研究仍处于起步阶段, 相关数据和功能解析较为有限。未来, 随着更多锦葵科植物基因组的测序与组装, 更多该科植物的转录因子研究将有望得到拓展, 为揭示其在生长发育、环境适应性以及抗胁迫等方面的作用提供新的理论依据。尤其是在植物耐逆性和产量提升方面, 跨物种的基因组对比分析及转录因子功能验证将有助于促进农业作物的种质改良。

第二, 当前生物学研究已经逐步从单基因功能的解析转向构建整个基因调控网络。通过整合多组学数据, 如转录组、蛋白质组、代谢组等, 可以更全面地

揭示复杂生物过程中的调控机制。例如, 植物在逆境胁迫下, 并不只是单一的一个或者一类转录因子会对环境的变化做出响应, 往往是多个转录因子家族(如AP2/ERF, bZIP, NAC, MYB等)通过协同作用, 共同调控下游基因的表达。与植物激素(如ABA、乙烯等)的信号通路相互作用, 形成一个复杂的调控网络。因此, 在数据分析方面就要同时考虑基因表达量的变化和代谢物的动态变化, 才能更全面地解析整个调控机制。近两年, 人工智能(AI)技术与植物学研究的深度融合, 使得多维度的数据分析变为解析复杂分子调控机制的便利工具。未来, 植物学、农学和园艺学等学科的研究将更依赖于多层次和多维度的数据, 更侧重于多学科的交叉分析。

第三, 功能分化与新功能挖掘将会为转录因子的研究夯实基础。在WGD和基因复制事件中, 部分转录因子家族经历了功能分化或获得新功能, 为植物适应环境提供了遗传基础。未来研究需要通过本物种的转基因体系进行基因敲除和过表达来进行功能验证, 挖掘潜在的新功能。例如, 棉花中特定转录因子在纤维发育中的功能已经明确, 而同源基因的功能是否在榴莲、可可等其他锦葵科植物中保守或演化为新功能仍需进一步研究。锦葵科植物中的转录因子在调控经济性性状, 如纤维品质、果实风味和营养成分方面具有潜力。例如, 榴莲果实成熟和香气形成、可可种子的代谢调控等领域均存在未解之谜。虽然对于多年生果树来说分子育种难度巨大, 但目前阶段也需要积累足够多的理论基础。在科学技术的快速发展下, 未来可以通过定向调控关键转录因子的表达, 改善经济性性状, 将分子育种实践提上进程。非模式植物, 如香铃草等具有特殊的次生代谢产物和药用价值, 然而其分子机制研究仍较为薄弱。未来应加强对非模式植物中转录因子家族的系统性研究, 特别是在代谢途径、环境适应性和次生代谢产物调控等方面的功能解析。

参考文献

- 1 Christenhusz M J M, Byng J W. The number of known plants species in the world and its annual increase. *Phytotaxa*, 2016, 261: 201
- 2 Cvetković T, Areces-Berazain F, Hinsinger D D, et al. Phylogenomics resolves deep subfamilial relationships in Malvaceae s.l. *G3*, 2021, 11: jkab136
- 3 The Angiosperm Phylogeny Group. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot J the Linn Soc*, 2016, 181: 1–20

- 4 Hernández-Gutiérrez R, Magallón S. The timing of Malvales evolution: incorporating its extensive fossil record to inform about lineage diversification. *Mol Phylogenet Evol*, 2019, 140: 106606
- 5 Huang G, Wu Z, Percy R G, et al. Genome sequence of *Gossypium herbaceum* and genome updates of *Gossypium arboreum* and *Gossypium hirsutum* provide insights into cotton A-genome evolution. *Nat Genet*, 2020, 52: 516–524
- 6 Zhang Y, Zhang Y, Ge X, et al. Genome-wide association analysis reveals a novel pathway mediated by a dual-TIR domain protein for pathogen resistance in cotton. *Genome Biol*, 2023, 24: 111
- 7 Wen X, Chen Z, Yang Z, et al. A comprehensive overview of cotton genomics, biotechnology and molecular biological studies. *Sci China Life Sci*, 2023, 66: 2214–2256
- 8 Huang G, Bao Z, Feng L, et al. A telomere-to-telomere cotton genome assembly reveals centromere evolution and a Mutator transposon-linked module regulating embryo development. *Nat Genet*, 2024, 56: 1953–1963
- 9 Argout X, Salse J, Aury J M, et al. The genome of *Theobroma cacao*. *Nat Genet*, 2011, 43: 101–108
- 10 Teh B T, Lim K, Yong C H, et al. The draft genome of tropical fruit durian (*Durio zibethinus*). *Nat Genet*, 2017, 49: 1633–1641
- 11 Li W, Chen X, Yu J, et al. Upgraded durian genome reveals the role of chromosome reshuffling during ancestral karyotype evolution, lignin biosynthesis regulation, and stress tolerance. *Sci China Life Sci*, 2024, 67: 1266–1279
- 12 Tian M L, Chen Q W, Liu B X, et al. Purification, identification, and antioxidant activity of anthocyanins from roselle (in Chinese). *Mod Food Sci Technol*, 2024, 40: 155–165 [田美玲, 陈沁雯, 刘斌雄, 等. 玫瑰茄花青素纯化、鉴定及抗氧化活性评价. 现代食品科技, 2024, 40: 155–165]
- 13 Chang X L, Wang D, Chen B Y, et al. Adsorption and desorption properties of macroporous resins for anthocyanins from the calyx extract of roselle (*Hibiscus sabdariffa* L.). *J Agric Food Chem*, 2012, 60: 2368–2376
- 14 Sindhu R K, Puri V. Phytochemical, nutritional and pharmacological evidences for *Abelmoschus esculentus* (L.). *J Phytopharmacol*, 2016, 5: 238–241
- 15 Li H, Yue K X, Wang Q F, et al. Research advances on okra polysaccharides (in Chinese). *Food Ind*, 2024, 45: 181–185 [李慧, 岳柯昕, 王其凤, 等. 秋葵属植物多糖的研究进展. 食品工业, 2024, 45: 181–185]
- 16 Huang X J. Key points of seed propagation seedling and afforestation techniques for *Tilia* trees (in Chinese). *Anhui Agric Sci Bull*, 2024, 30: 49–52 [黄小军. 椴树种子繁殖与育苗造林技术要点. 安徽农学通报, 2024, 30: 49–52]
- 17 Xu S D, Geng X M, Zhu Z L, et al. Research on resource status and exploitation value of genus *Tilia* L. (in Chinese). *Chin Wild Plant Resour*, 2023, 42: 93–100 [许世达, 耿兴敏, 祝遵凌, 等. 椴树属植物资源状况及开发利用价值研究. 中国野生植物资源, 2023, 42: 93–100]
- 18 Koshimizu S, Masuda S, Shibata A, et al. Genome and transcriptome analyses reveal genes involved in the formation of fine ridges on petal epidermal cells in *Hibiscus trionum*. *DNA Res*, 2023, 30: dsad019
- 19 Kim Y M, Kim S, Koo N, et al. Genome analysis of *Hibiscus syriacus* provides insights of polyploidization and indeterminate flowering in woody plants. *DNA Res*, 2017, 24: 71–80
- 20 Yang Y, Liu X, Shi X, et al. A high-quality, chromosome-level genome provides insights into determinate flowering time and color of cotton rose (*Hibiscus mutabilis*). *Front Plant Sci*, 2022, 13: 818206
- 21 Wang Z, Xue J Y, Hu S Y, et al. The genome of *Hibiscus hamabo* reveals its adaptation to saline and waterlogged habitat. *Hortic Res*, 2022, 9: uhac067
- 22 Lambert S A, Jolma A, Campitelli L F, et al. The human transcription factors. *Cell*, 2018, 172: 650–665
- 23 Latchman D S. Transcription factors: an overview. *Int J Biochem Cell Biol*, 1997, 29: 1305–1312
- 24 Liu J, Osbourn A, Ma P. MYB transcription factors as regulators of phenylpropanoid metabolism in plants. *Mol Plant*, 2015, 8: 689–708
- 25 Dubos C, Stracke R, Grotewold E, et al. MYB transcription factors in *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci*, 2010, 15: 573–581
- 26 Stracke R, Werber M, Weisshaar B. The R2R3-MYB gene family in *Arabidopsis thaliana*. *Curr Opin Plant Biol*, 2001, 4: 447–456
- 27 Guo J, Sun B, He H, et al. Current understanding of bHLH transcription factors in plant abiotic stress tolerance. *Int J Mol Sci*, 2021, 22: 4921
- 28 Pires N, Dolan L. Origin and diversification of basic-helix-loop-helix proteins in plants. *Mol Biol Evol*, 2010, 27: 862–874
- 29 Zhou X, Liao Y, Kim S U, et al. Genome-wide identification and characterization of bHLH family genes from *Ginkgo biloba*. *Sci Rep*, 2020, 10: 13723
- 30 Kong L, Song Q, Wei H, et al. The AP2/ERF transcription factor PtoERF15 confers drought tolerance via JA-mediated signaling in *Populus*. *New Phytol*, 2023, 240: 1848–1867

- 31 Nakano T, Suzuki K, Fujimura T, et al. Genome-wide analysis of the ERF gene family in *Arabidopsis* and rice. *Plant Physiol*, 2006, 140: 411–432
- 32 Zhang M, Lu P, Zheng Y, et al. Genome-wide identification of AP2/ERF gene family in *Coptis Chinensis* Franch reveals its role in tissue-specific accumulation of benzyloquinoline alkaloids. *BMC Genomics*, 2024, 25: 972
- 33 Wang M, Yuan D, Tu L, et al. Long noncoding RNAs and their proposed functions in fibre development of cotton (*Gossypium* spp.) *New Phytol*, 2015, 207: 1181–1197
- 34 Zhang L, Ma X, Zhang X, et al. Reference genomes of the two cultivated jute species. *Plant Biotechnol J*, 2021, 19: 2235–2248
- 35 Shao L, Jin S, Chen J, et al. High-quality genomes of *Bombax ceiba* and *Ceiba pentandra* provide insights into the evolution of Malvaceae species and differences in their natural fiber development. *Plant Commun*, 2024, 5: 100832
- 36 Wu S, Han B, Jiao Y. Genetic contribution of paleopolyploidy to adaptive evolution in angiosperms. *Mol Plant*, 2020, 13: 59–71
- 37 Altschul S F, Gish W, Miller W, et al. Basic local alignment search tool. *J Mol Biol*, 1990, 215: 403–410
- 38 Jin J, Tian F, Yang D C, et al. PlantTFDB 4.0: toward a central hub for transcription factors and regulatory interactions in plants. *Nucleic Acids Res*, 2017, 45: D1040–D1045
- 39 Zheng Y, Jiao C, Sun H, et al. iTAK: a program for genome-wide prediction and classification of plant transcription factors, transcriptional regulators, and protein kinases. *Mol Plant*, 2016, 9: 1667–1670
- 40 Wu Y, Wen J, Xia Y, et al. Evolution and functional diversification of R2R3-MYB transcription factors in plants. *Hortic Res*, 2022, 9: uhac058
- 41 Ambawat S, Sharma P, Yadav N R, et al. MYB transcription factor genes as regulators for plant responses: an overview. *Physiol Mol Biol Plants*, 2013, 19: 307–321
- 42 Hu Y D, Wu G Q, Liu C, et al. Roles of MYB transcription factor in regulating the responses of plants to stress (in Chinese). *Biotechnol Bull*, 2024, 40: 5–22 [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. *生物技术通报*, 2024, 40: 5–22]
- 43 Walford S, Wu Y, Llewellyn D J, et al. GhMYB25-like: a key factor in early cotton fibre development. *Plant J*, 2011, 65: 785–797
- 44 Huang J, Chen F, Wu S, et al. Cotton GhMYB7 is predominantly expressed in developing fibers and regulates secondary cell wall biosynthesis in transgenic *Arabidopsis*. *Sci China Life Sci*, 2016, 59: 194–205
- 45 Suo J, Liang X, Pu L, et al. Identification of GhMYB109 encoding a R2R3 MYB transcription factor that expressed specifically in fiber initials and elongating fibers of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) *Biochim Biophys Acta*, 2003, 1630: 25–34
- 46 Pu L, Li Q, Fan X, et al. The R2R3 MYB transcription factor GhMYB109 is required for cotton fiber development. *Genetics*, 2008, 180: 811–820
- 47 Wang S, Wang J W, Yu N, et al. Control of plant trichome development by a cotton fiber MYB gene. *Plant Cell*, 2004, 16: 2323–2334
- 48 Liu T, Chen T, Kan J, et al. The GhMYB36 transcription factor confers resistance to biotic and abiotic stress by enhancing *PRI* gene expression in plants. *Plant Biotechnol J*, 2022, 20: 722–735
- 49 Xu Y, Zhang L L, Qi J M, et al. Genomics and genetic improvement in main bast fiber crops: advances and perspectives (in Chinese). *Acta Agronom Sin*, 2021, 47: 997–1019 [徐益, 张力岚, 祁建民, 等. 主要麻类作物基因组学与遗传改良:现状与展望. *作物学报*, 2021, 47: 997–1019]
- 50 Islam M S, Saito J A, Emdad E M, et al. Comparative genomics of two jute species and insight into fibre biogenesis. *Nat Plants*, 2017, 3: 16223
- 51 Yang Z, Yan A, Lu R, et al. *De novo* transcriptome sequencing of two cultivated jute species under salinity stress. *PLoS One*, 2017, 12: e0185863
- 52 Zhang L, Xu Y, Zhang X, et al. The genome of kenaf (*Hibiscus cannabinus* L.) provides insights into bast fibre and leaf shape biogenesis. *Plant Biotechnol J*, 2020, 18: 1796–1809
- 53 Weerawanich K, Halbwirth H, Sirikantaramas S. A novel MYB transcription factor from durian (*Durio zibethinus*), DzMYB1, regulates flavonoid biosynthesis in fruit pulp. *Sci Hortic*, 2024, 333: 113246
- 54 Weerawanich K, Sirikantaramas S. Unveiling phenylpropanoid regulation: the role of DzMYB activator and repressor in durian (*Durio zibethinus*) fruit. *Plant Cell Rep*, 2024, 43: 179
- 55 Feller A, Machemer K, Braun E L, et al. Evolutionary and comparative analysis of MYB and bHLH plant transcription factors. *Plant J*, 2011, 66: 94–116
- 56 An C, Lu L, Shen M Q, et al. Research progress of *bHLH* gene family in plants and its application prospects in medical plants (in Chinese). *Biotechnol Bull*, 2023, 39: 1–16 [安昌, 陆琳, 沈梦千, 等. 植物**bHLH**基因家族研究进展及在药用植物中的应用前景. *生物技术通报*, 2023,

- 39: 1–16]
- 57 Gao Z, Sun W, Wang J, et al. GhbHLH18 negatively regulates fiber strength and length by enhancing lignin biosynthesis in cotton fibers. *Plant Sci*, 2019, 286: 7–16
 - 58 Li H, Li D, Chen A, et al. RNA-seq for comparative transcript profiling of kenaf under salinity stress. *J Plant Res*, 2017, 130: 365–372
 - 59 Wei H C, Liu Y, Dou M Z, et al. Molecular evolution of *AP2ERF* gene family in *Glycine max* (in Chinese). *Plant Physiol J*, 2015, 51: 1706–1718 [魏海超, 刘媛, 豆明珠, 等. 大豆*AP2ERF*基因家族的分子进化分析. *植物生理学报*, 2015, 51: 1706–1718]
 - 60 Velasco R, Zharkikh A, Affourtit J, et al. The genome of the domesticated apple (*Malus × domestica* Borkh.) *Nat Genet*, 2010, 42: 833–839
 - 61 Li T, Jiang Z, Zhang L, et al. Apple (*Malus domestica*) MdERF2 negatively affects ethylene biosynthesis during fruit ripening by suppressing MdACS1 transcription. *Plant J*, 2016, 88: 735–748
 - 62 Xu S, Geng X M, Wang L L, et al. A review of the structure, function and expression regulation of ethylene response factors (ERF) in plant (in Chinese). *J Zhejiang A&F Univ*, 2021, 38: 624–633 [许世达, 耿兴敏, 王露露. 植物乙烯响应因子(ERF)的结构、功能及表达调控研究进展. *浙江农林大学学报*, 2021, 38: 624–633]
 - 63 Fröschel C, Iven T, Walper E, et al. A gain-of-function screen reveals redundant ERF transcription factors providing opportunities for resistance breeding toward the vascular fungal pathogen *Verticillium longisporum*. *Mol Plant Microbe Interact*, 2019, 32: 1095–1109
 - 64 Yin D, Sun D, Han Z, et al. PhERF2, an ethylene-responsive element binding factor, plays an essential role in waterlogging tolerance of petunia. *Hortic Res*, 2019, 6: 83
 - 65 Gasch P, Fundinger M, Müller J T, et al. Redundant ERF-VII transcription factors bind to an evolutionarily conserved *cis*-motif to regulate hypoxia-responsive gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2016, 28: 160–180
 - 66 Sun X, Zhang L, Wong D C J, et al. The ethylene response factor VaERF092 from Amur grape regulates the transcription factor VaWRKY33, improving cold tolerance. *Plant J*, 2019, 99: 988–1002
 - 67 Tan X, Fan Z, Shan W, et al. Association of BrERF72 with methyl jasmonate-induced leaf senescence of Chinese flowering cabbage through activating JA biosynthesis-related genes. *Hortic Res*, 2018, 5: 22
 - 68 Wang Y, Li Y, He S P, et al. The transcription factor ERF108 interacts with AUXIN RESPONSE FACTORS to mediate cotton fiber secondary cell wall biosynthesis. *Plant Cell*, 2023, 35: 4133–4154
 - 69 Gao Y, Cui Y, Li S, et al. GhERF41, a group IIIe ERF protein, participates in regulating cell wall synthesis in cotton fiber. *Ind Crop Prod*, 2023, 192: 116001
 - 70 Weng H T, Liu H Y, Guo H M, et al. Preliminary function analysis of *GhERF020* gene in response to *Verticillium wilt* in cotton (in Chinese). *J Agric Sci Technol*, 2024, 26: 112–121 [翁慧婷, 刘海洋, 郭惠明, 等. 棉花抗黄萎病相关基因*GhERF020*功能的初步分析. *中国农业科技导报*, 2024, 26: 112–121]
 - 71 Aini N, Wu Y, Pan Z, et al. Cotton ethylene response factor GhERF91 is involved in the defense against *Verticillium dahliae*. *J Integr Agr*, 2024, 23: 3328–3342
 - 72 Wu N. Functional analysis of *GhERF109* and *GhPRA1.B1-1A* in cotton resistance to *Verticillium dahliae* (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Zhengzhou: Zhengzhou University, 2024 [吴娜. 陆地棉*GhERF109*和*GhPRA1.B1-1A*在棉花抗黄萎病中的功能研究. 硕士学位论文. 郑州: 郑州大学, 2024]
 - 73 Zhang X, Qian Y Y, Wang G E, et al. Cloning and expression analysis of a cotton pigment gland formation related gene *GhERF105-like* (in Chinese). *Acta Agric Boreali-Sin*, 2022, 37: 34–41 [张曦, 钱玉源, 王广恩, 等. 棉花色素腺体发育相关基因*GhERF105-like*的克隆与表达分析. *华北农学报*, 2022, 37: 34–41]
 - 74 Zhang G Y, Deng J L, Xu J T, et al. Cloning, expression and interaction with AP2/ERF transcription factor analysis of *CAMTA1* gene from *Corchorus capsularis* (in Chinese). *J Agric Biotechnol*, 2022, 30: 1087–1095 [张高阳, 邓接楼, 徐建堂, 等. 黄麻*CAMTA1*基因的克隆、表达及其与AP2/ERF类转录因子相互作用的分析. *农业生物技术学报*, 2022, 30: 1087–1095]
 - 75 Kabir S M T, Hossain M S, Bashar K K, et al. Genome-wide identification and expression profiling of AP2/ERF superfamily genes under stress conditions in dark jute (*Corchorus olitorius* L.). *Ind Crops Prod*, 2021, 166: 113469
 - 76 Englbrecht C C, Schoof H, Böhm S. Conservation, diversification and expansion of C2H2 zinc finger proteins in the *Arabidopsis thaliana* genome. *BMC Genomics*, 2004, 5: 39
 - 77 He K, Zhou X L, Wang Y Q, et al. RNA regulation and improvement of crop agronomic traits (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2024, 54: 618–636 [何凯, 周晓利, 王玉秋, 等. RNA调控与作物农艺性状改良. *中国科学: 生命科学*, 2024, 54: 618–636]

- 78 Huang J, Wang J F, Zhang H S. Structure and function of plant C2H2 zinc finger protein (in Chinese). *Hereditas* (Beijing), 2004, 26: 414–418 [黄骥, 王建飞, 张红生. 植物C2H2型锌指蛋白的结构与功能. *遗传*, 2004, 26: 414–418]
- 79 Zhao L J, Yi X Y, Zeng Y L. Research progress on plant stress related C2H2 type zinc finger protein (in Chinese). *Mol Plant Breed*, 2016, 14: 578–585 [赵丽娟, 易小娅, 曾幼玲. 植物逆境相关C2H2型锌指蛋白的研究进展. *分子植物育种*, 2016, 14: 578–585]
- 80 Fedotova A A, Bonchuk A N, Mogila V A, et al. C2H2 zinc finger proteins: the largest but poorly explored family of higher eukaryotic transcription factors. *Acta Naturae*, 2017, 9: 47–58
- 81 Zhang J, Liu J F, Zhao T T, et al. Research progress of C2H2 zinc finger protein in plant (in Chinese). *Mol Plant Breed*, 2018, 16: 427–433 [张佳, 刘俊芳, 赵婷婷, 等. 植物C2H2型锌指蛋白研究进展. *分子植物育种*, 2018, 16: 427–433]
- 82 Zhong C J, Peng W Y, Wang B, et al. Advances of plant C2H2 zinc finger protein in response to stress (in Chinese). *Plant Physiol J*, 2020, 56: 2356–2366 [钟婵娟, 彭伟业, 王冰, 等. 植物逆境响应相关的C2H2型锌指蛋白研究进展. *植物生理学报*, 2020, 56: 2356–2366]
- 83 Han G, Lu C, Guo J, et al. C2H2 zinc finger proteins: master regulators of abiotic stress responses in plants. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 115
- 84 Bonchuk A N, Georgiev P G. C2H2 proteins: evolutionary aspects of domain architecture and diversification. *Bioessays*, 2024, 46: 2400052
- 85 Zhang X Y, Lin S D, Zhang T, et al. Cloning and expression analysis of *GhSIZ1*, encoding a C2H2 zinc finger protein in cotton (*Gossypium hirsutum*) (in Chinese). *Cotton Sci*, 2015, 27: 189–197 [张新宇, 林书岱, 张涛, 等. 棉花C2H2类型锌指蛋白基因*GhSIZ1*的克隆及表达分析. *棉花学报*, 2015, 27: 189–197]
- 86 Salih H, Odongo M R, Gong W, et al. Genome-wide analysis of cotton C2H2-zinc finger transcription factor family and their expression analysis during fiber development. *BMC Plant Biol*, 2019, 19: 400
- 87 Yu J Y, Gong C R. Advances in biological functions of plant NAC transcription factors (in Chinese). *Henan Sci*, 2024, 42: 1589–1601 [于婧瑶, 巩琛锐. 植物NAC转录因子的生物学功能研究进展. *河南科学*, 2024, 42: 1589–1601]
- 88 Liu H L, Jiang B Y, Zhang J, et al. Advances in study on plant NAC transcription factors (in Chinese). *J Fujian Agric Forest Univ (Nat Sci Ed)*, 2024, 53: 742–753 [刘惠玲, 江炳玉, 张静, 等. 植物NAC转录因子的研究进展. *福建农林大学学报(自然科学版)*, 2024, 53: 742–753]
- 89 Wang T T, Luo T M, Feng L, et al. GhNAC056 regulates nitrogen transporter-related genes involved in the process of nitrogen nutrient absorption in cotton (in Chinese). In: Abstracts of the 20th Annual Conference of China Crop Society. China Crop Society, 2023. 1 [王田田, 罗添鸣, 冯邻, 等. GhNAC056调控氮转运蛋白相关基因参与棉花氮营养吸收过程. 见: 第二十届中国作物学会学术年会论文摘要集. 中国作物学会, 2023. 1]
- 90 Shan S T, Pang C, Fan S, et al. Isolation and expression profiling of GhNAC transcription factor genes in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) during leaf senescence and in response to stresses. *Gene*, 2013, 531: 220–234
- 91 Lu H Q, Li N, Jiang K X, et al. Research advances on NAC transcription factors regulating plant development and stress responses (in Chinese). *Plant Physiol J*, 2024, 60: 271–283 [陆海芹, 李娜, 蒋凯旋, 等. NAC转录因子调控植物生长发育和胁迫应答的研究进展. *植物生理学报*, 2024, 60: 271–283]
- 92 Hu G, Lei Y, Liu J, et al. The ghr-miR164 and GhNAC100 modulate cotton plant resistance against *Verticillium dahlia*. *Plant Sci*, 2020, 293: 110438
- 93 Sun Y, Han Y, Sheng K, et al. Single-cell transcriptomic analysis reveals the developmental trajectory and transcriptional regulatory networks of pigment glands in *Gossypium bickii*. *Mol Plant*, 2023, 16: 694–708
- 94 Jin X, Chai Q, Liu C, et al. Cotton GhNAC4 promotes drought tolerance by regulating secondary cell wall biosynthesis and ribosomal protein homeostasis. *Plant J*, 2024, 117: 1052–1068
- 95 Ishiguro S, Nakamura K. Characterization of a cDNA encoding a novel DNA-binding protein, SPF1, that recognizes SP8 sequences in the 5' upstream regions of genes coding for sporamin and β -amylase from sweet potato. *Mol Gen Genet*, 1994, 244: 563–571
- 96 Song H, Cao Y, Zhao L, et al. Review: WRKY transcription factors: understanding the functional divergence. *Plant Sci*, 2023, 334: 111770
- 97 Javed T, Gao S J. WRKY transcription factors in plant defense. *Trends Genet*, 2023, 39: 787–801
- 98 Xu H, Watanabe K A, Zhang L, et al. WRKY transcription factor genes in wild rice *Oryza nivara*. *DNA Res*, 2016, 23: 311–323
- 99 Wang Y, Yu Y H, Wan H N, et al. Functional identification of *GhWRKY44* under drought stress (in Chinese). *Cotton Sci*, 2024, 36: 275–284 [王怡, 于月华, 万会娜, 等. *GhWRKY44*在干旱胁迫下的功能鉴定. *棉花学报*, 2024, 36: 275–284]
- 100 Xiao S H, Dong X M, Peng X, et al. Transcription factor *GhWRKY41* enhances cotton resistance to *Verticillium dahliae* by promoting SA synthesis (in Chinese). *Acta Agronom Sin*, 2024, 50: 2447–2457 [肖胜华, 董贤钊, 彭鑫, 等. 转录因子*GhWRKY41*促进水杨酸合成增强棉花对黄萎病菌的抗性. *作物学报*, 2024, 50: 2447–2457]

- 101 Li H, Kang Z P, Qiu C S, et al. Identification of kenaf WRKY gene family and its expression analysis under salt stress (in Chinese). *Acta Agric Boreali-Sin*, 2022, 37: 71–81 [李辉, 康泽培, 邱财生, 等. 红麻WRKY基因家族鉴定及其盐胁迫下的表达分析. *华北农学报*, 2022, 37: 71–81]
- 102 Li H, Chen A G, Tang H J, et al. Identification of kenaf (*Hibiscus cannabinus*) WRKY family member and analysis of their expression under cadmium stress (in Chinese). *J Agric Biotechnol*, 2024, 32: 2243–2254 [李辉, 陈安国, 唐慧娟, 等. 红麻基因组WRKY家族成员的鉴定及其在镉胁迫下的表达分析. *农业生物技术学报*, 2024, 32: 2243–2254]
- 103 Liu T. Physiological characteristics of seedling and function analysis of *HcWRKY75* in response to salt stress in kenaf “Fuhong 952” (in Chinese). Dissertation for Master’s Degree. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2024 [刘婷. 红麻“福红952”苗期耐盐胁迫的生理特征及*HcWRKY75*耐盐功能分析. 硕士学位论文. 福州: 福建农林大学, 2024]
- 104 Wang N N, Li Y, Chen Y H, et al. Phosphorylation of WRKY16 by MPK3-1 is essential for its transcriptional activity during fiber initiation and elongation in cotton (*Gossypium hirsutum*). *Plant Cell*, 2021, 33: 2736–2752
- 105 Mi X, Li W, Chen C, et al. GhMPK9-GhRAF39_1-GhWRKY40a regulates the GhERF1b- and GhABF2-mediated pathways to increase cotton disease resistance. *Adv Sci*, 2024, 11: 2404400

Advances in transcription factors of Malvaceae plants

Li WanWan^{1†}, CHEN Xin^{1†} & Zhu YuXian^{1,2*}

¹ State Key Laboratory of Gene Function and Modulation Research, School of Life Sciences, Peking University, Beijing 100871, China

² Institute for Advanced Studies, Wuhan University, Wuhan 430072, China

† Contributed equally to this work

* Corresponding author; E-mail: zhuyx@whu.edu.cn

Malvaceae plants play an important role in the economy and ecosystem, such as cotton, cacao and jute. These plants are not only important sources of fibre, food and medicine, but also indispensable to global agriculture and industry. Transcription factors (TFs) are the core components of gene regulatory networks, which can regulate the expression of genes to control the development, cell differentiation, metabolism and stress response of organisms, thus affecting a variety of biological processes. The study of TFs not only helps to analyse the function of plant genes, but also provides an important theoretical basis and application potential for improving the yield, resistance and quality of crops. In the past few decades, significant progress has been made in the study of TFs in Malvaceae plants. In this paper, through the study of TFs within the family and combined with bioinformatics analysis, we summarised the total number of TFs and the percentage of each type of TFs in ten representative species of Malvaceae, and elaborated on the biological functions of three important TF families, MYB, bHLH and ERF. We also provided an outlook on the future research direction of these TFs.

Malvaceae, transcription factor, MYB, bHLH, ERF

doi: [10.1360/SSV-2024-0330](https://doi.org/10.1360/SSV-2024-0330)