

## DREB 转录因子及其在植物抗逆中的作用

王少峡 王振英\* 彭永康  
天津师范大学生物系, 天津 300074

### Dehydration Responsive Element Binding (DREB) Transcription Activator and Its Function in Plant Tolerance to Environmental Stresses

WANG Shao-Xia, WANG Zhen-Ying\*, PENG Yong-Kang  
Department of Biology, Tianjin Normal University, Tianjin 300074

**提要** 介绍了DREB(dehydration responsive element binding)转录因子及其在植物抗逆作用中的研究进展。DREB转录因子由逆环境胁迫诱导产生后,可激活其他多达12个依赖DRE顺式作用元件的抗逆功能基因,引起脯氨酸及蔗糖含量提高,从而增强植株对多种逆境(旱、冻及盐)的抵抗性。

**关键词** DREB 转录因子; 抗逆; 基因表达

干旱、低温和土壤盐渍化是影响农业生产的严重问题。由于植物抗逆性状本身的复杂性及其与数量性状位点连锁关系的复杂性,采用传统的育种方法以获得优良品种已经十分困难<sup>[1]</sup>。因此,如何运用现代分子生物学技术,阐明植物抗逆机制,以获得抗逆性状优良的品种就显得很重要。

恶劣的自然环境——低温、干旱和高盐对植物的伤害很大。冻害可能造成植物细胞的机械伤害,引起细胞膜的膜脂相变。而干旱是一种渗透胁迫,可导致细胞失水,严重的可造成细胞膨压完全丧失,直至死亡。盐害也是一种渗透胁迫,同时还有离子毒害,它对植物的伤害有生长受抑制、光合作用下降、酶类直接受到伤害以及活性氧积累等。

众多实验先后阐明,糖醇、脯氨酸、甜菜碱等低分子量渗透调节物质的积累可以增加植物对渗透胁迫的适应和耐受力<sup>[2]</sup>。低温、脱水能诱导植物产生多种具有很高亲水性和热稳定性的胚胎发育晚期丰富蛋白(late embryogenesis abundant, LEA)<sup>[3]</sup>,可缓解渗透带来的危害<sup>[4,5]</sup>。*COR*基因(cold regulated)包括*COR6.6*、*COR47*、*COR78*、*COR15*的表达可以提高植株对冷胁迫的耐受性<sup>[6]</sup>。在一定浓度的盐和PEG环境下生长的烟草悬浮细胞中的26 kD渗调蛋白含量可占到蛋白总含量的10%~12%<sup>[7]</sup>。植物对盐害的适应还表现在:将进入体内的盐分积累于液泡中,地上部盐

分也可通过韧皮部向地下部运输等来维持地上部,特别是光合细胞中相对较低的盐分浓度等<sup>[8]</sup>。

#### 1 DREB(dehydration responsive element binding) 转录因子与抗逆性

转录因子是指那些专一性地结合于DNA特定序列上的,能激活或/和抑制其他基因转录的蛋白质。拟南芥基因组编码至少1 533种转录因子,大约占其总基因数的5.9%<sup>[9]</sup>。绝大多数转录因子可以根据它们的DNA结合域而加以分类,如AP2/EREBP(APETALA2/ethylene responsive element binding protein)转录因子专一地结合GCC-box, Myb转录因子专一地结合AtMyb域, WRKY转录因子专一地结合W-box等。在拟南芥中,3个最大的转录因子家族是AP2/EREBP、MYB-(R1)R2R3和BHLH(basic helix-loop-helix)家族,每种大约占总转录因子数的9%<sup>[9]</sup>。

植物中存在的转录因子中,有相当一部分与抗逆性有关。有些转录因子能被几种胁迫诱导,如ABA、高盐、低温、高渗、衰老都可以诱导AtMyb2转录因子<sup>[10]</sup>。对于植物抗逆转录因子来说,还有一个特点:50%以上的已知或预测在根

收稿 2003-03-27 修定 2003-09-08

资助 天津市科委重点基金课题(023804111)。

\* 通讯作者(E-mail:wangzhenying@eyou.com, Tel:022-23540057)。

部特异性表达的转录因子都能由这样或那样的胁迫所诱导<sup>[11]</sup>。Zhu等<sup>[12]</sup>采用基因芯片的研究也表明,许多根部表达的基因都与抗逆性有关。据此,我们可以得出这样的结论,即植物的抗逆性转录因子偏向在根部表达,或在根部表达的转录因子往往是与抗逆性有关的。

**1.1 AP2/EREBP转录因子家族** AP2/EREBP转录因子家族是植物所特有的转录因子家族,至少有144个成员。这个家族特点之一是家族成员都存在在一个保守的DNA结合域——AP2/EREBP域。这个域由58或59个氨基酸组成,可以形成一个 $\alpha$ -螺旋和一个3条带的反平行 $\beta$ -折叠的组分,后者可以与DNA螺旋中的碱基对相互作用<sup>[13]</sup>。含AP2/EREBP结构域的转录因子在植物中极其广泛,与多种生理生化反应的信号转导(如抗病<sup>[14]</sup>、激素(乙烯)<sup>[15]</sup>、抗逆<sup>[16~18]</sup>及抗虫<sup>[19]</sup>等)有关。AP2/EREBP转录因子家族可以根据AP2/EREBP域的数目将其分为两类:一类包括AP2、AINTEGUME、NTA和Glossy15,它们都含有两个AP2/EREBP域;另一类包括EREBPs、TINY、DREBs、AtEBP,它们都含有一个AP2/EREBP域<sup>[17]</sup>。AP2/EREBP转录因子家族中的成员能特异性地结合于核心序列为GCCGCC的GCC-box顺式作用元件上,GCC-box存在于很多乙烯诱导的编码与致病有关的基因的启动子区域<sup>[20]</sup>。但是DREB蛋白特异性地结合于含PuCCGAC为核心序列的DRE(dehydration responsive element)/C-repeat顺式作用元件上。实际上,DRE/C-repeat序列很像GCC-box,两者都以CCGNC为共同的核心序列<sup>[21]</sup>。

**1.2 DREB转录因子** DREB元件的发现是近年来植物抗逆研究方面最具突破性的进展。Liu等<sup>[17]</sup>从拟南芥中分离到5个AP2/EREBP类转录因子基因,分属两个亚家族,分别命名为DREB1A、DREB1B、DREB1C和DREB2A、DREB2B。后来发现与Stockinger等<sup>[22]</sup>分离到的CBF(C-repeat/DRE-binding factor)家族有对应关系,DREB1A即是CBF3,DREB1B即是CBF1,DREB1C即是CBF2。CBF1的蛋白质序列分析表明这个蛋白的N末端是一个核定位信号序列;AP2 DNA结合域

位于肽链的中间部分;而酸性的C末端可能是转录活性中心<sup>[22]</sup>。有证据表明CBF1、CBF2、CBF3作为一个基因簇位于拟南芥的第IV号染色体上,CBF2和CBF3分别存在于CBF1基因上游的3 kb和7 kb处。比较CBF1、CBF2、CBF3的核苷酸序列时,可以发现它们的阅读框(ORF)中没有内含子插入<sup>[23]</sup>。

Liu<sup>[17]</sup>等证明DREB1A的表达被低温胁迫强烈、快速诱导(2 h后达到峰值),DREB2A的表达被脱水或高盐胁迫诱导(10 h后达到峰值),且两者都不依赖ABA。产生的DREB转录因子可激活具有DRE顺式作用元件的一系列目的基因,如rd29A、cor15a、rd17、kin1等。这些基因表达的产物在植物抗逆反应中发挥着不同的功能,从而使得植株的抗逆性提高。已发现的DREB/CBF的调控基因至少有12种之多(表1)。同时还证明:对于诱导rd29A等基因来说,仅有DREB2A基因的表达是不够的,翻译后的修饰,比如蛋白磷酸化,它在抗逆反应中发挥作用可能是必须的。这个模式可能广泛存在于植物中,因为近来不仅在拟南芥的近缘物种油菜中,而且在远缘物种小麦、黑麦和大麦中,甚至在没有冷驯化的番茄中也找到了CBF-like转录因子<sup>[16]</sup>。表2是使用BLAST程序在基因库(GenBank)中搜索到的目前所知的所有DREB转录因子家族成员。  
(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/BLAST/>)

表1 DREB转录因子的目的基因<sup>[17,24,26]</sup>

名称	GenBank登记号	描述
rd29/Iti78/cor78	gi 285614	亲水、冷调节蛋白
cor15a	gi 2654391	冷调节蛋白
kin2/cor6.6	gi 16229	冷调节蛋白
erd10	gi 556471	LEA蛋白
kin1	gi 16349	冷诱导蛋白
rd17/cor47	gi 2627134	LEA蛋白
FL3-5A3	gi 11127594	冷冻富积蛋白
FL5-77	gi 11118330	过氧化物酶抑制子 TPX1
FL5-94	gi 11118335	烯醇化酶
FL3-27	gi 11127596	半胱氨酸蛋白酶抑制子同源物
FL-5-2122	gi 11127598	DC1.2同源物
erd4	gi 15375405	膜蛋白

Gilmour等<sup>[26]</sup>提出存在一个叫做ICE(inducer of CBF expression)的上游转录因子,它在常温下以非活性形式存在,受低温激活后的ICE因子可诱导*DREB1*基因的转录。Kanaya等<sup>[27]</sup>发现,当温度发生变化时,CBF1蛋白的高级结构也随之发生变化,蛋白质分子向两端延伸,变化的部分

包括AP2 DNA结合域。转基因*CBF1*酵母的CBF1转录因子的活性受3个关键组分——组蛋白酰基转移酶(histone acetyltransferase HAT)中的一个组分Gcn5蛋白和转录连接物(transcriptional adaptor)Ada2及Ada3影响,后三者与CBF1因子的整合可以促进CBF1结合于其目的基因启动子

表2 DREB转录因子家族

植物	GenBank登记号	描述或名称	诱导条件	PKK序列	
拟南芥	gi 3738223	DREB1A mRNA	冷冻	有	
	gi 3738225	DREB1B mRNA	冷冻	有	
	gi 3738227	DREB1C mRNA	冷冻	有	
	gi 3738229	DREB2A mRNA	高盐, 脱水	无	
	gi 3738231	DREB2B mRNA	高盐, 脱水	无	
	gi 18252972	DREB-like 转录因子 mRNA	未知	无	
	gi 2980802	CBF1-like转录因子蛋白	未知	有	
	gi 7269398	CBF1-like转录因子蛋白	未知	有	
	gi 7488219	转录调节子	未知	有	
	gi 15227980	DREB 转录因子蛋白	未知	无	
	gi 15222031	DREB 转录因子蛋白	未知	无	
	gi 15242244	DREB 转录因子蛋白	未知	有	
	油菜	gi 17352282	CBF-like 蛋白 mRNA	冷冻	有
		gi 17352284	CBF-like 蛋白 mRNA	冷冻	有
gi 5616085		DREB 蛋白 mRNA	未知	有	
gi 20303010		CBF-like 蛋白 CBF5 (CBF5) mRNA	未知	有	
gi 20303012		CBF-like 蛋白 CBF7 (CBF7) mRNA	未知	有	
gi 20303014		CBF-like 蛋白 CBF16 (CBF16) mRNA	未知	有	
gi 20303016		CBF-like 蛋白 CBF17 (CBF17) mRNA	未知	有	
甜樱桃	gi 23495458	DREB1-like 转录因子蛋白	未知	有	
	gi 23495460	DREB1-like 转录因子蛋白	未知	有	
	gi 23495462	DREB1-like 转录因子蛋白	未知	有	
烟草	gi 3065895	TSI1	高盐, 乙烯磷, 水杨酸	无	
番茄	gi 18535579	转录因子 CBF1 mRNA	冷冻	有	
黑麦	gi 17148646	CBF-like 蛋白 mRNA	冷冻	有	
	gi 17148648	CBF-like 蛋白 mRNA	冷冻	有	
	gi 17148650	CBF-like 蛋白 mRNA	冷冻	有	
小麦	gi 17226800	CBF-like 因子 mRNA	冷冻	有	
大麦	gi 12658318	CBF1-like 蛋白 CBF1 mRNA	未知	有	
	gi 12658321	CBF3-like蛋白	未知	有	
	gi 20152902	CRT/DRE 结合因子 2 mRNA	未知	有	
	gi 19071242	CRT/DRE 结合因子 1 mRNA	冷冻	有	
	gi 12581488	CRT/DRE 结合因子(CBF) mRNA	未知	有	
	水稻	gi 12581491	CRT/DRE 结合因子(CBF) mRNA	未知	有
		gi 22594972	编码 DRE 结合蛋白 1B mRNA	未知	有
gi 22594970		DRE 结合蛋白 2 mRNA	未知	无	
gi 22594968		DRE 结合蛋白 1A mRNA	未知	有	
gi 6983877		类 DREB1A mRNA	未知	有	
gi 19172021		编码抗干旱蛋白 mRNA	未知	有	
玉米		gi 21908033	DRE 结合蛋白 2 (dbf2) mRNA	脱水, 高盐, A B A	无
	gi 21908035	DRE 结合蛋白 1 (dbf1) mRNA	未知	无	

上。在拟南芥中可能也存在相似的机制,因为在拟南芥中找到了 *GCN5* 的一个同源基因和 *ADA2* 的两个同源基因<sup>[25]</sup>。Knight 等<sup>[28]</sup>发现在称为 *sfr6* (sensitive to freezing) 基因缺失的拟南芥中,对低温反应的 CBF1、2、3 积累水平没有降低,但是多个 CRT/DRE 调控基因的转录在 *sfr6* 植株的冷驯化中没有积累到正常水平。这就证明 SFR6 蛋白在 CBF 转录和 CBF 调控目的基因的诱导之间可能发挥着某种作用。

DREB 转录因子在抗逆作用中的功能肯定还不止于诱导其目的基因,因为组成型表达的 *CBF3* 转基因拟南芥还能引起脯氨酸和糖类的积累<sup>[29]</sup>。在 *CBF3* 转基因植株中,脯氨酸合成的关键酶——吡咯 5 羧化合成酶 ( $\Delta$ -pyrroline-5-carboxylate synthase, P5CS) 的活性比非转基因植株提高 4 倍。P5CS 基因的启动子中并没有 DRE 顺式作用元件,看来 CBF3 因子或许是通过直接结合于 P5CS 基因启动子上并克服 P5CS 的一个抑制子 ESKIM01 (ESK1) 的抑制而使 P5CS 得以表达的,也有可能是通过诱导其他下游蛋白的表达,由这个下游蛋白来解除 ESK1 的抑制。奇怪的是,植物中决定蔗糖含量的两个关键酶——蔗糖磷酸合成酶 (sucrose phosphate synthetase, SPS) 和蔗糖合成酶 (sucrose synthetase, SuSy) 的含量在 *CBF3* 转基因植株中与非转基因植株相比并没有变化。这表明 CBF3 对糖含量的影响并非是通过改变 SPS 或 SuSy 基因的表达,其具体机制还有待研究。

DREB 因子对一系列抗逆功能基因的转录以及对脯氨酸和糖含量的促进作用说明 DREB 因子在植物抗逆反应中起着重要作用。这也给人们一个启示:与导入或改良个别功能基因来提高某种抗性的传统方法相比,在提高作物对环境胁迫抗性的分子育种中,改良或增加一个关键的转录因子的调控能力可以提高植株多方面的抗逆性(抗旱、抗冻及抗盐)<sup>[30]</sup>。但使用组成型的强启动子 35S CaMV 的 *DREB1A* 转基因时,拟南芥会呈现出生长阻碍、倒伏、结实少等不利性状。这可能是非胁迫条件下 DREB1A 蛋白控制的胁迫诱导基因超表达引起的<sup>[17, 18]</sup>。解决这个问题的办法有

两个:(1)转化那些需要翻译后修饰的转录因子基因。比如,与未作处理的植株相比,在非胁迫条件下 35S: DREB2A 植株只表现出轻微的生长阻碍,而在胁迫条件下,则有较高的存活率;(2)使用胁迫诱导型的启动子。如使用 *rd29A* 启动子的 *DREB1A* 转基因时,拟南芥的不利性状会大大减少<sup>[18]</sup>。

新近通过对小麦、黑麦及油菜中分离到的 CBF-like 转录因子的研究,人们注意到一个特征:在这些 CBF-like 转录因子中紧挨着 AP2/ERE B P 域的两侧,其上游存在 P K K / R P H G R x K F x E T R H P 保守序列,其下游存在 DSAWR 保守序列<sup>[16]</sup>。考察所有已知的 DREB 转录因子的序列,发现所有冷诱导的 DREB1 亚家族成员都有这两个保守序列,而所有高盐和干旱诱导的 DREB2 亚家族成员则无。这是非常独特的特征,因为在拟南芥中的 140 多个 AP2/ERE B P 类转录因子中,只有属于 DREB1 亚家族的 7 个序列的 AP2/ERE B P 结构域两侧发现有这两个保守的“标志”序列。这两个序列在 DREB1 亚家族成员中的保守性说明它在植物抗低温反应中能发挥重要的机能作用。PKK/RPHGRxKFxETRHP 很像核转运信号<sup>[31]</sup>,它可能涉及蛋白的转运,符合 Stockinger 等<sup>[22]</sup>的猜测。这两段序列肯定不是 DNA 结合域,因为 DREB2A、DREB2B 中并不含有这两段序列。Liu 等<sup>[17]</sup>按照诱导条件,将 DREB 家族分为两个亚家族: DREB1 和 DREB2, PKK/DSA 保守序列的发现和 DREB 转录因子家族成员之间多序列对比 (<http://www.ebi.ac.uk/clustalw/>) 所得出的分子进化树更加证明了它们的真实存在。如图 1 所示, DREB 家族成员之间的同源性正好符合亚家族原则和物种亲缘关系原则。这些保守序列的存在为设计引物以克隆家族其它新成员提供了有利条件。我们实验室用特异引物做 RT-PCR,已从受冷胁迫的黑麦 RNA 中扩增出一条长 430 bp 的 cDNA 片段,而未受冷胁迫的则无,经克隆测序和对比后发现与国外发表的黑麦 DREB 转录因子基因序列 (gi|17148646) 有 94% 的同源性。我们还使用兼并引物从簇毛麦的基因组中扩增出一条长 750 bp 的片段,目前正在

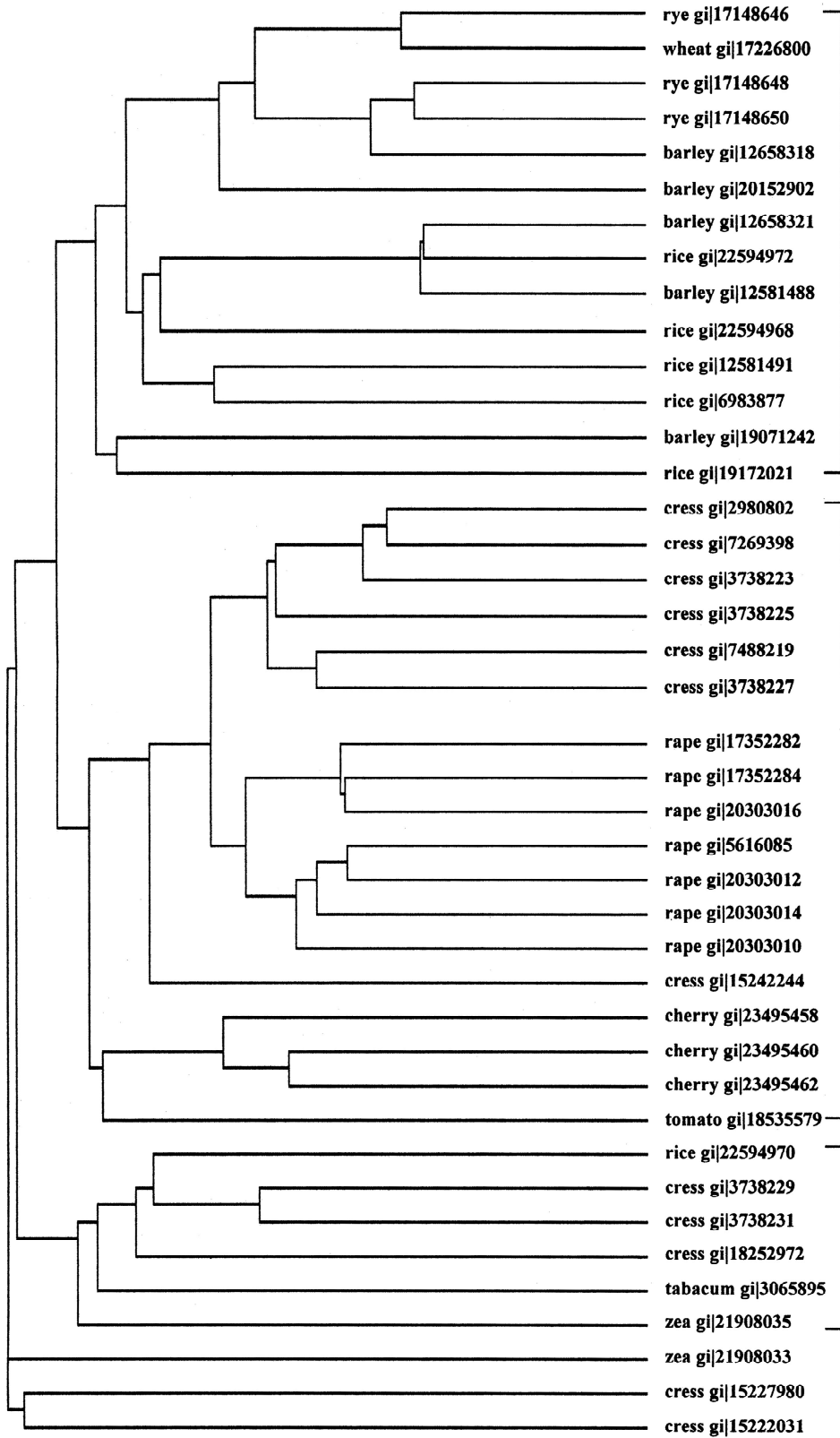


图1 DREB家族成员的多序列对比

除个别例外, DREB 家族的成员可根据亚家族原则和物种亲缘原则分为三大群: 第一群是物种上属于禾本科的 DREB1 亚家族成员, 都含有 PKK/DSA 保守序列; 第二群是物种上属于十字花科的 DREB1 亚家族成员, 也都含有 PKK/DSA 保守序列; 第三群是所有的 DREB2 亚家族成员, 均不含有 PKK/DSA 保守序列。

克隆测序中(待发表资料)。

## 2 植物中的转录因子与抗逆性

在植物抗逆(干旱、低温和高盐)作用中可能有4条信号传递途径<sup>[32]</sup>。依赖ABA的途径I需要转录因子如MYC、MYB、bZIP的合成,它们作为反式作用元件启动相应的目的基因的表达。例如在拟南芥中,MYC同源物rd22BP1转录因子受干旱和高盐诱导产生后,可以结合到干旱诱导基因rd22启动子区域中的一段67 bp长的区域上,并被激活<sup>[10]</sup>。另一条是依赖ABA的途径II,与途径I相似,但不需要蛋白质的合成。例如,ABA可以活化b-ZIP类蛋白EmBP-1,后者可以激活具有ABRE(ABA responsive element, PyACGTGGC)顺式作用元件的小麦Em基因<sup>[33]</sup>。途径I中的bZIP基因不同于途径II中的,其结合的DNA区域也不同于ABRE元件。另外两条途径(III、IV)不依赖ABA,途径IV即是上面已述及的DREB途径,途径III中的各个因子还不明了。

这些途径中都存在着胁迫信号感知和转导,转录调控和功能基因表达的过程,各种反式作用元件(转录因子)在这些过程中处于中心位置,起承上启下的作用:感知细胞胁迫转导信号,激活后,转而激活众多依赖于相应顺式作用元件的功能基因。

这4条信号转导途径是相互交叉的。从转录因子层面来说,同一种胁迫可能会同时激活多条途径(多个转录因子);而同一转录因子也可能由多种胁迫激活。从功能基因层面来说,同一转录因子可能会同时激活多种功能基因;而同一功能基因也可能由多个转录因子激活,因为它的启动子区域可能存在不止一种顺式作用元件,例如抗逆功能基因RD29A同时具有DRE元件和ABRE元件<sup>[20]</sup>。干旱、低温和高盐对植物有相似的伤害过程,抗逆信号转导途径的交叉性可能是植物对此相似的生理生化变化的一种适应。

## 3 结语

DREB转录因子在植物的抗逆作用中起关键作用,它可以激活一系列的抗逆功能基因的表达,并能提高脯氨酸和蔗糖含量,从而综合提高植株的抗逆性。但在DREB转基因植株研究领域还有许多亟待探讨的问题,需要进一步探究

DREB转录因子的作用范围及其机制之后方能解决。另外,亦需深入研究植物抗逆过程中处于与DREB因子相似地位的其它反式作用元件是否也有相似的功能。

## 参考文献

- 1 Foolad MR, LP Zhang, Lin GY. Identification and validation of QTLs for salt tolerance during vegetative growth in tomato by selective genotyping. *Genome*, 2001, 44:444~454
- 2 Yancey PH. Living with water stress: evolution of osmolyte system. *Science*, 1982, 217:1214~1222
- 3 Hughes MA, Dunn MA. The molecular biology of plant acclimation to low temperature. *J Exp Bot*, 1996, 47:291~305
- 4 Ingram J, Bartels D. The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1996, 47:377~403
- 5 张林生, 赵文明. LAE蛋白与植物的抗逆性. *植物生理学通讯*, 2003, 39(1): 61~66
- 6 Jaglo-Ottosen KR, Gilmour SJ, Zarka DG et al. *Arabidopsis* CBF1 overexpression induces COR genes and enhances freezing tolerance. *Science*, 1998, 280:104~106
- 7 Staples RL, Sacher RF. Changes of electrophoretic protein patterns of tobacco adapted to NaCl and PEG. In: Ahmad R (ed). *Prospects for Biosaline Research Proc US-pak Biosaline. Pakistan: Res Workshop*, 1986. 41
- 8 刘友良, 汪良驹. 植物对盐胁迫的反应和耐盐性. 见: 余叔文, 汤章城主编. *植物生理与分子生物学*. 北京: 科学出版社, 2001. 752~767
- 9 Riechmann JL, Heard J, Martin G et al. *Arabidopsis* transcriptional factors: genome-wide comparative analysis among eukaryotes. *Science*, 2000, 290:2105~2109
- 10 Abe H, Yamaguchi-Shinozaki K, Urao T et al. Role of *Arabidopsis* MYC and MYB homologs in drought- and abscisic acid-regulated gene expression. *Plant Cell*, 1997, 9(10):1859~1868
- 11 Chen W, Provart NJ, Glazebrook J et al. Expression profile matrix of *Arabidopsis* transcription factor genes suggests their putative functions in response to environmental stresses. *Plant Cell*, 2002, 14:559~574
- 12 Zhu T, Budworth P, Han B et al. Toward elucidating the global gene expression patterns of developing *Arabidopsis*: Parallel analysis of 8300 genes by high-density oligonucleotide probe array. *Plant Physiol Biochem*, 2001, 39:221~242
- 13 Atlén MD, Yamasaki K, Ohme-Takagi M et al. A novel mode of DNA recognition by a beta-sheet revealed by the solution structure of the GCC-box binding domain in complex with DNA. *EMBO J*, 1998, 17:5484
- 14 Klucher KM, Chow H, Reiser L et al. The AINTEGUMENTA

- gene of *Arabidopsis* required for ovule and female gametophyte development is related to the floral homeotic gene APETALA2. *Plant Cell*, 1996, 8:137~153
- 15 Leubner-Metzger G, Petruzzelli L, Waldvogel R et al. 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*, 1998, 38:785~795
- 16 Jaglo KR, Kleff S, Amundsen KL et al. 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*, 2001, 127:910~917
- 17 Liu Q, Kasuga M, Sakuma Y et al. 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*, 1998, 10:1391~1406
- 18 Kasuga M, Liu Q, Miura S et al. Improving plant drought, salt, and freezing tolerance by gene transfer of a single stress-inducible transcription factor. *Nature Biotechnol*, 1999, 17:287~292
- 19 Park JM, Park CJ, Lee SB et al. Overexpression of the tobacco *Tsi1* gene encoding an EREBP/AP2-type transcription factor enhances resistance against pathogen attack and osmotic stress in tobacco. *Plant Cell*, 2001, 13:1035~1046
- 20 Omhe-Takagi M, Shinshi H. Ethylene-inducible DNA binding proteins that interact with an ethylene-responsive element. *Plant Cell*, 1995, 7:173~182
- 21 Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. A novel cis-acting element in an *Arabidopsis* gene is involved in responsiveness to drought, low-temperature, or high-salt stress. *Plant Cell*, 1994, 6:251~264
- 22 Stockinger EJ, Gilmour SJ, Thomashow MF. *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*, 1997, 94:1035~1040
- 23 Medina J, Bagues M, Terol J et al. The *Arabidopsis* CBF gene family is composed of the genes encoding AP2 domain-containing proteins whose expression is regulated by low temperature but not by abscisic acid or dehydration. *Plant Physiol*, 1999, 119:463~469
- 24 Seki M, Narusaka M, Abe H et al. Monitoring the expression pattern of 1300 *Arabidopsis* genes under drought and cold stresses by using a full length cDNA microarray. *Plant Cell*, 2001, 13:61~72
- 25 Stocking EJ, Yaopan Mao, Regier MK et al. Transcriptional adaptor and histone acetyltransferase proteins in *Arabidopsis* and their interactions with CBF1, a transcriptional activator involved in cold-regulated gene expression. *Nucleic Acids Res*, 2001, 29:1524~1533
- 26 Gilmour SJ, Zarka DG, Stockinger EJ et al. Low temperature regulation of the *Arabidopsis* CBF family of AP2 transcriptional activators as an early step in cold-induced COR gene expression. *Plant J*, 1998, 16:433~442
- 27 Kanaya EK, Nakajima N, Morikawa K et al. Characterization of the transcriptional activator CBF1 from *Arabidopsis thaliana*. Evidence for cold denaturation in regions outside of the DNA binding domain. *J Biol Chem*, 1999, 274:16068~16076
- 28 Knight H, Veale EL, Warren GJ et al. The *sfr6* mutation in *Arabidopsis* suppresses low-temperature induction of genes dependent on the CRT/DRE sequence motif. *Plant Cell*, 1999, 11:875~886
- 29 Gilmour SJ, Sebolt AM, Salazar MP et al. Overexpression of the *Arabidopsis* CBF3 transcriptional activator mimics multiple biochemical changes associated with cold acclimation. *Plant Physiol*, 2000, 124:1854~1865
- 30 刘强, 赵南明, Yamaguchi-Shinozaki K et al. DREB转录因子在提高植物抗逆性中的作用. *科学通报*, 2000, 45(1): 11~16
- 31 Smith HM, Raikhel NV. Protein targeting to the nuclear pore. What can we learn from plants? *Plant Physiol*, 1999, 119:1157~1164
- 32 Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Gene expression and signal transduction in water-stress response. *Plant Physiol*, 1997, 115:327~334
- 33 Ingram J, Bartel D. The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1996, 47:377~403