

DOI: 10.13376/j.cbls/2025062

文章编号: 1004-0374(2025)06-0625-10

植物特异性HD-Zip转录因子在生长发育与逆境响应中的功能研究进展

张 薇, 赵礼轲, 张丙林, 刘卫娟*, 邹华文*

(长江大学农学院, 荆州 434025)

摘 要: HD-Zip 是植物所特有的转录因子, 其结构包含一个保守的同源结构域 (HD), 以及一个负责蛋白质二聚化的保守亮氨酸拉链基序 (LZ), 所以被命名为同源结构域亮氨酸拉链 (HD-Zip)。根据它们的序列同源性、DNA 结合特异性和生理功能, HD-Zip 蛋白家族可分为 4 个亚家族: HD-Zip I、HD-Zip II、HD-Zip III 和 HD-Zip IV。研究表明 HD-Zip 家族基因广泛参与植物生长发育及对各种生物 (病害、虫害) 和非生物 (干旱、高盐、高温等) 逆境胁迫的响应过程。本文综述了 HD-Zip 转录因子的结构、分类及生物学功能, 并对今后的研究重点进行展望。

关键词: HD-Zip; 转录因子; 生长发育; 逆境胁迫

中图分类号: Q945 **文献标志码:** A

Research advances in the roles of plant-specific HD-Zip transcription factors in growth, development, and stress response

ZHANG Wei, ZHAO Li-Ke, ZHANG Bin-Lin, LIU Wei-Juan*, ZOU Hua-Wen*

(College of Agriculture, Yangtze University, Jingzhou 434025, China)

Abstract: HD-Zip is a transcription factor unique to plants, which contains a conserved homologous domain (HD) and a conserved leucine zipper motif (LZ) responsible for protein dimerization. Therefore, it is named homologous domain leucine zipper (HD-Zip). According to their sequence homology, DNA binding specificity and physiological functions, the HD-Zip protein family can be divided into four subfamilies, HD-Zip I, HD-Zip II, HD-Zip III and HD-Zip IV. Studies have shown that HD-Zip family genes are widely involved in plant growth and development, as well as responses to various biotic (diseases, pests) and abiotic (drought, high salt, high temperature, etc.) stresses. This article reviews the structure, classification and biological functions of HD-Zip transcription factors, and then raises some prospects for future research.

Key words: HD-Zip; transcription factor; growth and development; stress

转录因子 (transcription factor, TF) 是一类能与特定 DNA 序列结合, 并调控下游基因表达的反式作用因子。它具有两个基本功能: 即与被调控目标基因上游启动子区保守基序结合的功能, 以及通过与其他蛋白质的互作共同完成转录调控的功能^[1]。转录因子一般有 4 个功能区, 即 DNA 结合区、转录调控区、寡聚化位点和核定位信号。转录因子的这些功能区决定其功能、特性、核定位和调控作用^[2]。在植物中已经发现 60 多种转录因子家族,

包括 AP2/EREBP 家族、NAC 家族、WRKY 家族、MYB 家族、HSF 家族、ZFP 家族和 bHLH 家族等^[3-4]。HD-Zip 是植物所特有的转录因子家族, 且相对于

收稿日期: 2025-01-15; 修回日期: 2025-04-02

基金项目: 国家自然科学基金项目(32171952、31971839、32201719)

*通信作者: E-mail: wjliu@yangtzeu.edu.cn (刘卫娟);
zouhuawen@yangtzeu.edu.cn (邹华文)

其他家族，研究较少。本文对 HD-Zip 家族的结构、分类及功能进行全面综述，以期今后的研究提供参考和依据。

1 HD-Zip转录因子家族的结构特征

HD-Zip 转录因子主要由两个独特的结构域组成，即同源异型结构域 (homeodomain, HD) 和亮氨酸拉链 (leucine zipper, LZ)。同源域是一段长约 60 个氨基酸残基的保守序列，包含 3 个特征性的 α 螺旋，其中第二个和第三个螺旋形成螺旋-转角-螺旋 DNA 结合基序，使其能够以特定的方式与 DNA 结合，调控目标基因的表达^[5]。大多数 HD 蛋白识别的核心序列为 TAAT^[6]。亮氨酸拉链是一个由多次重复的亮氨酸残基构成的结构域，通常位于同源域的 C 端，它的主要功能是促进蛋白质二聚体的形成^[7]。HD-Zip 蛋白通常以二聚体的形式结合 DNA，这意味着两个 HD-Zip 蛋白通过亮氨酸拉链相互作用后，再与 DNA 结合，从而增强转录调控的特异性和效率^[8]。

2 HD-Zip转录因子家族的分类

根据序列保守性和功能特性，HD-Zip 可进一步分为 4 个亚家族 (HD-Zip I、HD-Zip II、HD-Zip III 和 HD-Zip IV)^[9]。因为结构不同 (图 1)，每个亚家族在植物中的表达模式及功能调控存在不同程度的差异。HD-Zip I 亚家族是同源异型盒中最丰富的家族之一，其结构中包含一个高度保守的 HD 结构域和一个相对不太保守的 LZ 结构域，在 HD 结构域内有 5 个保守氨基酸 (L16-W48-F49-N51-R53)^[10]。研究表明 HD-Zip I 亚家族成员在植物发育和对环境条件的响应中起着关键作用^[11]。HD-Zip I 亚家族的

4 个成员 *AtHB1*、*AtHB7*、*AtHB12* 和 *AtHB40* 在拟南芥花中表达，而 *AtHB1*、*AtHB3*、*AtHB5*、*AtHB6*、*AtHB7*、*AtHB12*、*AtHB16*、*AtHB20*、*AtHB21*、*AtHB23* 和 *AtHB40* 这 11 个成员在幼苗根中表达^[12]。HD-Zip II 除了有 HD 和 LZ 结构域外，C 端还有一个由 5 个保守氨基酸 (Cys-Pro-Ser-Cys-Glu) 组成的 CPSCE 结构域，位于 Zip 基序的下游，参与细胞氧化还原状态感知^[13]。在拟南芥中，HD-Zip II 亚家族包含 9 个成员 (*AtHB2/HAT4*、*AtHB4*、*HAT1*、*HAT2*、*HAT3*、*HAT9*、*HAT14*、*HAT17* 和 *HAT22*)。HD-Zip III 亚家族结构相对复杂，包括 HD、LZ 和保守的 START 相关结构域 (SAD)；另外，其 N 端还有一个与类固醇配体结合的 START 结构域^[14]，C 端含有一个由 6 个保守氨基酸 (Met-Glu-Lys-His-Leu-Ala) 组成的 MEKHLA 结构域。在拟南芥中发现了 5 个 HD-Zip III 基因：*REV*、*PHB/ATHB9*、*PHV/ATHB14*、*ATHB8* 和 *ATHB15/CAN*，所有这些成员都在维管组织中表达^[15]。HD-Zip IV 亚家族含有 4 个与 HD-Zip III 相同的保守结构域，包括 HD、LZ、START 和 SAD，各个结构域的功能与作用方式和 HD-Zip III 亚家族大体一致。START 结构域与脂质结合相关，参与调节脂质合成和运输。这一结构域在植物的细胞分化和外层细胞的维持中发挥关键作用^[16]。

3 HD-Zip转录因子在植物生长发育中的功能

植物生长发育所经历的全过程从受精卵形成开始，经过营养生长和生殖生长阶段，最后走向衰老和死亡。研究表明 HD-Zip I 亚家族成员在植物逆境响应和生长发育过程中起到重要的调控作用^[17]。它们在不同的发育阶段和不同的器官如叶、根、茎、花和果实中表达，并且与不同的外部刺激如光、植

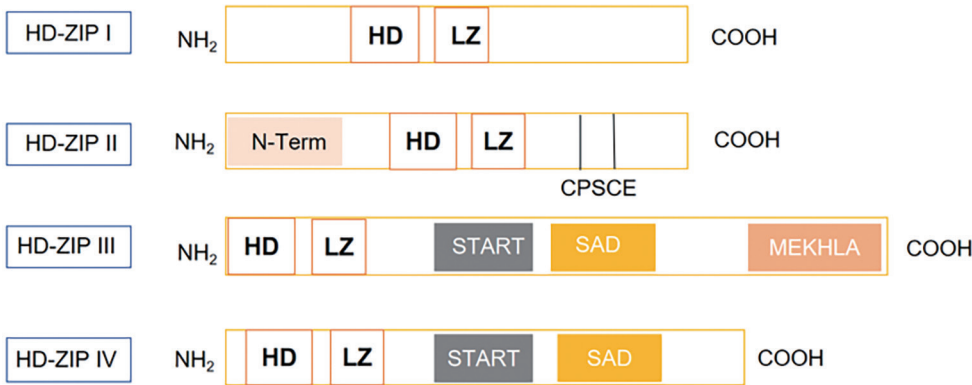


图1 HD-Zip转录因子家族的分类结构

物激素和胁迫条件相关, 参与调控植物生长发育、光形态建成、花发育、果实发育以及对逆境的应答等生物学过程^[18]。作为HD-Zip I亚家族成员, *Oshox12*和*OsGT1*参与对水稻分蘖和穗部发育的调控; 另一个成员*LeHB-1*参与对番茄花器官发生、心皮发育和果实成熟的调节^[19]。在拟南芥中, HD-Zip I亚家族成员*PHB*、*PHV*和*REV*在胚胎发生和叶片极性的决定过程中表现出重要的功能。这三个基因参与建立顶端双侧对称性和芽顶端分生组织^[20]。HD-Zip II亚家族通过与其他蛋白互作, 参与调控植物的多种生长发育过程, 如维管发育、器官形成和分生组织的维持等。水稻HD-Zip II亚家族成员*OsHOX1*通过增强原形成层细胞中生长素的极性运输能力, 减少对生长素抑制子的敏感性, 从而促进原形成层的形成^[21]。HD-Zip III亚家族成员广泛参与调节植物顶端分生组织分化、胚胎发育、维管形成和生长素极性运输等多种生物学过程^[7]。在杨树中, *PtrHB8*在维管形成层和发育中的木质部组织中高表达^[22]。在番茄中, HD-Zip IV亚家族成员*Wo*、*HD7*和*HD7L*能够协调促进花药边缘互锁毛状体的形成, 以联合相邻的花药, 产生封闭的花药锥和花粉, 最终形成锁状体^[23]。HD-Zip IV亚家族成员(如*ATML1*)通过调控叶表皮发育相关基因的表达(包括编码酶类、信号分子、脂代谢组分及细胞周期调控因子的基因), 进而驱动表皮细胞分化, 使植物能够适应外界机械刺激^[24]。另外, HD-Zip IV亚家族影响根的分化和发育, 进而影响植物的整体生长^[25]。拟南芥*AtHB12*是HD-Zip IV亚家族成员, 从幼苗早期开始就通过细胞扩增促进叶和根的生长, 在叶片发育过程中起重要作用, 也是细胞生长的正调节因子^[26]。

在对植物生长发育的调控过程中, HD-Zip经常通过信号通路交叉(Cross-talk)与植物激素协同作用。如, 拟南芥*HAT3/ATHB4*转录调控模块通过协调生长素极性运输与细胞分裂素信号响应, 实现对花柱双侧对称向辐射对称转变的时空精确调控^[27]; 拟南芥HD-Zip II成员(*HAT3*、*ATHB4*和*AHTB2*)通过将生长素信号与FEZ/SOMBRERO通路相偶联, 精确维持根冠干细胞增殖与分化的动态平衡^[28]。

4 HD-Zip转录因子在植物逆境胁迫中的功能

为了适应各种生物及非生物胁迫, 植物在漫长的进化过程中形成了多种响应机制。其中最重要的是一些关键基因的诱导表达, 其产物可以在一定程度上减轻各种胁迫对植物的影响。作为植物特有

的转录因子家族, HD-Zip也可以通过其信号转导, 迅速调节相关功能基因的表达, 进而启动一系列生理生化反应, 最终降低或者消除逆境对植物的伤害^[29]。

4.1 HD-Zip转录因子在植物非生物胁迫中的功能

4.1.1 HD-Zip转录因子在高温胁迫中的功能

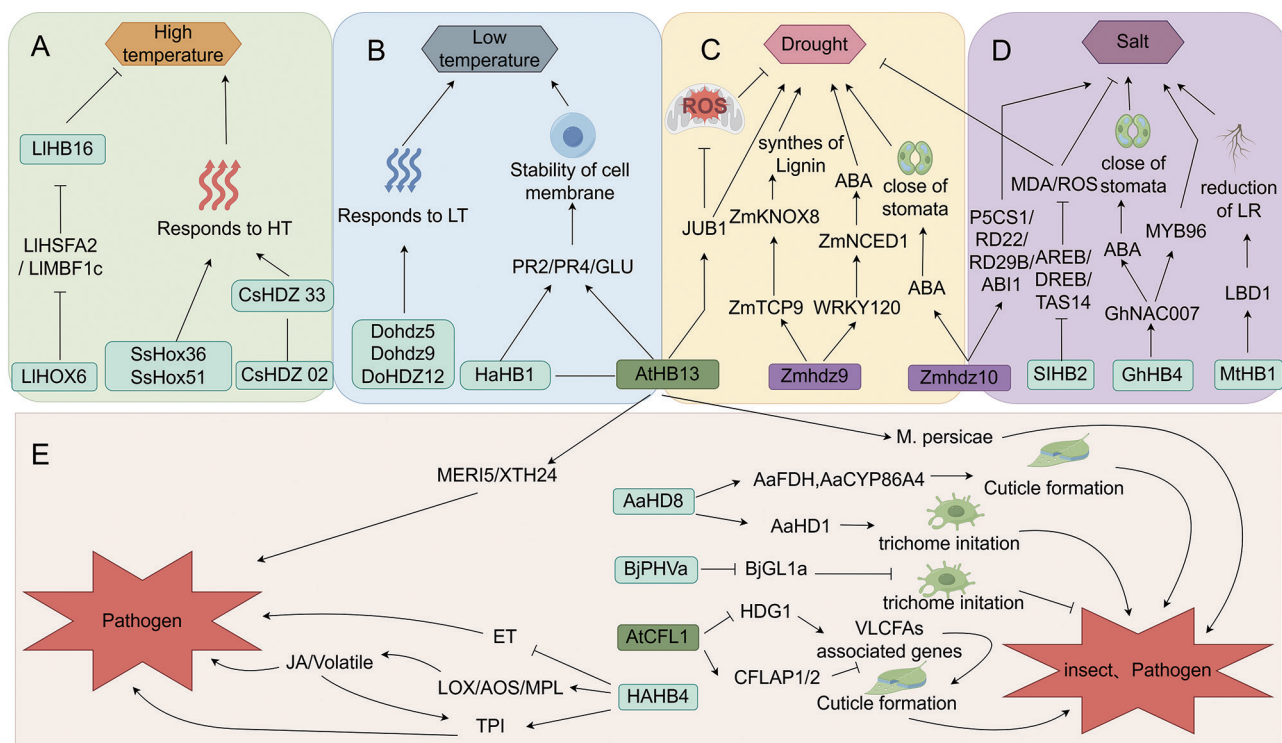
高温正越来越成为影响植物生长发育, 限制作物产量和质量的重要环境因子^[30], HD-Zip转录因子在植物对高温胁迫的响应中也发挥重要作用。在柳树中, HD-Zip I亚家族成员*SsHox36*和*SsHox51*在受高温诱导后大量表达, 表明*SsHox36*和*SsHox51*在热处理的响应中可能发挥重要作用^[31]; *LIHOX6*在百合中与*LIHB16*相互作用以限制*LIHOX6*的反式激活, 从而影响百合的热应激反应^[32]。黄瓜中HD-Zip I亚家族的两个成员(*CsHDZ02*和*CsHDZ33*)的表达受高温强烈诱导^[33]。在多年生黑麦草中HD-Zip I亚家族成员*LpHOX21*的表达量在耐热品种中显著升高, 暗示该基因可能在植物热胁迫响应中发挥重要作用^[34]。上述证据表明, HD-Zip家族在植物抗高温胁迫中具有重要的调控作用(图2A)。

4.1.2 HD-Zip转录因子在低温胁迫中的功能

低温胁迫是限制高纬度地区植物生长和发育的最重要环境胁迫之一, 会直接影响细胞膜的流动性, 破坏光合作用过程和其他代谢活动^[35]。一些研究表明, HD-Zip家族在调节抗冷应激性方面发挥了重要作用^[36]。例如, 某些HD-Zip I亚家族成员被发现能够调节与抗寒相关的基因, 增强植物的低温耐受性^[37]。向日葵HD-Zip I亚家族基因*HaHB1*在拟南芥中的过表达可诱导编码葡聚糖酶和几丁质酶的基因表达上调, 通过维持冷胁迫下细胞膜的稳定性, 进而增强转基因拟南芥的低温抗性^[38]。在铁皮石斛中, 14个HD-Zip家族基因在低温胁迫下显著差异表达, 其中*DOHDZ5*、*DOHDZ9*和*DOHDZ12*在遭受寒冷胁迫时表达变化最显著^[39]。拟南芥中*AtHB13*的过表达通过维持细胞膜稳定性提高低温胁迫耐受性^[40]。以上研究表明HD-Zip家族在植物抗低温胁迫中具有重要的调控作用(图2B)。

4.1.3 HD-Zip转录因子在干旱胁迫中的功能

干旱是植物生长发育过程中最常见的逆境之一, 植物可以通过形态、生理、细胞及分子等不同层次上的改变来提高植物的耐旱性。研究表明, HD-Zip I亚家族在植物对干旱的反应中扮演重要角色, 它们能够调节下游与干旱相关的基因表达, 从而增强植物的耐旱能力^[41]。例如, 通过调控脱落



箭头表示激活过程，条形头表示抑制过程。来自玉米、拟南芥和其他物种的HD-Zip基因或蛋白质分别以紫色、绿色和青色显示。(A): HD-Zip在高温胁迫中的功能; (B) HD-Zip在低温胁迫中的功能; (C) HD-Zip在干旱胁迫中的功能; (D) HD-Zip在高盐胁迫中的功能; (E) HD-Zip在生物胁迫中的功能。HT, 高温; LT, 低温; ROS, 活性氧; LR, 侧根; ET, 乙烯; JA, 茉莉酸; TPI, 胰蛋白酶抑制剂。

图2 HD-Zip转录因子的功能

酸(ABA)信号通路, HD-Zip I 亚家族可以促进气孔关闭, 减少水分流失, 从而帮助植物在干旱条件下生存^[41]。大多数与植物胁迫响应相关的 HD-Zip 蛋白属于 HD-Zip I 亚家族, 该家族成员的表达主要受干旱、盐分、寒冷和渗透压的影响, 增加这些基因的表达可以改变转基因植物对极端环境胁迫的耐受性^[42]。例如, *OsTFIL* 是 HD-Zip IV 亚家族成员之一, 其过表达能显著提高水稻的耐旱性, 促进有效光合作用, 降低失水速率, 并提高产量^[43]。在拟南芥中, HD-Zip I 亚家族成员 *AtHB13* 可以通过调节 *JUB1* 的表达提高耐旱性, 过表达 *JUB1* 的植株体内 H_2O_2 显著降低, 这可能是其耐旱性提高的重要生理机制之一^[44]。在小麦中过表达 *TaHDZipI-5* 可以提高植株对霜冻和干旱的耐受性^[45]。玉米中 HD-Zip I 亚家族成员 *Zmhdz9*, 在干旱胁迫下可以通过调节 ABA 和木质素的积累来增强玉米的抗旱性^[46]。上述证据表明 HD-Zip 家族在响应干旱胁迫, 调控植物耐旱性方面起到重要作用(图 2C)。

4.1.4 HD-Zip转录因子在高盐胁迫中的功能

土壤盐分是植物生产的主要环境制约因素。

HD-Zip 家族参与植物对盐碱环境的适应, 它们通过调节离子通道和转运蛋白的表达, 帮助维持植物细胞的离子平衡和水分状态, 从而提高耐盐能力^[27]。辣椒中 HD-Zip I 亚家族成员 *CaHDZ07*、*CaHDZ17*、*CaHDZ26* 和 *CaHDZ30* 的表达量在盐胁迫下显著上调^[47]。棉花中 HD-Zip I 亚家族基因 *GhHB4-like* 在植物耐盐胁迫中有重要作用, *GhHB4* 基因激活了 *GhNAC007* 的表达, *GhHB4-like-GhNAC007* 通过调控 *GhMYB96* 和 ABA 信号转导相关基因来调控植物对盐胁迫的响应, 从而提高棉花的耐盐性^[48]。在番茄中沉默 *SIHB2* 基因能够诱导多种逆境相关基因(如 *AREB*、*DREB*、*TAS14*、*Cat1*、*Cat2*、*P5CS* 和 *APX1* 等)的表达, 降低基因沉默株系中丙二醛(MDA)和 ROS 的积累, 从而显著提高其耐盐性^[49]。在苜蓿中, *MtHB1* 基因在根系中特异性表达, 通过调节根系与土壤接触的表面积来提高植物对盐胁迫的耐受性^[50]。这些结果表明 HD-Zip 家族在植物抗盐胁迫中具有重要的调控作用(图 2D)(表 1)。

4.2 HD-Zip转录因子在植物生物胁迫中的功能

植物在生长发育过程中, 往往会遭受到各种病

虫害的侵袭。在上述过程中，HD-Zip 家族成员可以通过调控多种信号通路，影响植物的免疫反应和防御机制。研究表明，*ATHB13* 可以提高拟南芥对病原体和昆虫的抗性，包括番茄白粉病、霜霉病和绿桃蚜虫^[51]。植物在受到昆虫取食时，某些 HD-Zip I 亚家族成员可以通过调节植物次生代谢物的合成，增强植物对昆虫的抵抗力^[52]。马铃薯 HD-Zip III 亚家族成员 *SHOX7*、*SHOX16*、*SHOX26* 和 *SHOX38* 在受到致病疫霉菌侵染后，其表达量急剧上升，暗示它们在此过程中可能有重要功能^[53]。植物角质层作为重要的保护屏障，不仅能够帮助植物应对多种非生物胁迫，还是抵御各种病原体入侵的第一道防线^[54]。研究发现，HD-Zip IV 亚家族基因 *AaHD8* 的激活能够显著促进青蒿中角质层发育相关基因的表达，进而对角质层的形成过程产生重要影响。进一步的研究表明，*AaHD8* 通过与角质层形成关键调控因子 *AaMIXTA1* 的相互作用，调控 *AaHD1* 的转录活性，进而调控角质层的发育^[55]。在拟南芥中，HD-Zip IV 亚家族成员 *AtCFL1* 通过其 C 端特征性锌指结构域与转录因子 HDG1 及 *CFLAP1/2* 形成蛋白互作网络，调控表皮角质层的发育进程；进一步研究表明，HDG1 与 *CFLAP1/2* 以协同方式发挥作用，但这种协同作用依赖于 *AtCFL1* 的存在，三者共同维持角质层发育相关基因的表达平衡^[56]。植物毛状体作为表皮特化结构，在植物应对生物胁迫（如

病原菌侵染和植食性动物取食）的防御系统中发挥重要作用^[57]。现已在多种植物中克隆到控制毛状体发育的 HD-Zip 家族基因，如青蒿和甜瓜中的 HD-Zip IV 亚家族成员 *AaHD8* 和 *CmGL*^[55, 58]。在芥菜中，利用 CRISPR/Cas9 基因编辑技术靶向敲除 HD-Zip III 类转录因子 *BjPHVa*，发现突变体植株的毛状体密度显著增加。进一步研究表明，R2R3-MYB 类转录因子 *BjGL1a* 作为毛状体发育的核心调控元件，与 *BjPHVa* 共同构成一个精细的调控模块，协同调控芥菜毛状体的形态建成^[59]。在番茄中，通过遗传互补实验等多种研究手段，发现 HD-Zip IV 亚家族转录因子 *Woolly (Wo)* 通过剂量依赖的调控模式精确控制毛状体类型分化：当 *Wo* 蛋白积累达到阈值浓度时，可显著诱导长指状毛状体的形成；相反，*Wo* 表达量降低会导致短盾状毛状体比例显著上升，提示 *Wo* 在毛状体形态建成中发挥核心调控作用^[60]（图 2E）（表 2）。

5 展望

HD-Zip 转录因子基因家族有着古老的起源，且经历了漫长的进化过程。尽管 HD 和 Zip 结构域在其他真核生物中可能会单独存在，但是只在植物界中发现一个蛋白分子中同时存在这两个结构域，且相互极度靠近的并置现象，这很有可能是漫长进化过程中外显子捕获事件的结果^[61]。一般认为，该

表1 HD-Zip家族基因在非生物胁迫中的作用

胁迫	植物物种	基因	功能	参考文献
高温	柳树	<i>SsHox36</i>	响应高温胁迫	[31]
		<i>SsHox51</i>	响应高温胁迫	
	百合	<i>LlHox6</i>	响应高温胁迫	[32]
	黄瓜	<i>CsHDZ02</i>	热胁迫下显示出诱导表达模式	[33]
	黑麦草	<i>LpHOX21</i>	响应高温胁迫	[34]
低温	向日葵	<i>HaHB1</i>	调节细胞膜相关蛋白的表达提高对低温胁迫的抵抗力	[38]
	铁皮石斛	<i>DOHDZ5</i>	响应低温胁迫	[39]
		<i>DOHDZ9</i>	响应低温胁迫	
		<i>DOHDZ12</i>	响应低温胁迫	
干旱	拟南芥	<i>AtHB13</i>	<i>AtHB13</i> 转基因植物的抗氧化活性更高	[40]
	水稻	<i>OsTF1L</i>	促进木质素生物合成和气孔关闭	[43]
	拟南芥	<i>AtHB13</i>	降低过氧化氢(H ₂ O ₂)水平，增强对热胁迫的耐受性	[44]
	小麦	<i>TaHDZip1-5</i>	提高转基因小麦品系的耐旱性	[45]
	玉米	<i>Zmhdz9</i>	通过调节ABA和木质素的积累直接增强玉米抗旱性	[46]
高盐	辣椒	<i>CaHDZ07</i>	响应高盐胁迫	[47]
	棉花	<i>GhHB4-like</i>	响应高盐胁迫	[48]
	番茄	<i>HB2</i>	响应高盐胁迫	[49]
	苜蓿	<i>MtHB1</i>	调节根系与土壤接触的表面积	[50]

表2 HD-Zip家族基因在生物胁迫中的作用

植物	基因/蛋白质	病原体	功能	参考文献
拟南芥	<i>ATHB13</i>	白粉病、霜霉病和绿桃蚜虫	<i>AtHB13</i> 的过表达刺激了多种防御相关基因的表达	[51]
马铃薯	<i>StHOX7</i>	致病疫霉菌	在致病疫霉菌诱导下表达	[53]
青蒿	<i>AaHD8</i>	食草动物	促进角质层、毛状体形成和发育	[55]
拟南芥	<i>AtCFL1</i>	食草动物	促进角质层形成和发育	[56]
甜瓜	<i>CmGL</i>	食草动物	促进毛状体形成和发育	[58]
芥菜	<i>BjPHVa</i>	食草动物	促进毛状体形成和发育	[59]
番茄	Woolly (Wo)	食草动物	促进毛状体形成和发育	[60]

事件发生在植物和动物分化之后。在植物中，越来越多的 HD-Zip 转录因子成员被鉴定。在三大粮食作物 (玉米、小麦和水稻) 中共鉴定出 134 个 HD-Zip 转录因子成员 (图 3)。其中，玉米有 38 个 HD-Zip 蛋白，系统发育分析显示其分为四个进化亚组：I 组 (19 个)、II 组 (16 个)、III 组 (2 个) 和 IV 组 (1 个)。进化树分枝结构发现，玉米、水稻和小麦的 HD-Zip 成员在四大亚组中均呈现严格共聚类现象，表明 HD-Zip 基因在单子叶植物中具有高度保守的平行进化模式。进一步分析发现，各亚组内成员均包含三种作物的代表性序列，支持 HD-Zip 基因家族在禾本科分化前已通过祖先基因复制事件形成核心谱系，并在后续物种特异性扩张中维持了功能结构的保守性。值得注意的是，玉米 IV 组仅含单一成员 (*ZmHDZ5*)，其系统发育孤立性提示该基因可能在玉米中经历了独特的功能分化。这些进化特征表明，HD-Zip 转录因子在禾本科作物中通过基因保留、家族成员扩张、亚功能分化等机制，调控了其环境适应性，为其在不同生态条件下的生存与繁衍提供了分子基础。

在 HD-Zip 调控靶基因表达过程中，同源异形结构域 (HD) 负责与 DNA 结合，其中识别螺旋区域能够插入到 DNA 的大沟中，通过氢键与特定的碱基序列相互作用，实现对靶基因的特异性识别。亮氨酸拉链结构域 (Zip) 则主要参与蛋白质二聚体的形成，两个 HD-Zip 蛋白通过 Zip 结构域的相互作用形成稳定的二聚体，从而增强与 DNA 的结合能力。不同亚家族的 HD-Zip 的结构差异导致其对 DNA 序列的识别和结合能力不同，如 HD-Zip I/II DNA 结合域具有典型 60 个氨基酸的 HD，其第 47 位氨基酸多为 Asn；HD-Zip III/IV 的 HD 含有特异性修饰，其第 47 位氨基酸多为 Lys。HD-Zip I 优先结合伪回文序列 CAATNATTG；HD-Zip II 高亲和性结合 GTAAT(G/C) 核心元件；HD-Zip III 严格识

别 TAAATG(C/T)A 调控元件；HD-Zip IV 优先结合 GCC-box 极其衍生序列。目前，尽管 X 射线晶体衍射技术已成功解析了多个 HD-Zip 蛋白与 DNA 复合物的高分辨率结构，并精确揭示了其 H3 螺旋的碱基特异性识别机制及二聚化界面特征^[62]，但目前仍存在以下关键科学问题亟待解决：(1) HD-Zip 蛋白在活细胞环境中的实时互作动力学参数 (如结合/解离速率常数) 尚未定量测定；(2) HD-Zip 在响应生物/非生物胁迫过程中，与下游信号蛋白 (如激酶、磷酸酶等) 相互作用所诱导的动态构象变化及其调控机制仍不清楚；(3) 表观遗传修饰 (如组蛋白变体置换) 对 HD-Zip-DNA 复合物稳定性的影响缺乏直接证据。这些问题的阐明将需要整合超分辨率活细胞成像 (如 FRET-FLIM)、单分子追踪 (SMT) 及原位结构生物学 (cryo-ET) 等多种技术手段。

在植物中 HD-Zip 转录因子家族成员往往与其他转录因子相互作用，共同调控下游基因的表达。研究发现 HD-Zip 转录因子通过与 AP2/ERF、MYB 等其他转录因子家族形成复杂的协同调控网络，以及与多种植物激素 (如 ABA、乙烯、油菜素内酯、生长素等) 信号通路交叉作用，共同参与植物发育调控、逆境响应及代谢途径等。例如在干旱胁迫下，HD-Zip I 类成员 (如拟南芥 *AtHB7*) 与 AP2/ERF 家族成员 (如 *DREB2A*) 共同结合到胁迫响应基因 *RD29A* 的启动子区域，通过 HD-Zip 的 DNA 结合能力和 AP2/ERF 的 DRE/CRT 元件识别能力，形成互作网络，协同增强靶基因表达^[63]。本实验室通过对不同玉米种质资源进行 BSR-Seq 分析，发现一个 HD-Zip 类转录因子基因 (*ZmHOX10*) 的表达受干旱强烈诱导^[64]；过量表达 *ZmHOX10* 的玉米株系耐旱性显著提高；酵母双杂交、BiFC 及 Co-IP 等分析发现 *ZmHOX10* 可以与一个 AP2/ERF 类的转录因子互作。对于其互作后功能的改变及分子机制，研究正在进一步进行中。

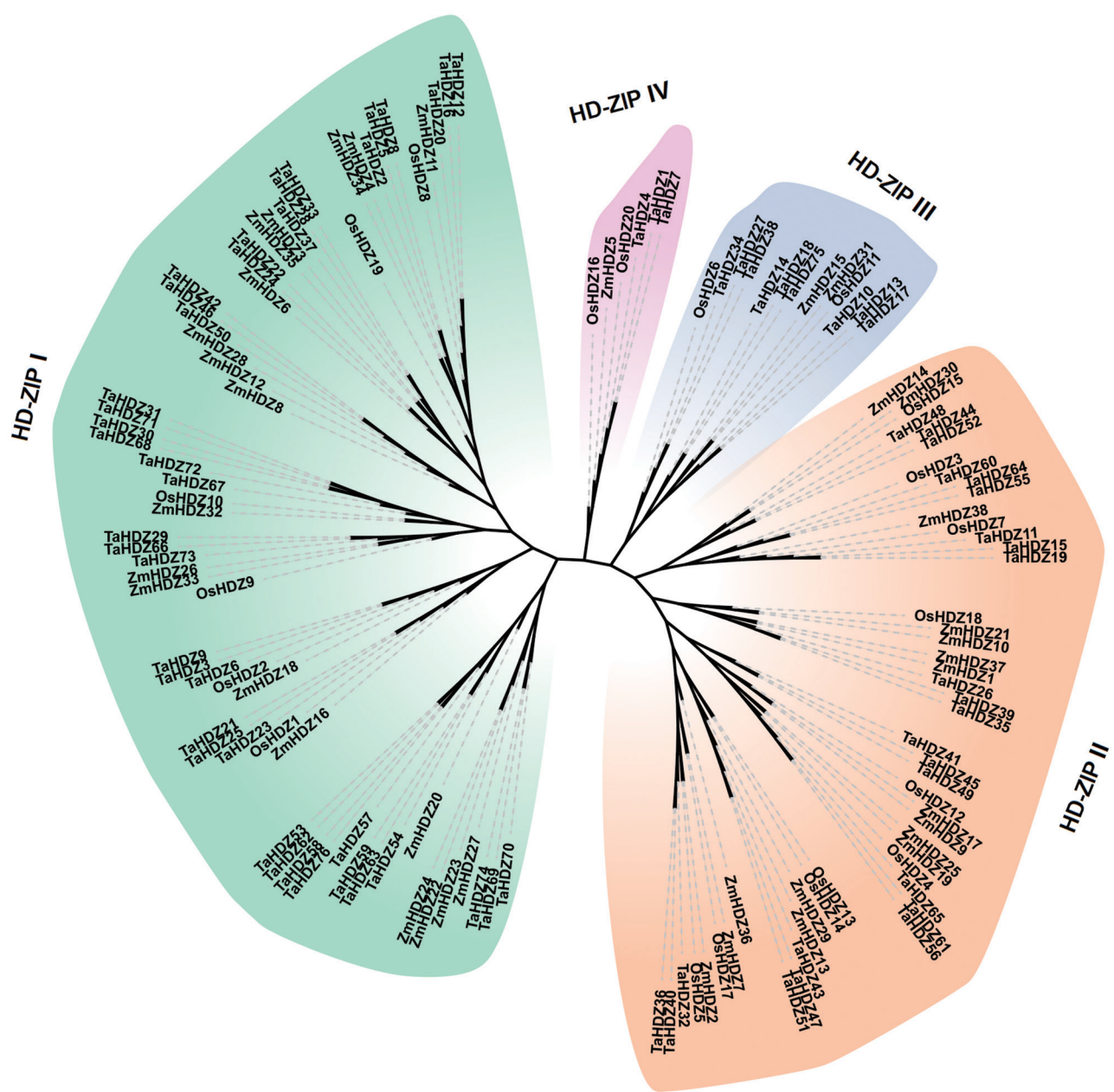


图3 玉米、水稻和小麦的HD-Zip蛋白的系统进化树分析

尽管在模式植物中对 HD-Zip 转录因子家族已开展了广泛研究,但其分子调控网络仍存在诸多关键科学问题亟待解决。目前研究的主要局限包括:(1)上游调控机制不明,多数 HD-Zip 成员的转录激活因子/抑制因子尚未鉴定;(2)下游调控网络不清,靶基因识别特异性及染色质重塑机制缺乏系统解析;(3)蛋白质互作组学空白,协同调控复合物的组成及动态组装过程仍未知。新兴的实验技术将为突破这些瓶颈提供强大工具,如 CRISPR-Cas9 介导的基因编辑可实现家族成员的系统性功能缺失研究,单细胞转录组测序(scRNA-seq)可解析 HD-Zip

的细胞类型特异性调控网络,染色质构象捕获(Hi-C)联合 CUT&Tag 技术能绘制三维基因组调控图谱,蛋白质组学(如 AP-MS)可鉴定调控复合物的动态组分等等。这些技术的整合将在阐明 HD-Zip 介导的表观遗传调控级联、解析胁迫信号转导的分子开关机制、建立从转录因子到表型的因果调控模型等方面得到广泛应用,并最终为作物遗传改良提供精准的分子设计靶点。

[参 考 文 献]

[1] Strader L, Weijers D, Wagner D. Plant transcription

- factors - being in the right place with the right company. *Curr Opin Plant Biol*, 2022, 65: 102136
- [2] Hrmova M, Hussain SS. Plant transcription factors involved in drought and associated stresses. *Int J Mol Sci*, 2021, 22: 5662
 - [3] Li YY, Bai BC, Wen F, et al. Genome-wide identification and expression analysis of HD-Zip I gene subfamily in *Nicotiana tabacum*. *Genes*, 2019, 10: 575
 - [4] Wang HY, Wang HL, Shao HB, et al. Recent advances in utilizing transcription factors to improve plant abiotic stress tolerance by transgenic technology. *Front Plant Sci*, 2016, 9, 7: 67
 - [5] Moens CB, Selleri L. Hox cofactors in vertebrate development. *Dev Biol*, 2006, 291: 193-206
 - [6] Gehring WJ, Qian YQ, Billeter M, et al. Homeodomain-DNA recognition. *Cell*, 1994, 29, 78: 211-23
 - [7] Ariel FD, Manavella PA, Dezar CA, et al. The true story of the HD-Zip family. *Trends Plant Sci*, 2007, 12: 419-26
 - [8] Huang H, Wang H, Tong Y, et al. Identification and characterization of HD-Zip genes reveals their roles in stresses responses and facultative crassulacean acid metabolism in *Dendrobium catenatum*. *Sci Hortic*, 2021, 285: 110058
 - [9] Elhiti M, Stasolla C. Structure and function of homodomain-leucine zipper (HD-Zip) proteins. *Plant Signal Behav*, 2009, 4: 86-8
 - [10] Sharif R, Raza A, Chen P, et al. HD-ZIP gene family: potential roles in improving plant growth and regulating stress-responsive mechanisms in plants. *Genes*, 2021, 17, 12: 1256
 - [11] Vlad D, Kierzkowski D, Rast MI, et al. Leaf shape evolution through duplication, regulatory diversification, and loss of a homeobox gene. *Science*, 2014, 343: 780-3
 - [12] Henriksson E, Olsson ASB, Johannesson H, et al. Homeodomain leucine zipper class I genes in *Arabidopsis*. Expression patterns and phylogenetic relationships. *Plant Physiol*, 2005, 139: 509-18
 - [13] Tron AE, Bertoncini CW, Chan RL, et al. Redox regulation of plant homeodomain transcription factors. *J Biol Chem*, 2002, 277: 34800-7
 - [14] Zhang J, Wu J, Guo M, et al. Genome-wide characterization and expression profiling of *Eucalyptus grandis* HD-Zip gene family in response to salt and temperature stress. *BMC Plant Biol*, 2020, 20: 451
 - [15] Prigge MJ, Otsuga D, Alonso JM, et al. Class III homeodomain-leucine zipper gene family members have overlapping, antagonistic, and distinct roles in *Arabidopsis* development. *Plant Cell*, 2005, 17: 61-76
 - [16] Chew W, Hrmova M, Lopato S. Role of homeodomain leucine zipper (HD-Zip) IV transcription factors in plant development and plant protection from deleterious environmental factors. *Int J Mol Sci*, 2013, 14: 8122-47
 - [17] Capella M, Ribone PA, Arce AL, et al. *Arabidopsis thaliana* HomeoBox 1 (AtHB1), a Homeodomain-Leucine Zipper I (HD-Zip I) transcription factor, is regulated by PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR 1 to promote hypocotyl elongation. *New Phytol*, 2015, 207: 669-682
 - [18] Wei XT, Wang CL, Wang YM, et al. miR166e/ZmATHB14 module contributes to drought tolerance in maize root. *Int J Biol Macromol*, 2025, 297: 139707
 - [19] Lin Z, Hong Y, Yin M, et al. A tomato HD-Zip homeobox protein, LeHB-1, plays an important role in floral organogenesis and ripening. *Plant J*, 2008, 55: 301-10
 - [20] Turchi L, Carabelli M, Ruzza V, et al. *Arabidopsis* HD-Zip II transcription factors control apical embryo development and meristem function. *Development*, 2013, 140: 2118-29
 - [21] Scarpella E, Boot KJ, Rueb S, et al. The procambium specification gene *Oshox1* promotes polar auxin transport capacity and reduces its sensitivity toward inhibition. *Plant Physiol*, 2002, 130: 1349-60
 - [22] Zhu Y, Song D, Xu P, et al. A HD-Zip III gene, *PtrHB4*, is required for interfascicular cambium development in *Populus*. *Plant Biotechnol J*, 2018, 16: 808-17
 - [23] Ohashi-Ito K, Iwamoto K, Yamagami A, et al. HD-Zip III-dependent local promotion of brassinosteroid synthesis suppresses vascular cell division in *Arabidopsis* root apical meristem. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2023, 120: e2216632120
 - [24] Schrick K, Ahmad B, Nguyen HV. HD-Zip IV transcription factors: drivers of epidermal cell fate integrate metabolic signals. *Curr Opin Plant Biol*, 2023, 75: 102417
 - [25] Roodbarkelari F, Groot EP. Regulatory function of homeodomain-leucine zipper (HD-ZIP) family proteins during embryogenesis. *New Phytol*, 2017, 213: 95-104
 - [26] Hur YS, Um JH, Kim S, et al. *Arabidopsis thaliana* homeobox 12 (ATHB12), a homeodomain-leucine zipper protein, regulates leaf growth by promoting cell expansion and endoreduplication. *New Phytol*, 2015, 205: 316-28
 - [27] Carabelli M, Turchi L, Morelli G, et al. Coordination of biradial-to-radial symmetry and tissue polarity by HD-Zip II proteins. *Nat Commun*, 2021, 12: 4321
 - [28] Possenti M, Sessa G, Alfè A, et al. HD-Zip II transcription factors control distal stem cell fate in *Arabidopsis* roots by linking auxin signaling to the FEZ/SOMBRERO pathway. *Development*, 2024, 151: 202586
 - [29] Raza A. Eco-physiological and biochemical responses of rapeseed (*Brassica napus* L.) to abiotic stresses: consequences and mitigation strategies. *J Plant Growth Regul*, 2020, 40, 1368-88
 - [30] Kan Y, Mu XR, Gao J, et al. The molecular basis of heat stress responses in plants. *Mol Plant*, 2023, 16: 1612-34
 - [31] Wang Y, Wang H, Yu C, et al. Comprehensive bioinformation analysis of homeodomain-leucine zipper gene family and expression pattern of HD-Zip I under abiotic stress in *Salix suchowensis*. *BMC Genomics*, 2024, 15; 25: 182
 - [32] Wu Z, Li T, Zhang YY, et al. HD-Zip I protein LIHOX6 antagonizes homeobox protein LIHB16 to attenuate basal thermotolerance in lily. *Plant Physiol*, 2024, 194: 1870-88
 - [33] Sharif R, Xie C, Wang J, et al. Genome wide identification,

- characterization and expression analysis of HD-Zip gene family in *Cucumis sativus* L. under biotic and various abiotic stresses. *Int J Biol Macromol*, 2020, 158: 502-20
- [34] Wang J, Zhuang L, Zhang J, et al. Identification and characterization of novel homeodomain leucine zipper (HD-Zip) transcription factors associated with heat tolerance in perennial ryegrass. *Environ Exp Bot*, 2019, 160: 1-11
- [35] He H, Lei Y, Yi Z, et al. Study on the mechanism of exogenous serotonin improving cold tolerance of Rapeseed (*Brassica Napus* L.) seedlings. *Plant Growth Regul*, 2021, 94: 161-70
- [36] Latif F, Ullah F, Mehmood S, et al. Effects of salicylic acid on growth and accumulation of phenolics in *Zea mays* L. under drought stress. *Acta Agric Scand*, 2016, 10: 737-47
- [37] Peng J, Jiang ZZ, Wei XT, et al. Overexpression of the homeobox-leucine zipper protein ATHB-6 improves the drought tolerance of maize (*Zea mays* L.). *Plant Sci*, 2022, 316: 111159
- [38] Cabello JV, Arce AL, Chan RL. The homologous HD-Zip I transcription factors HaHB1 and AtHB13 confer cold tolerance via the induction of pathogenesis-related and glucanase proteins. *Plant J*, 2012, 69: 141-53
- [39] Yang Q, Xiang W, Li Z, et al. Genome-wide characterization and expression analysis of HD-Zip gene family in *Dendrobium officinale*. *Front Genet*, 2022, 13: 797014
- [40] Gong S, Ding Y, Hu S, et al. The role of HD-Zip class I transcription factors in plant response to abiotic stresses. *Physiol Plant*, 2019, 167: 516-25
- [41] Li Y, Yang Z, Zhang Y, et al. The roles of HD-Zip proteins in plant abiotic stress tolerance. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 1027071
- [42] Harris JC, Hrmova M, Lopato S, et al. Modulation of plant growth by HD-Zip class I and II transcription factors in response to environmental stimuli. *New Phytol*, 2011, 190: 823-37
- [43] Bang SW, Lee DK, Jung H, et al. Overexpression of OsTF1L, a rice HD-Zip transcription factor, promotes lignin biosynthesis and stomatal closure that improves drought tolerance. *Plant Biotechnol*, 2019, 17: 118-31
- [44] Ebrahimi-Motlagh S, Ribone PA, Thirumalaikumar VP, et al. JUNGBRUNNEN1 confers drought tolerance downstream of the HD-Zip I transcription factor AtHB13. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 2118
- [45] Zhou WQ, Zhou YQ, He CY, et al. Over-expression of *Oshox4* enhances drought and salinity tolerance in rice. *Russ J Plant Physiol*, 2020, 67: 1152-62
- [46] Peng J, Jiang ZZ, Miao M, et al. Zmhdz9, an HD-Zip transcription factor, promotes drought stress resistance in maize by modulating ABA and lignin accumulation. *Int J Biol Macromol*, 2024, 258: 128849
- [47] Zhang Z, Zhu R, Ji X, et al. Genome-wide characterization and expression analysis of the HD-Zip gene family in response to salt stress in pepper. *Int J Genomics*, 2021, 2021: 8105124
- [48] Ren AP, Wen TY, Xu X, et al. Cotton HD-Zip I transcription factor GhHB4-like regulates the plant response to salt stress. *Int J Biol Macromol*, 2024, 278: 134857
- [49] Hu J, Chen G, Yin W, et al. Silencing of *SlHB2* improves drought, salt stress tolerance, and induces stress-related gene expression in tomato. *J Plant Growth Regul*, 2017, 36: 578-89
- [50] Ariel F, Diet A, Verdenaud M, et al. Environmental regulation of lateral root emergence in *Medicago truncatula* requires the HD-Zip I transcription factor HB1. *Plant Cell*, 2010, 22: 2171-83
- [51] Gao D, Appiano M, Huibers RP, et al. Activation tagging of ATHB13 in *Arabidopsis thaliana* confers broad-spectrum disease resistance. *Plant Mol Biol*, 2014, 86: 641-53
- [52] Manavella PA, Dezar CA, Bonaventure G, et al. HAHB4, a sunflower HD-Zip protein, integrates signals from the jasmonic acid and ethylene pathways during wounding and biotic stress responses. *Plant J*, 2008, 56: 376-88
- [53] Li W, Dong J, Cao M, et al. Genome-wide identification and characterization of HD-Zip genes in potato. *Gene*, 2019, 697: 103-17
- [54] Arya GC, Sarkar S, Manasherova E, et al. The plant cuticle: an ancient guardian barrier set against long-standing rivals. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 663165
- [55] Yan T, Li L, Xie L, et al. A novel HD-Zip IV/MIXTA complex promotes glandular trichome initiation and cuticle development in *Artemisia annua*. *New Phytol*, 2018, 218: 567-78
- [56] Li SB, Wang XC, He S, et al. CFLAP1 and CFLAP2 are two bHLH transcription factors participating in synergistic regulation of AtCFL1-mediated cuticle development in *Arabidopsis*. *PLoS Genet*, 2016, 8; 12: e1005744
- [57] Karabourniotis G, Liakopoulos G, Nikolopoulos D, et al. Protective and defensive roles of non-glandular trichomes against multiple stresses: structure-function coordination. *J For Res*, 2020, 31: 1-12
- [58] Zhu H, Sun X, Zhang Q, et al. GLABROUS (CmGL) encodes a HD-Zip IV transcription factor playing roles in multicellular trichome initiation in melon. *Theor Appl Genet*, 2018, 131: 569-79
- [59] Zhou Y, Wang M, Liu Y, et al. An HD-Zip III transcription factor, BjPHVa, negatively regulates non-glandular trichome formation in *Brassica juncea*. *Physiol Plant*, 2024, 176: e14553
- [60] Wu M, Chang J, Han X, et al. A HD-Zip transcription factor specifies fates of multicellular trichomes via dosage-dependent mechanisms in tomato. *Dev Cell*, 2023, 58: 278-88
- [61] Schena M, Davis RW. Structure of homeobox-leucine zipper genes suggests a model for the evolution of gene families. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 1994, 91: 8393-7
- [62] Sun ZB, Fan JD, Li HY, et al. Necessary experimental conditions for single-shot diffraction imaging of DNA-based structures with X-ray free-electron lasers. *ACS*

- Nano, 2018, 12: 7509-18
- [63] Romani F, Ribone PA, Capella M, et al. A matter of quantity: common features in the drought response of transgenic plants overexpressing HD-Zip I transcription factors. *Plant Sci*, 2016, 251: 139-54
- [64] Zhou KM, Zeng X. Bulk segregant transcriptome analysis based differential expression of drought response genes in maize. *Pak J Agri Sci*, 2020, 57: 909-23