

俎天娇,乔 潇,张小芳,等. 干旱胁迫下野生大豆 bHLH 家族转录组分析[J]. 江苏农业科学,2020,48(19):24-29.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2020.19.005

干旱胁迫下野生大豆 bHLH 家族转录组分析

俎天娇¹, 乔 潇², 张小芳¹, 张 锴¹, 乔亚科¹, 李桂兰¹

(1. 河北科技师范学院农学与生物科技学院, 河北昌黎 066600; 2. 河北科技师范学院物理系, 河北秦皇岛 066004)

摘要:为获取干旱胁迫状态下的 bHLH 家族相关基因,以 30 d 苗龄的野生大豆为试验材料,浇灌 20% PEG-6000 模拟干旱胁迫,分别在干旱处理后 0、6、12、24、48 h 取样提取叶片 RNA 并进行转录组测序。以基因本体论数据库 (GO)、京都基因与基因组百科全书数据库 (KEGG)、NCRI 蛋白数据库 (NR) 注释的结果为基础,以 bHLH 转录因子为关键词进行筛选,再综合转录因子分析中提供的相关数据,共获得 177 条相关序列,包括 64 个 bHLH 家族成员。通过蛋白网络互作分析确定了 4 个干旱相关基因。为进一步研究野生大豆干旱胁迫下 bHLH 家族抗旱基因提供了理论基础。

关键词:野生大豆;转录组;干旱胁迫;bHLH;显著差异表达基因;转录因子

中图分类号:S565.101 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2020)19-0024-06

干旱胁迫是植物普遍存在的非生物胁迫之一^[1],栽培大豆是豆类作物中对缺水最敏感的一种,缺水对栽培大豆产量和品质会产生巨大影响^[2]。野生大豆在抗逆性方面要优于栽培大豆,较栽培大豆具有更多的抗逆基因^[3-4],为栽培大豆抗

旱育种提供了重要的种质资源。

bHLH 转录因子家族是真核生物中广泛存在的转录因子家族之一,对真核生物的生长发育、新陈代谢和逆境胁迫等方面均有作用^[5]。该家族基因成员较多,多数研究都是针对整个家族进行开展的^[6],目前除熟知的模式生物和作物^[6-9]外,在黄芩^[10]、沙冬青^[11]、樱桃^[12]中也有研究,但在豆科植物中的研究^[13]尤其是逆境胁迫下的 bHLH 转录因子家族的报道较少。

随着高通量测序技术的发展,通过转录组测序来获取差异表达基因已成为一种新的研究方法^[14-17],目前,已从不同研究角度对大豆或野生大豆基因进行了挖掘与分析^[18-19]。本研究以 30 d 苗

收稿日期:2019-11-29

基金项目:河北省自然科学基金(编号:C2019407006);国家转基因重大专项(编号:2014ZX0800404B)。

作者简介:俎天娇(1997—),女,河北邯郸人,硕士研究生,主要从事植物遗传资源及植物分子生物学研究。E-mail:947119850@qq.com。

通信作者:李桂兰,博士,教授,主要研究方向为作物遗传资源及作物基因工程。E-mail:lg163@126.com。

[4] Dreyer M, Renn O, Cope S, et al. Including social impact assessment in food safety governance[J]. Food Control, 2010, 21(12): 1620-1628.

[5] Knudsen I B. The safe foods framework for integrated risk analysis of food: an approach designed for science-based, transparent, open and participatory management of food safety[J]. Food Control, 2010, 21(12): 1653-1661.

[6] 廖善康. 基于共享发展理念的食品安全公众参与机制刍议[J]. 食品工业科技, 2016(21): 24-27.

[7] 吴林海, 龚晓茹, 吕煜昕. 村民自治组织参与农村食品安全风险治理的动因与路径[J]. 江海学刊, 2017(3): 76-81, 238.

[8] 张嫣然. 构建农村食品安全保障机制分析[J]. 农业经济, 2018(1): 116-117.

[9] 倪 楠. 农村地区食品安全监管配套制度的完善与落实[J]. 西北农林科技大学学报(社会科学版), 2016, 16(6): 75-80.

[10] 李 蛟. 农村食品安全监管的困境及解决对策[J]. 农业经济,

2018(4): 143-144.

[11] 张国兴, 高晚霞, 管 欣. 基于第三方监督的食品安全监管演化博弈模型[J]. 系统工程学报, 2015, 30(2): 153-164.

[12] 苗珊珊, 李鹏杰. 基于第三方检测机构的食品安全共治演化博弈分析[J]. 资源开发与市场, 2018, 34(7): 912-918.

[13] 罗 珏, 王帅斌, 赵永乐. 公众媒体参与下食品安全监管策略演化研究[J]. 南京工业大学学报(社会科学版), 2018, 17(4): 88-96.

[14] 徐松鹤. 公众参与下地方政府与企业环境行为的演化博弈分析[J]. 系统科学学报, 2018, 26(4): 68-72.

[15] Weibull J W. Evolutionary game theory[M]. Cambridge: the MIT Cambrige, 1995.

[16] Friedman D. Evolutionary games in economics[J]. Econometrica, 1991, 59(3): 637-666.

[17] 程 敏, 刘彩清. 基于系统动力学的拆迁行为演化博弈分析[J]. 运筹与管理, 2017, 26(2): 35-41.

龄的野生大豆为材料,对全转录组进行测序,以 bHLH 转录因子为关键词进行筛选,并结合测序公司的转录因子分析结果,从功能注释、蛋白进化和互作等角度对序列进行分析,探讨 bHLH 转录因子与干旱之间的关系。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试野生大豆的种子采自河北省东部沿海地区昌黎县,试验所用材料为野生大豆永 46 的 30 d 苗龄幼苗;聚乙二醇(PEG6000)购自天津博美科生物技术有限公司。

1.2 转录组测序

在野生大豆苗龄达 30 d 时,取未处理(0 h)及加入 20% PEG-6000 处理后 6、12、24、48 h 的同一个叶位复叶,并提取叶片总 RNA。所得 RNA 经琼脂糖凝胶电泳检测合格后送至深圳华大基因科技有限公司进行测序,具体步骤参考张小芳等的方法^[20]。

1.3 功能注释及 ABC 转运蛋白关键词搜索

将测序结果通过 BLAST 比对到公共数据库,包

括 NCBI 蛋白数据库(NR)、基因本体论数据库(GO)、京都基因与基因组百科全书数据库(KEGG),之后以 bHLH 转录因子为关键词进行筛选,综合转录因子分析中提供的数据,最终获得 bHLH 转录因子家族的相关序列信息。

1.4 蛋白互作网络构建

String(<https://string-db.org/>)是研究蛋白-蛋白作用的在线生物网站。将表达差异基因导入该网站,获得蛋白互作数据,再通过 Cytoscape 对结果进行可视化分析。

2 结果与分析

2.1 bHLH 转录因子家族基因簇注释信息

以 bHLH 转录因子为关键词对获得的转录组原始数据进行搜索,结合转录因子分析中提供的数据,共获得了 177 条基因簇。这些基因簇的表达量 FPKM 值介于 0~143.6 之间,表达量在 0~1 282.31 之间。具体注释情况见表 1。这些被注释的基因簇中,在 GO 中,被注释到细胞组分、分子功能和生物学过程中的分别有 10、38、11 条;在与 NR 比对时,只有 10 条基因簇无注释。

表 1 原始数据和筛选数据在各数据库中的分布

| 类型 | 基因簇数量 (条) | 基因簇数量(条) | | | | |
|------|--------------|----------|---------|----------|--------|--------|
| | | GO 细胞组分 | GO 分子功能 | GO 生物学过程 | KEGG | NR |
| 原始数据 | 39 183 | 9 625 | 16 123 | 14 251 | 23 032 | 35 534 |
| 筛选数据 | 177 | 10 | 38 | 11 | 123 | 167 |

2.2 bHLH 转录因子显著差异表达基因统计分析

通过显著差异表达基因(differentially expressed genes, DEGs)的上调表达及下调表达情况可以了解样本间的差异概况。对获取的基因簇信息进行差

异表达基因筛选,这些差异表达基因在不同处理时间点的两两对比情况见表 2。以未处理材料作为参照,上/下调基因随处理的时间延长而减少。

表 2 显著差异表达基因分析

| 项目 | 样本的两两比较 | | | | | | | | | |
|--------------------|---------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| | Ⅱ/Ⅰ | Ⅲ/Ⅰ | Ⅳ/Ⅰ | V/Ⅰ | Ⅲ/Ⅱ | Ⅳ/Ⅱ | V/Ⅱ | Ⅳ/Ⅲ | V/Ⅲ | V/Ⅳ |
| 显著上调表达的差异基因数(个) | 27 | 15 | 14 | 9 | 9 | 9 | 19 | 12 | 11 | 11 |
| 显著下调表达的差异基因数(个) | 13 | 8 | 4 | 5 | 5 | 16 | 16 | 10 | 13 | 13 |
| 差异倍数在 5 倍以上的基因数(个) | 12 | 5 | 7 | 4 | 4 | 8 | 11 | 4 | 4 | 4 |

注:Ⅰ—未处理样本;Ⅱ—处理 6 h 样本;Ⅲ—处理 12 h 样本;Ⅳ—处理 24 h 样本;V—处理 48 h 样本。

2.3 bHLH 转录因子显著差异表达基因功能分析

2.3.1 GO 功能分析 GO 富集分析可将差异表达基因分为 3 类。由图 1 可知,差异表达基因分属于 2 个细胞组分、7 个分子功能和 16 个生物学过程中,主要富集于胞内带膜细胞器(9 个)、结合蛋白活性上(30 个)。生物学过程的注释项目最多,且各注释

项目分布较离散,富集因子在 3 个以上的仅有细胞形态建成、转录、激素响应、红光和远红光响应以及分生组织分化。

2.3.2 KEGG 富集分析 KEGG 可以把从已经完整测序的基因组中得到的基因目录与更高级别的细胞、物种和生态系统水平的系统功能关联起来。

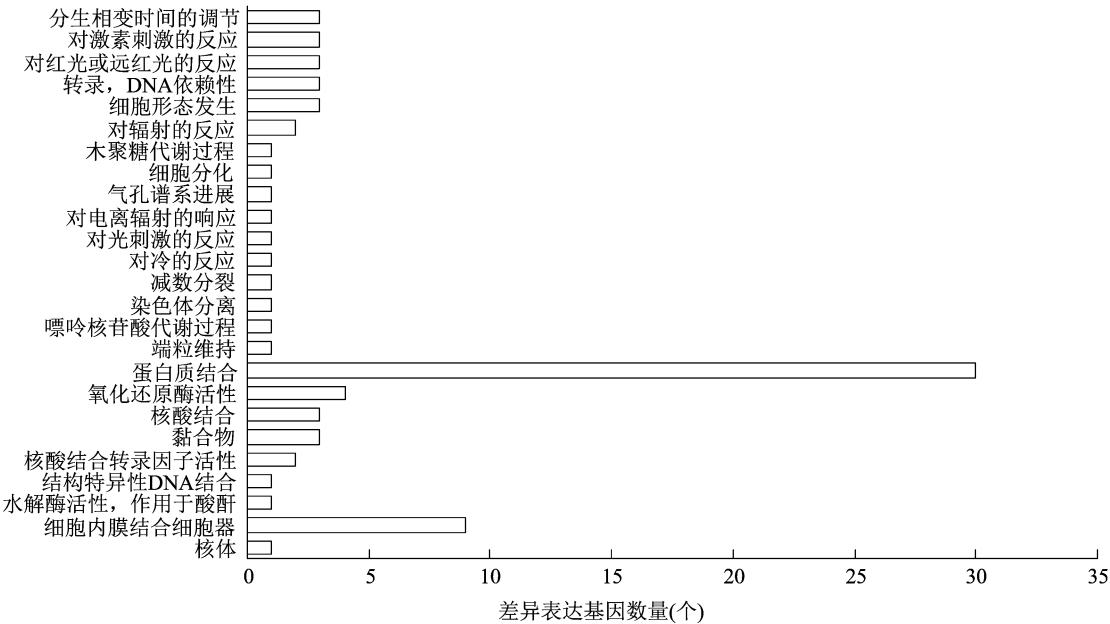
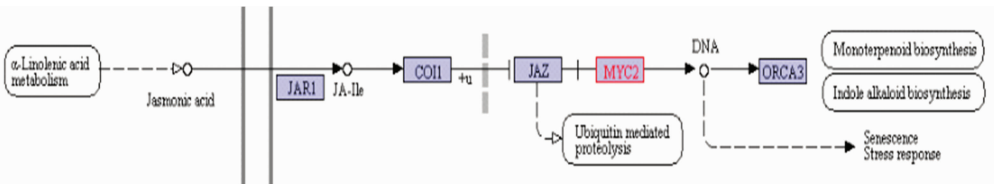


图1 各 GO 本体统计分类情况

基于 KEGG 富集分析,共建成了 4 条通路,分别为 K10798 (poly [ADP - 核糖] 聚合酶)、K10863 (aprataxin, APTX)、K12126 (光敏色素作用因子 3) 和 K13422 (转录因子 MYC2),各通路包含的差异基因数量分别为 1、22、45、73 个。包含注释基因最多

的 K13422 同时参与了植物激素信号转导途径(图 2)和丝分裂原活化蛋白激酶途径(图 3),主要参与了单萜类生物合成、吲哚生物碱的生物合成、衰老、防御反应、伤害刺激和根部生长等过程。



JAR1表示茉莉酸-氨基酸合成酶; COI1 表示冠菌素不敏感蛋白1; JAZ 表示含茉莉酸 ZIM 结构域的蛋白; MYC2 表示转录因子 MYC2; ORCA3表示 AP2 结构域DNA结合蛋白 ORCA2/3; Jasmonic acid 表示茉莉酸; α -Linolenic acid metabolism 表示 α -亚麻酸代谢; Ubiquitin mediated proteolysis 表示泛素介导的蛋白水解; Monoterpenoid biosynthesis 表示单萜类生物合成; Indole alkaloid biosynthesis 表示吲哚生物碱的合成; Senescence 表示衰老; Stress response 表示压力反应

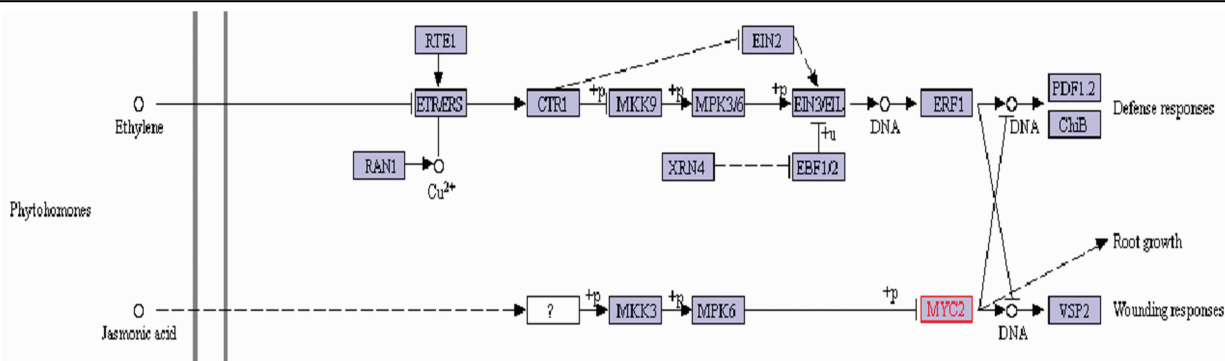
图2 植物激素信号转导途径局部

2.3.3 NR 聚类分析 NR 即非冗余蛋白库,在该数据库中有注释差异表达基因可以获得对应的蛋白序列数据。通过对蛋白序列进行汇总,可以按该数据库有注释的差异表达基因将蛋白分为 64 个 bHLH 转录因子家族成员。用邻接法对差异表达基因进行分析,可将具有蛋白序列注释的基因分为 64 个分类(图 4)。在这些分类中,自成 1 类的包括 BEE3、bHLH35、bHLH149、bHLH90、bHLH128,除此之外,还有 15 个 bHLH 转录因子家族成员的注释为 1 个,但未单独分类;bHLH25 和 bHLH18 的注释超过 10 个,但由于蛋白存在不同的亚型,并非所有的同一家族成员都聚在一类中;bHLH36 与 MYC2 聚

在一类;bHLH47 与 bHLH66、bHLH82 聚在一类;bHLH67 和 bHLH70 聚在一类;bHLH84 与 bHLH71 聚在一类;bHLH91 与 CBF3 聚在一类;bHLH111 与 bHLH130 聚在一类;bHLH120 与 bHLH131 聚在一类;bHLH126 与 bHLH18 聚在一类;bHLH143 与 bHLH086 聚在一类;bHLH144 与 bHLH13 聚在一类;bHLH147 与 bHLH140 聚在一类;bHLH148 与 bHLH106 聚在一类;其他参与注释的 bHLH 转录因子家族成员还包括 bHLH3、bHLH122、bHLH30、bHLH135、bHLH93、bHLH87、bHLH68 等。

2.4 bHLH 转录因子差异基因蛋白互作分析

为了进一步从蛋白水平对 bHLH 转录因子家族



1. RTE1 表示跨膜蛋白 222; ETR/ERS 表示乙烯受体; RAN1 表示 P 型 Cu^+ 转运子; CTR1 表示丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶; MKK9 表示丝裂原激活的蛋白激酶激酶 9; MPK3/6 表示丝裂原激活的蛋白激酶 3/6; EIN3、EIL 表示乙烯不敏感蛋白 3; EIN2 表示乙烯不敏感蛋白 2; XRN4 表示 5'-3' 核糖核酸外切酶 4; EBF1/2 表示 EIN3 结合 F 盒蛋白; EFR1 表示乙烯反应转录因子 1; PDF1.2 表示防御素样蛋白 16; ChlB 表示碱性内切酶 B; VSP2 表示营养贮藏蛋白 2; MYC2 表示转录因子 MYC2; MPK6 表示丝裂原激活的蛋白激酶 6; MKK3 表示丝裂原激活的蛋白激酶激酶 3; Phytohormones 表示植物激素; Ethylene 表示乙烯; Defense responses 表示防御反应; Root growth 表示根生长; Wounding responses 表示受伤反应

图3 丝裂原活化蛋白激酶局部途径

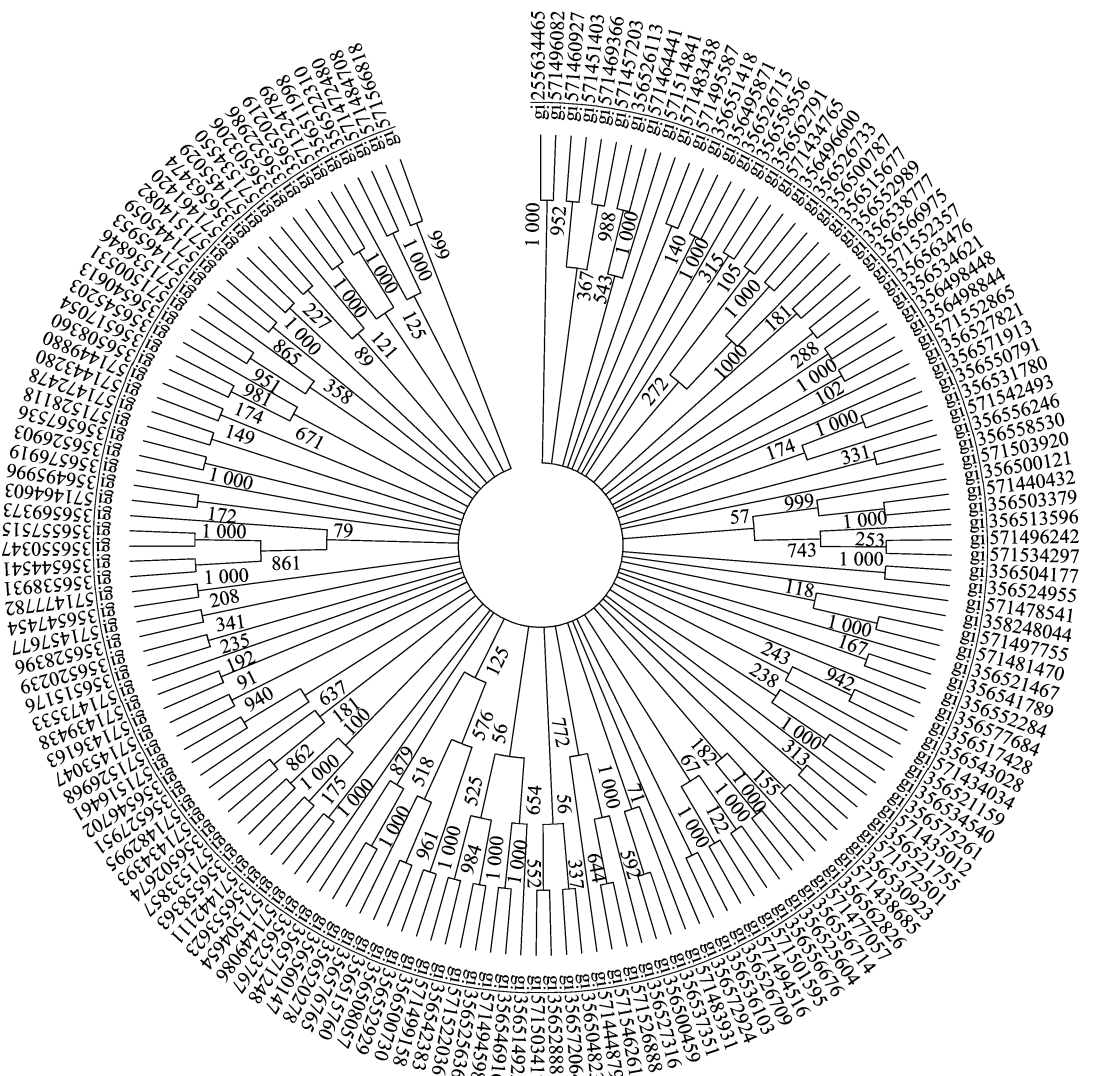


图4 差异表达基因的亲缘关系分析

差异表达基因的生物学功能和调控作用进行研究,构建蛋白互作网络图(图5)。在众多差异表达基因

中,有 15 个存在蛋白互作关系,根据互作网络的作用关系,从中选出了 GLYMA01G23230.1 (FAMA)、

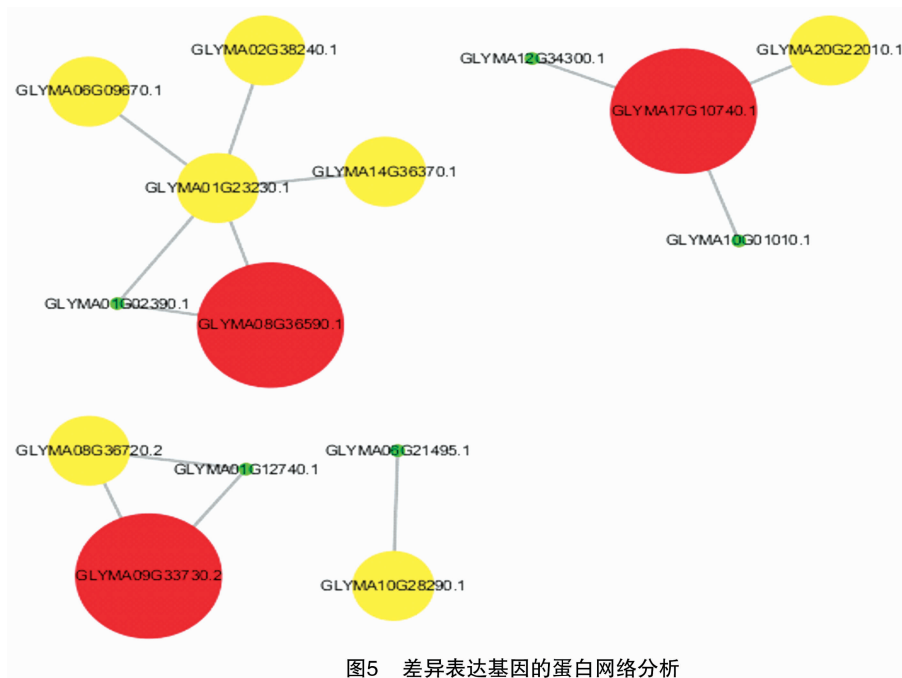


图5 差异表达基因的蛋白网络分析

GLYMA08G36590.1 (bHLH71)、GLYMA09G33730.2 (MYC2)、GLYMA17G10740.1 (bHLH47) 这 4 个蛋白,可将其对应的基因作为干旱胁迫的候选基因。

3 讨论与结论

bHLH 转录因子家族是植物第二大类转录因子家族^[21],具有典型的碱性螺旋-环-螺旋结构域,不仅参与了植物体内气孔发育^[22]和激素信号传导^[23]等过程,而且在植物响应干旱^[24]、高盐^[25]、脱落酸(ABA)^[26]、缺铁^[27]和低温^[28]等非生物胁迫过程中也发挥着重要作用。如 *AtbHLH122* 显著受干旱的诱导^[29],*AtbHLH68* 参与拟南芥体内 ABA 的合成^[30]; *GhbHLH130* 在逆境胁迫条件下,显著受干旱和 ABA 胁迫的诱导^[31],*OsbHLH148*^[32]、*PebHLH35*^[33] 的过表达增加了植物的耐旱性。

FAMA 是气孔发育的关键转录因子,调控气孔母细胞的分裂。FAMA 突变体会产生不成熟的气孔,进而影响气孔的闭合,对水分的控制能力减弱^[33];在对于干旱条件下的 bHLH 转录因子家族进行分析时发现,FAMA 可以同时与 bHLH71、bHLH93 互作,bHLH71 和 bHLH93 之间也有互作;目前对 bHLH71 尚未见报道,推测 bHLH93 与甾醇合成有关^[9],具体功能机制还有待进一步研究。

MYC2 是 MYC 类转录因子中研究最深的,在植物受到环境胁迫时,一方面,可以启动 JA 基因的表达,另一方面,有研究表明,MYC2 转录因子对于植

物抗氧化能力发挥重要的正调控作用^[34-35]。在本研究中,注释到的 MYC 类转录因子在模拟干旱处理 12 h 时表达量变化倍数最多的可达 7 倍以上,最少的也可达 2 倍,且 MYC 类转录因子间存在相互作用。

另外 1 组存在蛋白互作的转录因子是 bHLH47 与 bHLH104。在蛋白序列聚类分析时,bHLH47 与 bHLH66、bHLH82 聚在一类,目前关于 bHLH47 的报道尚不多见,Bruex 等对拟南芥根表皮细胞进行转录组分析时,同时注释到了 bHLH66 和 bHLH82,发现它们对根毛伸长有重要作用^[36]。对 bHLH104 的研究报道主要集中在金属镉胁迫^[37]和调控铁平衡^[38]方面,关于其干旱胁迫响应功能尚未见报道。

野生大豆永 46 在干旱胁迫下差异表达的 bHLH 转录因子家族基因丰富,本研究共获得 177 条相关序列,包括 64 个 bHLH 家族成员。在处理 6 h 时,注释的差异表达基因最多,且差异在 5 倍以上基因最多;在 GO 分析中,生物学过程注释最为丰富;通过进一步的蛋白进化树和蛋白网络互作分析最终得到 4 个候选基因。

参考文献:

- [1] 徐立明,张振葆,梁晓玲,等. 植物抗旱基因工程研究进展[J]. 草业学报,2014,23(6):293-303.
- [2] 曹秀清,蒋尚明. 干旱胁迫对大豆品质及产量的影响[J]. 现代农业科技,2017(16):3-4,7.
- [3] Kim M Y, Lee S, Van K, et al. Whole-genome sequencing and

- intensive analysis of the undomesticated soybean (*Glycine soja* Sieb. and Zucc.) genome[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(51): 22032 – 22037.
- [4] Lam H M, Xu X, Liu X, et al. Resequencing of 31 wild and cultivated soybean genomes identifies patterns of genetic diversity and selection[J]. Nature Genetics, 2010, 42(12): 1053 – 1059.
- [5] 王 翠, 兰海燕. 植物 bHLH 转录因子在非生物胁迫中的功能研究进展[J]. 生命科学研究, 2016, 20(4): 358 – 364.
- [6] 刘文艺, 李文学. 植物 bHLH 转录因子研究进展[J]. 生物技术进展, 2013, 3(1): 7 – 11.
- [7] 刘文婷. 转录因子 OsbHLH35 在水稻抗褐飞虱中的功能研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2018.
- [8] 赵小波, 闫彩霞, 张 浩, 等. 干旱胁迫下花生差异表达转录因子家族分析[J]. 农业生物技术学报, 2018, 26(7): 1143 – 1154.
- [9] 武明珠, 李 锋, 王 燃, 等. 烟草转录因子 *bHLH93* 基因的克隆及表达分析[J]. 烟草科技, 2015, 48(3): 1 – 7.
- [10] 陈媿颖, 刘 娟, 袁 媛, 等. 黄芩 bHLH 转录因子基因家族生物信息学及表达分析[J]. 中草药, 2018, 49(3): 671 – 677.
- [11] 金 曼, 苏彦华. 沙冬青响应非生物胁迫的转录因子基因鉴定与分析[J]. 植物资源与环境学报, 2018, 27(1): 1 – 10.
- [12] 应炎标, 朱友银, 郭卫东, 等. 樱桃 bHLH 转录因子家族基因鉴定及表达分析[J]. 分子植物育种, 2018, 16(14): 4559 – 4568.
- [13] 陈红霖, 胡亮亮, 王丽侠, 等. 绿豆 bHLH 转录因子家族的鉴定与生物信息学分析[J]. 植物遗传资源学报, 2017, 18(6): 1159 – 1167.
- [14] 马 进, 郑 钢. 利用转录组测序技术鉴定紫花苜蓿根系盐胁迫应答基因[J]. 核农学报, 2016, 30(8): 1470 – 1479.
- [15] 苏稚喆, 王雪华, 杨 华, 等. 镉胁迫下麻疯树转录组测序分析[J]. 中国生物工程杂志, 2016, 36(4): 69 – 77.
- [16] 王 洋. NaHCO₃ 模拟盐碱混合胁迫下野生大豆转录组研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2014.
- [17] Zhang J L, Wang J X, Jiang W, et al. Identification and analysis of NaHCO₃ stress responsive genes in wild soybean (*Glycine soja*) roots by RNA – seq[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7(106): 1842.
- [18] Yuan S, Li R, Chen S L, et al. RNA – Seq analysis of differential gene expression responding to different rhizobium strains in soybean (*Glycine max*) roots[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 721.
- [19] Shi G X, Huang F Gong Y, et al. RNA – Seq analysis reveals that multiple phytohormone biosynthesis and signal transduction pathways are reprogrammed in curled – cotyledons mutant of soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] [J]. BMC Genomics, 2014, 15(1): 510.
- [20] 张小芳, 王冰冰, 徐 燕, 等. PEG 模拟干旱胁迫下野生大豆转录组分析[J]. 大豆科学, 2018, 37(5): 681 – 689.
- [21] Xu W, Dubos C, Lepiniec L. Transcriptional control of flavonoid biosynthesis by MYB – bHLH – WDR complexes[J]. Trends in Plant Science, 2015, 20(3): 176 – 185.
- [22] Bhavé N S, Veley K M, Nadeau J A, et al. Too many mouths promotes cell fate progression in stomatal development of *Arabidopsis stems*[J]. Planta, 2009, 229(2): 357 – 367.
- [23] Zhang L Y, Bai M Y, Wu J X, et al. Antagonistic HLH/bHLH transcription factors mediate brassinosteroid regulation of cell elongation and plant development in rice and *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell, 2009, 21(12): 3767 – 3780.
- [24] Seo J S, Joo J, Kim M J, et al. OsbHLH148, a basic helix – loop – helix protein, interacts with OsJAZ proteins in a jasmonate signaling pathway leading to drought tolerance in rice[J]. Plant Journal, 2011, 65(6): 907 – 921.
- [25] 陈李森, 沙爱华, 张婵娟, 等. 一个大豆脱水胁迫响应的 bHLH 类转录因子的克隆及功能分析[J]. 中国油料作物学报, 2013, 35(6): 630 – 636.
- [26] Abe H, Urao T, Ito T, et al. *Arabidopsis AtMYC2* (bHLH) and *AtMYB2* (MYB) function as transcriptional activators in abscisic acid signaling[J]. The Plant Cell, 2003, 15(1): 63 – 78.
- [27] Li X L, Zhang H M, Ai Q, et al. Two bHLH transcription factors, *bHLH34* and *bHLH104*, regulate Iron homeostasis in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant Physiology, 2016, 170(4): 2478 – 2493.
- [28] Chinnusamy V, Ohta M, Kanrar S, et al. ICE1: a regulator of cold – induced transcriptome and freezing tolerance in *Arabidopsis* [J]. Genes & Development, 2003, 17(8): 1043 – 1054.
- [29] Liu W W, Tai H H, Li S S, et al. bHLH122 is important for drought and osmotic stress resistance in *Arabidopsis* and in the repression of ABA catabolism[J]. New Phytologist, 2014, 201(4): 1192 – 1204.
- [30] Hir R L, Castelain M, Chakraborti D A, et al. AtbHLH68 transcription factor contributes to the regulation of ABA homeostasis and drought stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*[J]. Physiologia Plantarum, 2017, 160(3): 312 – 327.
- [31] 光杨其, 宋桂成, 张金凤, 等. 1 个新棉花 bHLH 类基因 *GhbHLH130* 的克隆及表达分析[J]. 棉花学报, 2014, 26(4): 363 – 370.
- [32] Chung Y G, Koo L Y, Kim Y, et al. Methyl jasmonate reduces grain yield by mediating stress signals to alter spikelet development in rice. [J]. Plant Physiology, 2009, 149(4): 1751 – 1760.
- [33] Ohashi – Ito K, Bergmann D C. *Arabidopsis* FAMA controls the final proliferation/differentiation switch during stomatal development[J]. The Plant Cell, 2006, 18(10): 2493 – 2505.
- [34] 韩 笑. 茉莉酸信号途径调控拟南芥子叶下表皮气孔发育的研究[D]. 昆明: 云南大学, 2015.
- [35] 沈 乾, 陆 续, 张 凌, 等. 植物中 MYC2 转录因子功能研究进展[J]. 上海交通大学学报(农业科学版), 2012, 30(6): 51 – 57.
- [36] Bruex A, Kainkaryam R M, Wiecekowsky Y, et al. A gene regulatory network for root epidermis cell differentiation in *Arabidopsis* [J]. PLoS Genetics, 2012, 8(1): e1002446.
- [37] Yao X N, Cai Y R, Yu D Q et al. bHLH104 confers tolerance to cadmium stress in *Arabidopsis thaliana* [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2018, 60(8): 691 – 702.
- [38] 李晓丽. 拟南芥转录因子 bHLH34 和 bHLH104 调控铁平衡 [D]. 合肥: 中国科学技术大学, 2016.