植物学通报 2004, **21** (6): 700~708
Chinese Bulletin of Botany

专 题 介 绍

植物逆境抗性相关转录因子的研究进展①

[1,2]桑新华 [1]吴忠义 [1]黄丛林② [2]张潞生

[1](北京市农林科学院北京农业生物技术研究中心 北京 100089)
[2] (中国农业大学农学与生物技术学院 北京 100094)

摘要 植物各种诱导性基因的表达主要受特定转录因子在转录水平的调控。转录因子也称反式作用因子，通过与靶基因启动子中的顺式作用元件结合发挥调节作用。根据与DNA结合的区域不同，转录因子分为若干个家族。本文综述了与植物逆境抗性相关的4个转录因子家族：bZIP类、WRKY类、AP2/EREBP类和MYB类在逆境信号转导中的作用以及它们在植物抗逆基因工程改良中的应用现状。

关键词 转录因子，逆境抗性，基因工程，信号转导

Progresses on Transcription Factors Related to Plant Stress-Tolerance

[1,2]SANG Xin-Hua [1]WU Zhong-Yi [1]HUANG Cong-Lin② [2]ZHANG Lu-Sheng

[1](*Beijing Agro-Biotechnology Research Center, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences*, Beijing 100089)
[2](*College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University*, Beijing 100094)

Abstract Expression of different stress-induced genes in plant is mainly regulated by specific transcription factors at the transcriptional level. Transcription factor, also called trans-acting factor, interacts with *cis*-acting promoter elements. Transcription factors were grouped into different families according to the type of DNA-binding domain that they encode. In this review four families of transcription factors that were related to stress-tolerance (bZIP, WRKY, AP2/EREBP and MYB), and their applications in plant stress-tolerant genetic engineering were discussed.

Key words Transcription factor, Stress-tolerance, Genetic engineering, Signal transduction

植物体内存在大量的转录因子，仅含27 000个基因的拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)就有5.6%的基因是编码转录因子的(Riechmann and Ratcliffe，2000)。典型的转录因子含有DNA结合区(DNA-binding domain)、转录调控区(activation domain)、寡聚化位点(oligomerization site)以及核定位信号区(nuclear localization signal)等功能区域。这些功能区域决定转录因子的功能和特性 (Liu *et al.*，1999)。在对植物逆境信号转导的研究中发现，转录因子是一个很关键的因素，在胁迫刺激下它们不断合成，并将信号传递和放大，调控下游基因的表达，从而引

①北京市科委项目(H020821330130和H012010240240113)资助。
②通讯作者。Author for correspondence. E-mail: huangconglin@hotmail.com
收稿日期：2003-10-14 接受日期：2004-03-05 责任编辑：白羽红

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-189

起植物生理生化的改变。这些转录因子根据与DNA结合区域的特点可以分为若干个家族，其中和植物逆境抗性相关的主要有4类：bZIP类、WRKY类、AP2/EREBP类和MYB类。本文就有关它们在逆境抗性中的作用的研究进展进行介绍。

1 转录因子作用的分子机理

1.1 转录因子的调控机理

转录因子根据表达的特点可以分为两种，一种是组成型转录因子，如大麦(*Hordeum vulgare*)*HvCBF2*(C-repeat/DRE binding factor 2)(Xue，2003)，无论在逆境还是正常状况下基因都表达；一种是诱导型转录因子，只有在逆境下基因才会表达，绝大部分的转录因子都是这种自身的反馈调节。

组成型转录因子的基因表达不受外界影响，但在无逆境时蛋白成惰性状态或活性很低，逆境状态下其空间结构发生改变或将其磷酸化，激发其和下游靶基因启动子核心序列的结合活性，下游基因才能表达。诱导型转录因子是逆境诱导其表达，然后进一步启动其下游功能基因的表达。但是，细胞如何感知外界逆境信号，如何进一步将逆境信号传导给转录因子，转录因子如何调控其下游靶基因，目前仍然缺乏足够的信息和证据来描述一个相对完整和清晰的植物转录因子应答胁迫的信号系统。

转录因子基因表达后其活性也受许多因素的影响。首先，翻译后修饰对调节转录因子的活性起非常重要的作用。比如AREB1(abscisic acid-responsive element binding factor 1)和AREB2蛋白上都有磷酸化的位点，它们必须磷酸化后才有活性。翻译后的蛋白磷酸化修饰不仅调节转录因子进入细胞核的过程，也可以改变转录因子的活性或与DNA结合的能力，如拟南芥细胞核提取物能增强拟南芥GBF1(G-box binding factor 1)转录因子的DNA结合能力，纯化的酪氨酸蛋白激酶催化的磷酸化反应也具有同样的效果。其次，转录因子与其他蛋白之间的相互作用也可能影响转录因子的活性(陈丽，1999)。

1.2 转录因子作用形式的复杂性

虽然每种转录因子有各自主要的功能，但是同一个胁迫事件可以有多种转录因子的参与，同一个转录因子也可以参与多个胁迫事件。很少状况下是一种逆境在单独起作用，低温或者高温下就不可避免地有水分胁迫，所以任何一个胁迫反应可能涉及许多转录因子的表达，如干旱就可能诱导DREB类、ABRE类和MYB类转录因子的同时表达，使多种下游抗性基因同时起作用。有的一种基因启动子序列存在好几个顺式作用元件，如*RD29A*，同时存在DREB和ABRE元件，*RD29B*有一个ABRE元件和一个MYB元件，任何一个转录因子顺式作用元件的缺失都会引起基因表达的降低(Yamaguchi and Shinozaki，1994)。大麦中受ABA和干旱诱导的基因*HVA22*，它含有至少3个顺式作用元件，其中2个定位在启动子区，1个定位于第一个内含子中，高浓度ABA能够诱导其表达，敲除(knockout)其中一个元件便使ABA和干旱诱导应答极显著降低。因此，胁迫诱导的基因表达是受多重顺式作用元件顺序调控的。另外，ABA依赖的基因表达调控途径和ABA不依赖的基因表达调控途径之间也并非是完全独立的，COS(constitutive expression of osmotically responsive genes)、LOS(low expression of osmotically responsive genes)和HOS(high expression of osmotically responsive genes)基因突变分析表明，这两种途径可能相互作用，激活胁迫诱导基因的表达(Xiong *et al.*, 2002)。

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-189

2 与逆境抗性相关的转录因子

2.1 bZIP (basic-region leucine-zipper)蛋白

bZIP蛋白广泛存在于真核生物中，都含有一个可结合DNA并形成二聚体的结构域。该结构域由两个保守区域组成：一个是由一个富含碱性氨基酸残基的约25个氨基酸序列组成，它紧靠亮氨酸拉链结构域的N末端，能与专一的DNA序列相互作用；另一个区域是由亮氨酸拉链序列组成，亮氨酸拉链形成一个两亲性的α螺旋，该结构为bZIP蛋白与DNA结合之前形成二聚体所需(路子显等，2001)。这类转录因子都以双分子形式与DNA靶位点相结合形成同二聚体(homodimer)或异二聚体(heterodimer)。不同的二聚体，能进一步产生多样化的转录调节机制(陈丽，1999)。拟南芥GBF系列和TGA(偏爱和一个T残基的TGACGA结构结合)系列，玉米(*Zea mays* L.) TGA/OBF(octopine synthase-element binding factor)系列和GBF系列，小麦(*Triticum aestivum* L.) EmBP-1(Em Binding Protein)系列和HBP-1(histone promoter–binding protein)系列，大豆SGBF系列，白菜(*Brassica campestris* L.)、水稻(*Oryza sativa* L.)等的GBF系列，烟草(*Nicotiana tabacum* L.)和蚕豆(*Vicia faba* L.)等的TGA系列都属于这种结构类型的转录因子。除此之外，某些植物的bZIP蛋白还分享其他的保守结构域，如谷氨酰胺、脯氨酸以及酸性氨基酸丰富的结构域，这些特性可能与它们各自的功能专一性有关(路子显等，2001)。

bZIP蛋白识别启动子上核心为ACGT的顺式作用元件(ACE)。它的功能受二聚体化作用和翻译后修饰调节，通过亮氨酸重复区域，形成同或异二聚体。干旱、高盐或外源脱落酸能诱导内源脱落酸的合成，bZIP类型的转录因子也随之被激活，并结合在ABRE(ABA responsive element)上。ABRE存在于许多ABA诱导基因的启动子序列中，含有结合bZIP蛋白的结合序列，它们的相互作用使下游许多抗性基因得以表达。用酵母One-Hybrid的方法已经从拟南芥中分离出逆境诱导的4种bZIP蛋白，分别称做ABF1(ABRE binding factor1)、ABF2/AREB1、ABF3和ABF4/AREB2(Choi *et al.*，2000)。干旱、盐胁迫和ABA处理能够使这4种转录因子大量表达，然后这些转录因子又可以诱导ABA的过敏感以及其他表现型，使植物体内的糖积累，内源ABA合成，耐盐和耐旱等诸多抗性相关基因的表达增强。另外，从其他作物中也克隆得到了bZIP基因的类似物(homolog)如: 大麦*hvABI5*(Casaretto and Ho，2003)，拟南芥*ABI3*和*ABI5*(Brocard *et al.*， 2002)，烟草*Bzi-1*(Kuhlmann *et al.*，2003)，蚕豆*SCOF-1*和*SGBF-1*(Kim *et al.*，2001)。

2.2 WRKY类转录因子

WRKY类转录因子是一种植物特有的而且最近研究得较多的新型锌指型(zinc-finger type)转录调控因子，仅拟南芥就含有100多种WRKY成员，每种都含有一个或两个WRKY结构域。WRKY结构域是一个含60个氨基酸的序列，N端包含了极为保守的氨基酸序列WRKYGQK和一个锌指结构域。几乎所有的WRKY蛋白对W盒[TGAC(C/T)]都有结合特性，W盒存在于许多与植物防御反应相关的基因启动子中，介导了病原物来源的激发子诱导的转录反应。病毒、细菌和真菌激发子的侵染以及信号物质如水杨酸的处理，也能够诱发WRKY转录因子的mRNA和蛋白质的合成，而且也能增强它与DNA的结合活性(Dong *et al.*，2003)。W盒和WRKY转录因子联合调控其下游基因产物从而起到保护和防卫的作用。人们相继从不同植物中克隆得到在逆境下起作用的WRKY转录因子有: 拟南芥*AtWRKYs*(Chen and Chen，2002)、烟草

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-189

NtWRKYs(Chen and Chen，2000)以及马铃薯 *StWRKY*(Dellagi *et al.*，2000)。

2.3 AP2/EREBP(APETALA2/Ethylene-Responsive Elemnt Binding Protein)转录因子

含 AP2/EREBP 的转录因子广泛存在于拟南芥、玉米、番茄(*Lycopersicum esculentum*)、烟草和水稻等许多植物中，而且参与植物多种基因的表达。这个家族的成员都含有由 60 个左右氨基酸残基组成的非常保守的DNA结合区(即AP2/EREBP结构域)，这类蛋白根据结构又可以分为 5 类：AP2 类、DREB 类、ERF 类、 RAV 类以及其他类型。很多研究已经证明，DREB 类和 ERF 类转录因子在逆境抗性中起重要作用。

2.3.1 DREB类转录因子

2.3.1.1 拟南芥的 DREB 类转录因子 拟南芥 DREB 基因是一个小型的多基因家族。从干旱诱导基因 *RD29A* 的启动子中确定出 DRE(dehydration responsive element)顺式作用元件：TACCGACAT(Yamaguchi and Shinozaki，1994); 在低温诱导基因中确定出一种 CRT (C-repeat)元件，这个元件在干旱中也可以诱导出。DRE 和 CRT 元件都包含了核心序列 CCGAC，它们普遍存在于干旱、高盐或低温胁迫应答基因的启动子中，统称 DRE/CRT 元件，对在这些胁迫条件下的基因诱导表达起调控作用。Stockinger等(1997)和Jaglo-Ottosen等(1998)相继分离出了和DRE/CRT元件结合并联合调控下游基因表达的转录因子基因，分别命名为*CBF1*(CRT binding factor 1)、*CBF2* 和 *CBF3*，它们都受低温的诱导，而且超表达提高了植物的抗冷性。Liu 等(1998)利用 *rd29A* 基因启动子的DRE 元件和酵母单杂交方法，从低温处理的拟南芥cDNA 文库中克隆了 3 个与 DRE 元件结合的转录因子，定名为 *DREB1A/CBF3*、*DREB1B/CBF1* 和 *DREB1C/CBF2*；同时从干旱处理的拟南芥 cDNA 文库中克隆了 2 个与 DRE 元件结合的转录因子，定名为 *DREB2A* 和 *DREB2B*。*DREB1A* 和 *DREB2A* 受低温、干旱和高盐的诱导，分别调控与低温、干旱和高盐胁迫耐性相关的 *rd17*(responsive to dehydration 17)、*kin1*(cold-induced)、*cor6.6*(cold-regulated 6.6)、*erd10*(early responsive to dehydration 10)和 *rd29a* 等多个基因的表达。

CBF4 是 DREB1 家族中的第 4 个成员，同样，CBF4 在拟南芥中的超表达能引起 COR 和 RD 的活化。和其他成员不同的是，它被干旱和 ABA 所诱导，但不被低温所诱导(Haake *et al.*，2002)。Sakuma 等(2002)又相继分离出 DREB 家族的几个新成员：*DREB1D*、*DREB1E*、*DREB1F*、*DREB2C*、*DREB2D*、*DREB2E*、*DREB2F*、*DREB2G* 和 *DREB2H*，它们在逆境抗性中的作用都不是十分明显。

2.3.1.2 其他作物的DREB类转录因子 DRE元件的核心序列CCGAC在低温诱导的甘蓝型油菜(*Brassica napus*)的 *BN115* 启动子中也存在，被鉴定命名为低温应答元件 LTRE(low temperature responsive element)。从油菜(*Brassica campestris* L.)中分离出 CBF/DREB 转录因子的类似物(homolog)，分别称做 *BNCBF5*、*BNCBF7*、*BNCBF16* 和 *BNCBF17*，它们在低温下积累，诱导的基因有 *BN28*、*BN115*、*BN28* 和 *BN115* 的功能与拟南芥 *cor6.6/KIN* 和 *cor28* 的功能相似(Gao *et al.*， 2002)。从水稻中分离出了 DREB 的相似物，命名为 *OsDREB1As*、*OsDREB1B*、*OsDREB1C*、*OsDREB1D* 和 *OsDREB2A*。*OsDREB1As* 和 *OsDREB1B* 受低温诱导，*OsDREB2A* 受干旱和高盐诱导。*OsDREB1A* 在转基因拟南芥中超表达，可以引起拟南芥 *DREB1A* 下游靶基因的表达，导致植物对于干旱、低温和高盐的耐性增强，说明 *OsDREB1A* 和 *DREB1A* 功能相似。但 *OsDREB1A* 更倾向结合GCCGAC序列，而*DREB1A*的结合序列更倾向于ACCGAC，

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-189

这可能是单子叶植物和双子叶植物之间的区别(Dubouzet *et al.*，2003)。从大麦中克隆出了编码同拟南芥 CBF/DREB1 家族相似的基因分别命名为 *Hvcbf1*、*Hvcbf2* 和 *Hvcbf3*，与拟南芥的 *DREB1* 家族一样，它们受低温的诱导，而且其超表达可提高植物的抗冷性(Xue，2002)。

从小麦干旱诱导的 cDNA 中克隆出来 *TaDREB1*，它表达的蛋白包含一个 AP2/EREBP 结构域，与拟南芥的 DREB 在 DNA 结合的区域无论是一级结构(氨基酸序列)还是二级结构都有很高的相似性，基因启动子序列有 DRE 元件 TACCGACAT，不同的是 *TaDREB1* 可以被高盐、低温和干旱所诱导(Shen *et al.*，2003a)。Qin 等(2003)利用酵母单杂交的方法从玉米的 cDNA 文库中分离得到一个编码与 DRE 元件结合的基因，命名为 *maDREB1*，它和拟南芥的 DREB 的功能相似。在玉米中发现了两个 DRE 的结合蛋白，命名为 DBF1 和 DBF2，这两个转录因子属于 AP2/EREBP 转录因子家族，和这个家族其他的转录因子不同的是，它们存在于干旱应答的 ABA 依赖途径，而且更倾向于和 ACCGAC 序列结合(Dimosthenis and Montserrat，2002)。从长春花(*Catharanthus roseus* (L.) G. Don)中克隆出两个 AP2/EREBP 的成员：*ORCA1*(octadecanoid-responsive-catharanthus-APETALA2-domain protein) 和 *ORCA2*，它们主要受茉莉酸等激发子的诱导(Menke *et al.*，1999) 。Shen 等(2003b)从山菠菜(*Atriplex hortensis*)盐胁迫响应基因中克隆出 EREBP/AP2 类 DNA 结合蛋白基因 *AhDREB1*，在烟草中的超表达显著提高了转基因烟草的耐盐能力。

2.3.2 ERF(Ethylene-Responsive-Element-Binding Factor)类转录因子 ERF 转录因子是 AP2/EREBP 的一个子家族，对植物来说是特有的。该类转录因子在拟南芥中有 124 个成员，每个成员均含有一个由 58~59 个氨基酸残基构成的保守区域，可以和 GCC 盒结合。GCC 盒存在于许多 PR(pathogenesis-related)基因启动子区域。植物受到病原菌的侵染会产生防卫反应，几丁质酶、葡聚糖酶和渗调蛋白等病程相关(PR)蛋白质的积累是抗病反应的标志，乙烯处理植物同样能诱导这些基因的表达。Hao 等(1998)对这些基因的启动子进行分析确定了含有 11 个碱基对的乙烯应答元件 TAGAAGCCGCC，AGCCGCC 是 GCC 盒的核心序列。乙烯和病害诱导 ERF 类转录因子的基因表达，它们和 GCC 盒的相互作用提高了植物的耐盐以及抗病能力。烟草 *Tsi1* (tobacco stress-induced gene 1)(Nishiuchi *et al.*，2002)和 *EREBP1-4* (Leubner *et al.*，1998)、番茄 *Pti4*(PTO-INTERACTING 4)家族(Gu *et al.*，2002)和拟南芥 *AtEBP*(ethylene-responsive element binding protein)(Pan *et al.*，2001)等都属于 ERF 类转录因子。

2.3.3 CBF 类转录因子的序列相似性 Gao 等(2002)和 Xue(2002)对大麦、小麦、水稻、玉米、油菜、烟草和高粱(*Sorghum vulgare* Pers.)等的 CBF 相似物和拟南芥 CBF 作了氨基酸序列同源性的分析，发现它们除了均含保守的 AP2 结构域以外，还含有其他保守的氨基酸序列。Jaglo 等(2001)也发现水稻、小麦、油菜和马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)等的 CBF 相似物和拟南芥 CBF 氨基酸序列具有较高的同源性，而且在低温下作用途径也极为相似。因此，CBF 介导的低温传导途径在植物体内极为保守。

2.4 MYB类转录因子

MYB类家族是指含有MYB结构域的一类转录因子。MYB结构域是一段约51~52个氨基酸的肽段，其中含有 3 个色氨酸残基，这 3 个残基被 18~19 个氨基酸残基隔开，组成一个疏水核，包含一系列保守的氨基酸残基和间隔序列，使 MYB 结构域折叠成螺旋 - 转角 - 螺旋结构。MYB 是植物中最大的转录因子家族，拟南芥中大约有 180 个成员，玉米中大约有 200 个成员。

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-189

MYB 广泛参与植物的各种反应，如次生代谢、细胞形态发生、植物生长的信号传导、生物和非生物胁迫应答以及 ABA 的敏感性等，但参与逆境反应的只占很少一部分(陈俊和王宗阳，2002)。通过对拟南芥干旱、高盐和 ABA 诱导基因的启动子区域进行分析，鉴定出了 MYB 结合位点的核心序列为 TAACTG；这些转录因子存在于高盐、低温和干旱应答的 ABA 依赖途径中，和下游靶基因启动子的 TAACTG 核心序列结合后，诱导抗胁迫基因的表达(Abe *et al.*，1997)。拟南芥 *AtMYBs*(Urao *et al.*，1993)和烟草 *NtMYBs*(Sugimoto *et al.*，2000)都属于这类转录因子。

3 转录因子在逆境抗性基因工程中的应用

逆境条件下逆境相关的转录因子能够调节功能基因的表达，它们在转基因植物中的超表达会激活许多抗逆功能基因同时表达，提高植物的抗逆性。人们利用转录因子在改良植物的抗逆性方面已经做了很多的尝试。Jaglo 等(2001)把 *CBF1* 导入拟南芥，该基因的过量表达激活许多耐逆功能基因同时表达。Liu 等(1998)在 CaMV 35S 启动子下游接上 *DREB1A(CBF3)* 转化拟南芥，获得了转基因的植株，在胁迫条件下 *DREB1A* 的组成型过量表达使植物的抗逆性得到综合的改良，但同时也使植株的生长发育受到严重抑制。进一步研究发现，如果利用一个 *RD29A* 逆境诱导性启动子，替换原有的 CaMV35S 启动子，对植株在无胁迫时的表现型影响很小(Kasuga *et al.*，1999)。Gilmour 等(2000)报道 *CBF3* 能诱导抗寒基因的表达，增加可溶性物质如蔗糖、棉子糖、果糖、葡萄糖以及脯氨酸的含量，从而提高抗寒性；同时发现其在转基因拟南芥植株中的超表达，不仅使植株耐低温的能力提高，而且抗旱和抗盐性也提高。

Hsieh 等(2002)利用 CaMV 35S 启动子把拟南芥 *CBF1* 转入番茄中，发现转基因番茄体内有类似拟南芥的信号转导过程，同时发现自由基减少，脯氨酸含量升高，气孔运动得到调节，植株的抗旱性和耐低温性都明显增强。Kang 等(2002)发现 35S-*ABF3* 转基因植株在干旱胁迫下气孔迅速关闭，蒸腾减少，顺利渡过逆境，而在相同逆境条件下野生型植物只有 16% 能够成活。Shen 等(2003b)将从山菠菜中克隆出的 *AHDREB1* 导入烟草，转基因植株的抗盐性明显提高。

一个转录因子既然可以调控多个与同类性状有关的基因的表达，那么在提高作物对环境胁迫抗性的分子育种中，与导入或改良个别功能基因来提高某种抗性的方法相比，导入或改良一个转录因子是提高作物抗逆性更为有效的方法和途径。操纵一个转录因子就可通过它促使多个功能基因发挥作用，从而达到使植株性状获得综合改良的效果。但是，转录因子的应用也存在一系列问题，其中比较严重的是植株矮化问题，虽然一部分作物可以通过使用逆境诱导性启动子来加以解决(Kasuga *et al.*，1999)，但有些却不能见效。例如，Hsieh(2002)即使用大麦的 *ABRC1* 和拟南芥 *COR15A* 逆境启动子来代替 35S 启动子，转基因番茄生长停滞现象仍然不变，最后只有喷施赤霉素后才能恢复正常生长。

通过近年的研究，特别是拟南芥和水稻全基因组测序的完成，我们对转录因子有了一定的认识，但是了解的还很肤浅，尤其对由多基因控制的非生物逆境抗性相关转录因子的功能及其作用机理，知之甚少。

利用目前飞速发展和不断完善的分子生物学技术，如微阵列、蛋白互作分析、功能的获得/缺失突变体分析以及单核苷酸多态性(SNP)技术等，有望对植物转录因子在非生物逆境抗性中的作用机理进行深入的研究，为利用转录因子进行植物抗逆基因工程改良提供理论依据。

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-189

参 考 文 献

陈丽, 1999. **植物转录因子的结构与功能**. **植物生理学通讯**, **33**：401~409

陈俊, **王宗阳**, 2002. **植物** MYB **类转录因子研究进展**. **植物生理学与分子生物学学报**, **28**(2): 81~88

路子显, **常团结**, **刘翔**, **朱祯**, 2001. **植物碱性亮氨酸拉链**(bZIP)**蛋白的研究进展**(**一**)—— **结构、分类、分布和同源性分析**. **遗传**, **23**: 564~570

Abe H, Yamaguchi-Shinozaki K, Urao T, Iwasaki T, Hosokawa D, Shinozaki K, 1997. Role of *Arabidopsis* MYC and MYB homologs in drought- and abscisic acid-regulated gene expression. *Plant Cell*, **9**: 1859~1868

Brocard I M, Lynch T J, Finkelstein R R, 2002. Regulation and role of the *Arabidopsis* ABA-insensitive 5 gene in ABA, sugar and stress response. *Plant Physiol*, **129**:1533~1543

Casaretto J, Ho T H D, 2003. The transcription factors HvABI5 and HvVP1 are required for the abscisic acid induction of gene expression in barley aleurone cells. *Plant Cell*, **15**: 271~284

Chen C, Chen Z, 2002. Potentiation of developmentally regulated plant defense response by AtWRKY18, a pathogen-induced *Arabidopsis* transcription factor. *Plant Physiol*, **129**: 706~716

Choi H, Hong J H, Ha J, Kang J Y, Kim Y S, 2000. ABFs, a family of ABA-responsive element binding factors. *J Biol Chem*, **275**: 1723~1730

Dellagi A, Helibronn J, Avrova A O, Montesano M, Palva E T, Stewart H E, Toth I K, Cooke D E L, Lyon G D, Birch P R J, 2000. A potato gene encoding a WRKY-like transcription factor is induced in susceptible interactions with *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica* and *Phytophthora infestans* and is coregulated with class I endochitinase expression. *Mol Plant Microbe In*, **13**: 1092~1101

Dimosthenis K, Montserrat P, 2002. Maize DRE-binding proteins DBF1 and DBF2 are involved in rab17 regualtion through the drought-responsive element in an ABA-dependent pathway. *Plant J*, **30**: 679~689

Dong J, Chen C, Chen Z, 2003. Expression profiles of the *Arabidopsis* WRKY gene superfamily during plant defense response. *Plant Mol Boil*, **51**(2): 21~37

Dubouzet J G, Sakuma Y, Ito Y, Kasuga M, Dubouzet E G, Miura S, Seki M, Yamaguchi-Shinozaki K, 2003. OsDREB gene in rice, *Oryza sativa* L, encode transcription activators that function in drought high-salt and cold-responsive expression. *Plant J*, **33**: 751~763

Gimlour S J, Sebolt A M, Salazar M P, Everard J D, Thomashow M F, 2000. Overexpression of the *Arabidopsis* CBF3 transcriptional activator mimics multiple biochemical changes associated with cold acclimation. *Plant Physiol*, **124**: 1854~1865

Gao M J, Allard G, Byass L, Flanagan A M, Singh J, 2002. Regulation and characterization of four CBF transcription factors from *Brassica napus*. *Plant Mol Biol*, **49**: 459~471

Gu Y Q, Wildermuth M C, Chakravarthy S, Loh Y T, Yang C, He X H, Han Y, Martin G B, 2002. Tomato transcription factors pti4, pti5, and pti6 activate defense responses when expressed in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, **14**: 817~831

Haake V, Cook D, Riechmann J L, Pineda O, Thomashow M F, Zhang J Z, 2002. Tanscription factor CBF4 is a regulation of drought adaptation in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, **130**: 639~648

Hao D, Ohme-Takagi M, Sarai A, 1998. Unique mode of GCC box recognition by the DNA-binding domain of ethylene-responsive element-binding factor (ERF domain) in plant. *J Biol Chem*, **273**: 26857~26861

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-189

Hsieh T H, Lee J T, CharngY Y, Chan M T, 2002. Tomato plants ectopically expressing *Arabidopsis* CBFI show enhanced resistance to water deficit stress. *Plant Physiol*, **130**: 618~626

Jaglo K R, Kleff S, Amundsen K L, Zhang X, Haake V, Zhang J Z, Deits T, Thomashow M F, 2001. Components of the *Arabidopsis* C-repeat/dehydration-responsive element binding factor cold-response pathway are conserved in *Brassica napus* and other plant species. *Plant Physiol*, **127**: 910~917

Jaglo-Ottosen K R, Gilmour S J, Zarka D G, Schabenberger O, Thomashow M F, 1998. *Arabidopsis* CBF1 Over expression lnduces COR genes and enhances freezing tolerance. *Science*, **280**: 104~106

Kasuga M, Liu Q, Miura S, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K, 1999. Improving plant drought, salt and freezing tolerance by gene transfer of a single stress-inducible transcription factor. *Nat Biotechnol*, **17**: 287~291

Kang J Y, Choi H, Im.M Y, Im M Y, Kim S Y, 2002. *Arabidopsis* basic leucine zipper proteins that mediate stree-responsive ABA signaling. *Plant Cell*, **14**: 343~357

Kim J C, Lee S H, Cheong Y H, Yoa C M, Lee S I, Chun H J, Yun D J, Hong J C, Lee S Y, Lim C O, Cho M J, 2001. A novel cold-inducible zinc finger protein from soybean, SCOF-1, enhances cold tolerance in transgenic plants. *Plant J*, **25**: 247~259

Kuhlmann M, Horvay K, Strathmann A, Heinekamp T, Fischer U, Bottner S, Droge-Laser W, 2003. The alpha-helical D1 domain of the tobacco bZIP transcription factor BZI-1 interacts with the ankyrin-repeat protein ANK1 and is important for BZI-1 function, both in auxin signaling and pathogen response. *J Biol Chem*, **278**: 8786~8794

Leubner-Metzger G, Petruzzelli L, Waldvogel R, Vogeli-Lange R, Meins F J, 1998. Ethylene-responsive element binding protein (EREBP) expression and the transcriptional regulation of class I beta-1, 3-glucanase during tobacco seed germination. *Plant Mol Biol*, **38**: 785~795

Liu L, White M J, MacRae T H, 1999. Transcription factors and their genes in higher plants functional domains, evolution and regulation, *Eur J Biochem*, **262**: 247~257

Liu Q, Kasuga M, Sakuma Y, Abe H, Miura S, Shinozaki K Y, Shinozaki K, 1998. Two transcription factors, DREB1 and DREB2, with an EREBP/AP2 DNA binding domain separate two cellular signal transduction pathways in drought- and low- temperature-responsive gene expression, respectively, in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, **10**: 1391~1406

Menke F L H, Champion A, Kijne J W, Memelink J, 1999. A novel jasmonate- and elicitor-responsive element in the periwinkle secondary metabolite biosynthetic gene Str interacts with a jasmonate- and elicitor-inducible AP2-domain transcription factor, ORCA2. *EMBO J*, **18**: 4455~4463

Nishiuchi T, Suzuki K, Kitajima S, Sato F, Shinshi H, 2002. Wounding activates immediate early transcription of genes for ERFs in tobacco plants. *Plant Mol Biol*, **49**: 473~482

Pan L, Kawai M, Yu L H, Kim K M, Hirata A, Umeda M, Uchimiya H, 2001. The *Arabidopsis thaliana* ethylene-responsive element binding protein (AtEBP) can function as a dominant suppressor of Bax-induced cell death of yeast. *FEBS Lett*, **508**: 375~378

Qin F, Li J, Zhang G Y, Zhao J, Chen S Y, Liu Q, 2003. Isolation and structural analysis of DRE-Binding transcription factor from maize. *Acta Bot Sin*, **45**: 331~339

Riechmann J L, Ratcliffe O J, 2000. A genomic perspective on plant transcription factors. *Curr Opin Plant Biol*, **3**: 423~434

Sakuma Y, Liu Q, Dubouzet J G, Abe H, Shinozaki K, Shinozaki K Y, 2002. DNA-Binding specificity of the ERF/

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-189

AP2 domain of *Arabidopsis* DREBs, transcription factors involved in dehydration-and cold -inducibe gene expression. *Biochem Bioph Res Commun*, **290**: 998~1009

Shen Y G, Zhang W K, He S J, Zhang J S, Liu Q, Chen S Y, 2003a. An EREBP/AP2-type protein in *Triticum aestivum* was a DRE-binding transcription factor induced by cold, dehydration, and ABA stress, *Theor Appl Genet*, **106**: 923~930

Shen Y G, Yan G Q, Zhang W K, Du B X, 2003b. Novel halophyte EREBP/AP2-Type DNA binding protein improves salt tolerance in transgenic tobacco. *Acta Bot Sin*, **45**: 82~87

Stockinger E J, Gilmour S J, Thomashow M F, 1997. *Arabidopsis thaliana* CBF1 encodes an AP2 domain-containing transcriptional activator that binds to the C-repeat/DRE, a *cis*-acting DNA regulatory element that stimulates transcription in response to low temperature and water deficit. *Proc Natl Acad Sci USA*, **94**: 1035~1040

Sugimoto K, Takeda S, Hirochika H, 2000. MYB-related transcription factor NtMYB2 induced by wounding and elicitors is a regulator of the tobacco retrotransposon Tto1 and defense-related genes. *Plant Cell*, **12**: 2511~2528

Urao T, Yamaguchi-Shinozaki K, Urao S, Shinozaki K, 1993. An *Arabidopsis* MYB homolog is induced by dehydration stress and its gene product binds to the conserved MYB recognition sequence. *Plant Cell*, **5**: 1529~1539

Xiong L, Shumaker K S, Zhu J K, 2002. Cell signaling during cold,drought, and salt stresses. *Plant Cell*, **14** (Suppl): S165~S183

Xue G P, 2002. An AP2 domain transcription factor HvCBF1 activates expression of cold-responsive genes in barley through interaction with a(G/a)(C/t) CGAC motif. *Biochim Biophys Acta*, **1577**: 63~72

Xue G P, 2003. The DNA-binding activity of an AP2 transcriptional activator HvCBF2 involved in regulation of low-temperature responsive genes in barley is modulated by temperature. *Plant J*, **33**: 373~383

Yamaguchi S K, Shinozaki K, 1994. A novel *cis*-acting element in an *Arabidopsis* gene is involved in responsiveness to drought, low-temperature or high-salt stress. *Plant Cell*, **6**: 251~264

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-189