

非生物逆境信号转导的分子机制

李昊文, 赵 军

(中国农业科学院生物技术研究所, 国家农作物基因资源与基因改良重大科学工程, 北京 100081)

摘要:低温、干旱、高盐作为主要的非生物环境逆境,严重影响植物的生长发育。研究植物对逆境的反应及逆境信号转导的分子机制,具有重要的理论意义和应用价值。研究表明在逆境相关基因的表达过程中,存在着ABA依赖性和ABA非依赖性调控体系。一些参与逆境信号的顺式作用元件和转录因子已被分离与鉴定。本文主要从顺式作用元件和转录因子相互作用的角度对非生物逆境信号网络作简要综述。

关键词:非生物逆境; ABA; 顺式作用元件; 转录因子

中图分类号: Q756 **文献标识码:** A **文章编号:** 1008-0864(2008)S1-0001-06

Molecular Mechanism of Abiotic Stress Signal Transduction

LI Hao-wen, ZHAO Jun

(Biotechnology Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement, Beijing 100081, China)

Abstract: Low temperature, drought and high salinity are main abiotic stresses which have adverse effects on plant growth and crop production. It is important to study the responses of plant to environmental stresses and the molecular mechanism of abiotic stress signal transduction. Recent research indicates that both ABA-dependent and ABA-independent regulatory systems are involved in stress-responsive gene expression. For several stress inducible genes, cis-acting elements in promoter regions and the corresponding transcription factors have been identified in Arabidopsis. In this review, we focus on the interaction between cis-acting elements and transcription factors in complex abiotic stress signal networks.

Key words: abiotic stress; ABA; cis-acting element; transcription factor

低温、干旱、高盐等非生物逆境是影响植物生长和作物产量的主要环境因子。这些非生物逆境会引起植物体本身一系列生理生化水平和细胞分子水平上的变化,从而影响植物的生长乃至存活。如何减少这些非生物逆境对植物的伤害,提高植物的抗逆能力,已成为目前农业生物科研工作的一项重要课题。

目前许多应答低温和脱水(干旱、高盐)逆境的基因,如COR15a, KIN1, RD29A, RD22等已被分离并得到较为深入的研究^[1~4]。COR15a是一种从拟南芥中分离得到的低温诱导基因,其基因表达产物定位于叶绿体中。实验证明,过量表达COR15a能明显提高植物叶绿体和植物叶片原生

质体的抗冻能力^[5]。KIN1基因也是从拟南芥中分离得到的,它编码一种大小为6.5 kDa的富含丙氨酸、甘氨酸和赖氨酸的蛋白。Northern分析显示,在低温条件下植物体内KIN1的表达水平可增加20倍。此外,KIN1还能被脱水逆境和ABA信号所诱导^[6]。利用基因芯片技术,从拟南芥7000个独立的全长cDNA中共鉴定出299个干旱诱导基因,213个高盐诱导基因和54个低温诱导基因^[7]。近年来,利用Affimetrix 22K Gene Chip ATH1芯片,鉴定出了更多的逆境诱导基因。这些基因的产物按功能可以分为两类:一类为功能蛋白,直接对植物细胞起保护作用,如水通道蛋白,分子伴侣,胚胎晚期富集蛋白(LEA),渗透调

收稿日期: 2008-01-24; 修回日期: 2008-04-08

基金项目: 国家863计划项目(2006AA10A107)资助。

作者简介: 李昊文, 硕士研究生, 主要从事植物抗逆信号转导研究。Email: starlh@ yahoo.com.cn, 通讯作者: 赵军, 研究员, 主要从事植物抗逆分子生物学与基因工程研究。Tel: 010-62136405; Email: junzhao@caas.net.cn

节物质(糖类,脯氨酸等)合成酶和一些活性氧清除酶类等;另一类为调节蛋白,在非生物逆境诱导的基因表达和信号转导中发挥作用,包括转录因子,蛋白激酶,蛋白磷酸酶,植物激素脱落酸(ABA)合成酶及一些信号分子(钙调素结合蛋白,14-3-3蛋白)等^[8,9]。

分子生物学和遗传学分析显示,在逆境应答基因的表达中,存在不同的转录调控机制。已经鉴定出逆境诱导基因的启动子区特异性的顺式作用元件和多种转录因子^[1,2]。对这些顺式作用元件和转录因子结构与功能的精细分析,有助于加深我们对逆境应答基因表达调控体系的理解。许多基因能被低温、干旱、高盐等逆境同时诱导,说明非生物逆境信号途径存在网络联系。不同的顺式作用元件和转录因子在非生物逆境信号网络中发生相互作用,从而调控逆境应答基因表达,引起植物对逆境的反应。

一些非生物逆境应答基因被 ABA 调控,而另一些不能。说明在逆境应答基因表达的过程中,存在着 ABA 依赖性和 ABA 非依赖性调控体系^[3,10]。对干旱和低温诱导基因的启动子分析显示,至少存在 4 条独立的调控体系,其中两条为 ABA 依赖性的,另两条为 ABA 非依赖性的^[1,11,12]。本文主要分析了非生物逆境条件下基因表达的转录水平调控,并对非生物逆境信号转导中不同的信号途径作一综述。

1 ABA 依赖性信号途径

1.1 ABRE-bZIP 信号途径

ABA 作为一种重要的植物激素,在植物对多种逆境信号的反应中起关键作用。受 ABA 诱导的基因启动子区通常含有一段保守序列 PyACGT-GGC,这段序列最早在小麦 Em 基因^[13]和 水稻 RAB16 基因^[14,15]中发现,被称为 ABA 响应元件(ABRE,ABA responsive element)。ABRE 是 ABA 依赖性基因表达途径中主要的顺式作用元件,不能单独发挥作用。在小麦 HVA1 和 HVA22 基因启动子中,ABA 响应元件序列中除核心序列外,还存在偶联元件(CE, coupling element)序列。ABRE 与偶联元件 CE1、CE3 形成 ABA 应答复合

体,共同参与 ABA 诱导基因的表达调控^[16,17]。在拟南芥 RD29B 的启动子上,存在两个 ABRE 序列,其中一个作为偶联元件发挥作用^[18]。许多已知的偶联元件与 ABRE 序列相似,并含有 A/GCGT 模块^[19]。多拷贝的 ABRE 或 ABRE 偶联元件对 ABA 依赖性的基因表达有重要的调控作用。

通过酵母单杂交的方法,分离出一类 bZIP 转录因子,它们被称为 AREB (ABRE-binding proteins) 或 ABF (ABRE-binding factors)^[18,20]。AREB/ABF 结合在 ABRE 上,激活 ABA 依赖性基因的表达。这类转录因子活性在 ABA 缺失突变体 *aba2* 和 ABA 不敏感突变体 *abil* 中降低,在 ABA 超敏感突变体 *era1* 中增强^[18]。一种依赖于 ABA 的蛋白磷酸化作用,能调节 AREB/ABF 活性的变化。磷酸化/去磷酸化调节在 ABA 信号中起重要的作用。研究显示,一些 SNF1 相关蛋白激酶 2 (SnRK2-type) 具有激活 ABA 的蛋白激酶活性,能通过磷酸化作用激活 AREB/ABF,从而调节气孔关闭和一些 ABA 应答基因的表达^[21,22]。过量表达 ABF3 或 ABF4/AREB2 会增加拟南芥对 ABA 的敏感性,降低蒸腾速率,提高植物对干旱的耐受性^[23]。ABF2/AREB1 是糖信号通路的重要组成部分,这类转录因子的过量表达增加了植物对干旱、高温及氧化逆境的耐受性^[24]。通过凝胶阻滞实验分析发现,AP2 (APETALA2)/ERF (ethylene-responsive element-binding factor) 类转录因子 AB4 结合于 CE1 元件上,因此拟南芥 *abi4* 突变体表现为对 ABA 不敏感,另外 AB4 还与种子休眠及种子成熟特异性蛋白的表达有关^[25]。

1.2 其他依赖 ABA 的信号途径

一些干旱诱导基因如 RD22 的表达也可被 ABA 诱导,但其启动子上并不存在 ABRE 结构模块^[26]。在 RD22 启动子区存在 MYB、MYC 识别位点 (MYBR, MYCR), 它们的序列分别为 C/TAACNA/G 和 CANNTG, MYB、MYC 蛋白的合成发生在内源 ABA 大量积累之后,说明它们是在逆境反应的晚期阶段发挥作用。MYBR、MYCR 作为 ABA 依赖性信号途径中的另一类顺式作用元件,调节干旱诱导基因的表达^[26]。在拟南芥中,AtMYC2 和 AtMYB2 结合在 RD22 的 MYBR/MYCR

元件上,共同激活 RD22的表达。这两类转录因子受 ABA 诱导,并在逆境反应中起重要作用。过量表达 AMYC2 和 AMYB2 基因可以提高植物对 ABA 的敏感性和对脱水逆境的耐受性^[27]。

拟南芥中编码 NAC 蛋白的 RD26 基因受干旱、高盐、ABA 和 JA 诱导。RD26 定位于细胞核中,具有转录活性。芯片分析显示,在 RD26 基因过量表达的植物中,ABA 和逆境诱导基因被上调;在 RD26 表达被抑制的植物中,这些基因被下调^[28]。说明 NAC 和 NAC 识别位点 (NACR) 也在逆境诱导的 ABA 依赖性基因的表达中起作用。

2 ABA 非依赖性信号途径

2.1 DRE/CRT-AP2/ERF 信号途径

RD29A/COR78/LTI78 基因可被干旱、低温和 ABA 诱导,但这些基因在 ABA 缺失突变体 (aba) 或 ABA 非敏感突变体 (abi) 中同样能被干旱和低温诱导。说明在干旱、低温条件下,这些基因能同时被 ABA 依赖性信号和 ABA 非依赖性信号途径调节。利用缺失和碱基突变的方法分析,发现 RD29A 基因启动子上存在 9 bp 的保守序列 TACCGACAT,这段序列被称为脱水应答元件 (DRE, dehydration responsive element),是 RD29A 参与逆境诱导的 ABA 非依赖性信号途径的重要顺式作用元件^[29]。与 ABRE 不同,单拷贝的 DRE 足以诱导 ABA 非依赖性的逆境应答基因的表达,而不需其它顺式元件的辅助作用^[29]。在许多干旱和低温诱导基因启动子中也发现了 DRE 元件^[1]。在低温诱导启动子上还发现了一些类似的顺式作用元件,称为 CRT (C-repeat) 和 LTRE (low temperature responsive element),它们都含有 DRE 核心序列 A/GCCGAC^[30,31]。

通过酵母单杂交的方法筛选 cDNA 文库,分离到结合于 DRE/CRT 元件上的转录因子 DREB1 (DRE-binding protein 1)/CBF (C-repeat-binding factor 1) 和 DREB2 (DRE-binding protein 2),它们属于 AP2/ERF 家族^[32,33],其产物可激活许多逆境应答基因的表达。在拟南芥基因组中,分离出 145 个 AP2/ERF 类蛋白的编码基因,DREB 家族包含在 A1-A6 子族中,A1 子族中有 6 个拟南芥蛋白,包括 DREB1A-C; A2 子族中有 8 个拟南芥蛋

白,包括 DREB2A 和 DREB2B^[8,34]。在拟南芥中,DREB1B/CBF1, DREB1A/CBF3 和 DREB1C/CBF2 在氨基酸序列上高度相似,其编码基因在拟南芥 4 号染色体上顺序排列^[35]。原先的研究认为 DREB1/CBF 基因只被低温逆境诱导,DREB2 基因只被脱水逆境诱导^[33]。随着新的 DREB 基因的发现^[34],已证实 CBF4/DREB1D 也可被脱水逆境诱导^[36],DDF1/DREB1F 也可和 DDF2/DREB1E 也可被高盐逆境诱导^[37],说明在 CBF/DREB1 与 DREB2 通路间存在着信号交叉。

2.2 其他 ABA 非依赖性信号途径

一些干旱诱导基因不被低温及 ABA 诱导,说明在脱水逆境中存在其他的 ABA 非依赖性信号途径。这些基因包括编码不同巯基蛋白酶的 RD19 和 RD21 基因,和编码 Clp 蛋白酶调节亚基 ClpD 的 ERD1 基因。ERD1 不仅被脱水逆境诱导,还被自然衰老和暗诱导衰老所调控^[38]。对 ERD1 的启动子的分析显示,脱水和衰老响应顺式元件分别存在于启动子区两个不同的区域。据报道,在脱水逆境响应的顺式元件中,存在 MYC 类似序列 (CA TGTG) 和一个 14 bp 的 *psl* 类似序列 (CACTAAATTGT)^[38]。通过酵母单杂交的方法得到 MYC 类似序列结合蛋白的编码基因 ANAC019, ANAC055 和 ANAC072,它们属于 NAC 转录因子家族。芯片分析显示,过量表达 ANAC019, ANAC055 和 ANAC072 能上调一些抗逆基因表达,从而明显提高植物抗旱性^[39],但在转基因植株中 ERD1 表达水平并不被上调。同样通过酵母单杂交的方法得到与 14 bp *psl* 位点 1 类似序列结合的转录因子 ZF-HD (zinc-finger homeodomain) 的 cDNA 序列。同时过量表达 NAC 和 ZF-HD 蛋白,能提高 ERD1 的表达,说明这两类顺式元件对于 ERD1 的表达都是必要的。NAC 作为转录因子既能与 ZF-HD 共同发挥功能,也可独立发挥功能。

3 逆境信号通路之间的网络联系

许多逆境应答基因可以同时被不同逆境信号通路调控,每条信号通路都不是孤立的,它们之间存在着各种层次的信号交叉,从而形成一个复杂的信号调控网络 (图 1)。

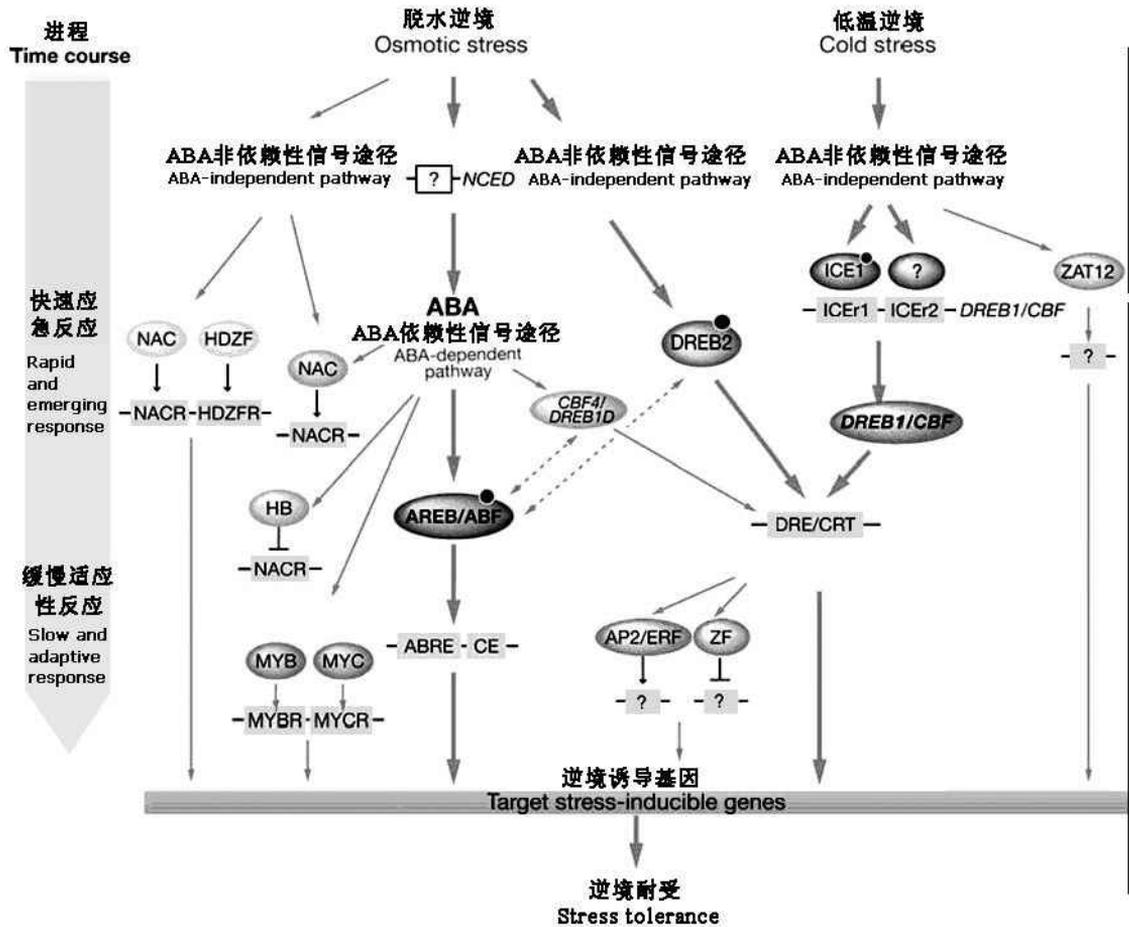


图 1 应答脱水和低温逆境的基因表达调控网络^[9]

Fig 1 Expressional regulatory networks of cis-acting elements and transcription factors involved in dehydration and cold-stress-responsive gene expression

在逆境应答基因启动子上,不同类型的顺式作用元件之间相互作用,会使逆境信号应答之间发生交叉。在 RD29A 基因启动子区存在 4 个 DRE 序列和 1 个 ABRE 序列,由于单一拷贝的 DRE 足以调节逆境应答基因的表达,因此其他 DRE 可作为 ABRE 的偶合元件,共同组成 ABA 应答复合体,调节 ABA 响应基因的表达^[40],说明在逆境响应启动子上 DRE 与 ABRE 元件间存在信号交叉。

在 RD22 启动子上,也存在不同信号之间的交叉。AMYB2 与 AMYC2 调控 ABA 诱导基因 RD22 的表达,同时 AMYC2 还参与茉莉酸 (JA) 调控的抗病反应^[41],并负调控蓝光介导的光生长^[42],说明 AMYC2 参与 ABA、JA 和光信号的交叉。

RD26 基因表达受 ABA 和 JA 诱导,同时

RD26 可以调节 ABA 和 JA 诱导基因的表达,说明它对干旱与伤害逆境反应中 ABA 与 JA 信号的交叉起重要作用^[28]。

4 小结

许多基因被低温、干旱、高盐等非生物逆境诱导,其产物参与植物对逆境的耐受性反应。在逆境信号网络中,各种转录因子和顺式作用元件既可作为调控基因表达的分子开关,又可作为接受逆境信号的终点。逆境应答基因表达的时序性也可被调节。DRE/CRT 和 ABRE 是非生物逆境诱导基因表达中的主要顺式作用元件。DRE/CRT 主要在逆境诱导的早期基因表达中起作用,而 ABRE 是在干旱和高盐诱导大量 ABA 积累后才发挥功能。一些受 ABA 诱导的转录因子在 ABA

和逆境信号的下游起作用,它们参与晚期逆境信号的转导。顺式作用元件能将参与非生物逆境反应的基因信号级联放大,从分子水平上调控植物对逆境的反应和耐受性。

启动子的顺式元件可以被不同逆境信号所调控。例如 DRE/CRT在低温、干旱、高盐逆境的信号交叉中起作用,同时,DRE能与 ABRE形成复合体,参与 ABA 依赖性和 ABA 非依赖性通路间的信号交叉。非生物逆境也能影响植物的生长和发育,如开花时间和细胞生长等,预示着非生物逆境信号和植物生长间也存在信号交叉。转录调控网络中的信号交叉影响基因的表达,从而影响非生物逆境与植物生长的相互作用。信号转导途径中的网络联系将成为未来研究的一大热点。

在研究逆境信号转导的调控因子时,运用反向遗传学手段更为有效。可以利用表达反义 RNA 或 RNAi 载体的转基因植物及 T-DNA 插入突变体,通过分析基因功能性缺失产生的表型来研究逆境应答基因。此外,利用基因的过量表达技术,不仅能分析逆境应答基因的功能,而且能证明转化该基因是否能提高植物对逆境的耐受性。通过对拟南芥逆境胁迫信号通路的分析,可为提高重要作物对非生物逆境的耐受性提供新的研究策略。

参 考 文 献

- [1] Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Molecular responses to dehydration and low temperature: differences and cross-talk between two stress signaling pathways[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2000, 3: 217 - 223.
- [2] Hasegawa PM, Bressan RA, Zhu JK, et al. Plant cellular and molecular responses to high salinity [J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 2000, 51: 463 - 499.
- [3] Zhu JK. Salt and drought stress signal transduction in plants [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2002, 53: 247 - 273.
- [4] Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Gene networks involved in drought stress response and tolerance[J]. *J. Exp. Bot*, 2007, 58: 221 - 227.
- [5] Artus NN, Uemura M, Steponkus PL, et al. Constitutive expression of the cold-regulated Arabidopsis thaliana COR15a gene affects both chloroplast and protoplast freezing tolerance [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1996, 93: 13404 - 13409.
- [6] Kurkela S, Franck M. Cloning and characterization of a cold and ABA-inducible Arabidopsis gene [J]. *Plant Mol Biol*, 1990, 15: 137 - 144.
- [7] 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 [J]. *Plant J*, 2002, 31: 279 - 292.
- [8] Nakashima K, Yamaguchi-Shinozaki K. Regulatory networks involved in osmotic stress-responsive and cold stress-responsive gene expression in plants [J]. *Physiol Plantarum*, 2006, 126: 62 - 71.
- [9] Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. Transcriptional regulatory networks in cellular responses and tolerance to dehydration and cold stresses [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2006, 57: 781 - 803.
- [10] Xiong L, Schumaker KS, Zhu JK. Cell signaling during cold, drought, and salt stress [J]. *Plant Cell*, 2002, 14 (Suppl): S165 - 183.
- [11] Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K, Seki M. Regulatory network of gene expression in the drought and cold stress responses [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2003, 6: 410 - 417.
- [12] 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.
- [13] Guiltinan MJ, Marcotte WR Jr, Quatrano RS. A plant leucine zipper protein that recognizes an abscisic acid response element [J]. *Science*, 1990, 250: 267 - 271.
- [14] Mundy J, Yamaguchi-Shinozaki K, Chua NH. Nuclear proteins bind conserved elements in the abscisic acid-responsive promoter of a rice rab gene [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1990, 87: 1406 - 1410.
- [15] Skriver K, Olsen FL, Roger J, et al. Cis-acting DNA elements responsive to gibberellin and its antagonist abscisic acid [J]. *Plant Cell*, 1991, 9: 799 - 807.
- [16] Shen Q, Ho TH. 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.
- [17] Shen Q, Zhang P, Ho TH. 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.
- [18] 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.
- [19] Hobo T, Asaba M, Komyama Y, et al. ACGT-containing abscisic acid response element (ABRE) and coupling element 3 (CE3) are functionally equivalent [J]. *Plant J*, 1999, 19: 679 - 689.
- [20] 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.
- [21] Mustill AC, Merlot S, Vavasseur A, et al. Arabidopsis OST1 protein kinase mediates the regulation of stomatal aperture by abscisic acid and acts upstream of reactive oxygen species production [J]. *Plant Cell*, 2002, 14: 3089 - 3099.
- [22] Yoshida R, Hobo T, Ehimura K, et al. ABA-activated SnRK2 protein kinase is required for dehydration stress signal-

- ling in Arabidopsis[J]. *Plant Cell*, 2002,43: 1473 - 1483.
- [23] 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.
- [24] 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.
- [25] Ni X P, Helenjaris T, Bate N J. Maize AB4 binds coupling element1 in abscisic acid and sugar response genes[J]. *Plant Cell*, 2002,14: 2565 - 2576.
- [26] Abe H, Shinozaki K Y, 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.
- [27] Abe H, Urao T, Ito T, et al. Arabidopsis AMYC2(bHLH) and AMYB2 (MYB) function as transcriptional activators in abscisic acid signaling [J]. *Plant Cell*, 2003, 15 (1): 63 - 78.
- [28] Fujita M, Fujita Y, Manuyama 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.
- [29] 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[J]. *Plant Cell*, 1994,6: 251 - 264.
- [30] Baker S S, Wilhelm K S, Thomashow M F. The 50'-region of Arabidopsis thaliana cor15a has cis-acting elements that confer cold-, drought- and ABA-regulated gene expression[J]. *Plant Mol Biol*, 1994, 24: 701 - 713.
- [31] Jiang C, Iu B, Singh J. Requirement of a CCGAC cis-acting element for cold induction of the BN115 gene from winter Brassica napus[J]. *Plant Mol Biol*, 1996,30: 679 - 684.
- [32] Stockinger E J, Gilmour S J, Thomashow M F. Arabidopsis thaliana CBF1 encodes an AP2 domain-containing transcription 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[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997,94: 1035 - 1040.
- [33] 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[J]. *Plant Cell*, 1998, 10: 1391 - 1406.
- [34] Sakuma Y, Liu Q, Dubouzet J G, et al. DNA binding specificity of the ERF/AP2 domain of Arabidopsis DREBs, transcription factors involved in dehydration- and cold-inducible gene expression[J]. *Biochem Biophys Res Commun.*, 2002, 290: 998 - 1009.
- [35] Shimwari Z K, Nakashima K, Miura S, et al. An Arabidopsis gene family encoding DRE/CRT binding proteins involved in low-temperature-responsive gene expression [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 1998,250: 161 - 170.
- [36] 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.
- [37] Magome H, Yamaguchi S, Hanada A, et al. Dwarf and delayed flowering 1, a novel Arabidopsis mutant deficient in gibberellin biosynthesis because of overexpression of a putative AP2 transcription factor[J]. *Plant J.*, 2004,37: 720 - 729.
- [38] Simpson S, Nakashima K, Narusaka Y, et al. Two different novel cis-acting elements of erd1, a clpA homologous Arabidopsis gene function in induction by dehydration stress and dark-induced senescence[J]. *Plant J.*, 2003,33: 259 - 270.
- [39] Tran L S, Nakashima K, Sakuma Y, et al. Functional analysis of Arabidopsis NAC transcription factors controlling expression of erd1 gene under drought stress[J]. *Plant Cell*, 2004, 16: 2482 - 2498.
- [40] Narusaka Y, Nakashima K, Shinwar Z K et al. Interaction between two cis-acting elements, ABRE and DRE, in ABA-dependent expression of Arabidopsis rd29A gene in response to dehydration and high-salinity stresses[J]. *Plant J.*, 2003, 34: 137 - 148.
- [41] Lorenz O, Hico J M, Sanchez-Serrano J J, et al. JASMONATE-INSENSITIVE1 encodes a MYC transcription factor essential to discriminate between different jasmonate-regulated defense responses in Arabidopsis[J]. *Plant Cell*, 2004, 16: 1938 - 1950.
- [42] Yadav V, Mallappa C, Gangappa S N, et al. A basic helix-loop-helix transcription factor in Arabidopsis, MYC2, acts as a repressor of blue light-mediated photomorphogenic growth[J]. *Plant Cell*, 2005,17: 1953 - 1966.