

植物应答干旱胁迫的基因表达调控

胡守景^{1,2}, 张治礼^{1,2,3}, 黄荣峰⁴

(1. 中国热带农业科学院热带生物技术研究所, 海口 571101; 2. 海南大学园林园艺学院, 海南 儋州 571737;
3. 海南省农业科学院, 海口 571000; 4. 中国农业科学院生物技术研究所, 北京 100081)

摘要:综述了植物应答干旱胁迫的基因表达调控研究及干旱基因工程方面的研究进展。干旱是植物生长发育过程中经常遇到的最严重的非生物胁迫之一。当植物遭遇干旱逆境时,细胞迅速感知外界信号,通过信号转导进而激活许多干旱胁迫应答基因的表达,在植物体内产生大量的特异蛋白,协同调节植物生理生化以及代谢的变化,从而提高植物对干旱的耐性。

关键词:干旱;ABA 依赖/非依赖途径;相互作用

中图分类号:Q756 **文献标识码:**A **文章编号:**1008-0864(2008)04-0001-06

Regulation of Gene Expression Involved in Plant Response to Drought

HU Shou-jing^{1,2}, ZHANG Zhi-li^{1,2,3}, HUANG Rong-feng⁴

(1. Institute of Tropical Bioscience and Biotechnology, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou 571101;
2. Horticulture Department of Hainan University, Hainan Danzhou 571737; 3. Hainan Academy of Agricultural Sciences, Haikou 571000; 4. Biotechnology Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: This paper mainly reviewed regulation of gene expression involved in response to drought and genetic engineering of drought tolerant crops. Drought is one of the most severe abiotic stresses in plant growth and development. The major events of plant response to drought stress are perception and transduction of the stress signals through signaling components, resulting in activation of a large number of stress-related genes and synthesis of diverse functional proteins that coordinately regulate various physiological and metabolic responses.

Key words: drought ABA-dependent/independent pathway; interaction

植物在整个生长发育过程中,经常会受到干旱、盐渍、低温、病虫害等各种生物及非生物胁迫的影响。其中水分胁迫是各种胁迫环境中最普遍的逆境影响因子之一,其对作物产量的影响在非生物胁迫中居于首位,仅次于生物胁迫即病虫害所造成的损失。在干旱环境下,植物会因根部对叶片水分供应减少而使叶片膨压下降,进而使植物遭受脱水胁迫。

为最大限度地减轻干旱胁迫所造成的伤害,植物在细胞形态与结构性状、基因表达、生理生化代谢等都发生适应性变化,而且植物经过长期与环境互作和进化过程,在生长习性、形态结构和生理生化等方面形成了对水胁迫的各种应对对策^[1]。如植物通过株形变小、根系发达、根冠比

高、气孔下陷、气孔关闭、蒸腾面积减少等形态结构的改变来降低脱水,以维持正常的生长发育。植物也可以通过细胞内的生理生化变化提高对干旱胁迫的耐性,如产生渗透调节物质脯氨酸、甜菜碱、渗透素以及增加抗氧化能力等。另外,当植物遭遇干旱时,许多干旱胁迫应答基因被诱导表达,在植物体内产生大量的特异蛋白,协同调节植物生理生化以及代谢的变化,从而适应外部逆境,提高植物对干旱的耐性。任何复杂的遗传机制都是通过相关基因的表达来实现的,其中转录水平的调控是关键。目前,剖析转录因子基因在植物逆境胁迫,特别是干旱应答中的调控作用已成为分子生物学和作物抗旱基因工程研究的前沿。随着拟南芥、水稻等植物基因组测序的完成,植物基因

收稿日期:2008-01-31;修回日期:2008-05-25

基金项目:国家自然科学基金重点项目(30730060)和国家杰出青年基金项目(30525034)资助。

作者简介:胡守景,硕士研究生,主要从事植物抗逆分子生物学研究。通讯作者:黄荣峰,研究员,博士生导师,主要从事植物抗逆分子生物学研究。Tel:010-62139060;E-mail:rfhuang@caas.net.cn

的研究已经进入了功能基因组时代,即不仅要对基因结构与功能进行研究,而且还要对植物基因的时空表达及其表达调控网络进行系统研究,为作物转基因应用提供理论基础。本文重点对植物应答干旱胁迫的基因表达调控及基因工程方面的研究进展进行综述。

1 干旱胁迫应答基因及其蛋白

植物的生长发育和对逆境的诱导反应涉及到复杂的基因表达调控网络。植物受到干旱胁迫后,细胞迅速感知外界信号,通过一系列复杂的信号转导并激活特定转录调控因子,再通过与特定的顺式作用元件结合,进而调控目标基因的转录表达,最终提高植物的耐旱性。

根据响应时间的不同,干旱应答基因至少可以分为两种不同的表达类型。一类在受到胁迫时基因表达是快速、瞬时的,在几小时内达到最大值,然后下降。这些基因大部分编码调控蛋白因子,比如锌指蛋白、SOS2 类似蛋白激酶 PKS5、转录因子 bHLH、DREB1A、DREB2A 以及生长因子类似蛋白 RAP2 等。另一类胁迫诱导基因的表达是缓慢的,在胁迫处理后 10 h 内逐渐增强。这些基因大部分编码功能蛋白,如 LEA 蛋白、脱毒酶、渗透保护合成酶等。这些胁迫诱导基因及其相关转录因子,协同或各自独立地组成植物的基因调控网络,不仅在初级胁迫反应中起作用,而且在植物后期胁迫耐性过程中也发挥重要作用。

2 干旱胁迫应答基因调控网络

直接或间接参与植物体内干旱信号转导、干旱胁迫响应的基因及其互作调控构成了干旱胁迫应答的基因调控网络,目前通常分为脱落酸(ABA)依赖和非依赖两大调控网络^[2]。

2.1 干旱胁迫应答的 ABA 依赖途径

干旱可以激发 ABA 的产生,进而引起气孔关闭,诱导相应的干旱胁迫基因表达;外源 ABA 处理也可以诱导一些干旱诱导基因的表达。

2.2.1 ABRE ABRE 的是 ABA 应答基因的一种主要的顺式作用元件,通过 ABRE 作用的 ABA 依赖途径也是干旱胁迫应答的主要途径之一。

但单拷贝的 ABRE 不足以调控 ABA 应答基

因的表达,如 ABRE 需要与耦合元件 CE1 和 CE3 组成 ABA 应答复合体,才能调控相应基因如小麦 *HVA1* 和 *HVA22* 基因的表达^[3,4]。拟南芥干旱诱导基因 *RD29B* 具有两个 ABRE 元件,是调控 ABA 应答基因表达的重要顺式作用元件^[5]。

AREB/ABF 是可以与 ABRE 结合的 bZIP 类转录因子,可激活干旱胁迫下的 ABA 依赖基因的表达^[6]。许多 AREB/ABF 蛋白的表达具有组织特异性。如拟南芥 *AREB1/ABF2*、*AREB2/ABF4* 和 *ABF3* 主要在脱水的营养组织中表达,并参与其内部 ABA 信号的转导^[5,6]。磷酸化和脱磷酸化在 ABA 介导的 AREB/ABF 蛋白的激活中具有重要作用。在拟南芥 ABA 缺陷突变体 *aba2* 和 ABA 不敏感突变体 *abi1* 中,AREB/ABF 蛋白活性降低,而在 ABA 超敏突变体 *eral* 中活性增强,说明 AREB/ABF 蛋白需要 ABA 介导的翻译后修饰才能被激活^[5]。

ABA 也依赖蛋白激酶的作用,如 SNF1 相关激酶可能通过磷酸化激活 AREB/ABF 蛋白^[7]。过表达 *ABF3* 或 *ABF4* 的转基因拟南芥对 ABA 超敏感,呼吸速率降低,许多 ABA 应答基因(如 *RD29B*、*ICK1*、*ABI1*)表达增强,耐旱性提高^[8]。在没有外源 ABA 情况下,带有多位点突变的磷酸化形式的 AREB 转基因植物,也可诱导 ABA 应答基因的表达^[9,10]。表明由点突变引起的转录因子的组成型活性形式有助于转基因植物干旱耐性的增强。AREB1 和 AREB2 需要 ABA 才能达到最大活性,且 AREB1 是葡萄糖信号转导的重要组成部分,过表达 AREB1 可提高植物干旱胁迫耐性^[11]。

2.1.2 其他 ABA 依赖基因顺式作用元件 除 ABRE 外,还存在许多其他 ABA 依赖基因的顺式作用元件。如干旱诱导基因 *RD22* 的表达依赖于 ABA,但它的启动子区并没有 ABRE 顺式作用元件。研究表明,转录因子 AtMYC (*RD22BP1*) 和 AtMYB2 可以与 *RD22* 启动子区的顺式作用元件 MYBR 和 MYCR 结合,协同激活 *RD22* 基因^[12,13]。这两类蛋白质是伴随内源 ABA 积累合成的,表明这两类蛋白质可能在胁迫反应的晚期起作用。微阵列分析发现了 MYC/MYB 蛋白的靶基因有醇脱氢酶基因、ABA/茉莉素(JA)诱导基因等^[13]。对拟南芥 AtMYC2 的遗传分析表明,它是蓝光介导的光形态建成生长的负调控因子。AtMYC2 蛋白可能是 ABA、JA 和光信号转导的共同转录因

子。同时过表达 *AtMYC2* 和 *AtMYB2* 基因不仅能引起转基因植物 ABA 超敏表型,也能提高其渗透胁迫耐性^[13]。

NAC(NAM、ATAF 和 CUC)蛋白是一类植物特异性的转录因子。研究发现一些 NAC 基因如 *AtNAC072* (*RD26*)、*AtNAC019*、*AtNAC055* 参与了干旱胁迫应答^[14]。*RD26* 基因能被干旱、高盐、高温、ABA、JA、病害诱导^[15],其编码蛋白质定位于细胞核,具有转录活性。过表达 *RD26* 的转基因株系对 ABA 超敏感,ABA 诱导基因和干旱胁迫诱导基因的表达被上调,而 *RD26* 基因的表达被抑制的转基因株系表现恰恰相反,说明这些基因启动子区存在 NAC 蛋白结合位点 NACR。研究发现典型的 ABA 诱导基因,比如 *LEA*、*RD*、*ERD*、*COR*、*KIN* 等并非 *RD26* 的靶基因,而许多 JA 诱导的基因却是 *RD26* 的靶基因,这表明在干旱或伤害胁迫应答中,*RD26* 在 ABA 和 JA 信号转导的交叉对话中具有重要的介导作用。微阵列分析表明,*RD26* 可能参与了伤害相关基因的表达。另外,大规模转录组分析发现 *RD26* 蛋白调控的基因还参与了 ROS 的脱毒过程、病害防御过程和植物衰老过程。这表明 *RD26* 蛋白可能在植物病害防御、衰老、ABA 信号转导等不同途径的交叉点发挥作用。

CBF/DREB1 是冷驯化信号转导途径中基因调控的转录激活子,能被低温胁迫瞬时迅速诱导,但不能被干旱诱导^[16]。研究发现 *DREB1D/CBF4* 能被干旱诱导,却不能被低温诱导。过表达 *CBF4* 与过表达 *CBF/DREB1* 都可以提高转基因植物体内含有 CRT/DRE 顺式作用元件的与干旱、低温适应相关的基因的表达,提高转基因植物对干旱和低温的耐受性^[16,17]。由于干旱和冻害对植物具有相似的生理效应,而且 *CBF4* 蛋白与 *CBF/DREB1* 在序列和结构上具有相似性,因此推测植物对干旱和低温的应答源于共同的 CBF-like 转录因子。

2.2 干旱胁迫应答的 ABA 非依赖途径

部分干旱胁迫应答基因对 ABA 处理无反应,表明植物体内存在 ABA 非依赖途径的基因调控网络。目前已经发现了两个参与干旱应答的 ABA 非依赖的顺式作用元件,即 DRE/CRT 和 ZFHDR。

DREB2 是 AP2/ERF 家族转录因子,可与

DRE/CRT 结合,并含有保守的 DNA 结合元件 A/GCCGAC。在正常生长条件下,DREB2 蛋白表达,但不能激活下游胁迫应答基因,当被脱水胁迫诱导后,可能激活参与干旱胁迫耐性的其他基因。但过表达 *DREB2* 基因并不能提高转基因植物胁迫耐受性,表明 DREB2 蛋白需要翻译后激活才能起作用^[16]。研究发现,DREB2A 的中心区存在一个负调控域,删除该负调控域后可得到组成型活性形式 DREB2A(DREB2A-CA),可以调控许多脱水胁迫诱导基因,并显著提高转基因拟南芥干旱胁迫的耐受性^[18]。*ZmDREB2A* 是在玉米中克隆得到的 DREB 类型转录因子的同源基因,能被低温、脱水、高盐和热激等胁迫诱导。与拟南芥中 *DREB2A* 不同的是,*ZmDREB2A* 有两种不同的转录形式,只有一种转录形式的 *ZmDREB2A* 能被胁迫显著诱导。与拟南芥原生质体内 *DREB2A* 相比,*ZmDREB2A* 蛋白具有较高的转录活性,这表明 *ZmDREB2A* 并不一定需要蛋白修饰才具有活性。微阵列分析发现 *ZmDREB2A* 作用的靶基因除编码 *LEA* 蛋白的基因外,还有许多与热激和脱毒相关的基因。过表达 *ZmDREB2A* 能增强转基因植物的耐旱和耐热性。表明 *ZmDREB2A* 蛋白可能具有介导干旱胁迫和热胁迫应答基因表达的双重功能^[19]。

ERD1 是编码 Clp 蛋白酶调控亚基 ClpD 的基因,该基因能被脱水胁迫诱导,在植物自然衰老和黑暗诱导的衰老过程中也能被上调。对转 *ERD1* 基因植物的 *ERD1* 基因启动子区进行分析,发现 *ERD1* 启动子区不仅包含有 ABA 非依赖胁迫应答基因的顺式元件—14-bp *rps1*-like 序列(CACTA-AATTGTCAC),也包含可与 NAC 蛋白结合的衰老激活表达基因的顺式元件—*MYC*-like 序列(CAT-GTG)^[14]。前者可与 ZFHD 蛋白(zinc-finger homeodomain)结合,且 ZFHD1 蛋白在脱水胁迫应答中是一个转录激活子。*ANAC019*、*ANAC055* 或 *ANAC072* 是编码 NAC 蛋白的基因,可与 *MYC*-like 结合,过表达转基因植物中的这些基因可提高其对干旱胁迫的耐受性,增强许多干旱应答基因的表达,但对 *ERD1* 的表达没有影响。同时过表达 *NAC* 和 *ZFHD* 的转基因拟南芥在正常生长条件下 *ERD1* 的表达会增强,表明两种顺式元件对 *ERD1* 的表达都是必要的^[14]。而 NAC 蛋白作为转录激活子既可与 ZFHD 蛋白协同发挥作用,也

可单独参与干旱胁迫应答。

3 干旱信号转导与其他胁迫信号转导途径之间的相互作用

植物对干旱的应答是不同信号转导途径互作形成的复杂网络综合调控的结果。干旱不仅调控植物体内干旱信号转导途径,还直接或间接地调控了许多其他途径。植物不同胁迫信号转导途径之间,既相互独立,又紧密联系,它们共同组成了植物逆境胁迫应答网络,在植物的逆境适应性方面发挥重要的作用。

目前,国内外以模式植物拟南芥和水稻为材料对抗逆反应相关基因的表达特性与功能开展了大量的研究。基因组测序结果分析表明,拟南芥和水稻基因组中分别有 2 304 个和 2 516 个转录因子基因^[20]。水稻中有 186 个转录因子基因受到干旱或高盐的诱导,这些转录因子分别属于 ERF (ethylene responsive factors)、bHLH、MYB、HB、NAC、MADS、bZIP、WRKY 和 HSF 转录因子家族。从拟南芥 7 000 个 cDNA 基因中已经鉴定出 299 个干旱诱导基因,其中有 54 个可以受到低温诱导,213 个受到高盐诱导,245 个受到 ABA 诱导^[21,22]。一半以上的干旱诱导基因可以分别被低温、高盐或 ABA 诱导,这说明低温、干旱、高盐和 ABA 应答途径之间存在着复杂的相互作用。与在拟南芥干旱、高盐应答中观察到的情况相一致,在水稻的约 1 700 个独立的、受干旱、高盐和低温胁迫诱导的基因中,有 73 个基因受到 3 种胁迫的诱导,约 40% 的干旱或高盐诱导基因能被低温胁迫所诱导,超过 98% 的高盐诱导基因和 100% 的 ABA 诱导基因响应干旱胁迫^[23]。这说明,干旱、高盐及低温和 ABA 信号转导途径之间存在着共同的调控系统和重要的结点。对拟南芥和水稻胁迫诱导基因的比较分析发现,两套基因组在分子水平上对胁迫应答具有极大的相似性。水稻中发现的 73 个胁迫诱导基因,在拟南芥中找到了其中的 51 个,且功能非常相似^[23]。尽管两种植物早在一百万年前就已经产生了进化上的分歧,但这些研究结果却进一步确认了水稻与拟南芥具有相似的胁迫诱导基因调控网络。

研究发现,干旱信号转导与热激信号转导之间也存在一定的联系。如 DREB2A 不仅能被干

旱胁迫诱导,它本身也可以被热激胁迫瞬时快速诱导。在 DREB2A 调控的 483 个基因中有 110 个是热胁迫应答基因,这表明 DREB2A 蛋白可能在干旱和热激胁迫应答相互作用中发挥重要的作用^[24]。应用基因工程技术也证实了干旱和热激胁迫应答基因网络之间的相互作用,如过量表达热激蛋白 sHSP17.7 可以提高转基因水稻对严重干旱(土壤水势低至 -15.02 MPa)的耐受性^[25],过表达 DREB2A 的转基因拟南芥不仅诱导干旱、高盐应答基因的表达,也可以诱导热激胁迫相关基因的表达(如 *HsfA3*),使转基因植株的高温耐受性显著提高^[24]。

干旱不仅与高盐、热激等非生物胁迫信号转导之间存在相互作用,而且与生物胁迫之间也存在着重要的交结点。如干旱处理能明显提高水稻对稻瘟病的敏感性^[26]。当植物受到病害侵染或干旱胁迫时,内源 ABA 水平升高,研究发现,ABA 参与引发了胼胝质的积累从而可提高植物的抗病性^[27]。AtMYC2 是 ABA 介导的干旱信号转导的一个转录激活子。它不仅正调控许多参与 JA 介导的伤害应答基因,还负调控许多 JA/乙烯介导的病害防御基因的表达。AtMYC2 和 JIN1 (jasmonate-insensitive 1 基因)是等位基因^[28],其功能缺失可以引起 ABA 应答基因表达水平的下降,而 JA/乙烯调控的防御应答基因表达增强则可以提高植株对各种真菌病害的抗性^[13]。由此可以推测认为,AtMYC2 可能是生物胁迫应答和非生物胁迫应答中激素信号转导途径相互作用的关键调节因子。OsNAC6 能被低温、干旱、高盐等非生物胁迫诱导,也能被创伤和病害等生物胁迫以及 ABA、JA 诱导。这表明 OsNAC6 可能同时参与了生物与非生物胁迫应答^[29]。

4 干旱相关基因工程研究

目前利用基因工程技术提高植物对干旱的耐受性主要有以下几个途径:一是利用转基因技术提高植株体内的相容性溶质浓度;二是应用 ABA 生物合成及氧化过程中的关键酶基因及其调控基因;三是通过导入干旱胁迫应答转录因子、蛋白激酶等。

植株体内的相容性溶质,包括氨基酸(脯氨酸等)、四胺或其他胺(氨基乙酸甜菜碱、多胺等)以及许多糖、糖醇(如:甘露醇、海藻糖、肌醇半乳

糖苷、棉子糖)等,运用遗传转化方法导入的相应基因可以提高这些相容性溶质的浓度从而提高植物对包括干旱胁迫在内的非生物胁迫的耐受性。如在烟草中过量表达脯氨酸合成酶基因可以促进干旱胁迫下植物的生长;过量表达编码肌醇半乳糖苷合成酶的基因 *GolS* 可以显著提高转基因拟南芥对干旱胁迫的耐受性;过量表达 *OsLEA3-1* 可以提高转基因水稻在大田环境下对干旱胁迫的耐受性^[30]。

植物干旱胁迫应答基因网络包含许多转录因子、ABA 生物合成的关键酶和蛋白激酶。通过基因工程技术影响这些基因的表达可以达到提高植物干旱胁迫耐受性的目的,这种研究思路和方法在作物改良上也非常有用。如 *NAC* 基因参与干旱胁迫应答的 ABA 依赖途径。在水稻中组成型过量表达 *OsNAC6* 基因可以显著提高转基因植株对干旱、高盐、病害的耐受性,并正调控许多生物与非生物胁迫应答基因^[31]。在水稻中超表达拟南芥 *HARDY* 基因能提高水稻的干旱耐受性、水分利用率和光合效率^[32]。水稻 *OsDREB1A* 的超表达能提高转基因拟南芥和转基因水稻对干旱、高盐和冻害的耐受性。*SodERF3*、*GbERF2* 以及 *JERF1*、*TERF1*、*TSRF1* 和 *JERF3* 等 *ERF* 基因的超表达能提高转基因烟草对干旱、低温、盐、渗透胁迫和病害的耐受性^[33,34]。脱水、干旱、高盐与渗透胁迫等非生物胁迫都能导致内源 ABA 的大量积累,应用 ABA 代谢途径的关键酶基因可以调控植株对干旱胁迫的耐受性。*NCED* 和 *CYP707A* 是 ABA 新陈代谢的两个主要特异调节酶,过量表达 *AtNCED* 能显著提高拟南芥、烟草、番茄植株中 ABA 的水平和植株干旱耐受性。*CYP707A* 基因编码的 8'-hydroxylase 是调控 ABA 氧化途径的关键酶,对 *CYP707A3* 进行 T-DNA 插入突变,可以明显提高植物干旱胁迫耐受性,同时伴随呼吸速率下降^[35]。*SnRK2s* 能被干旱、高盐和 ABA 激活,*SRK2C* 在根尖中大量表达并参与根对干旱胁迫的应答。过量表达 *SRK2C* 可以显著提高转基因拟南芥对干旱的耐受性^[36]。

作物对低温、干旱、高盐和病害等非生物胁迫和生物胁迫的抗逆反应是由多基因参与的协同防御反应,而非单一反应或单一基因作用的结果。因此,在提高作物对环境胁迫的分子育种中,传统的单一抗性功能基因的转基因策略对农作物抗性

的改良具有一定的局限性,而改良或增强一个关键转录因子的调控能力便可能同时调控多个下游抗性功能基因的表达,这是提高作物抗逆性更为有效的方法和途径。干旱胁迫会引起大量基因产物的变化,对调控这些基因的转录因子及不同信号途径交叉对话的深入了解将有助于作物综合性状的改良。在作物改良过程中,如何利用现有的成果创造出生长正常、产量不受影响、具有较强胁迫耐受性的转基因植物,如何将转入的外源基因对作物自身机制的干扰降到最低,并在恰当时间激活胁迫诱导基因的表达,如何使胁迫诱导基因产生于理想的细胞组织位置并具有合适的表达量等,都是我们在创造转基因植物时需要考虑的问题。

参 考 文 献

- [1] Neumann P M. Coping mechanisms for crop plants in drought-prone environments [J]. *Ann. Bot.*, 2008, doi:10.1093/aob/mcn018.
- [2] Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. Organization of cis-acting regulatory elements in osmotic- and cold-stress-responsive promoters [J]. *Trends Plant Sci.*, 2005, 10:88-94.
- [3] Shen Q, Ho T H. Functional dissection of an abscisic acid (ABA)-inducible gene reveals two independent ABA-responsive complexes each containing a G-box and a novel cis-acting element [J]. *Plant Cell*, 1995, 7:295-307.
- [4] Shen Q, Zhang P, Ho T H. Modular nature of abscisic acid (ABA) response complexes: composite promoter units that are necessary and sufficient for ABA induction of gene expression in barley [J]. *Plant Cell*, 1996, 8:1107-1119.
- [5] Uno Y, Furihata T, Abe H, et al. *Arabidopsis* basic leucine zipper transcription factors involved in an abscisic acid-dependent signal transduction pathway under drought and high-salinity conditions [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2000, 97:11632-11637.
- [6] Choi H, Hong J, Ha J, et al. ABFs, a family of ABA-responsive element binding factors [J]. *J. Biol. Chem.*, 2000, 275: 1723-1730.
- [7] Yoshida R, Hobo T, Ichimura K, et al. ABA-activated SnRK2 protein kinase is required for dehydration stress signaling in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell Physiol.*, 2002, 43:1473-1483.
- [8] Kang J Y, Choi H I, Im M Y, et al. *Arabidopsis* basic leucine zipper proteins that mediate stress-responsive abscisic acid signaling [J]. *Plant Cell*, 2002, 14:343-357.
- [9] Fujita Y, Fujita M, Satoh R, et al. AREB1 is a transcription activator of novel ABRE dependent ABA signaling that enhances drought stress tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2005, 17:3470-3488.
- [10] Furihata T, Maruyama K, Fujita Y, et al. Abscisic acid-dependent multisite phosphorylation regulates the activity of a

- transcription activator AREB1 [J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2006, 103:1988-1993.
- [11] Kim S, Kang J Y, Cho D I, *et al.*. ABF2, an ABRE-binding bZIP factor, is an essential component of glucose signaling and its overexpression affects multiple stress tolerance [J]. Plant J., 2004, 40:75-87.
- [12] Abe H, Yamaguchi-Shinozaki K, Urao T, *et al.*. Role of Arabidopsis MYC and MYB homologs in drought- and abscisic acid-regulated gene expression [J]. Plant Cell, 1997, 9:1859-1868.
- [13] Abe H, Urao T, Ito T, *et al.*. Arabidopsis AtMYC2 (bHLH) and AtMYB2 (MYB) function as transcriptional activators in abscisic acid signaling [J]. Plant Cell, 2003, 15:63-78.
- [14] Tran L S P, Nakashima K, Sakuma Y, *et al.*. Isolation and functional analysis of Arabidopsis stress-inducible NAC transcription factors that bind to a drought-responsive cis-element in the early responsive to dehydration stress 1 promoter [J]. Plant Cell, 2004, 16:2481-2498.
- [15] Fujita M, Fujita Y, Maruyama K, *et al.*. A dehydration-induced NAC protein, RD26, is involved in a novel ABA-dependent stress-signaling pathway [J]. Plant J., 2004, 39:863-876.
- [16] Liu Q, Sakuma Y, Abe H, *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 [J]. Plant Cell, 1998, 10:1391-1406.
- [17] Haake V, Cook D, Riechmann J L, *et al.*. Transcription factor CBF4 is a regulator of drought adaptation in Arabidopsis [J]. Plant Physiol., 2002, 130:639-648.
- [18] Sakuma Y, Maruyama K, Osakabe Y, *et al.*. Functional analysis of an Arabidopsis transcription factor, DREB2A, involved in drought responsive gene expression [J]. Plant Cell, 2006, 18:1292-1309.
- [19] Qin F, Kakimoto M, Sakuma Y, *et al.*. Regulation and functional analysis of ZmDREB2A in response to drought and heat stresses in Zea mays L [J]. Plant J., 2007, 50:54-69.
- [20] Riano-Pachon D M, Ruzicic S, Dreyer I, *et al.*. An integrative plant transcription factor database [J]. BMC Bioinformatics, 2007, 8:42.
- [21] Seki M, Narusaka M, Ishida J, *et al.*. Monitoring the expression profiles of 7000 Arabidopsis genes under drought, cold, and high-salinity stresses using a full-length cDNA microarray. Plant J., 2002, 31:279-292.
- [22] Seki M, Ishida J, Narusaka M, *et al.*. Monitoring the expression pattern of ca. 7000 Arabidopsis genes under ABA treatments using a full-length cDNA microarray [J]. Funct. Integr. Genomics, 2002, 2:282-291.
- [23] Rabbani M A, Maruyama K, Abe H, *et al.*. Monitoring expression profiles of rice (*Oryza sativa* L.) genes under cold, drought and high-salinity stresses, and ABA application using both cDNA microarray and RNA gel blot analyses [J]. Plant Physiol., 2003, 133:1755-1767.
- [24] 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. USA, 2006, 103:18822-18827.
- [25] Sato Y, Yokoya S. Enhanced tolerance to drought stress in transgenic rice plants overexpressing a small heat-shock protein, sHSP17.7 [J]. Plant Cell Rep., 2008, 27:329-334
- [26] Koga H, Dohi K, Mori M. Abscisic acid and low temperatures suppress the whole plant-specific resistance reaction of rice plants to the infection of *Magnaporthe grisea* [J]. Physiol. Mol. Plant Pathol., 2004, 65:3-9.
- [27] Flors V, Ton J, Jakab G, *et al.*. Abscisic acid and callose: team players in defense against pathogens [J]? J. Phytopathol., 2005, 153:1-7.
- [28] Lorenzo O, Chico J M, Sanchez-Serrano J J, *et al.*. AS-MONATE-INSENSITIVE1 encodes a MYC transcription factor essential to discriminate between different jasmonate-regulated defense responses in Arabidopsis [J]. Plant Cell, 2004, 16:1938-1950.
- [29] Ohnishi T, Sugahara S, Yamada T. OsNAC6, a member of the NAC gene family, is induced by various stresses in rice [J]. Genes. Genet. Syst., 2005, 80:135-139.
- [30] Xiao B, Huang Y, Tang N, *et al.*. Over-expression of a LEA gene in rice improves drought resistance under the field conditions [J]. Theor. Appl. Genet., 2007, 115:35-46.
- [31] Nakashima K, Tran L S, Van Nguyen D, *et al.*. Functional analysis of a NAC-type transcription factor OsNAC6 involved in abiotic and biotic stress-responsive gene expression in rice [J]. Plant J., 2007, 51:617-630.
- [32] Karaba A, Dixit S, Greco R, *et al.*. Improvement of water use efficiency in rice by expression of HARDY, an Arabidopsis drought and salt tolerance gene [J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2007, 104:15270-15275.
- [33] Trujillo L, Sotolongo M, Mendez C, *et al.*. Different stress signals determine the expression pattern of sugarcane SodERF3, a novel sugarcane ethylene responsive factor (ERF) enhances salt and drought tolerance when over-expressed in tobacco plants [J]. Plant Cell Physiol., 2008, doi:10.1093/pcp/pcn025.
- [34] Zhang H, Li W, Chen J Y, *et al.*. Transcriptional activator TSRF1 reversely regulates pathogen resistance and osmotic stress tolerance in tobacco [J]. Plant Mol. Biol., 2007, 63(1):63-71.
- [35] Umezawa T, Okamoto M, Kushiro T, *et al.*. CYP707A3, a major ABA 8'-hydroxylase involved in dehydration and rehydration response in Arabidopsis thaliana [J]. Plant J., 2006, 46:171-182.
- [36] Umezawa T, Yoshida R, Maruyama K, *et al.*. SRK2C, a SNF1-related protein kinase 2, improves drought tolerance by controlling stress-responsive gene expression in Arabidopsis thaliana [J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2004, 101:17306-17311.