

## 综 述 Reviews

## DREB转录因子在植物非生物胁迫中的作用及应用研究

冯军, 郑彩霞\*

北京林业大学生物科学与技术学院, 北京100083

**摘要:** 转录因子也称反式作用因子, 是能够与真核生物基因启动子区域中顺式作用元件发生特异性相互作用的DNA结合蛋白。DREB转录因子作为植物特有的转录因子, 通过与DRE调控元件特异结合, 能促进许多与低温、高盐和干旱相关基因的表达。本文综述了近年DREB转录因子的研究进展, 并对其结构和生物学功能、表达调控和信号传递途径以及DREB基因在改良植物抗逆胁迫中的应用进行了讨论, 同时对该领域的发展前景进行了展望。

**关键词:** 转录因子; DREB; 非生物胁迫

## Research and Application Prospect of DREB Transcription Factor in Plant Abiotic Stress Resistance

FEN Jun, ZHENG Cai-Xia\*

College of Biological Science and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

**Abstract:** Transcription factors are DNA-binding proteins that interact with cis-elements in the promoter of eukaryotic genes. As a newly discovered type transcription factor of plant, DREB, specifically recognize DRE, could induce the expression of some high-salinity low-temperature and drought-related genes. In this paper, the research progress on DREB in recent years was reviewed, the structure and biological function of DREB, expression regulation and signal transduction pathways, as well as the application of DREB genes in the stress tolerant improvement of plant were discussed, meanwhile, the future prospective in this field is also discussed here.

**Key words:** transcription factors; DREB; abiotic stress

转录因子又称为反式作用因子, 是指能够与特定DNA序列专一性结合的, 并对其他基因的转录具有激活或抑制作用的蛋白质。细胞的分化、多细胞生物的形态发育、器官建成以及对外界刺激的反应都与转录因子的作用密切相关。

DREB (dehydration responsive element binding)是植物中特有的与低温、高盐和干旱胁迫相关的转录因子, 它特异性地与DRE (dehydration responsive element)顺式元件结合, 可以调控启动子中含有DRE元件的一类逆境响应基因的表达, 并能在整体上提高植物的抗逆性, 因此DREB转录因子在植物抗逆过程中的作用受到广泛的重视。

干旱、高盐和低温等逆境胁迫会影响植物的生长发育, 甚至会导致植物死亡, 从而严重影响农林业生产。因此探索DREB在调控植物应对不良环境的作用机制, 对于提高植物的抗逆能力增加农林作物的产量具有重要意义。

## 1 DREB转录因子

Thomashow研究小组在拟南芥中分离得到了这3个基因, 由于它们能结合到CRT/DRE这种DNA

调控基序上, 故命名为CBF (CRT/DRE binding factor), 分别为CBF1/DREB1B (Stockinger等1997)、CBF2/DREB1C和CBF3/DREB1A (Medina等1999), 其不受外源ABA的诱导。而Liu等(1998)根据已确立的DRE元件, 利用酵母单杂交的方法, 从低温处理的拟南芥cDNA文库中分离得到了DREB转录因子基因, 分别命名为DREB1A、DREB1B、DREB1C和DREB2A、DREB2B。Haake等(2002)在研究拟南芥抗旱时克隆了CBF4/DREB1D。Sakuma等(2002)经过序列同源性比较从拟南芥中克隆了2个新的CBF转录因子(分别为CBF5、CBF6)以及6个与DREB2同源的基因(命名为DREB2C~DREB2H), 但这几个基因在胁迫条件下并非高量表达。拟南芥中CBF1、CBF2和CBF3基因属于一个编码同蛋白的基因小家族。这3个基因连锁于拟南芥4号染色体的短臂上, 与分子标记m600、pG11紧密连锁, CBF4定位于5号染色体

收稿 2010-12-06 修定 2011-04-23

\* 通讯作者(E-mail: zhengcx@bjfu.edu.cn; Tel: 010-62337717)。

上。CBF1/2/3蛋白结构中有PKKPAGRKKFR-ETRHP和FADSAWR的特异氨基酸识别蛋白,还发现具有与蛋白激酶C和酪蛋白激酶II合的位点。

拟南芥中的CBF/DREB1类转录因子通过与DRE元件特异结合,调控一系列与植株对干旱、低温、高盐等逆境胁迫响应有关的基因的表达。迄今为止,在拟南芥中约有38个基因受DREB1A的调控,这些基因的产物包括转录调控因子、磷脂酶C、RNA结合蛋白、糖转运蛋白、碳水化合物代谢相关蛋白、LEA蛋白、冷诱导蛋白、渗透保护生物合成蛋白、蛋白酶抑制因子等。从基因表达的特性和基因产物的相似性上分析,这些基因的编码产物与拟南芥的干旱、高盐及低温胁迫耐性有关。

## 2 DREB转录因子结构

AP2/ERF多基因家族包括ERF、AP2和RAV三个家族。AP2/ERF结构域是由60~70个氨基酸组成的保守区域。AP2家族蛋白含有2个重复AP2/ERF结构域,ERF家族蛋白含有1个AP2/ERF结构域,RAV家族蛋白含有1个B3结构域;除了AP2/ERF结构域,VP1/ABI3结构域也是植物内特有的一类转录因子的DNA结合保守区域(Nakano等2006)。ERF家族可进一步分为ERF亚族和CBF/DREB亚族,而DREB则属于CBF/DREB亚族。

AP2/ERF结构域含有VRG和RAYD两个保守区。AP2/ERF结构域的氨基酸序列和空间构象具有典型的结构特点,在其VRG区(N端)存在1个由20个氨基酸残基组成的碱性亲水区,该区含有3个反向平行的 $\beta$ 折叠,其中第2个 $\beta$ 折叠中的第14位结氨酸(V)和第19位谷氨酸(E),这2个氨基酸残基是决定DREB与DRE元件特异性结合的关键位点。Sakuma等(2002)在对拟南芥的凝胶滞后试验中发现,V14的突变使DREB1A的DNA结合特异性显著降低,而E19的突变则对DNA结合没有明显的影响,这表明DREB与顺式元件的结合中,V14决定了DNA的特异性结合。AP2/ERF结构域的C端为含约40个氨基酸残基的RAYD区,存在1个由18个氨基酸残基组成的高度保守的酸性核心区,形成1个双亲性的 $\alpha$ 螺旋,该构象可能参与蛋白质间的相互作用,作为转录激活区域。RAYD区并不直接参与同顺式作用元件的特异识别,而是通过影响YRG区的构象或通过与其它蛋白发生相互作用来调节AP2/ERF结构域与DNA的结合。

拟南芥DERB1A/B/C和DERB2A/B蛋白质具有反式作用因子的典型特征,在它们的N末端都有

一段核定位信号,C末端都有一段酸性活化区域,并且它们都含有一段与DNA结合的区域(Stockinger等1997)。

## 3 DREB转录因子的表达调控

### 3.1 CBF/DREB1在低温诱导中的表达

抗寒性生理性状基因分析已经确定了2个主要基因座*Fr-1*和*Fr-2* (Francia等2004)。如图1所示,*Fr-1*和*Fr-2*两个基因座位于5号染色体上,不同群体的两者之间距离在20~50 cM间变动(Stockinger等2006)。小麦中*Fr-1*基因表示为*Fr-H1* (H表示新疆布顿大麦)。小麦中*Fr-1*与*VRN-1*两个等位基因互做共同调节春化作用。*VRN-1*编码一类MADS盒式结合蛋白,春麦中这种蛋白是组成型表达,而冬麦中是春化后表达。*Fr-1*基因不仅参与植株春化作用,而且也在植株抗寒性中起作用。

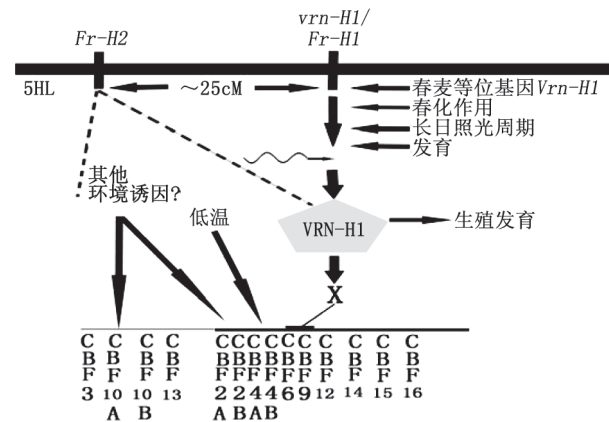


图1 位于大麦5号染色体长臂上*Fr-2*基因位点中的CBF基因和*VRN-H1/Fr-H1*基因(Stockinger等2007)

Fig.1 Schematic map of *VRN-H1/Fr-H1* and the CBF genes at the *Fr-2* locus on the long arm of barley chromosome 5

影响抗寒性的第2个主要基因座*Fr-2*是一个含有一组编码CBFs基因的0.8 cM染色体区域。冬麦编码VRN-1蛋白的等位基因*vrn-1*是植物越冬必须的,而春麦等位基因*Vrn-1*越冬期是不表达的。含等位基因*vrn-1*冬麦受到春化作用后, CBF转录水平会受到抑制(Stockinger等2007)。*VRN-1*的活性在转录或转录后水平上可能直接抑制CBF表达,也可能先激活一个可以抑制CBF表达的中间产物(X),或者两者同时抑制CBF表达。因此,*VRN-1*会抑制在*Fr-2*位置的CBFs的表达,从而降低抗寒性。

### 3.2 非生物胁迫诱导的DREB表达调控途径

CBF是一类与低温胁迫相关的转录因子,它

能够特异地结合到含有CRT/DRE元件的COR基因启动子区,从而激活COR基因的表达进而提高植物的抗寒性。CBF1、CBF2和CBF3这三个基因被4℃低温快速强烈诱导,因此推测在植物体内存在一个调控CBF/DREB1基因表达的转录因子ICE(inducer of CBF expression),常温下它以非活性形式存在,受逆境激活后的ICE转录因子可诱导DREB1基因的转录。

Chinnusamy等(2003)利用图位克隆法在拟南芥*icel*突变体中鉴定了ICE的同源基因*icel*,*icel*突变体中CBF3/DREB1A基因的表达量下降,*icel*植株低温耐受性明显降低;ICE1基因定位于拟南芥第3条染色体中部,编码一个MYC类的bHLH蛋白,ICE1特异地结合DREB1A启动子中的MYC识别序列,点突变实验证明ICE1只调节CBF3/DREB1A的转录而对CBF2/DREB1C基因的转录并没影响。

如图2所示,ICE1蛋白受HOS1 (high expression of osmotically responsive genes)蛋白的负调控。Ishitani等(2003)试验证明*hos1*突变体低温下CBF2和CBF3的转录水平以及下游基因的表达水平显著

增加。HOS1蛋白含有一段类似于RING锌指结构域的E3泛素连接酶,随着温度降低,HOS1能够将泛素转移到底物ICE1,导致ICE1蛋白的降解(Dong等2006)。由此可见,HOS1的作用为寒冷响应基因的负调节子。而转录因子MYB15则是CBF/DREB1的负调节子,这个转录因子似乎是被一个小泛素相关化的ICE1形式负调控,一种影响了ICE1小泛素相关化位点的调控导致MYA15转录水平增加并伴随有CBF3/DREB1A表达水平的降低(Agarwal等2006)。

Miura等(2007)研究发现ICE1的泛素化能够被依赖SIZ1的小泛素相关调节过程所阻止,SIZ1是一个SUMO E3泛素连接酶,能够调节ICE1并将SUMO连接到目标蛋白。这种调节可以激活或者稳定ICE1,因此可以通过ICE1的活性来控制CBF3/DREB1A基因的表达。但是通过SIZ1的小泛素相关调节过程对ICE1的激活机制依然没有完全搞清楚。

Liu等(2010)发现经过寒冷和ABA处理后的柑橘*PtrHOS1*表达量会呈现下降趋势,而经处理后叶片茎段和根部中的*PtrHOS1*表达量的下降时期顺

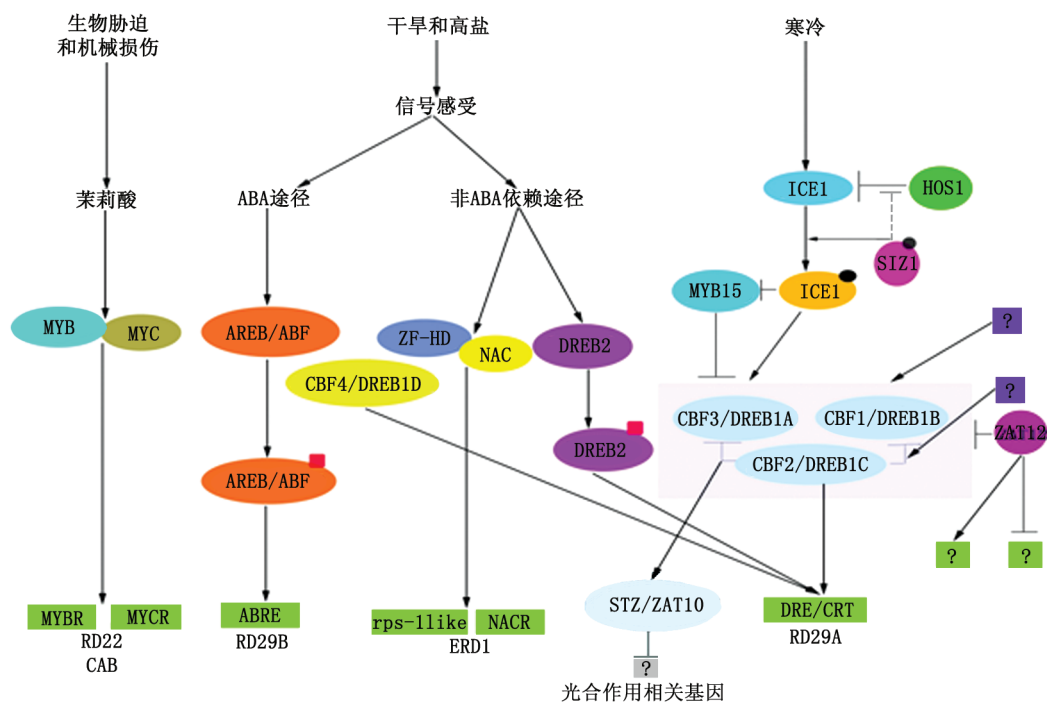


图2 非生物胁迫应答的转录调控网络(Saibo等2009)

Fig.2 Transcriptional network of abiotic stress responses

椭圆形代指各种转录因子;圆形代指转录因子调控酶;小三角指的是转录后的调控。带问号的紫色方框代指可能激活CBF1/DREB1B和CBF2/DREB1C的MYC类ICE转录因子;绿框代指存在于胁迫响应基因中的顺势作用元件;带有问号的绿框代指胁迫响应基因启动子上的顺势作用元件;黑色圆点代指由ICE转录因子SIZ1进行的互补化调控;从SIZ1到HOS1的灰色虚线代指对ICE1转录因子上结合位点的竞争。SIZ1阻止HOS1与ICE泛素化位点的结合;CBF4/DREB1D是一个依赖ABA的DRE顺势元件结合因子。



序正好相反, 这个有趣的现象可能为解释寒冷驯化机制提供一些信息。

作为一个CBF3/DREB1A基因下游的转录因子, STZ/ZAT10通过与一个必要的CBF3/DREB1AC末端区域中类DLN/EAR的抑制元件结合起抑制作用(Nakashima和Yamaguchi-Shinozaki 2006)。拟南芥中过表达STZ会抑制一些参与光合作用和相关代谢的基因, 这说明经非生物胁迫处理的野生型和过表达CBF/DREB1株系中STZ因子通过抑制光合作用和碳水化合物代谢的基因, 最终抑制植株生长。

除此之外, Novillo等(2004)报道在低温诱导下, CBF2/DREB1C的表达滞后于CBF1/DREB1B和CBF3/DREB1A的表达, 并且*cbf2*突变株具有更高的抗冻、抗旱和抗盐能力, 研究发现这是由于CBF1/DREB1B和CBF3/DREB1A表达量增加引起的, 因此CBF2/DREB1C被认为是CBF1/DREB1B和CBF3/DREB1A基因表达的负调控子。这些结果说明CBF/DREB1转录因子家族的成员可能具有不同的表达调控机制及其调控的复杂性。

#### 4 DREB转录因子在抗逆基因工程中的应用

DREB基因在草本植物抗逆性转化中得到了普遍应用, 根据近年来的研究(表1)报道, 目前已从拟南芥、大豆、向日葵、黑麦草、苜蓿、水稻、狼尾草和小立碗藓等植株中分离并鉴定出调控非

生物胁迫耐受性的DREB基因。

早在1998年Liu等就将*AtDREB1A*转入到拟南芥中, 过度表达*AtDREB1A*基因的拟南芥增强了对干旱和低温的抵抗能力, 但是在正常生长条件下转基因植株的生长受到严重阻碍。同时*AtDREB1A*过表达的转基因植株也增强了对干旱、高盐和低温胁迫的耐受性。

洪波等(2006)利用35S或rd29A启动子驱动*AtDREB1A*基因转化地被菊花, 与野生型相比, 转基因植株对干旱和盐渍胁迫都表现出较强的耐受性。杨凤萍等(2006)利用诱导型启动子rd29B驱动*AtDREB1B*的表达, 使转基因植株抗寒能力显著提高。

Sakuma等(2006)利用35S驱动去除了一段136~165结构域的*AtDREB2A*基因转化拟南芥, 过表达植株对干旱表现出明显的耐受性, 基因芯片和RNA凝胶印迹分析试验说明DREB2A调控水分胁迫基因的表达, 结果表明136~165结构域为稳定此蛋白的核心结构域。Agarwal等(2006)从狼尾草中克隆了*PgDREB2A*, 发现磷酸化的*PgRDEB2A*蛋白不能与DRE结合, 表明它的活性受到翻译后的调控。之后, Agarwal等(2009)研究表明, 狼尾草和玉米内*DREB2A*与拟南芥DREB2A不同, 没有PEST序列, 负调控区域也不存在, 因此其编码的蛋白不需要修饰就可以表现出活性。

表1 DREB转基因植物  
Table 1 DREB transgenic plant

DREB转录因子	受体植物	转基因植株的特性	参考文献
AtDREB1A (拟南芥)	地被菊	干旱和高盐耐受	洪波等2006
AtDREB2A (拟南芥)	拟南芥	干旱耐受	Sakuma等2006
AtDREB1B (拟南芥)	黑麦草	干旱耐受	Yang等2006
AtDREB1A/CBF3 (拟南芥)	苇状羊茅	干旱耐受	Zhao等2007
AtDREB1A/CBF3 (拟南芥)	黑麦草	干旱和寒冷耐受	Li等2010
AtDREB2C (拟南芥)	拟南芥	低温耐受	Lee等2010
GmDREB2 (大豆)	拟南芥	干旱和高盐耐受	Chen等2007
GmERF3 (大豆)	烟草	高盐和干旱耐受	Zhang等2009
HaDREB2 (向日葵)	烟草	耐热和抗衰老	Almoguera等2009
LpCBF3 (黑麦草)	黑麦草	低温耐受	Xiong和Fei 2006
MtDREB1C (蒺藜苜蓿)	苜蓿/月季	寒冷耐受	Chen等2010
OsDREB1A (水稻)	水稻	低温和高盐耐受	Ito等2006
OsDREB1B (水稻)	水稻	干旱和高盐耐受	
OsDREB2B (水稻)	拟南芥	干旱和热激胁迫耐受	Matsukura等2010
PgDERB2A (狼尾草)	烟草	干旱和盐分耐受	Agarwal等2009
PpDBF1 (小立碗藓)	烟草	干旱低温高盐耐受	Liu等2007
SbDREB2A (盐角草)	大肠杆菌	短期耐盐	Gupta等2010
TsCBF1 (盐芥)	玉米	干旱耐受	Zhang等2010
ZmDBP4/ZmDBP2 (玉米)	拟南芥	干旱和寒冷耐受/耐干旱	Wang等2010a, b

Zhao等(2007)将受rd29A驱动的*AtDREB1A*基因转入高羊茅, 阳性植株对干旱表现出高耐受性, 且体内有高水平脯氨酸积累。陈军营等(2007)用基因枪将受rd29B驱动的*AtDREB*基因转入烟草悬浮细胞, 转化细胞系内脯氨酸含量和超氧化物歧化酶活性普遍高于野生型, 这为研究其抗盐和抗渗透胁迫相关基因功能的检测提供有效的试验证据。

赵华等(2009)利用35S驱动的TaDREB基因导入芦荟, 低温胁迫下转基因植株SOD和POD活性变化趋势为降-升, 进一步电导率试验说明转基因植株改变的生理基础为解释抗低温的特性提供了试验支持。陈浩东等(2009)将受Ubi启动子驱动*CbDREB1A*基因导入水稻光敏核不育系, 干旱胁迫后转基因水稻脯氨酸含量明显高于对照组, 显示出耐寒性增强。崔少彬等(2009)将*OdDREB2B*导入马铃薯中, 分别获得转*OdDREB2B*植株黄麻子16株、‘中薯3号’14株, 为今后进一步综合评定转基因植株的抗寒性及耐盐性提供了新的材料。Li等(2010)获得的转*AtDREB1A*黑麦草植株野SOD和POD含量明显高于野生型, 且具有更高的干旱和低温耐受性。Lee等(2010)研究35S驱动*AtDREB2C*基因导入烟草, 转化植株对脱水胁迫敏感, 并对低温表现为明显耐受性, 而转基因植株与野生型表型并没有显著差异。

DREB基因对木本植物的转化研究尚不多, 近年来主要对木本植物杨树DREB家族进行了大量研究, 解析了杨树DREB的功能以及DREB基因的调控网络。Wang等(2008)从河北杨中分离出2个类CBF/DREB1A基因*PhCBF4a*和*PhCBF4b*, 其功能尚待进一步研究。Chen等(2009)利用35S启动子驱动的胡杨*PeDREB2*基因转入烟草内, 发现转基因植株的抗寒性明显增加而且并未出现生长延迟现象。2010年陈金焕等又从胡杨中分离出2个编码DREB2类蛋白基因(*PeDREB4*和*PeDREB3*), 酵母单杂交试验证明这两个基因具有转录活性。Zhou和Li (2010)利用RT-PCR手段克隆得到1个毛白杨CBF基因, 命名为*PtCBF5*; 研究证明*PtCBF5*在植物体适应寒冷和干旱的过程中可能有着重要作用。

## 5 存在问题与展望

随着分子生物学和生物技术的发展, 植物抗逆基因工程已取得了巨大的进展, 目前已经从多种植物中克隆出许多抗胁迫功能基因, 但这些基因多数功能单一, 并不能从整体上综合改良植物抗逆性。转录因子DREB的发现及应用为改良植

物抗逆性做了很多贡献, 它通过调控启动子中含有DRE元件的一类逆境响应基因的表达, 在整体水平上提高植物的抗逆性。但目前关于DREB类转录因子的功能及转录调控信号网络的研究主要来自拟南芥, 仍有很多问题需要解决。一、植物是如何将胁迫信号专递到ICE1的。二、需要进一步鉴定DREB调控的下游基因。三、DREB与其它信号转导途径的交叉有待深入研究。四、过量表达DREB的植物会表现为矮化、畸形, 目前除了用rd29A代替35S启动子控制DREB基因外, 其他方面的改进研究很少。五、实践中应用的转DREB木本植物依然很少, 因此DREB基因的应用实践仍需加强。六、目前关于DREB研究主要集中于草本植物领域, 由于木本植物生命周期长, 并且其抵御外界不良环境侵害的因素会多于木本植物, 注定其分子机制较为复杂, 因此对木本植物的DREB研究较少。利用分子生物学育种手段获得抗逆林木新品种将成为未来研究的重点。

## 参考文献

- 陈浩东, 罗伯祥, 陈芬, 蒋建雄, 李文彬, 肖国樱(2009). *CbDREB1A* 基因表达载体构建及转化水稻光温敏核不育系的研究. 杂交水稻, 24 (6): 49~53
- 陈金焕, 叶楚玉, 夏新莉, 尹伟伦(2010). 胡杨中两个新DREB类基因的克隆、序列分析及转录激活功能研究. 北京林业大学, 32 (5): 27~33
- 陈军营, 阮祥经, 杨凤萍, 张晓东, 陈新建(2007). 转DREB基因烟草悬浮细胞系(BY-2)的建立及其几个与抗盐和抗渗透胁迫相关指标的检测. 植物生理学通讯, 43 (2): 226~230
- 崔少彬, 邸宏, 卢翠华, 杨志超, 林忠平, 胡鸢雷(2009). 农杆菌介导*ODREB2B*基因转化马铃薯的研究. 中国蔬菜, (16): 20~25
- 洪波, 全征, 马男, 李建平, Kasuga M, Yamaguchi-Shinozaki K, 高俊平 (2006). *AtDREB1A*基因在菊花中的异源表达提高了植株对干旱和盐渍胁迫的耐性. 中国科学, 36 (3): 223~231
- 杨凤萍, 梁荣奇, 张立全, 张晓东, 孙振元(2006). 抗逆调节转录因子DREB1B 基因转化多年生黑麦草的研究. 西北植物学报, 26 (7): 1309~1315
- 赵华, 赵进, 董银卯, 何聪芬, 钟秦(2009). 转TaDREB基因提高芦荟抗低温特性的研究. 中国生物工程杂志, 29 (9): 45~49
- Agarwal M, Hao Y, Kapoor A, Dong CH, Fujii H, Zheng X, Zhu JK (2006). A R2R3 type MYB transcription factor is involved in the cold regulation of CBF genes and in acquired freezing tolerance. J Biol Chem, 281 (49): 37636~37645
- Agarwal P, Agarwal PK, Joshi AJ, Sopory SK, Reddy MK (2009). Overexpression of *PgDREB2A* transcription factor enhances abiotic stress tolerance and activates downstream stress-responsive genes. Mol Biol Rep, 37: 1125~1135
- Almoguera C, Prieto-Dapena P, Diaz-Martin J, Espinosa JM, Caranco R, Jordano J (2009). The HaDREB2 transcription factor enhances basal thermotolerance and longevity of seeds through functional interaction with HaHSFA9. BMC Plant Biol, doi:10.1186/1471-2229-9-75
- Chen JH, Xia XL, Yin WL (2009). Expression profiling and functional characterization of a DREB2-type gene from *Populus euphratica*.

- Biochem Biophys Res Comm, 378 (3): 483~487
- Chen JR, Lu JJ, Liu R, Xiong XY, Wang TX, Chen SY, Guo LB, Wang HF (2010). DREB1C from *Medicago truncatula* enhances freezing tolerance in transgenic *M. truncatula* and China Rose (*Rosa chinensis* Jacq.). *Plant Growth Regul*, 60: 199~211
- Chinnusamy V, Ohta M, Kanrar S, Lee BH, Hong XH, Agarwal M, Zhu JK (2003). ICE1: a regulator of cold-induced transcriptome and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Gene Dev*, 17: 1043~1054
- Dong CH, Agarwal M, Zhang Y, Xie Q, Zhu JK (2006). The negative regulator of plant cold responses, HOS1, is a RING E3 ligase that mediates the ubiquitination and degradation of ICE1. *Proc Natl Acad Sci USA*, 103 (21): 8281~8286
- Francia E, Rizza F, Cattivelli L, Stanca AM, Galiba G, Toth B, Hayes PM, Skinner JS, Pecchioni N (2004). Two loci on chromosome 5H determine low-temperature tolerance in a 'Nure' (winter) × 'Tremois' (spring) barley map. *Theor Appl Genet*, 108: 670~680
- Gupta K, Agarwal PA, Reddy MK, Jha B (2010). SbDREB2A, an A-2 type DREB transcription factor from extreme halophyte *Salicornia brachiata* confers abiotic stress tolerance in *Escherichia coli*. *Plant Cell Rep*, 29: 1131~1137
- Haake V, Cook D, Riechmann JL, Pineda O, Thomashow MF, Zhang JZ (2002). Transcription factor CBF4 is a regulator of drought adaptation in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 130: 639~648
- Ishitani M, Xiong LM, Lee HJ, Stevenson B, Zhu JK (1998). *HOS1*, a genetic locus involved in cold-responsive gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 10: 1151~1161
- Ito Y, Katsura K, Maruyama K, Taji T, Kobayashi M, Seki M, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (2006). Functional analysis of rice DREB1/CBF-type transcription factors involved in cold-responsive gene expression in transgenic rice. *Plant Cell Physiol*, 47 (1): 141~153
- Lee SJ, Kang JY, Park HJ, Kim MD, Bae MS, Choi HI, Kim SY (2010). DREB2C interacts with ABF2, a bZIP protein regulating abscisic acid-responsive gene expression, and its overexpression affects abscisic acid sensitivity. *Plant Physiol*, 153: 716~727
- Liu DC, He LG, Wang HL, Xu M, Sun ZH (2010). Molecular cloning, characterization and expression analysis of *PtrHOS1*, a novel gene of cold responses from trifoliolate orange [*Poncirus trifoliata* (L.) Raf.]. *Acta Physiol Plant*, 32 (2): 271~279
- Liu N, Zhong NQ, Wang GL, Li LJ, Liu LX, He YK, Xia GX (2007). Cloning and functional characterization of *PpDBF1* gene encoding a DRE-binding transcription factor from *Physcomitrella patens*. *Planta*, 226 (4): 827~838
- Liu Q, Kasuga M, Sakuma Y, Abe H, Miura S, Yamaguchi-Shinozaki K, 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 in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 10: 1391~1406
- Li X, Cheng XX, Liu J, Zeng HM, Han LB, Tang W (2010). Heterologous expression of the *Arabidopsis DREB1A/CBF3* gene enhances drought and freezing tolerance in transgenic *Lolium perenne* plants. *Plant Biotechnol Rep*, DOI 10.1007/s11816-010-0157-9
- Matsukura S, Mizoi J, Yoshida T, Todaka D, Ito Y, Maruyama Y, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (2010). Comprehensive analysis of rice DREB2-type genes that encode transcription factors involved in the expression of abiotic stress-responsive genes. *Mol Genet Genomics*, 283: 185~196
- Medina J, Bagues M, Terol J, Pérez-Alonso M, Salinas J (1999). The *Arabidopsis CBF* gene family is composed of three genes encoding AP2 domain-containing proteins whose expression is regulated by low temperature but not by abscisic acid or dehydration. *Plant Physiol*, 119: 463~469
- Miura K, Jin JB, Hasegawa PM (2007). Sumoylation, a post-translational regulatory process in plants. *Curr Opin Plant Biol*, 10: 495~502
- Nakano T, Suzuki K, Fujimura T, Shinshi H (2006). Genome-wide analysis of the *ERF* gene family in *Arabidopsis* and rice. *Plant Physiol*, 140: 411~432
- Nakashima K, Yamaguchi-Shinozaki K (2006). Regulons involved in osmotic stress-responsive and cold stress-responsive gene expression in plants. *Physiol Plant*, 126: 62~71
- Novillo F, Alonso JM, Ecker JR, Salinas J (2004). CBF2/DREB1C is a negative regulator of *CBF1/DREB1B* and *CBF3/DREB1A* expression and plays a central role in stress tolerance in *Arabidopsis*. *Natl Aca Sci*, 101 (11): 3985~3990
- Saibo JM, Tiago L, Oliveira MM (2009). Transcription factors and regulation of photosynthetic and related metabolism under environmental stresses. *Ann Bot*, 103: 609~623
- Sakuma Y, Liu Q, Dubouzet JG, Abe H, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (2002). DNA-binding specificity of the ERF/AP2 domain of *Arabidopsis* DREBs, transcription factors involved in dehydration- and cold-inducible gene expression. *Biochem Biophys Res Comm*, 290: 998~1009
- Sakuma Y, Maruyama K, Osakabe Y, Qin F, Seki M, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (2006). Functional analysis of an *Arabidopsis* transcription factor, *DREB2A*, involved in drought-responsive gene expression. *Plant Cell*, 18: 1292~1309
- Stockinger EJ, Cheng H, Skinner JS (2006). Structural organization of barley *CBF* genes coincident with QTLs for cold hardiness. In *Cold Hardiness in Plants: Molecular Genetics, Cell Biology and Physiology*. Oxford, UK: CABI Publishing: 53~63
- Stockinger EJ, Gilmour SJ, Thomashow MF (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
- Stockinger EJ, Skinner JS, Gardner KG, Francia E, Pecchioni N (2007). Expression levels of barley *Cbf* genes at the *frost resistance-H2* locus are dependent upon alleles at *Fr-H1* and *Fr-H2*. *Planta*, 51: 308~321
- Wang CT, Yang Q, Wang CT (2010a). Isolation and functional characterization of *ZmDBP2* encoding a dehydration-responsive element-binding protein in *Zea mays*. *Plant Mol Biol Rep*, 29 (1): 60~68
- Wang CT, Yang Q, Yang YM (2010b). Characterization of the *Zm-DBP4* gene encoding a CRT/DRE-binding protein responsive to drought and cold stress in maize. *Acta Physiol Plant*, 33: 575~583
- Wang ZL, An XM, Li B, Ren YY, Jiang XB, Bo WH, Zhang ZY (2008). Identification and characterization of *CBF/DREB1*-related genes in *Populus hopeiensis*. *For Stud China*, 10 (3): 143~148
- Xiong YW, Fei SZ (2006). Functional and phylogenetic analysis of a DRBE/CBF-like gene in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Planta*, 224 (4): 878~888
- Zhao JS, Ren W, Zhi DY, Wang L, Xia GM (2007). *Arabidopsis DREB1A/CBF3* bestowed transgenic tall fescue increased tolerance to drought stress. *Plant Cell Rep*, 6 (9): 1521~1528
- Zhang G, Chen M, Li L, Xu Z, Chen X, Guo J, Ma Y (2009). Overexpression of the soybean *GmERF3* gene, an AP2/ERF type transcription factor for increased tolerances to salt, drought, and diseases in transgenic tobacco. *J Exp Bot*, 60 (13): 3781~3796
- Zhou Z, Li YL (2010). Expression of *PtCBF5*, a CBF homologue gene encoding transcription activator in *Populus tomentosa*. *Sci Sil Sin*, 46 (4): 58~63