中国油料作物学报
Chinese Journal of Oil Crop Sciences
2026,48(5):34-52
doi:10.19802/j.issn.1007-9084.2026291

转录因子调控植物响应干旱胁迫的功能研究进展及在油菜抗旱遗传改良中的应用

张淑芳,王延茜,高锦勤,杨翠玲,翟云孤*
(河南大学农学院 省部共建作物逆境适应与改良国家重点实验室,河南 郑州,450046)

摘要:干旱胁迫严重制约油菜的生长发育、产量形成与品质稳定。转录因子通过识别靶基因启动子顺式作用元件,激活或抑制下游基因表达,广泛参与脱落酸信号转导、气孔运动、活性氧稳态、渗透调节及表皮屏障建成等过程,是解析油菜抗旱遗传基础与发掘育种靶点的重要切入点。本文以油菜为重点,首先概述干旱胁迫下植物的形态、生理与分子响应机制,明确ABA依赖与非ABA依赖两条信号通路的交叉调控框架;继而系统梳理QTL定位、全基因组关联分析、全基因组家族鉴定、多转录组整合及蛋白质组学等技术在抗旱候选转录因子发掘中的应用,并比较遗传关联、组学关联与功能验证三类证据的效力差异;在此基础上,综述MYB、WRKY、bZIP、NAC、AP2/ERF、bHLH及锌指蛋白等家族的功能研究进展,重点分析各家族在ABA信号、气孔调节、角质层与细胞壁形成及代谢稳态中的功能汇聚与调控分化。现有研究表明,油菜中已有BnaC9.MYB46、BnaMYB52、BnMYB96、BnWRKY255、BnaABI5、BnaABF2、BnaNAC038、BnaNAC069、BnaA6.TINY、BnMYC2、BnaTZF1等成员获得内源遗传学证据,但多数候选基因仍停留在表达关联层面,缺乏直接靶点解析、同源拷贝功能鉴定及田间产量验证。针对油菜异源四倍体A/C亚基因组同源拷贝冗余与功能分化的复杂性,本文提出应优先开展内源功能验证与多拷贝功能解析,系统构建跨家族调控网络,加强翻译后修饰机制研究,并在旱池及多年多点田间条件下评估抗旱—产量—品质的协同效应,为油菜抗旱稳产优质遗传改良提供理论支撑。

关键词:油菜;干旱胁迫;转录因子;功能验证;调控网络;遗传改良
中图分类号:S565.4　　**文献标识码:**A　　**文章编号:**1007-9084(2026)05-0034-19

Advances in functional study of transcription factors regulating plant responses to drought stress and its application in genetic improvement for drought tolerance in rapeseed

ZHANG Shu-fang, WANG Yan-xi, GAO Jin-qin, YANG Cui-ling, ZHAI Yun-gu*
(*State Key Laboratory of Crop Stress Adaptation and Improvement, School of Agriculture, Henan University, Zhengzhou* 450046, *China*)

Abstract: Drought stress severely restricts the growth, development, yield formation, and quality stability of rapeseed. Transcription factors play a crucial role in drought resistance by recognizing *cis*-acting elements in target gene promoters and regulating downstream gene expression—either activating or repressing them. They are widely involved in processes such as abscisic acid (ABA) signaling, stomatal movement, reactive oxygen species homeostasis, osmotic adjustment, and epidermal barrier formation, making them key entry points for elucidating the genetic basis of rapeseed drought tolerance and identifying breeding targets. This review focuses on rapeseed, summarizing plant morphological, physiological, and molecular responses to drought stress, and clarifying the cross-regulatory framework between ABA-dependent and ABA-independent signaling pathways. It then systematically reviews the application of techniques—including QTL mapping, genome-wide association studies (GWAS), whole-genome family identification, multi-omics integration, and proteomics—in discovering candidate transcription factors for drought resistance, comparing the strength of evidence from genetic associations, omics-based associations, and

收稿日期:2026-08-31
基金项目:河南省高等学校重点科研项目(25A210015);河南省重点研发专项(241111112400);国家重点研发计划(2024YFD1200400)
作者简介:张淑芳(2001-),女,硕士研究生,研究方向为油菜抗旱种质筛选及生理机制研究,E-mail: 3334323246@qq.com
* 通讯作者:翟云孤(1991-),女,副教授,主要从事油菜抗逆遗传改良研究,E-mail: zhaiyungu@163.com

functional validation according to their evidential hierarchy. Based on this foundation, the review summarizes recent advances in functional research on transcription factor families such as MYB, WRKY, bZIP, NAC, AP2/ERF, bHLH, and zinc finger proteins, with particular emphasis on their convergent functions and regulatory diversification in ABA signaling, stomatal regulation, cuticle and cell wall formation, and metabolic homeostasis. Current studies have provided endogenous genetic evidence for several rapeseed genes, including BnaC9.MYB46, BnaMYB52, BnMYB96, BnWRKY255, BnaABI5, BnaABF2, BnaNAC038, BnaNAC069, BnaA6. TINY, BnMYC2, and BnaTZF1. However, most candidate genes remain at the level of expression correlation, lacking direct target identification, functional characterization of homologous copies, and field yield validation. Given the complexity of subgenomic redundancy and functional divergence among homologous copies in the allopolyploid rapeseed A/C subgenomes, this review advocates prioritizing endogenous functional validation and comprehensive analysis of multiple paralogs, systematically constructing inter-family regulatory networks, intensifying research on post-translational modification mechanisms, and evaluating the synergistic effects of drought resistance, yield, and quality under controlled drought conditions and across multiple years and locations. These efforts will provide theoretical support for improving drought tolerance, stable yield, and high-quality traits in rapeseed through genetic enhancement.

Key words: *Brassica napus* L.; drought stress; transcription factor; functional validation; regulatory network; genetic improvement

全球气候变化导致干旱频发和强度加剧,严重威胁农业生产和粮食安全。油菜(*Brassica napus* L.)是我国重要的油料作物,其整个生长发育过程均可能遭受干旱胁迫,导致产量和品质显著下降[1]。油菜(*Brassica napus* L.)的抗旱遗传改良需要同时改善水分受限条件下的适应能力与籽粒生产能力。

转录因子(transcription factors, TFs)可特异性识别并结合靶基因启动子区域的顺式作用元件,通过激活或抑制下游基因的转录表达,在植物应答干旱等非生物胁迫过程中承担核心调控功能,是作物抗逆遗传改良极具潜力的研究靶点[2]。但基因受干旱诱导表达,并不代表其能够赋予植株抗旱能力;苗期复水存活率提升,亦无法直接证实该基因可保障干旱环境下的产量稳定性。因此,在评估转录因子的抗旱功能时,需综合考量已有证据支撑的生物学功能、性状发挥的发育阶段特异性及其对应的农艺性状。

油菜为AACC异源四倍体,其来自不同祖先亚基因组的同源基因可存在表达偏向与可变剪接差异[3]。多拷贝背景使功能冗余、分化和补偿成为内源验证需要检验的问题。拟南芥等异源系统中的表型可帮助检验保守功能,但不能替代油菜中具体基因拷贝的遗传验证。油菜中关于BnaC9. MYB46、BnNAC038及ABI5等的研究已提供了不同层面的内源证据,为建立面向油菜的归纳框架奠定了基础[4-6]。本文以油菜直接研究为主体,研究转录因子在植物抗旱遗传改良中的应用。

1 植物干旱胁迫的响应机制

1.1 干旱胁迫下转录因子调控形态与生理生化响应

干旱胁迫下,植物通过调整形态建成和生长发育过程适应水分亏缺环境。干旱可影响种子萌发能力[7]、重塑根系构型(如促进主根伸长、调节侧根形成),改变叶片气孔发育、角质层形成等水分利用相关性状[8];同时影响开花时间、有效花形成[9],改变结实率与籽粒品质等产量相关性状[10]。上述形态变化有利于增强根系吸水、降低地上部蒸腾失水,提升植株干旱适应性。转录因子介导的转录网络参与精细调控上述干旱适应性过程。

干旱胁迫会引发ABA信号、ROS稳态、渗透调节、气孔运动等一系列生理生化改变,是转录因子功能解析的理论基础。干旱诱导ABA积累,触发气孔关闭以减少蒸腾,但气孔过度关闭会抑制CO_2吸收,降低光合效率[11]。干旱造成ROS积累,过量ROS诱发脂质过氧化损伤[12];细胞可积累脯氨酸、可溶性糖等渗透调节物质维持细胞膨压,抵御渗透胁迫[13]。MDA积累和相对电导率升高,会破坏细胞膜完整性[12]。转录因子可通过调控下游离子通道、抗氧化酶及渗透物质合成相关靶基因,参与调控上述生理响应,介导植物抗旱性.

1.2 分子响应

植物干旱胁迫信号转导主要涉及ABA依赖和非ABA依赖两类途径,转录因子在两类信号通路中发挥重要调控作用。在ABA依赖途径中,干旱胁迫诱导ABA迅速积累,ABA与PYR/PYL/RCAR受体结

合后抑制PP2C磷酸酶活性,从而解除其对SnRK2蛋白激酶的抑制。活化的SnRK2通过磷酸化下游靶蛋白介导多种胁迫响应:一方面,磷酸化AREB/ABF类转录因子(如ABF2/3/4),促进其结合靶基因启动子中的ABRE顺式作用元件,激活胁迫响应基因表达;另一方面,调控SLAC1、KAT1等离子通道活性,促进气孔关闭,减少蒸腾失水;同时,通过磷酸化RBOH促进ROS产生,参与胁迫信号传递[14]。非ABA依赖途径主要涉及DREB2类转录因子,干旱胁迫诱导DREB2A、DREB2B表达,使其结合靶基因启动子中的DRE/CRT顺式作用元件,激活下游胁迫响应基因的转录[15]。

ABA依赖与非ABA依赖途径并非相互独立,而是存在一定的交叉调控。研究表明,AREB/ABF类转录因子在干旱胁迫下除了介导ABA依赖途径外还可参与调控*DREB2A*的表达,部分SnRK2激酶成员可能同时参与两类途径的信号转导,形成复杂的信号交互调控网络[16]。MYB、WRKY、NAC、bZIP和AP2/ERF等转录因子家族成员可通过参与ABA依赖或非ABA依赖信号通路,调节气孔运动、ROS稳态及渗透调节物质积累等生理过程,从而影响植物的抗旱能力。

2 抗旱转录因子的筛选与鉴定方法

在干旱响应候选转录因子的挖掘过程中,不同研究方法提供的证据具有不同层次,可归纳为三类:首先是遗传关联证据(QTL/GWAS/eQTL),用于揭示目标性状与候选基因或遗传位点之间的关联;其次是组学分析证据(转录组、蛋白质组及全基因组家族鉴定),可为候选基因的鉴定及其胁迫响应特征提供线索;最后是基因功能验证证据,主要通过基因编辑、转基因等体内实验,明确候选转录因子在干旱响应中的调控作用。QTL定位、GWAS及转录组、蛋白质组等技术主要为候选基因筛选提供依据,通常难以独立确定其生物学功能,仍需结合遗传操作及表型分析,构建从候选基因挖掘到功能验证的完整证据链[17]。

2.1 基因定位与转录组联合分析

QTL定位与GWAS可揭示抗旱性状相关遗传位点,结合转录组分析可进一步缩小候选基因筛选范围,鉴定潜在干旱响应基因。在油菜中,李阳阳等通过QTL定位与转录组联合分析,在抗旱相关QTL置信区间内筛选出多个干旱响应转录因子,为油菜抗旱候选基因鉴定提供了重要依据[18]。然而,该研究主要停留在候选基因筛选阶段,尚缺乏内源基因功能验证。类似研究也见于小麦和水稻。小麦中,通过整合GWAS、eQTL、群体转录组及功能验证,鉴定出调控水分利用效率的关键转录因子TaMYB7-A,形成了从遗传关联到功能验证的证据链[19];水稻中,利用Meta-QTL分析结合转录组数据筛选出多个干旱响应候选基因,但尚缺乏进一步的功能验证[20]。总体而言,QTL定位与GWAS能够提供性状相关的遗传关联证据,相较于单纯的表达组学分析具有更直接的遗传学依据,但仍需结合功能实验明确候选基因的实际调控作用。

2.2 全基因组鉴定与表达分析

基于基因组注释信息,利用生物信息学方法开展转录因子家族全基因组鉴定,并结合系统发育、共线性及干旱胁迫下的表达谱分析筛选候选基因,是目前广泛应用的候选基因挖掘策略。该方法主要提供基因家族进化关系及胁迫响应表达特征等间接证据,可用于筛选潜在抗旱相关转录因子,但无法直接证明其抗旱调控功能,仍需通过后续遗传学及功能实验进一步验证。

随着油菜基因组测序的完成,该策略已得到广泛应用。王道杰团队对油菜五大转录因子家族开展全基因组鉴定及表达分析,筛选出多个与干旱等非生物胁迫响应相关的候选转录因子[21]。针对MYB、NAC、WRKY等家族的系统鉴定及干旱胁迫表达谱分析,为油菜抗旱相关功能基因的挖掘提供了重要候选资源。烟草、绞股蓝和白三叶草等物种也通过类似策略筛选胁迫响应转录因子,并对部分候选基因开展异源过表达验证,获得了初步功能证据[22-24]。总体而言,该策略主要提供基因家族特征及胁迫响应表达证据,相较于QTL/GWAS分析,缺乏性状与遗传位点之间的直接关联,仍需进一步开展功能验证。

2.3 多转录组整合分析

单一RNA-Seq实验结果易受基因型、胁迫处理条件及取样时间等因素影响,候选基因筛选结果的稳定性和可重复性存在一定局限。通过整合多个独立转录组数据集开展荟萃分析,可降低单一实验结果的偶然性及假阳性风险,提高候选基因筛选的可靠性。然而,该方法主要提供基因表达层面的关联证据,尚不能直接证实候选基因的抗旱调控功能。

研究人员通过整合RNA-Seq荟萃分析、加权基因共表达网络分析(WGCNA)及基因调控网络分

析,对油菜干旱胁迫转录组数据开展多层次综合分析,筛选出BHLH122-1、HHO6等候选转录因子及*Rab18*、*LTP4*、*LEA30*等干旱响应候选基因[25]。在长白落叶松和小麦等物种中,多转录组荟萃分析同样被用于系统筛选干旱响应候选转录因子,但相关研究尚缺乏内源基因功能验证[26,27]。总体而言,多转录组整合分析能够提高候选基因筛选的稳定性与可靠性,但其证据仍主要集中于表达关联层面,缺乏直接的遗传学支持,尚需结合功能实验进一步明确候选基因的抗旱调控作用。

2.4 蛋白质组学方法

转录因子的功能受到磷酸化、泛素化及SUMO化等翻译后修饰调控,仅依靠转录组分析难以准确反映蛋白质丰度及活性变化。高通量蛋白质组学可揭示蛋白质丰度及翻译后修饰变化,为转录组分析提供重要补充,但单独的蛋白质组数据仍主要提供候选基因筛选线索。在水稻和玉米中,利用NanoLC-MS/MS定量蛋白质组学分析干旱胁迫下转录因子的丰度变化,结合磷酸化蛋白质组学可进一步揭示蛋白质翻译后修饰特征[28,29]。转录组与蛋白质组丰度相关性较低,可能反映转录后调控等多层次调控机制的存在,但尚不足以证明转录后调控在干旱响应中发挥更为关键的作用,仍需进一步实验验证[30]。基因组、转录组、蛋白质组及代谢组联合分析,可从遗传变异、基因表达、蛋白质丰度、翻译后修饰及代谢物变化等多个层面整合证据,提高抗旱相关转录因子及其调控通路的筛选可靠性[31]。总体而言,蛋白质组学及多组学联合分析能够提供多层次分子证据,有助于解析潜在调控机制。

综合比较上述方法所提供的证据类型及其可靠性,QTL定位与GWAS能够揭示抗旱性状与遗传位点之间的关联,具有较强的遗传学支持;多组学联合分析、多转录组整合及单一转录组或蛋白质组分析主要提供不同层次的分子关联证据;全基因组家族鉴定则主要依据序列特征、进化关系及表达模式,为候选转录因子筛选提供初步线索。总体而言,遗传定位与组学分析虽可从不同层面为抗旱候选基因挖掘提供依据,但均难以独立确证其生物学功能,仍需结合基因编辑、转基因及相应表型分析等功能验证手段,明确候选转录因子在干旱胁迫响应中的调控作用。

综合遗传学证据、田间抗旱表型及产量效应,可对油菜抗旱转录因子候选靶点的育种应用潜力进行分级评估。仅具有转录组表达证据的基因主要作为初步候选靶点;同时具备QTL/GWAS遗传关联证据及苗期内源功能验证的基因具有一定育种潜力,但其抗旱表型可能受遗传背景及环境条件影响,仍需田间试验验证;经过内源功能验证,并在控旱试验及多年多点田间试验中系统评价抗旱性与产量表现的基因,则具有较高的育种应用价值。

3 抗旱转录因子功能验证的多层次表型评价体系

通过第2部分所述QTL定位、GWAS及多组学分析等方法筛选获得候选抗旱转录因子后,仍需结合遗传操作与表型评价明确其在干旱胁迫响应中的生物学功能。由于转录因子通常以基因家族形式存在,部分成员间具有功能冗余或分化现象,可能影响单基因功能验证结果的准确性。尤其在多倍体植物中,同源基因拷贝较多,单一拷贝敲除后的功能缺失效应可能受到其他拷贝的补偿,导致抗旱表型不明显。油菜作为异源四倍体,其A、C亚基因组中存在大量同源基因,因此在功能验证过程中需考虑不同拷贝间的潜在功能差异。此外,苗期抗旱表型难以全面反映成熟期的抗旱表现及产量效应,单一评价指标也难以准确表征转录因子的综合抗旱调控作用。因此,有必要结合苗期与成熟期的形态农艺性状及生理生化指标,建立多层次抗旱表型评价体系,为候选转录因子的功能鉴定及育种应用潜力评估提供依据。

3.1 转录因子功能验证对应的形态与农艺指标

形态与农艺性状是评价转录因子抗旱调控功能及育种应用潜力的重要指标。在苗期功能验证中,常采用PEG模拟干旱或盆栽控水处理,通过测定植株存活率、萎蔫程度、株高及根系形态等指标,初步评价候选转录因子的抗旱调控效应。然而,苗期模拟干旱结果难以全面反映成熟期的抗旱表现及产量效应,因此需结合田间干旱试验进一步验证。成熟期重点测定单株角果数、每角粒数、千粒重及单株产量等农艺性状,并比较正常供水与干旱条件下的表现,评价转录因子对抗旱性及产量形成的影响,重点关注生长与抗旱适应之间的权衡效应[5]。

小麦TaMYB7-A1的功能研究同时考察干旱条件下的籽粒产量与水分利用效率,为转录因子育种价值评价提供了参考[19]。PEG模拟干旱虽可用于苗期转基因材料的快速筛选,但其与田间实际干旱条件存在差异,仍需通过旱池控水或多年多点田间试验验证抗旱表型的稳定性[32]。例如,高粱研究通过

对32份种质进行14天水分胁迫处理,比较株高、叶色、叶长、茎围及叶片形成率等形态指标,筛选出抗旱与干旱敏感种质,为后续基因表达分析提供了材料[33]。

3.2 生理生化指标筛选

在转录因子抗旱功能验证中,相对含水量、脯氨酸含量、丙二醛(MDA)含量、相对电导率及SOD、POD、CAT等抗氧化酶活性是常用的生理生化评价指标,可从水分状态、渗透调节、膜损伤及活性氧(ROS)代谢等方面反映转录因子的抗旱调控效应。其中,叶片相对含水量反映植株水分状态;脯氨酸含量变化反映渗透调节响应;MDA含量与相对电导率分别用于评价膜脂过氧化程度及细胞膜完整性;SOD、POD、CAT活性则反映抗氧化防御系统的响应。大豆、小麦等作物的转录因子功能验证研究已采用上述指标组合,从不同生理层面评价候选基因的抗旱调控作用[34-36]。由于单一指标难以全面反映植株的抗旱能力,因此需结合多项生理生化指标开展综合评价。

3.3 综合评价体系筛选

为降低单一指标评价的局限性,隶属函数法、主成分分析及灰色关联度分析等统计方法可整合多项表型与生理生化指标,实现转基因株系抗旱能力的综合量化评价。在油菜抗旱研究中,隶属函数法和主成分分析等方法已广泛应用于种质资源抗旱性评价,也可为油菜转录因子转基因材料的抗旱表型综合鉴定提供方法参考[37]。在水稻和玉米等作物中,多指标综合评价结合转录组分析,可建立抗旱表型与候选转录因子表达特征之间的关联,为解析其潜在调控机制提供依据[38,39]。

综合而言,农艺性状、生理生化指标及多指标综合评价相结合,可从不同层面评价候选转录因子的抗旱调控效应,为油菜抗旱转录因子的功能验证、抗旱能力量化及育种应用潜力评估提供参考。

4 油菜及其他物种中干旱响应转录因子的功能研究

转录因子通过调控下游胁迫响应基因的表达,参与植物干旱胁迫下的激素信号转导、气孔运动、ROS稳态维持及表皮屏障形成等生理过程。目前,MYB、WRKY、bZIP、NAC、AP2/ERF、bHLH及锌指蛋白等转录因子家族的抗旱调控功能受到广泛关注,部分油菜转录因子已获得内源遗传学功能验证,但不同家族及其成员的调控机制与功能证据仍存在差异。本章按照转录因子家族分类,系统梳理油菜及其他物种中抗旱相关转录因子的功能研究进展,重点分析油菜关键转录因子的调控机制及功能验证结果,比较不同家族的调控特点,并探讨其在油菜抗旱遗传改良中的应用潜力。

4.1 MYB家族

MYB是植物中规模最大的转录因子家族之一,其中R2R3-MYB亚家族广泛参与非生物胁迫响应,在植物抗旱调控中发挥重要作用[40]。目前,油菜中仅有部分MYB基因获得内源功能验证(表1)。其中,*BnaC9.MYB46*通过油菜内源转基因实验被证实正向调控抗旱性,其可能通过促进角质层沉积减少水分散失,为该基因的抗旱调控功能提供了直接遗传学证据[4]。此外,研究表明,BnaMYB52负向调控油菜抗旱性,通过影响气孔及非气孔途径的水分散失调节植株干旱敏感性[41];BnMYB96则发挥正向调控作用,可直接调控下游靶基因*BnLTP2*,并影响LEA蛋白相关基因的表达,参与油菜抗旱响应及种子油脂积累的调控[42]。相比之下,油菜中大量MYB家族成员的研究仍主要集中于全基因组鉴定及胁迫表达分析,其抗旱调控功能尚缺乏直接遗传学证据。

其他物种中MYB转录因子的功能研究可为油菜同源基因的抗旱调控机制解析提供参考,但其研究结论仍需在油菜中进一步验证。玉米ZmMYB12[43]、芹菜AgMYB5[44]、黄瓜CsMYB-cc11[45]以及拟南芥[46,47]和番茄中的部分MYB家族成员[48]已被报道参与干旱胁迫响应,相关功能研究表明,不同MYB成员在抗旱调控中具有正向或负向调控作用。然而,异源表达体系获得的功能证据不能直接证明其油菜同源基因具有相同作用,仍需通过油菜内源功能实验验证其功能保守性。

在调控机制方面,部分R2R3-MYB转录因子可通过识别靶基因启动子中的MYB结合顺式作用元件(MBS),调控ABA信号转导、ROS稳态、渗透调节及气孔运动等生理过程,并可与WRKY、bHLH、ERF等转录因子形成蛋白互作或协同调控网络[49,50]。相比之下,1R-MYB和3R-MYB亚家族参与干旱响应的功能研究相对较少[51]。总体而言,油菜MYB家族多数成员的研究仍集中于候选基因筛选及表达特征分析,缺乏下游靶基因鉴定与内源遗传学功能验证,其具体抗旱调控机制仍有待深入解析。

4.2 WRKY家族

WRKY是植物中最大的的转录因子家族之一,

表1 MYB家族转录因子调控干旱胁迫的研究

Table 1 Recent advances in the study of MYB family transcription factors regulating drought stress

物种 Species	基因 Gene	功能 Function	结果 Result	验证物种 Verify the species	验证策略 Validation strategy
油菜 *Brassica napus*	*BnaC9.MYB46*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	*BnaC9.MYB46*过表达提高油菜角质层沉积和抗旱性 *BnaC9.MYB46* overexpression enhances cuticle deposition and drought tolerance in *B. napus*	油菜 *B. napus*	内源转基因 Endogenous transgenesis[4]
油菜 *B. napus*	*BnaMYB52*	负向调控干旱胁迫 Negative regulation of drought stress	*BnaMYB52*通过调控气孔与非气孔水分散失负调控油菜抗旱性 *BnaMYB52* negatively regulates drought tolerance in *B. napus* by modulating stomatal and non-stomatal water loss	油菜 *B. napus*	内源功能验证 Endogenous function validation[41]
油菜 *B. napus*	*BnMYB96*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	*BnMYB96*可直接靶向*BnLTP2*,同时调控LEA蛋白基因表达,提升油菜抗旱性与油脂积累 *BnMYB96* directly targets *BnLTP2* while regulating the expression of LEA protein gene, thereby enhancing rapeseed drought tolerance and oil accumulation	油菜 *B. napus*	内源功能验证 Endogenous function validation[42]
拟南芥 *Arabidopsis*	*MYB46*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	*MYB46*过表达提高拟南芥的抗旱性 *MYB46* overexpression enhances drought tolerance in *Arabidopsis*	拟南芥 *Arabidopsis*	内源过表达 Endogenous overexpression[46]
番茄 Tomato	*SlMYB2*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	*SlMYB2*基因的表达增强拟南芥对干旱的耐性 Expression of *SlMYB2* enhances drought tolerance in *Arabidopsis*	拟南芥 *Arabidopsis*	异源过表达 Heterologous overexpression[48]
拟南芥 *Arabidopsis*	*MYB41*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	脱落酸介导的MYB41-Brahma模块的自动调节增强拟南芥的抗旱性 Abscisic acid - mediated autoregulation of the MYB41-Brahma module enhances drought tolerance of *Arabidopsis*	拟南芥 *Arabidopsis*	内源过表达 Endogenous overexpression[47]

主要通过识别靶基因启动子中的W-box顺式作用元件参与干旱胁迫响应[52]。目前,油菜WRKY家族的研究主要集中于全基因组鉴定及干旱胁迫表达谱分析(表2),已筛选出多个干旱响应候选基因,但多数仍缺乏直接功能验证,相关内源遗传学研究相对有限[53]。其中,*BnWRKY255*已通过油菜内源功能验证,作为负向调控因子参与干旱胁迫响应,因而其抗旱调控作用有了直接的遗传学证据[54]。此外,通过QTL定位与转录组联合分析筛选出*BnWRKY149*和*BnWRKY217*等候选基因,其研究证据主要来自遗传定位及胁迫响应表达分析[55]。

目前,WRKY转录因子的部分抗旱功能证据来自异源表达体系。苎麻*BnWRKY49*[56]、小麦*TaWRKY24-1D*[57]及玉米*ZmWRKY30*[58]等基因已在拟南芥等异源体系中开展抗旱功能验证,为解析相关WRKY成员的调控作用提供了参考,但不能直接据此推断其油菜同源基因的功能。此外,玫瑰[59]、柑橘[60]、山苍子[61]、小麦[62]及野苜蓿[63]等物种的研究表明,不同WRKY成员在干旱胁迫响应中可发挥正向或负向调控作用,表现出一定的功能分化。

在调控机制方面,WRKY转录因子可通过调节ABA信号转导、ROS稳态、表皮蜡质合成及气孔运动等过程参与植物干旱响应,并可与MYB、bZIP、ERF等转录因子形成协同或互作调控网络[64]。总体而言,相较于模式植物及部分禾本科作物,油菜WRKY家族的抗旱功能研究仍相对有限。尽管已有个别成员获得内源遗传学验证,但多数候选基因仍缺乏系统的功能鉴定,其下游靶基因及调控网络也有待进一步解析。

4.3 bZIP家族

bZIP家族是植物逆境响应调控网络中的重要转录因子家族,其中部分ABF/AREB和ABI5类成员作为ABA信号通路的重要下游调控因子,可通过识别ABRE、G-box等顺式作用元件调控胁迫响应基因表达[65]。在油菜内源功能研究中,BnaABI5[6]和BnaABF2[66]均被证实参与干旱胁迫响应,并发挥正向调控作用。其中,BnaABI5可参与干旱诱导的ABA信号响应过程,并与多种互作蛋白形成调控关系[6];BnaABF2作为ABF类bZIP转录因子成员,参与ABA介导的干旱信号转导,调节下游胁迫响应基因表达[66]。

在其他物种中,如辣椒的CaADBZ1[67]、大豆的

表2 WRKY家族转录因子调控干旱胁迫的研究

Table 2 Research progress on regulation of drought stress by WRKY family transcription factors

物种 Species	基因 Gene	功能 Function	结果 Result	验证物种 Verify the species	验证策略 Validation strategy
油菜 *B. napus*	*BnWRKY255*	负向调控干旱胁迫 Negative regulation of drought stress	*BnWRKY255*作为负调控因子参与油菜干旱胁迫响应 *BnWRKY255* acts as a negative regulator in the drought stress response of *Brassica napus*	油菜 *B. napus*	内源功能验证 Endogenous function validation[54]
油菜 *B. napus*	*BnWRKY149*、*BnWRKY217*	干旱响应候选基因 Drought-responsive candidate genes	基于全基因组鉴定与胁迫表达分析,鉴定为干旱应答候选基因 Identified as candidate genes for drought response based on whole-genome screening and stress-induced expression analysis	\	异源过表达(ABA敏感性分析) Heterologous overexpression (ABA sensitivity analysis)[55]
玫瑰 *Rosa rugosa*	*RrWRKY56*	负向调控干旱胁迫 Negative regulation of drought stress	*RrWRKY56*通过抑制RrUSP的表达负向调节玫瑰的耐盐性和抗旱性 *RrWRKY56* negatively regulates salt and drought stress tolerance by suppressing RrUSPs expression in *Rosa rugosa*	月季 *Rosa chinensis*	内源验证 Endogenous validation[59]
柑橘 *Citrus*	*CrWRKY57*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	*CrWRKY57*和*CrABF3*协同激活*CrCYCD6;1*提高抗旱性 *CrWRKY57* and *CrABF3* cooperatively activate *CrCYCD6;1* to enhance drought tolerance	柑橘 *Citrus*	内源验证 Endogenous validation[60]
山苍子 *Litsea cubeba*	*LcWRKY14/LcDPB*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	转*LcWRKY14-LcDPB*基因的毛状根植株显著提高了山苍子的抗旱性 Transgenic hairy root plants expressing *LcWRKY14-LcDPB* significantly enhanced the drought tolerance of *L. cubeba*	山苍子 *L. cubeba*	毛状根转化 Hair-like root transformation[61]
小麦 Wheat	*TaWRKY58*	负向调控干旱胁迫 Negative regulation of drought stress	*TaWRKY58*负调控干旱胁迫反应 *TaWRKY58* negatively regulates drought stress responses	小麦 Wheat	内源验证 Endogenous validation[62]
野苜蓿 *Medicago falcata*	*MfWRKY40*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	*MfWRKY40*通过提高ROS清除能力提高拟南芥的抗旱性 *MfWRKY40* enhances drought tolerance in *Arabidopsis* by improving ROS scavenging capacity	拟南芥 *Arabidopsis*	异源过表达 Heterologous overexpression[63]

GmTRAB1[68]等bZIP成员被鉴定为干旱正向调控因子,而桦木BpbZIP61[69]则表现出负向调控作用。此外,玉米[70]、杨树[71]、苹果[72]和水稻[73]等物种中的bZIP家族成员也已被报道参与干旱胁迫响应(表3)。其中,杨树PtobZIP18可介导植株生长与抗旱性之间的权衡调节,为解析转录因子调控抗旱适应与生长平衡提供了重要参考。

bZIP蛋白活性可受到磷酸化等翻译后修饰调节,并通过与其他转录因子形成复合调控网络,共同参与干旱响应过程[74]。相较于模式植物及其他作物,油菜bZIP家族的抗旱研究仍主要集中于ABI5等少数成员[75],多数家族成员尚缺乏深入的功能验证和调控网络解析,相关研究多停留于表达响应及候选基因筛选阶段。

4.4 NAC家族

NAC家族广泛参与植物逆境响应及生长发育调控。NAC蛋白N端保守的NAM结构域参与DNA结合,C端转录调控区域具有较高变异性,赋予NAC家族成员多样化的调控功能[76]。在油菜中,BnaNAC038作为内源抗旱功能基因被证实为干旱负调控因子,其敲除材料表现出增强的抗旱性,且在正常生长条件下未显著影响产量,干旱下光合和糖积累改善,生物量和籽粒产量优于野生型,显示出较高的育种应用潜力[5]。此外,BnaNAC069经油菜内源功能验证,被证实负向调控油菜干旱胁迫响应[77]。在其他物种中,水稻OsNAC29[78]、鹰嘴豆CaNAC6[79]及玉米ZmSNAC06[80]等NAC成员通过异源表达体系验证表现出正向抗旱调控作用。同时,

表3 bZIP家族转录因子调控干旱胁迫的研究

Table 3 Research progress on regulation of drought stress by BZIP family transcription factors

物种 Species	基因 Gene	功能 Function	结果 Result	验证物种 Verify the species	验证策略 Validation strategy
油菜 *B. napus*	*BnaABI5*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	*BnaABI5*参与油菜干旱胁迫响应,存在多个互作蛋白 *BnaABI5* is involved in the drought stress response of *Brassica napus* and interacts with multiple proteins	油菜 *B. napus*	内源表达分析及互作鉴定 Analysis of endogenous expression and identification of interactions[6]
油菜 *B. napus*	*BnaABF2*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	*BnaABF2*为*bZIP*家族成员,参与ABA介导的干旱信号通路 *BnaABF2* is a member of the *bZIP* family and is involved in ABA-mediated drought signaling pathway	拟南芥 *Arabidopsis*	异源过表达 Heterologous overexpression[66]
玉米 Maize	*ZmbZIP38*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	*ZmbZIP38*的过表达提高了玉米的抗旱性 Overexpression of *ZmbZIP38* enhances maize drought stress tolerance	玉米 Maize	内源过表达 Endogenous overexpression[70]
杨树 *Populus*	*PtobZIP18*	负向调控干旱胁迫 Negative regulation of drought stress	*PtobZIP18*的自然变异在杨树树干生长和抗旱性之间提供了权衡 Natural variation in *PtobZIP18* confers the trade-off between stem growth and drought tolerance in *Populus*	杨树 *Populus*	内源群体 + 功能验证 Endogenous cohort + functional validation[71]
苹果 Apple	*MhbZIP62*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	*MhbZIP62*和*MhbZIP23*的互作增强了植物对干旱胁迫的抗性 The interaction between *MhbZIP62* and *MhbZIP23* further enhanced plant resistance to drought stress	烟草、苹果愈伤组织 Tobacco, apple callus tissue	烟草外源验证、苹果愈伤组织转化 Tobacco exogenous validation, apple callus transformation[72]
水稻 Rice	*OsbZIP35*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	*OsbZIP35*介导依赖ABA的水稻抗旱性和正向调控水稻产量 *OsbZIP35* mediates ABA-dependent drought tolerance and positively regulates rice yield	水稻 Rice	内源过表达 Endogenous overexpression[73]

水稻[81, 82]、茶树[83]和红花[84]等物种中也鉴定出多个与干旱响应相关的NAC转录因子(表4)。在调控机制方面,NAC可通过调节ROS稳态、渗透调节及气孔运动等过程参与干旱响应,并可与MYB、bZIP、ERF等转录因子形成调控网络,不同成员间表现出正向与负向调控功能分化[85]。总体而言,油菜NAC家族中已完成功能验证的抗旱基因数量仍较有限,大量成员仍停留于表达响应和候选基因筛选阶段,缺乏深入的功能解析。

4.5 AP2/ERF家族

AP2/ERF超家族以保守的AP2 DNA结合结构域为主要特征,通常分为AP2、ERF、DRE等亚家族。其中,DREB类转录因子可通过识别靶基因启动子中的DRE/CRT顺式作用元件,参与以ABA非依赖型途径为代表的干旱胁迫响应调控[86]。在油菜中,内源功能研究表明,BnaA6. TINY属于DREB类转录因子,可正向调控油菜干旱胁迫响应[87];BnaC9. DEWAX1属于ERF类转录因子,可通过转录抑制蜡质合成相关基因*BnCER1-2*,负向调控表皮蜡质生物合成,进而影响油菜抗旱性[88]。尽管已有少数成员获得内源功能验证,但油菜AP2/ERF超家族的相关研究仍较有限,转录组分析筛选出的多个干旱响应候选基因主要具有表达关联证据,其具体功能尚待验证[75]。

在其他物种中,如小麦的TaRAP2-13[89]、芝麻的SiERF054[90]及苹果的MhERF113-like[91]等AP2/ERF转录因子已开展异源功能验证。此外,紫花苜蓿[92]、谷子[93]、苹果[94]和桑树[95]等物种中也鉴定出多个参与干旱胁迫响应的AP2/ERF成员(表5),不同成员表现出正向或负向调控作用。总体而言,AP2/ERF超家族是植物干旱响应调控网络的重要组成部分,不同亚家族及其成员可通过不同信号途径参与抗旱调控,其功能具有一定的保守性与特异性[86]。相较于水稻、小麦及苹果等物种,油菜AP2/ERF超家族的抗旱功能研究仍有待深入,多数成员尚缺乏直接遗传学验证,其上下游靶基因、蛋白互作关系及

表4 NAC家族转录因子调控干旱胁迫的研究

Table 4 Research progress on regulation of drought stress by NAC family transcription factors

物种 Species	基因 Gene	功能 Function	结果 Result	验证物种 Verify the species	验证策略 Validation strategy
油菜 *B. napus*	*BnaNAC038*	负向调控干旱胁迫 Negative regulation of drought stress	*BnaNAC038*敲除后油菜抗旱性提升,产量无显著损失 Knocking out *BnaNAC038* enhances drought tolerance in rapeseed without significant yield loss	油菜 *B. napus*	内源基因编辑 Endogenous gene editing[5]
油菜 *B. napus*	*BnaNAC069*	负向调控干旱胁迫 Negative regulation of drought stress	*BnaNAC069*参与油菜干旱胁迫负调控 *BnaNAC069* is involved in the negative regulation of drought stress in *Brassica napus*	油菜 *B. napus*	内源功能验证 Endogenous function validation[77]
水稻 Rice	*OsNAC120*	负向调控干旱胁迫 Negative regulation of drought stress	*OsNAC120*负向调节水稻的干旱反应 *OsNAC120* negatively regulates drought response in rice	水稻 Rice	内源验证 Endogenous validation[81]
茶树 *Camellia sinensis*	*CsNAC28*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	*CsNAC28*在拟南芥中的过表达提高了对ABA处理的敏感性,减少了活性氧的积累,从而提高了植物的脱水耐性 The results showed that overexpression of *CsNAC28* in *Arabidopsis* conferred hypersensitivity to ABA treatment and decreased the accumulation of reactive oxygen species (ROS)	拟南芥 *Arabidopsis*	异源过表达 Heterologous overexpression[83]
水稻 Rice	*OsNAC25*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	在严重干旱胁迫下,过表达 *OsNAC25*水稻营养生长期丙二醛水平降低,氧化损伤减轻,成活率提高 Under severe drought stress, the overexpression of *OsNAC25* rice exhibited decreased malondialdehyde levels, attenuated oxidative damage, and improved survival rate during the vegetative growth stage	水稻 Rice	内源验证 Endogenous validation[82]
红花 Safflower	*CtNAC78*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	红花NAC转录因子CtNAC78的异源表达提高拟南芥的抗旱性 Ectopic expression of safflower NAC transcription factor CtNAC78 enhances drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*	拟南芥 *Arabidopsis*	异源过表达 Heterologous overexpression[84]

调控网络尚未得到充分解析,制约了相关基因抗旱育种潜力的进一步评估与利用。

4.6 bHLH家族

bHLH(basic helix-loop-helix)转录因子家族以保守的碱性螺旋-环-螺旋结构域为特征,主要通过识别并结合靶基因启动子中的E-box或G-box顺式作用元件调控基因转录,广泛参与植物生长发育及逆境胁迫响应[96]。在油菜中,内源功能验证表明,*BnMYC2*通过促进气孔关闭参与干旱胁迫响应,正向调控植株的干旱耐受性[97]。此外,基于数量性状位点(QTL)定位与转录组联合分析,*bHLH105*被鉴定为油菜耐旱相关候选基因,但其调控功能尚缺乏内源遗传学证据[18]。在水稻中,OsbHLH59通过可变剪接产生两种转录本,分别经由不同的调控途径正向参与干旱胁迫响应[98];相比之下,OsDT5作为干旱响应的负调控因子,可在干旱胁迫下经磷酸化修饰后发生降解,从而解除其对耐旱相关过程的抑制作用[99]。在小麦中,TabHLH27-A1能够协调植株生长与干旱耐受性之间的平衡[100]。此外,番茄[101]、茄子[102]、谷子[103]和玉米[104]中的bHLH转录因子也被报道参与干旱胁迫响应,其相关功能及调控机制见表6。

值得注意的是,bHLH转录因子在植物干旱胁迫响应中的作用并不局限于通过识别E-box元件调控下游基因表达,其调控机制还涉及多种信号途径的交互作用及转录后调控。首先,作为bHLH家族的重要亚类,光敏色素互作因子(phytochrome-interacting factors, PIFs)参与光信号转导,提示部分bHLH转录因子可能在光信号与干旱胁迫信号的交叉调控中发挥重要作用,尤其值得关注其在强光与干旱复合胁迫下的功能。其次,水稻*OsDT5*的研究表明,磷酸化介导的蛋白降解是调节bHLH转录因子功能及植物干旱响应的重要机制,提示除转录水平变化外,蛋白质稳定性调控同样可能影响植物的抗旱能力。然而,目前尚缺乏系统性的跨研究比较,难以判断蛋白质稳定性调控与转录水平调控在抗旱响应中的相对贡献。此外,随着单细胞转录组等技术的发展,从细胞类型特异性角度解析bHLH

表5 AP2家族转录因子调控干旱胁迫的研究

Table 5 Research progress on regulation of drought stress by AP2 family transcription factors

物种 Species	基因 Gene	功能 Function	结果 Result	验证物种 Verify the species	验证策略 Validation strategy
油菜 *B. napus*	*BnaA6.TINY*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	*BnaA6.TINY*属于DREB亚家族,正向调控油菜干旱胁迫应答 *BnaA6.TINY* belongs to DREB subfamily and positively regulates drought stress response in *B. napus*	油菜 *B. napus*	内源功能验证 Endogenous function validation[87]
油菜 *B. napus*	*BnaC9.DEWAX1*	负调控蜡质合成 Negative regulation of wax synthesis	*BnaC9.DEWAX1*通过转录抑制蜡质合成基因*BnCER1-2*负调控蜡质合成 *BnaC9.DEWAX1* negatively regulates wax synthesis by repressing the transcription of wax synthesis genes *BnCER1-2*	拟南芥 *Arabidopsis*	异源过表达 Heterologous overexpression[88]
紫花苜蓿 *Medicago sativa*	*MfERF026*	负向调控干旱胁迫 Negative regulation of drought stress	ERF026-RNAi转基因植物显著提高了紫花苜蓿的耐旱性 ERF026-RNAi plants significantly enhanced drought tolerance in *M. sativa*	紫花苜蓿 *Medicago sativa*	RNAi 内源沉默 Endogenous RNAi silencing[92]
谷子 Foxtail millet	*ERF109*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	*TAF10-ERF109*转录模块指导谷子和小麦基于类黄酮类物质的逆境恢复和增产 *TAF10-ERF109* transcriptional module directs flavonoid-based stress resilience and yield enhancement in foxtail millet and wheat	谷子 Foxtail millet	内源验证 Endogenous validation[93]
苹果 Apple	*MhSHINE2-like*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	*MhSHINE2-like*能够正向调节苹果植物的耐旱能力 *MhSHINE2* positively regulates drought tolerance in apple plants	苹果 Apple	内源验证 Endogenous validation[94]
桑树 Mulberry	*MnERF23*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	*MnERF23*基因的过表达能提升转基因植物的耐旱能力 Overexpression of *MnERF23* enhances drought tolerance in transgenic plants	拟南芥 *Arabidopsis*	异源过表达 Heterologous overexpression [95]

转录因子的表达特征及调控功能,为揭示根尖不同细胞类型中生长与抗逆反应的协调机制提供了新的研究思路[105]。未来应结合单细胞转录组、蛋白质组及翻译后修饰分析等技术,系统解析bHLH转录因子在干旱胁迫下的时空表达动态、蛋白质修饰及细胞类型特异性调控网络,为作物抗旱性状的遗传改良提供潜在的分子靶标。

4.7 锌指蛋白家族

锌指蛋白(zinc finger proteins, ZFPs)是一类含有保守半胱氨酸和组氨酸残基配位结构域的转录调控因子,根据其锌指结构域组成和排列方式可分为C2H2、C4、CCCH等多种类型,在植物非生物胁迫响应、激素信号转导及发育调控过程中发挥重要作用[106]。油菜内源功能研究表明,CCCH型锌指蛋白BnaTZF1可通过结合靶标mRNA并调控其稳定性,参与转录后调控过程,从而正向增强植株的干旱耐受性[107]。此外,*ZAT10*通过干旱处理下的转录组比较分析被鉴定为与油菜早期干旱响应相关的候选基因,但是作用方向仍需功能验证[108]。在其他作物中,小麦C2H2型锌指蛋白TaZFP21受干旱诱导表达,但表现为负向调控抗旱性[109];大豆CCCH型锌指蛋白GmZF351能够正向调控植株耐旱性[110];水稻CCCH型锌指蛋白OsC3H10受干旱、盐胁迫及ABA诱导表达,其全株过表达可增强抗旱能力,并促进LEA蛋白和病程相关蛋白(PR)基因的表达[111]。此外,棉花[112]、水稻[113,114]、草莓[115]和大豆[110]等植物中也发现多种锌指蛋白参与干旱胁迫调控(表7)。

与大量正向调控抗旱性的锌指蛋白相比,负调控因子的研究相对不足[116],但其可能在维持植物胁迫响应强度与生长发育平衡方面发挥重要作用。例如,TaZFP21虽然在根部具有较高表达水平,却表现出抑制抗旱性的功能,提示其可能参与根系生长、资源分配或胁迫响应强度的负调节过程[109]。值得注意的是,干旱诱导表达与抗旱负调控并不一定矛盾,其可能反映植物通过诱导负调控因子形成反馈调节机制,以限制过度激活的防御反应,从而避免长期胁迫条件下过高的代谢成本及生长损失[109]。然而,该假设仍需结合靶基因鉴定、蛋白互作分析及时空表达模式研究进一步验证。

4.8 跨家族调控机制的共性、差异及其育种启示

植物干旱应答是多类转录因子协同调控的复杂过程。MYB、NAC、bZIP、WRKY、AP2等家族在结构与靶基因识别上存在差异,但功能通路均汇聚于ABA信号、气孔调节、表皮屏障建成与代谢稳态。

表6 bHLH家族转录因子调控干旱胁迫的研究

Table 6 Researches on regulation of drought stress by transcription factors of BHLH family

物种 Species	基因 Gene	功能 Function	结果 Result	验证物种 Verify the species	验证策略 Validation strategy
油菜 *B. napus*	*BnMYC2*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	*BnMYC2*通过调控气孔关闭正向调控油菜干旱耐受性 *BnMYC2* positively regulates drought tolerance in *Brassica napus* by modulating stomatal closure	油菜 *B. napus*	内源RNAi沉默验证 Validation of endogenous RNAi silencing[97]
油菜 *B. napus*	*bHLH105*	耐旱相关候选基因 Drought tolerance candidate gene	基于QTL和转录组联合分析筛选得到耐旱候选基因,暂无内源功能验证 Drought-tolerance candidate genes were identified through a combined QTL and transcriptomic analysis; however, no endogenous functional validation has been conducted to date	油菜 *B. napus*	QTL + 转录组筛选 QTL + transcriptome screening[18]
番茄 Tomato	*SlbHLH96*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	*SlbHLH96*基因在番茄中的过表达提高了番茄的抗旱性 Overexpression of *SlbHLH96* in tomato improves drought tolerance	番茄 Tomato	内源过表达 Endogenous overexpression[101]
茄子 Eggplant	*SmMYC2*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	*SmMYC2*过表达提高转基因茄子的抗旱性 *SmMYC2* overexpression enhances drought resilience in transgenic eggplant	茄子 Eggplant	内源过表达 Endogenous overexpression[102]
谷子 Foxtail millet	*SiLRL1*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	谷子中bHLH转录因子*SiLRL1*促进类胡萝卜素积累提高抗旱性 *SiLRL1*, a bHLH transcription factor from foxtail millet, promotes carotenoid accumulation and improves drought tolerance	拟南芥 *Arabidopsis*	异源表达验证 Heterologous expression validation[103]
玉米 Maize	*ZmbHLH81*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	*ZmbHLH81*正向调控拟南芥的抗旱性 *ZmbHLH81* positively regulates drought resistance of *Arabidopsis thaliana*	拟南芥、玉米 *Arabidopsis*, maize	拟南芥异源过表达、玉米内源基因编辑 Overexpression of heterologous genes in *A. thaliana* and endogenous gene editing in maize[104]

油菜不同转录因子既可共享核心信号节点调控水分利用,也可通过独立通路实现功能互补,因此跨家族研究需重点解析其调控层级、分子关联及对植株生长与产量的综合影响。

ABA信号与水分散失调控是多家族转录因子的核心交汇通路。油菜BnaA9. NF-YA7通过ABA反馈调控气孔运动与抗旱性[117];BnNAC038通过下游BnSnRK2. 6,将NAC转录调控与ABA信号及水分利用紧密耦联[5]。BnaMYB52可同步调控ABA响应、气孔发育与蜡质合成进程[41];BnaC9. MYB46则通过调控角质层、蜡质及细胞壁合成,增强植株物理保水能力[4]。由此表明,油菜抗旱保水由气孔运动、气孔发育与非气孔屏障共同协同实现,不同转录因子可通过差异化调控机制产生相似抗旱表型。

激素交叉互作与转录后修饰进一步完善干旱调控网络。油菜GA信号组分RGA可与ABA通路核心因子BnaA10. ABF2发生蛋白互作,证实干旱响应受多激素通路协同调控[118];miR169n可靶向沉默NF-YA8,介导转录因子的转录后水平调控[119]。转录因子的抗旱功能不仅取决于自身表达水平,还受蛋白互作、转录后修饰及胞内信号状态共同调控。其中,RGA与miR169n虽不属于转录因子家族,但为油菜干旱调控网络的关键组成元件。

不同转录因子存在显著的功能分化与抗旱-生长权衡差异。BnMYB96可同步调控植株抗旱性、光合代谢与油脂积累,为衔接油菜抗旱应答与种子品质形成提供了重要依据[42];BnaC9. MYB46主要参与表皮与细胞壁结构建成,而BnNAC038、BnaA9. NF-YA7集中介导ABA依赖的水分调控通路[4,5,117]。同一转录因子家族同时存在正负调控成员,说明保守结构域无法决定其抗旱功能方向,具体效应由下游靶基因、表达时空模式及遗传背景共同决定。因

表7 锌指蛋白家族调控干旱胁迫的研究

Table 7 Research progress on regulation of drought stress by zinc finger protein family

物种 Species	基因 Gene	功能 Function	结果 Result	验证物种 Verify the species	验证策略 Validation strategy
油菜 *B. napus*	*BnaTZF1*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	BnaTZF1为CCCH型锌指蛋白,通过靶标mRNA转录后调控提升油菜抗旱性 BnaTZF1 is a CCCH-type zinc finger protein that enhances rapeseed drought tolerance by regulating mRNA post-transcriptionally	油菜 *B. napus*	内源功能验证(靶基因鉴定+机制解析) Endogenous function validation (target gene identification + mechanism analysis)[107]
油菜 *B napus*	*ZAT10*	干旱早期响应候选基因 Drought early response candidate gene	比较转录组分析鉴定为干旱早期响应候选基因 Candidate genes for early drought responses identified through comparative transcriptomic analysis	油菜 *B. napus*	转录组比较分析 Transcriptome comparative analysis[108]
棉花 Cotton	*GhPLATZ01/ GhPLATZ15*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	棉花PLATZ转录因子GhPLATZ01和GhPLATZ15的过表达能够提升番茄的抗旱能力 Overexpression of cotton PLATZ transcription factors GhPLATZ01 and GhPLATZ15 improves drought resistance of tomato	番茄 Tomato	异源过表达 Heterologous overexpression[112]
水稻 Rice	*OsZFP252*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	*OsZFP252*通过抑制*OsGA20ox5*表达,提高水稻的抗旱性 *OsZFP252* enhances rice drought tolerance by suppressing expression of *OsGA20ox5*	水稻 Rice	内源过表达 Endogenous overexpression[113]
水稻 Rice	*OsDi19-3*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	*OsDi19-3*对干旱起正向调节作用 *OsDi19-3* functions as a positive regulator of drought stress	水稻 Rice	内源验证 Endogenous validation[114]
草莓 Strawberry	*FvZFP57*	正向调控干旱胁迫 Positive regulation of drought stress	*FvZFP57*正向调节干旱胁迫 *FvZFP57* positively regulates drought stress	拟南芥 *Arabidopsis*	异源过表达 Heterologous overexpression [115]

此,转录因子的育种价值不能仅依据干旱胁迫表型评判,需结合正常供水与干旱条件下的生长、产量性状综合评估。

转录因子的跨家族调控关系可分为蛋白互作、转录级联与功能互补三类。油菜中RGA-ABF2存在明确蛋白互作与转录调控证据[118],BnaMYB52参与下游转录级联调控[41],而BnaC9.MYB46介导的表皮保水通路与BnNAC038调控的水分代谢通路形成功能互补,但其协同改良效应仍需遗传学验证[4,5]。其他物种报道的CrWRKY57-CrABF3[60]、SlAREB-SlGPX2调控模块可作为机制参考[120],但不能直接等同于油菜内源调控关系。后续需结合蛋白互作验证、靶基因鉴定及多基因编辑技术,明确不同转录因子间的遗传关联与协同调控效应。

综上,油菜抗旱转录调控具有通路汇聚、信号交叉、功能分化的典型特征。ABA信号、气孔调节与表皮结构建成是多家族转录因子的核心调控节点,激素互作与转录后修饰进一步精细调控干旱应答强度。未来油菜抗旱育种应从单一基因功能解析转向核心调控节点的筛选与通路组合优化,优先选择内源遗传证据充分、生长与产量损耗低的优良靶点。通过系统对比单基因与多基因遗传材料,并结合田间干旱条件下的产量与油脂品质鉴定,解析不同调控通路的协同增益效应,可为油菜抗旱、高产、优质协同改良提供可靠的分子理论支撑。

5 总结与讨论

5.1 主要结论

本文以油菜抗旱遗传改良为主线,系统综述干

旱胁迫下与转录因子调控关联的生理与分子机制、抗旱转录因子筛选技术及其证据等级。主要结论是以下三条,首先是油菜通过根系重塑、气孔调控、渗透物质积累、ROS清除等多层次响应干旱胁迫;依靠ABA依赖与非ABA依赖两条信号通路,并由MYB、WRKY、NAC、bZIP、AP2/ERF、bHLH、锌指蛋白等转录因子协同调控。其次是QTL/GWAS、多组学技术可批量挖掘干旱响应候选转录因子,但不同方法获得证据可信度差异巨大:差异表达仅为候选线索;异源过表达可提供初步功能参考;油菜内源转基因/基因编辑是评估转录因子育种价值的核心证据。异源体系结果外推至油菜存在不确定性,受异源四倍体A/C亚基因组同源拷贝冗余影响。最后是MYB、WRKY、bZIP、NAC、AP2/ERF、bHLH和锌指蛋白家族均包含抗旱相关转录因子,家族内正负调控成员并存;不同家族转录因子可互作,共同构成干旱响应转录调控网络。目前油菜内源功能验证的转录因子数量偏少,多数候选基因仅有表达数据。

5.2 存在的问题

油菜抗旱研究仍有很多问题亟待解决。首先是油菜转录因子内源功能验证严重不足。相比拟南芥、水稻,油菜已完成内源功能验证的干旱转录因子数量有限;大量基因仅停留在转录组差异表达层面,只能作为候选,不能直接认定抗旱功能;异源验证结果难以直接迁移至油菜,A/C亚基因组同源拷贝冗余、亚功能分化增加功能解析难度。第二是转录因子调控网络解析深度不足。现有研究大多聚焦单一转录因子的表型效应;转录因子之间的互作、转录因子与靶基因的调控网络、不同信号通路(ABA/ROS)交叉对话研究较少,缺少多因子协同调控的系统性解析。第三是翻译后修饰研究薄弱。磷酸化、泛素化等翻译后修饰决定转录因子蛋白活性,但油菜干旱响应转录因子的翻译后修饰研究几乎空白。最后是实验室表型与育种应用脱节。绝大多数转录因子功能验证仅在人工模拟干旱条件下的苗期完成,缺少旱池试验数据,以及多年多点的田间试验数据;对候选转录因子的产量权衡效应(抗旱提升是否伴随减产)、遗传背景依赖性缺少评估,难以判断育种利用价值。

5.3 未来方向

针对上述瓶颈,面向油菜抗旱遗传改良,未来研究可从以下方向开展:首先是优先开展油菜转录因子内源功能验证,评估同源拷贝功能分化。依托GWAS、多组学挖掘获得的候选转录因子,优先利用CRISPR基因编辑、内源转基因验证基因功能;区分A/C亚基因组同源拷贝的功能差异,解析多拷贝冗余、功能补偿效应;评估异源验证基因在油菜内源的真实功能,避免直接套用其他物种结论。第二是系统解析转录因子互作与调控网络。利用Y1H、ChIP-seq、蛋白互作等技术,鉴定转录因子的直接靶基因与互作蛋白;解析不同转录因子家族在ABA、ROS通路中的交叉调控关系,构建油菜干旱响应转录调控网络,挖掘核心网络节点。第三是加强转录因子翻译后修饰机制研究。结合磷酸化、泛素化蛋白组,解析干旱胁迫下油菜转录因子翻译后修饰对蛋白稳定性、转录活性的调控机制,完善转录后调控层面的干旱响应网络。最后是面向育种目标评估候选转录因子的应用潜力,兼顾抗旱-产量权衡。对已验证的内源转录因子,在特殊旱池与多年多点田间条件下开展表型鉴定,同时考察干旱抗性、正常水分条件下的产量和生长发育性状;依据内源验证结果、产量效应、田间抗旱表现,分级评估候选转录因子的育种价值;利用基因编辑对负调控转录因子进行定点敲除,在不牺牲产量前提下提升抗旱性,创制抗旱稳产油菜新种质。

综上,通过多组学候选基因挖掘、内源功能验证、调控网络解析与田间育种价值评估相结合,能够系统挖掘油菜抗旱核心转录因子,完善干旱分子调控网络,为油菜抗旱分子设计育种提供理论支撑。

参考文献:

[1] Batool M, El-Badri A M, Hassan M U, et al. Drought stress in *Brassica napus*: effects, tolerance mechanisms, and management strategies[J]. J Plant Growth Regul, 2023, 42(1): 21-45. DOI: 10.1007/s00344-021-10542-9.

[2] Riechmann J L, Ratcliffe O J. A genomic perspective on plant transcription factors[J]. Curr Opin Plant Biol, 2000, 3(5): 423-434. DOI: 10.1016/S1369-5266(00)00107-2.

[3] Lee J S, Adams K L. Global insights into duplicated gene expression and alternative splicing in polyploid *Brassica napus* under heat, cold, and drought stress[J]. Plant Genome, 2020, 13(3): e20057. DOI: 10.1002/tpg2.20057.

[4] Jin S R, Wang Y X, Song Y Y, et al. Dual regulation of cuticle and cell wall biosynthesis by BnaC9. MYB46 confers drought tolerance in *Brassica napus*[J]. Plant Bio-

technol J, 2025, 23(11): 5335-5350. DOI: 10.1111/pbi.70314.

[5] Chen Y P, Wang Y F, Liu L D, et al. Targeting BnNAC038 improves drought tolerance with low yield penalty in *Brassica napus* [J]. Plant J, 2025, 124(3): e70571. DOI:10.1111/tpj.70571.

[6] 奥倩倩, 陆方筱, 杨柳卿, 等. 甘蓝型油菜转录因子BnaABI5表达特征分析及互作蛋白鉴定[J]. 遗传, 2024, 46(9): 737-749. DOI:10.16288/j.yczz.24-064.

[7] 崔宏亮, 姚庆, 李利民, 等. PEG模拟干旱胁迫下花生品种萌发特性与抗旱性评价[J]. 核农学报, 2017, 31(7): 1412-1418. DOI: 10.11869/j. issn. 100-8551.2017.07.1412.

[8] Zamani S, Arminian A, Zarei B, et al. The impact of drought stress on morpho-physiological characteristics of rapeseed cultivars (*Brassica napus* L.)[J]. Oil Crop Sci, 2025, 10(2): 165-176. DOI: 10.1016/j. ocsci.2025.04.004.

[9] Rathnayake K, Parachnowitsch A L. Drought drives selection for earlier flowering, while pollinators drive selection for larger flowers in annual *Brassica rapa* [J]. AoB Plants, 2025, 17(1): plae070. DOI: 10.1093/aobpla/plae070.

[10] Ali M F, Ahmed M, Mukhtar L, et al. Foliar application of silicon alleviates drought stress in chickpea (*Cicer arietinum* L.) by improving growth, photosynthetic and antioxidant metabolism[J]. J Soil Sci Plant Nutr, 2025, 25(3): 6678-6693. DOI:10.1007/s42729-025-02556-z.

[11] Li J C, Nishimura Y, Zhao X H, et al. Effects of drought stress on the metabolic properties of active oxygen species, nitrogen and photosynthesis in cucumber 'Jinchun No. 5' seedlings[J]. JARQ, 2014, 48(2): 175-181. DOI:10.6090/jarq.48.175.

[12] 李天乐, 安世杰, 兖攀, 等. 戈壁地库尔勒香梨对干旱胁迫的生理响应[J]. 北方园艺, 2025(7): 34-40. DOI:10.11937/bfyy.20243624.

[13] 师焕婷, 杨龙飞, 唐华苹, 等. 小麦苗期外施脯氨酸增强抗旱性的生理机制研究[J]. 中国农业科技导报: 中英文, 2025, 27(11): 93-101. DOI: 10.13304/j.nykjdb.2024.0378.

[14] Cutler S R, Rodriguez P L, Finkelstein R R, et al. Abscisic acid: emergence of a core signaling network[J]. Annu Rev Plant Biol, 2010, 61: 651-679. DOI: 10.1146/annurev-arplant-042809-112122.

[15] Sakuma Y, Maruyama K, Qin F, et al. Dual function of an *Arabidopsis* transcription factor DREB2A in water-stress-responsive and heat-stress-responsive gene expression[J]. Proc Natl Acad Sci U S A, 2006, 103(49): 18822-18827. DOI:10.1073/pnas.0605639103.

[16] Yoshida T, Mogami J, Yamaguchi-Shinozaki K. ABA-dependent and ABA-independent signaling in response to osmotic stress in plants[J]. Curr Opin Plant Biol, 2014, 21: 133-139. DOI:10.1016/j.pbi.2014.07.009.

[17] Wang J, Fan Y L, Mao L, et al. Genome-wide association study and transcriptome analysis dissect the genetic control of silique length in *Brassica napus* L[J]. Biotechnol Biofuels, 2021, 14(1): 214. DOI:10.1186/s13068-021-02064-z.

[18] Li Y Y, Wu D, Xu J H, et al. Identification of candidate genes associated with drought tolerance based on QTL and transcriptome sequencing in *Brassica napus* L[J]. Acta Agronom Sin, 2024, 50(4): 820-835. DOI: 10.3724/sp.j.1006.2024.34144.

[19] Zhou Y X, Wang D Z, Wang H, et al. Integrative omics of the genetic basis for wheat WUE and drought resilience reveal the function of TaMYB7-A1[J]. Nat Commun, 2025, 16: 8622. DOI: 10.1038/s41467-025-63642-5.

[20] Jin Y J, Dou W Z, Wang T H, et al. An integrated meta-QTL and transcriptome analysis provides candidate genes associated with drought tolerance in rice seedlings [J]. Plants, 2025, 14(23): 3645. DOI: 10.3390/plants14233645.

[21] Wang P, Yang C L, Chen H, et al. Exploring transcription factors reveals crucial members and regulatory networks involved in different abiotic stresses in *Brassica napus* L.[J]. BMC Plant Biol, 2018, 18(1): 202. DOI: 10.1186/s12870-018-1417-z.

[22] Wang X B, Li X X, Zong Z H, et al. Systematic genome-wide analysis and expression profiling of the NAC transcription factor family in *Nicotiana benthamiana* reveal potential regulators of salt and drought stress responses [J]. Biochem Biophys Res Commun, 2026, 797: 153202. DOI:10.1016/j.bbrc.2025.153202.

[23] Huang D, Wei Y P, Zhou H, et al. Comprehensive genome-wide mining and characterization of the NAC transcription factor family in *Gynostemma pentaphyllum* identifies GpNAC68 as a positive regulator of drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. BMC Plant Biol, 2026, 26(1): 1204. DOI: 10.1186/s12870-026-09020-9.

[24] He Z R, Qin X F, Jia T, et al. Genome-wide identification of 1R-MYB transcription factors family and functional characterization of TrMYB130 under drought stresses in *Trifolium repens* (L.)[J]. Gene, 2025, 943: 149247. DOI:10.1016/j.gene.2025.149247.

[25] Shahsavari M, Raspor M, Mohammadi V. Gene regulatory and co-expression networks reveal novel hub genes

and regulatory mechanisms in rapeseed (*Brassica napus* L.) under drought stress[J]. Sci Rep, 2025, 16(1): 3470. DOI:10.1038/s41598-025-33983-8.

[26] Zhao W N, Dong H, Cui C P, et al. Integrated transcriptomic and WGCNA identify drought-responsive TFs in *Larix* olgensis[J]. BMC Plant Biol, 2025, 25(1): 1553. DOI:10.1186/s12870-025-07604-5.

[27] Kar M. Genotype-aware transcriptome reanalysis prioritises conserved drought-responsive candidate transcription factor genes across diverse wheat accessions[J]. Cereal Res Commun, 2026, 54(3): 1595-1608. DOI: 10.1007/s42976-026-00832-x.

[28] Gujjar R S, Supaibulwatana K, Srivastava S, et al. Regulation of stress-responsive transcription factors of rice by CPPU, a synthetic cytokinin, during water deficit stress at protein level[J]. Cereal Res Commun, 2025, 53(1): 291-307. DOI:10.1007/s42976-024-00540-4.

[29] Charlton G H, Zampronio C, Bottrill A R, et al. Changes in the proteome and phosphoproteome of *Zea mays* tissues in drought stress show plant tissue responses from dehydrins, carboxylic acid metabolism, RNA splicing and transcription factors[J]. Proteomes, 2026, 14(2): 25. DOI:10.3390/proteomes14020025.

[30] Liu S T, Shi H B, Yan L N, et al. Identification of candidate genes and proteins for tasseling stage drought tolerance through integrated transcriptomic and proteomic analysis approach in maize[J]. BMC Plant Biol, 2025, 25(1): 1344. DOI:10.1186/s12870-025-07264-5.

[31] Ali B, Khan Z, Imin N, et al. Multi-omics dissection of drought stress responses in crops: from molecular regulatory networks to climate-resilient breeding applications [J]. Int J Mol Sci, 2026, 27(11): 5008. DOI:10.3390/ijms27115008.

[32] Nurdiani D, Widyajayantie D, Mulyaningsih E S, et al. Phenotyping analysis of rice cv. Nipponbare overexpressing *OsMADS56* gene in drought tolerance, plant height, and yield components [J]. J Genet Eng Biotechnol, 2025, 23 (4): 100570. DOI: 10.1016/j.jgeb.2025.100570.

[33] Animasaun D A, Adedoyin K A, Bakare A T, et al. Phenotypic characterization of sorghum seedlings and expression patterns of *SNAC1* and *DREB1A* genes under water-stress: an insight towards developing resilient cultivars [J]. Genet Resour Crop Evol, 2024, 71(8): 4901-4917. DOI:10.1007/s10722-024-01956-x.

[34] Liu C, Wang J L, Hu D, et al. Comparative transcriptome analysis revealed key regulatory genes under PEG-induced osmotic stress in soybean[J]. Agronomy, 2026, 16(5): 569. DOI:10.3390/agronomy16050569.

[35] Zhang L C, Zhao G Y, Xia C, et al. A wheat *R2R3-MYB* gene, *TaMYB30-B*, improves drought stress tolerance in transgenic *Arabidopsis*[J]. J Exp Bot, 2012, 63(16): 5873-5885. DOI:10.1093/jxb/ers237.

[36] 张斌. 大豆转录因子GmMYB46调控植物耐旱性的功能研究[J]. 干旱地区农业研究, 2025, 43(3): 45-51, 70. DOI:10.7606/j.issn.1000-7601.2025.03.05.

[37] 陈娇, 谢小玉, 张小短, 等. 甘蓝型油菜苗期抗旱性鉴定及综合抗旱指标筛选[J]. 中国油料作物学报, 2019, 41(5): 713-722. DOI: 10.19802/j. issn. 1007-9084.2018265.

[38] 李丽, 刘浩, 孙明法, 等. 不同水稻品种苗期干旱胁迫下生理响应及抗旱性综合评价[J]. 植物生理学报, 2021, 57(7): 1485-1496.

[39] Cao L R, Lu X M, Zhang P Y, et al. Systematic analysis of differentially expressed maize *ZmbZIP* genes between drought and rewatering transcriptome reveals bZIP family members involved in abiotic stress responses[J]. Int J Mol Sci, 2019, 20 (17): 4103. DOI: 10.3390/ijms20174103.

[40] Wu X Y, Xia M, Su P, et al. MYB transcription factors in plants: a comprehensive review of their discovery, structure, classification, functional diversity and regulatory mechanism[J]. Int J Biol Macromol, 2024, 282: 136652. DOI:10.1016/j.ijbiomac.2024.136652.

[41] Wu X W, Ye J, Li X, et al. BnaMYB52 negatively regulates drought resistance by controlling stomatal and non-stomatal water loss in *Brassica napus*[J]. Plant Physiol, 2026, 200(2): kiaf681. DOI:10.1093/plphys/kiaf681.

[42] Yuan G X, Huang Y, Li X H, et al. BnLEA4 and BnMYB96 target *BnLTP2* to enhance drought tolerance and oil accumulation in *Brassica napus* L.[J]. Plant J, 2026, 125(5): e70795. DOI:10.1111/tpj.70795.

[43] Wang L P, Wang X Y, Fu J Y, et al. Functional identification of maize transcription factor ZmMYB12 to enhance drought resistance and low phosphorus tolerance in plants[J]. Acta Agronom Sin, 2024, 50(1): 76-88. DOI:10.3724/sp.j.1006.2024.33007.

[44] Sun M, Xu Q Y, Zhu Z P, et al. AgMYB5, an MYB transcription factor from celery, enhanced β-carotene synthesis and promoted drought tolerance in transgenic *Arabidopsis*[J]. BMC Plant Biol, 2023, 23(1): 151. DOI:10.1186/s12870-023-04157-3.

[45] Yang Y, Zheng L F, Zhang Y T, et al. Genome-wide identification unravels the role of the MYB-CC family in cucumber stress response[J]. Plant Cell Rep, 2025, 44(11): 253. DOI:10.1007/s00299-025-03651-2.

[46] Jin S R, Song Y Y, Wang Y X, et al. MYB46 integrates cuticle and cell wall remodeling to coordinate drought tol-

erance and pathogen resistance in *Arabidopsis*[J]. New Phytol, 2025, 248(6): 2764-2780. DOI: 10.1111/nph.70619.

[47] Gao L, Lv Q, Wang L, et al. Abscisic acid - mediated autoregulation of the MYB41-BRAHMA module enhances drought tolerance in *Arabidopsis*[J]. Plant Physiol, 2024, 196(2): 1608-1626. DOI: 10.1093/plphys/kiae383.

[48] Fu S, Liu F, Li Y, et al. SlMYB2: an R2R3-MYB transcription factor enhancing drought, salt, and cadmium tolerance in *Solanum lycopersicum*[J]. Plant Cell Rep, 2026, 45(1): 24. DOI:10.1007/s00299-025-03691-8.

[49] Michalak A, Małas K, Dąbrowska K, et al. Molecular mechanisms and experimental strategies for understanding plant drought response[J]. Plants, 2026, 15(1): 149. DOI:10.3390/plants15010149.

[50] 关范圆, 郑语嫣, 米芯雨, 等. R2R3型MYB转录因子调控植物胁迫应答的研究进展[J]. 植物医学, 2024, 3(3): 1-9. DOI:10.13718/j.cnki.zwyx.2024.03.001.

[51] Baldoni E, Genga A, Cominelli E. Plant MYB transcription factors: their role in drought response mechanisms[J]. Int J Mol Sci, 2015, 16(7): 15811-15851. DOI: 10.3390/ijms160715811.

[52] Tang Y, Xia P G. WRKY transcription factors: Key regulators in plant drought tolerance[J]. Plant Sci, 2025, 359: 112647. DOI:10.1016/j.plantsci.2025.112647.

[53] He Y J, Mao S S, Gao Y L, et al. Genome-wide identification and expression analysis of WRKY transcription factors under multiple stresses in *Brassica napus*[J]. PLoS One, 2016, 11(6): e0157558. DOI:10.1371/journal.pone.0157558.

[54] Yang C L, Zhao T, Fan Y Q, et al. BnWRKY255 acts as a negative modulator of drought stress responses in *Brassica napus* L.[J]. Plant Cell Environ, 2026, 49(8): 5474-5476. DOI:10.1111/pce.70557.

[55] Chen H, Wang Y F, Liu J, et al. Identification of WRKY transcription factors responding to abiotic stresses in *Brassica napus* L.[J]. Planta, 2021, 255(1): 3. DOI:10.1007/s00425-021-03733-x.

[56] Bao Y N, Zou Y F, An X, et al. Overexpression of a Ramie (*Boehmaeria nivea* L. Gaud) group I WRKY gene, *BnWRKY49*, increases drought resistance in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plants, 2024, 13(3): 379. DOI:10.3390/plants13030379.

[57] Li G Z, Liu J, Wang Y Y, et al. TaWRKY24-1D, interacts with TaERFL1a, regulates DHAR-mediated ASA-GSH biosynthesis to enhance drought tolerance in wheat[J]. Plant Growth Regul, 2024, 104(2): 713-725. DOI:10.1007/s10725-024-01191-5.

[58] Gu L, Chen X X, Hou Y Y, et al. ZmWRKY30 modulates drought tolerance in maize by influencing myo-inositol and reactive oxygen species homeostasis[J]. Physiol Plant, 2024, 176(4): e14423. DOI:10.1111/ppl.14423.

[59] Chen S Y, Wang X Y, Yu Y Y, et al. WRKY transcription factor RrWRKY56 negatively regulates salt and drought stress tolerance by suppressing RrUSP expression in *Rosa rugosa*[J]. BMC Plant Biol, 2025, 25(1): 1666. DOI:10.1186/s12870-025-07718-w.

[60] Mo J X, Xiong X T, Zhong Z F, et al. CrWRKY57 and CrABF3 cooperatively activate *CrCYCD6;1* to modulate drought tolerance and root development[J]. Hortic Res, 2025, 12(9): uhaf158. DOI:10.1093/hr/uhaf158.

[61] Gao J, Chen Y C, Gao M, et al. WRKY14-DPB module enhances drought tolerance by activating the expression of *UGT84B1* involved in hydrolyzable tannin biosynthesis[J]. Plant Cell Environ, 2026, 49(10): 7539-7557. DOI:10.1111/pce.70060.

[62] Zhang Y Z, Cheng X Y, Yu X Y, et al. The transcription factor TaWRKY58 coordinates growth and drought sensitivity in wheat by repressing *TaLRR* and *TaBCS1*[J]. PLoS Genet, 2026, 22(4): e1012124. DOI: 10.1371/journal.pgen.1012124.

[63] Zhang X L, Duan W, Wang Y X, et al. MfWRKY40 positively regulates drought tolerance in *Arabidopsis thaliana* by scavenging reactive oxygen species[J]. Int J Mol Sci, 2025, 26(17): 8495. DOI: 10.3390/ijms26178495.

[64] Li W X, Pang S Y, Lu Z G, et al. Function and mechanism of WRKY transcription factors in abiotic stress responses of plants[J]. Plants, 2020, 9(11): 1515. DOI: 10.3390/plants9111515.

[65] 马博涛, 伍国强, 魏明. bZIP转录因子在植物逆境胁迫响应和生长发育中的作用[J]. 生物技术通报, 2024, 40(9): 148-160. DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2023-1176.

[66] 杨柳卿, 王劲, 燕敬利, 等. 甘蓝型油菜转录因子BnaABF2的表征分析及互作蛋白鉴定[J]. 植物学报, 2025, 60(1): 49-61.

[67] Choi J, Lim C W, Lee S C. Role of pepper bZIP transcription factor CaADBZ1 in abscisic acid signalling and drought stress response[J]. Physiol Plant, 2025, 177(2): e70159. DOI:10.1111/ppl.70159.

[68] Li H, Zhang Q Y, Xu P, et al. GmTRAB1, a basic leucine zipper transcription factor, positively regulates drought tolerance in soybean (*Glycine max*. L.)[J]. Plants, 2024, 13(21): 3104. DOI: 10.3390/plants13213104.

[69] Dong W F, Wang J J, Wang X Y, et al. BpbZIP61 nega-

tively regulates drought resistance in birch by reducing ascorbic acid content [J]. Plant Sci, 2026, 365: 113015. DOI:10.1016/j.plantsci.2026.113015.

[70] Dong A Y, Wang N, Zenda T, et al. ZmbZIP38 interacts with *ZmDnaJ* to regulate maize seedling drought tolerance through modulating ABA signaling, stomatal closure and root growth under stress [J]. Plant Cell Rep, 2025, 44 (11): 234. DOI: 10.1007/s00299-025-03612-9.

[71] Jin Z Y, Li P, Huang R, et al. Natural variation in *PtobZIP18* confers the trade-off between stem growth and drought tolerance in *Populus* [J]. Plant Biotechnol J, 2025, 23(10): 4633-4649. DOI:10.1111/pbi.70261.

[72] Gao Y L, Ma X L, Zhao W B, et al. Functional characterization of MhbZIP62 in regulating drought tolerance in apple [J]. Plant Cell Rep, 2026, 45(7): 209. DOI: 10.1007/s00299-026-03892-9.

[73] Lou D J, Zhang X X, Chen Z, et al. OsbZIP35 mediates ABA-dependent drought tolerance and stress-responsive yield maintenance in rice[J]. Rice, 2026, 19(1): 16. DOI:10.1186/s12284-026-00888-7.

[74] Guo Z L, Dzinyela R, Yang L M, et al. bZIP transcription factors: structure, modification, abiotic stress responses and application in plant improvement [J]. Plants, 2024, 13 (15): 2058. DOI: 10.3390/plants13152058.

[75] Luo D, Huang Q, Chen M Y, et al. ABA enhances drought resistance during rapeseed (*Brassica napus* L.) seed germination through the gene regulatory network mediated by ABA insensitive 5 [J]. Plants, 2025, 14 (9): 1276. DOI:10.3390/plants14091276.

[76] Xiong H Y, He H D, Chang Y, et al. Multiple roles of NAC transcription factors in plant development and stress responses [J]. JIPB, 2025, 67(3): 510-538. DOI:10.1111/jipb.13854.

[77] 舒琳, 李龙辉, 曹亚男, 等. 甘蓝型油菜*NAC069*基因的克隆与功能分析[J]. 农业生物技术学报, 2024, 32 (12): 2701-2714. DOI: 10.3969/j. issn. 1674-7968.2024.12.002.

[78] Lu J, Wang W T, Yang S Q, et al. Transcription factor OsNAC29a confers drought tolerance through the ABA pathway in rice[J]. Plant Physiol Biochem, 2025, 225: 109989. DOI:10.1016/j.plaphy.2025.109989.

[79] Tran C D, Rahman M M, Chu H D, et al. CaNAC67, a stress-responsive NAC transcription factor-encoding gene from chickpea (*Cicer arietinum*), improves drought tolerance in transgenic *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Physiol Biochem, 2025, 229: 110449. DOI: 10.1016/j.plaphy.2025.110449.

[80] Wang F, Chen Y, Yang R S, et al. Identification of *ZmSNAC06*, a maize NAC family transcription factor with multiple transcripts conferring drought tolerance in *Arabidopsis* [J]. Plants, 2024, 14(1): 12. DOI: 10.3390/plants14010012.

[81] Xie Z Z, Gu X Y, Sun J M, et al. The OsPUB33-OsNAC120 module acts as a molecular switch between the drought stress response and growth recovery in rice [J]. Plant Physiol, 2026, 200(2): kiag023. DOI: 10.1093/plphys/kiag023.

[82] Yang A H, Luo Q, Liu L, et al. The OsNAC25 transcription factor enhances drought tolerance in rice [J]. Int J Mol Sci, 2025, 26 (10): 4954. DOI: 10.3390/ijms26104954.

[83] Zhang X Y, Li L Y, Lang Z L, et al. Genome-wide characterization of NAC transcription factors in *Camellia sinensis* and the involvement of CsNAC28 in drought tolerance [J]. Front Plant Sci, 2022, 13: 1065261. DOI: 10.3389/fpls.2022.1065261.

[84] Yang J L, Sai M, Zhao Z T, et al. Ectopic expression of safflower NAC transcription factor CtNAC78 enhances drought tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. GM Crops Food, 2025, 16 (1): 870-889. DOI: 10.1080/21645698.2025.2584505.

[85] Uçarlı C. Drought stress and the role of NAC transcription factors in drought response [M]//Drought Stress. Cham: Springer, 2025: 295-320. DOI:10.1007/978-3-031-80610-0_11.

[86] Ma Z M, Hu L J, Jiang W Z. Understanding AP2/ERF transcription factor responses and tolerance to various abiotic stresses in plants: a comprehensive review [J]. Int J Mol Sci, 2024, 25(2): 893. DOI: 10.3390/ijms25020893.

[87] Tang J, Zheng H Y, Sun M J, et al. Genome-wide identification of the DREB gene family and functional exploration of BnaA6.TINY under drought stress response in *Brassica napus* L [J]. Ind Crops Prod, 2026, 239: 122541. DOI:10.1016/j.indcrop.2025.122541.

[88] Wang S Y, Bai C C, Luo N, et al. *Brassica napus* BnaC9.DEWAX1 negatively regulates wax biosynthesis *via* transcriptional suppression of *BnCER1-2* [J]. Int J Mol Sci, 2023, 24 (5): 4287. DOI: 10.3390/ijms24054287.

[89] Shao C Y, Gao Z, Sun M, et al. The drought-responsive wheat AP2/ERF transcription factor TaRAP2-13L and its interacting protein TaWRKY10 enhance drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* and wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. Int J Biol Macromol, 2025, 309: 143008. DOI:10.1016/j.ijbiomac.2025.143008.

[90] Su R Q, Wu Z M, Yin Z J, et al. The sesame SiERF054 enhances drought resistance in *Arabidopsis thaliana* by modulating growth, oxidation response, and expression of stress-responsive genes [J]. Plant Growth Regul, 2026, 106 (1): 31. DOI: 10.1007/s10725-026-01428-5.

[91] Tian J W, Yuan P H, Gao X, et al. The AP2/ERF transcription factor MhERF113-like positively regulates drought tolerance in transgenic tomato and apple [J]. Plant Physiol Biochem, 2025, 221: 109598. DOI: 10.1016/j.plaphy.2025.109598.

[92] Fu J, Zhao Y, Min Y, et al. ERF026 balances the growth and drought stress response of *Medicago sativa* L. by regulating jasmonic acid metabolism[J]. Plant Physiol, 2025, 199(4): kiaf606. DOI: 10.1093/plphys/kiaf606.

[93] Zhang M, Wang K W, Fan J Y, et al. A TAF10 - ERF109 transcriptional module directs flavonoid-based stress resilience and yield enhancement in foxtail millet and wheat [J]. Plant Biotechnol J, 2026, 24(10): 5352-5368. DOI:10.1111/pbi.70711.

[94] Tian J W, Gao X, Song C H, et al. MhSHINE2-like interacts with MhGRF3 to promote drought tolerance *via* modulating stomatal aperture in apple [J]. Plant J, 2026, 125(5): e70761. DOI:10.1111/tpj.70761.

[95] Su X Q, Zhou R, Zhao M L, et al. Mulberry ERF transcription factor MnERF23 is a positive regulator of plant drought tolerance [J]. Plants, 2026, 15(18): 2868. DOI:10.3390/plants15182868.

[96] Hao Y Q, Zong X M, Ren P, et al. Basic helix-loop-helix (bHLH) transcription factors regulate a wide range of functions in *Arabidopsis* [J]. Int J Mol Sci, 2021, 22(13): 7152. DOI:10.3390/ijms22137152.

[97] Chen D X, Shi X Y, Wang W J, et al. The *Brassica napus* MYC2 regulates drought tolerance by monitoring stomatal closure[J]. EuropJHorticSci, 2020, 85(4): 226-231. DOI:10.17660/ejhs.2020/85.4.3.

[98] Ning M, Li Q Y, Wang Y, et al. Alternative splicing drives the functional diversification of a bHLH transcription factor in the control of growth and drought tolerance in rice [J]. Sci Bull, 2025, 70(2): 153-156. DOI: 10.1016/j.scib.2024.06.001.

[99] Guo J Z, Yang L J, Xu L, et al. Knocking out a bHLH transcription factor enhances crop drought tolerance [J]. Sci Bull, 2026, 71(7): 1617-1621. DOI: 10.1016/j.scib.2025.12.027.

[100] Wang D Z, Zhang X X, Cao Y, et al. TabHLH27 orchestrates root growth and drought tolerance to enhance water use efficiency in wheat[J]. JIPB, 2024, 66(7): 1295-1312. DOI:10.1111/jipb.13670.

[101] Liang Y F, Ma F, Li B Y, et al. A bHLH transcription factor, SlbHLH96, promotes drought tolerance in tomato [J]. Hortic Res, 2022, 9: uhac198. DOI: 10.1093/hr/uhac198.

[102] Li S R, Qiao Z, Zhang X X, et al. Transcription factor SmMYC2 regulates secondary cell wall thickening to enhance drought resilience in eggplant[J]. Plant Cell Rep, 2025, 44 (12): 272. DOI: 10.1007/s00299-025-03657-w.

[103] Huo Y Q, Wang M D, Wan X, et al. SiLRL1, a bHLH transcription factor from foxtail millet, promotes carotenoid accumulation and improves drought tolerance [J]. BMC Plant Biol, 2025, 26(1): 62. DOI: 10.1186/s12870-025-07825-8.

[104] Zhang N N, Wang G F, Zhang X P, et al. ZmbHLH81 enhances maize drought tolerance *via* direct transcriptional activation of ABA signaling and ROS scavenging genes [J]. Int J Mol Sci, 2026, 27(7): 3293. DOI: 10.3390/ijms27073293.

[105] Radani Y, Li R X, Korboe H M, et al. Transcriptional and post-translational regulation of plant bHLH transcription factors during the response to environmental stresses [J]. Plants, 2023, 12 (11): 2113. DOI: 10.3390/plants12112113.

[106] Qu Y, Feng Y X, Xia P G. C2H2-type zinc finger proteins: Contributing regulators of plant tolerance to abiotic stress [J]. Plant Sci, 2026, 365: 113023. DOI: 10.1016/j.plantsci.2026.113023.

[107] Zhang L, Pi B Y, Pan J, et al. Arginine-rich motif-tandem CCCH zinc finger BnaTZF1 protein enhances drought stress tolerance by post-transcriptional regulation of target mRNAs in *Brassica napus*[J]. J Agric Food Chem, 2026, 74(3): 2515-2531. DOI: 10.1021/acs.jafc.5c06472.

[108] Hosseini E, Razi H, Tahmasebi A, et al. Comparative transcriptomic and biochemical analyses reveal candidate regulatory genes associated with early drought response signatures in contrasting rapeseed (*Brassica napus*) cultivars[J]. Sci Rep, 2025, 16(1): 966. DOI: 10.1038/s41598-025-30408-4.

[109] Li Y L, Ma Z B, Yu M, et al. The Cys2/His2 type zinc finger protein TaZFP21 functions as a repressor of drought response in wheat[J]. J Genet Genom, 2025, 52(5): 710-713. DOI:10.1016/j.jgg.2025.03.007.

[110] Wei W, Lu L, Bian X H, et al. Zinc-finger protein GmZF351 improves both salt and drought stress tolerance in soybean[J]. JIPB, 2023, 65(7): 1636-1650. DOI:10.1111/jipb.13474.

[111] Seong S Y, Shim J S, Bang S W, et al. Overexpression of *OsC3H10*, a CCCH-zinc finger, improves drought tolerance in rice by regulating stress-related genes [J]. Plants, 2020, 9 (10): 1298. DOI: 10.3390/plants9101298.

[112] Liu T, Xue Y H, Ding X Q, et al. Overexpression of cotton PLATZ transcription factors GhPLATZ01 and GhPLATZ15 improves the drought resistance of tomato [J]. BMC Plant Biol, 2025, 25(1): 1388. DOI: 10.1186/s12870-025-07428-3.

[113] Yin M, Huo M Y, Wang S W, et al. Multi-Omics insights into OsZFP252 - OsGA20ox5 mediated drought tolerance in rice through stomatal and vascular regulation [J]. Plant J, 2025, 123(6): e70497. DOI: 10.1111/tpj.70497.

[114] Li Y J, Mu T J, Ren T Y, et al. Drought-induced zinc finger transcription factor OsDi19-3 positively regulates drought stress acclimatization in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Plants, 2025, 14 (10): 1560. DOI: 10.3390/plants14101560.

[115] Chen S B, Song Z K, Guo J, et al. The strawberry C2H2 zinc finger protein FvZFP57 positively regulates drought stress [J]. J Plant Growth Regul, 2026, 45(4): 3026-3038. DOI: 10.1007/s00344-026-12051-z.

[116] Song F Y, Yang Q, Huang J, et al. Plant drought stress: physiological, biochemical and molecular mechanisms [J]. Plant Stress, 2026, 19: 101153. DOI: 10.1016/j.stress.2025.101153.

[117] Wang J, Mao L, Li Y Y, et al. Natural variation in *BnaA9.NF-YA7* contributes to drought tolerance in *Brassica napus* L. [J]. Nat Commun, 2024, 15: 2082. DOI: 10.1038/s41467-024-46271-2.

[118] Wu J J, Yan G B, Duan Z Q, et al. Roles of the *Brassica napus* DELLA protein BnaA6. RGA, in modulating drought tolerance by interacting with the ABA signaling component BnaA10. ABF2 [J]. Front Plant Sci, 2020, 11: 577. DOI: 10.3389/fpls.2020.00577.

[119] Li J, Duan Y J, Sun N L, et al. The miR169n-NF-YA8 regulation module involved in drought resistance in *Brassica napus* L. [J]. Plant Sci, 2021, 313: 111062. DOI: 10.1016/j.plantsci.2021.111062.

[120] Meng F Y, Mo F L, Yu L, et al. The SlAREB-SlGPX2-SlRCCR module coordinates stomatal closure and chloroplast antioxidant defense to confer drought tolerance in tomato [J]. Plant Physiol, 2026, 201 (4): kiag430. DOI: 10.1093/plphys/kiag430.

(责任编辑:郭学兰)