

文章编号: 1004-0374(2009)01-0145-06

拟南芥 R2R3-MYB 类转录因子在环境胁迫中的作用

乔孟, 于延冲, 向凤宁*

(山东大学生命科学院植物细胞工程与种质创新教育部重点实验室, 济南 250100)

摘要: MYB 转录因子是植物转录因子中最大的家族之一, 以含有保守的 MYB 结构域为共同特征, 分为三个亚族(R1/2-MYB、R2R3-MYB 和 R1R2R3-MYB), 其中含有两个 MYB 结构域的 R2R3-MYB 成员最多, 广泛参与植物次生代谢调控、细胞形态发生、胁迫应答、分生组织形成及细胞周期控制等。近年来, R2R3-MYB 在植物逆境胁迫中的作用引起了广泛关注, 本文综述了拟南芥 R2R3-MYB 蛋白在环境胁迫响应中作用的研究进展。

关键词: R2R3-MYB; 胁迫响应; 拟南芥

中图分类号: Q948.1; Q949.748.3 **文献标识码:** A

The roles of the *Arabidopsis* R2R3-MYB transcription factors in the stress responses

QIAO Meng, YU Yan-chong, XIANG Feng-ning*

(Key Laboratory of Plant Cell Engineering and Germplasm Enhancement, Ministry of Education, Shandong University, Jinan 250100, China)

Abstract: MYB transcription factors comprise one of the largest *Arabidopsis* families characterized by the conserved MYB DNA-binding domain. MYB proteins can be classified into three subfamilies: R1/2-MYB, R2R3-MYB and R1R2R3-MYB. The R2R3 subfamily with two adjacent MYB domains contains the largest number of MYB genes, which plays various roles in many aspects, such as secondary metabolism, cell morphogenesis, stress responses, meristem formation and the cell cycle and so on. Recently, the roles of R2R3-MYB in the stress responses have been extensively studied. In this review, the applications and progresses about the *Arabidopsis* R2R3-MYB proteins in plant stress responses were discussed.

Key words: R2R3-MYB; stress response; *Arabidopsis*

植物生长在一个千变万化的环境中, 各种胁迫环境(包括干旱、低温以及病原侵染等)都会引起植物细胞在染色体 DNA 水平、转录水平及转录后水平上精确调控基因的表达, 以适应环境的变化^[1]。受环境胁迫诱导表达的基因可分为两类: 一类基因编码的蛋白产物直接赋予植物细胞抵御环境胁迫的功能, 如 LEA 蛋白、抗冻蛋白、渗透蛋白、脯氨酸及甜菜碱合成酶等; 另一类基因编码的产物在植物胁迫应答中具有调控基因表达和信号传导的功能, 如感应和传导胁迫信号的 MAPK、CDPK 等蛋白激酶, 以及参与调控基因表达的 bZIP 类、bHLH 类、WRKY 和 MYB 类等转录因子^[2, 3]。

1 R2R3-MYB 简介

MYB 是植物中最大的转录因子家族之一^[4], 以含有 MYB 结构域为共同特征。根据 MYB 蛋白含这一结构域不完全重复子(用 R 表示)的个数, 可将其分为 3 类, 即: (1) 单一 MYB 结构域(R1/2)蛋白;

收稿日期: 2008-07-31; 修回日期: 2008-09-03

基金项目: 国家重大科学研究项目(2007CB948203); 国家自然科学基金(30470154, 30771116); 教育部新世纪人才支持计划项目(NCET-05-058); 教育部博士点基金(20050422015); 山东省优秀中青年科学家科研奖励基金(2004BS02001)

*通讯作者: xfn0990@sdu.edu.cn

(2) 含 2 个重复 MYB 结构域的 R2R3-MYB 蛋白; (3) 含 3 个重复 MYB 结构域的 R1R2R3-MYB 蛋白^[5-6]。MYB 结构域是一段约 51 — 52 个氨基酸的肽段, 一般含有 3 个保守的色氨酸残基, 间隔 18 — 19 个氨基酸规则排列, 参与空间结构中疏水核心的形成^[7]。

R2R3-MYB 转录因子是植物中数目最多的一类 MYB 蛋白^[8], 目前, 在拟南芥中已经发现了 126 个 R2R3-MYB 成员^[9], 以 N- 端含有由两个 MYB 结构域构成的 DNA 结合功能域为共同特征, 绝大多数 R2R3-MYB 蛋白还具有转录激活功能域。Kranz 等^[10]根据植物中 R2R3-MYB 蛋白的 C- 端氨基酸序列将 R2R3-MYB 蛋白进一步细分到了 22 个亚组。R2R3-MYB 在植物中具有广泛的作用, 包括调控次生代谢、细胞形态发生、激素刺激和环境胁迫应答、分生组织形成及细胞周期控制等。

2 拟南芥 R2R3-MYB 在逆境胁迫中的作用

研究表明, 在许多功能基因的启动子中都含有 MYB 结合元件(核心序列为 TAACTG), 在逆境胁迫

下, MYB 转录因子与该元件的结合能够激活胁迫应答基因的表达^[11-12]。植物 R2R3-MYB 基因受各种环境因子所诱导, 如信号分子(ABA、SA、JA 等)、病原体、干旱、低温、创伤、高盐胁迫等^[11-23](表 1)。其中, 激素信号分子在 R2R3-MYB 参与的抗逆及抗病(SAR)途径中发挥着重要作用。Chen 等^[9]对其中 125 个 R2R3-MYB 成员的研究结果表明, 约 20 个受 ABA 上调(约占 16%), 近半数成员受 SA 诱导(44% 上调, 5% 下调), 32% 成员受 JA 诱导, 约 4% 下调。这些初步的结果表明, 拟南芥中的 R2R3-MYB 转录因子可能广泛地参与了那些对调控植物逆境胁迫响应有重要作用的激素应答过程。

2.1 拟南芥 R2R3-MYB 在干旱胁迫中的作用 目前, 已发现有两大类信号通路参与植物的干旱胁迫响应。一类是由 ABA 介导, 将胞外水分胁迫信号与功能基因表达联系在一起的 ABA 依赖途径^[24, 25]; 另一类是胞外水分胁迫信号直接通过第二信使系统调控相应转录因子, 进而引起功能基因的表达, 即 ABA

表 1 拟南芥中部分受干旱、低温、高盐、损伤以及病原侵染诱导响应的 R2R3-MYB 成员

Name	Synonym(s)	IGI code	Reference				
			Highsalinity	cold	drought	wound	pathogenic
AtMYB2		At2g47190	[12], [13]		[11], [12]		
AtMYB3		At1g22640	✓				
AtMYB6	HOS10	At4g09460	[14]	[14]	[14]		✓
AtMYB13	AtMYB1fgn (L1)	At1g06180	✓		[15]	[15]	✓
AtMYB14		At2g31180					✓
AtMYB15	AtY19	At3g23250		[16]			✓
AtMYB19		At5g52260					✓
AtMYB30		At3g28910					[17]
AtMYB32		At4g34990				[18]	
AtMYB34	ATR1	At5g60890	✓		✓		✓
AtMYB41		At4g28110	[19]	[19]	[19]		
AtMYB44	AtMYBr1	At5g67300	[20]	[20]	[20]		
AtMYB50		At1g57560					✓
AtMYB51		At1g18570					✓
AtMYB60		At1g08810			[21]		
AtMYB74		At4g05100			✓		✓
AtMYB75		At1g56650		✓	✓		
AtMYB87		At4g37780					✓
AtMYB94		At3g47600			✓		
AtMYB96	mybcov1	At5g62470			our lab		our lab
AtMYB102	AtM4	At4g21440	[22]		[22]	[22]	
AtMYB108	BOS1	At3g06490					[23]

“✓”表示为预测数据, 来源于Chen等^[9]、Kranz等^[10]以及Dong Xinnian等(<http://ausubellab.mgh.harvard.edu/nsf2010/CandidateList.jsp>)实验室2007年预测数据; 方括号内数字表示为参考文献序号

非依赖途径^[26]。

Urao 等^[12]发现, *AtMYB2* 受干旱、盐胁迫及外源 ABA 的诱导, 能特异性的结合到 *simian virus 40* 增强子和玉米 *bronze1* 启动子的 MYB 结合元件上。Iwasaki 等^[27]发现, *RD22* 是拟南芥中一个重要的干旱应答基因, 受外源 ABA 的调控, 其启动子序列中, 含干旱和 ABA 应答的顺式作用元件 MYC、MYB 和 GT-1, 但无典型的 ABRE 核心序列, 这与以前认为具备 ABRE 元件是调控 ABA 应答基因表达的基本条件的观点相矛盾^[28-29], 说明除了 ABRE-bZIP 调控系统外, 很可能还存在另一条调控 ABA 应答基因表达的途径。Abe 等^[11]发现, bHLH 类蛋白 *atMYC2* (*RD22BP1*) 和 R2R3-MYB 蛋白 *atMYB2* 之间存在组合调控, 协同调节 *RD22* 的表达, 两者之间的相互作用可能是除 bZIP/G-BOX 之外的另一条调控 ABA 应答基因表达的途径。过表达 *AtMYB2* 和 (或) *atMYC2* 都会引起植株对 ABA 的敏感, 并引起 *RD22*、*ADH1* 等许多胁迫诱导基因的高表达; 相反, 敲除系则与之相反, 这表明 *AtMYC2* 和 *AtMYB2* 在干旱胁迫下的 ABA 信号传导途径中起着转录激活子的作用^[30]。我们的研究发现, *AtMYB96* 受 ABA、干旱胁迫的诱导, 利用 RT-PCR、Real-time PCR、EMSA 等分子生物学技术进行分析, 该基因高表达直接引起了 *RD22* 表达量的提高。GUS 染色表明该基因在保卫细胞中高表达, 其中 *MYB96-1D* (激活标签突变体) 表现为气孔孔径对外源 ABA 响应较野生型敏感, 而敲除系则极不敏感。干旱胁迫实验发现, *MYB96-1D* 植株存活率比野生型提高了近两倍, 这表明, 该基因也是通过调控 ABA 依赖途径中的 *RD22* 参与调控拟南芥的干旱胁迫响应 (待发表)。因此, 在 ABA 依赖途径中还存在除依赖 ABRE 元件外的第二条传导途径: 即逆境胁迫通过 ABA 激活转录因子 MYB/MYC 的表达, 与功能基因启动子区的顺式元件 (MYBRS 和 MYCRS) 结合, 进而激活其表达, 提高植物干旱耐受力 (图 1)。

气孔关闭是植物处于干旱胁迫环境时细胞水平上所发生的最主要事件^[31]。ABA 对气孔孔径的控制起着重要作用, 除 ABA 途径外, 亦存在其他信号通路参与气孔孔径的控制, 研究表明 R2R3-MYB 蛋白在两类途径中都有参与。Cominelli 等^[21]发现, *AtMYB60* 特异性地在保卫细胞中表达, 干旱胁迫和外源 ABA 均能抑制该基因表达, 其敲除系表现为气孔孔径减小, 萎蔫程度降低。过表达 *AtMYB61* 亦

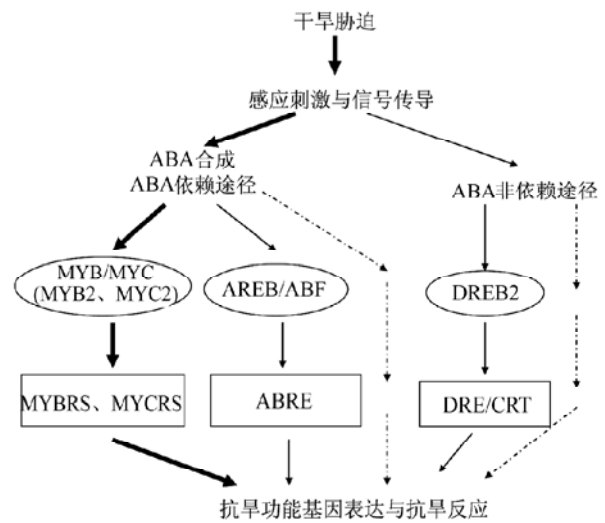


图1 植物干旱胁迫分子应答途径

注: 椭圆形代表转录因子; 长方形代表顺式元件; 粗箭头表示 MYB/MYC 类转录因子参与的植物抗旱应答途径; 虚线表示: 其他存在或可能存在的途径; MYBRS2 和 MYCRS 分别为 MYB 和 MYC 转录因子的识别序列 (顺式元件)

能引起气孔孔径减小^[32], 但其过表达系和敲除系的气孔孔径均随 ABA 浓度升高而减小, 这说明 *AtMYB61* 不同于 *AtMYB60*, 它对气孔孔径的调控独立于 ABA 信号调控途径之外。研究发现, R2R3-MYB 对气孔模式形成亦有重要作用。FLP (编码一个 R2R3-MYB 蛋白) 特异性地在保卫细胞对称分裂前高表达, 其缺失突变体 (*flp*) 表现为 4 个保卫细胞彼此相连的不正常排列模式, *AtMYB88* 可能是 FLP 同源基因, 在调控气孔形成模式上与 FLP 功能重叠, 同时敲出这两个基因, 会引起比 *flp* 植株更为严重的缺陷; 在 *flp* 中过表达 *AtMYB88*, 则会使这种缺陷重新恢复到正常型^[33]。另外, *AtMYB44*^[20], *AtMYB13*^[15]、*AtMYB102*^[22]、*AtMYB41*^[19] 等亦受干旱胁迫的诱导。

2.2 R2R3-MYB 与高盐胁迫 植物为适应盐胁迫环境, 已经发展出自身的一套适应机制, 包括盐离子伤害的调控和渗透胁迫的调节^[34]。主要表现为胞外盐胁迫信号使胞质内 Ca²⁺ 浓度迅速增加, Ca²⁺ 结合并活化钙调素 (CaM), 与下游 CaM 结合蛋白 (CaMBP) 作用, 进而调节细胞各种生理功能^[35]。在拟南芥中大约存在 7 个 CaM 基因以及 50 个 CaM 类似 (CaM-like) 基因^[36]。Yoo 等^[13]发现并分离了能与一种 CaM 相结合的转录因子 *MYB2*, 参与调控盐和干旱胁迫基因的表达。高表达 CaM 的一个异构体 (Cm

CaM4) 会引起 *MYB2* 调控的基因上调, 如 *P5CS1*、*P5CS2*, 这些基因的高表达能够引起脯氨酸的积累, 以增强对盐胁迫的耐受力^[13]。研究表明, 钙调素与钙调素结合蛋白 SOS3 相互作用, 能激活 SOS2 (拟南芥耐盐所必需的一种 Ser/Thr 蛋白激酶), SOS3 与 SOS2 形成一个蛋白复合体可磷酸化 SOS1 (SOS1 基因编码一个细胞质膜的 Na⁺/H⁺ 质子泵), 从而激活 SOS1, 使其向细胞外排钠^[37, 38], Ohta 等^[39]证实, ABI2 与 SOS2 存在相互作用, 在 *abi2* 突变体中, 两者相互作用缺失, 引起了植株对盐耐受力的增加。Jung 等^[20]发现, *AtMYB44* 过表达植株比野生型和其敲除系具有明显耐旱和耐盐性, 过表达系中, *RD29A*、*RD22* 和 *RAB18* 的表达水平没有变化, 而编码一组 Ser/Thr 蛋白磷酸酶 (2Cs (PP2Cs)) 的基因, 如 *ABI1*、*ABI2*、*AtPP2CA*、*HAB1* 和 *HAB2* 表达受到明显抑制, *AtMYB44* 的高表达抑制了 *ABI2* 的表达, 因而触发了 SOS2 调节的盐胁迫负反馈环, 进而增强了 *AtMYB44* 过表达植株的盐耐受力。

2.3 R2R3-MYB对调节拟南芥低温耐受性的作用 在冷驯化过程中, 植物体内许多基因受到诱导表达, 以增强植物的耐寒性, 这一过程即为冷驯化^[41]。CBF 低温应答途径的发现是人们对冷驯化过程一个重要的认识^[25, 41]。冷胁迫下, CBF 家族中的 *CBF1*、*CBF2* 和 *CBF3* 能在 15min 内快速诱导表达, 在约 2h 内启动下游功能基因的表达, *CBFs* 的表达也受到其他转录因子调控, 如 *ICE1*, 属于 bHLH 家族, 能够结合到 CBF3 启动子的 MYC 结合位点上^[42], *CBF* 基因除了具有 MYC 结合位点外, 也具有 MYB 结合序列^[43]。Agarwal 等^[16]发现, MYB15 能够和 *ICE1* 相互作用, 结合到 *CBF1*, 2, 3 启动子的 MYB 结合位点上, 冷胁迫环境下 3.5 S: MYB15 植株体内 *CBF3*、*CBF2* 和 *CBF1* 的转录水平下降, 表现为 *MYB15* 过表达植株的低温耐受力减弱, 这说明 MYB15 负调控 CBF 基因的表达, 进而控制植物的低温耐受力。

随着研究的深入, 发现在冷驯化过程中, 除了 CBF 途径外, 可能还存在其他平行途径, 因为有许多冷应答基因并不含有 DRE/CRT 元件^[44]。比如 *ESK1* 和 *HOS9* 等组成型表达基因亦影响植物冷胁迫耐受力, 它们的表达不需要 *CBF* 基因的激活^[45]。Zhu 等^[14]发现, *HOS10* (*AtMYB6*) 功能缺失突变体 (*hos10*) 对低温极为敏感, 最低耐受温度仅为 -2℃,

在 4℃ 下处理 8d, 仍然没有任何驯化积累的发生。在该敲除系中, CBF 调节的目标基因表达发生了变化, 而 *CBF* 本身的转录水平却未发生改变, 深入研究发现, *hos10* 植株中参与 ABA 合成的关键酶基因 *NCED3* 的表达受明显抑制, 冷胁迫下, ABA 增加量明显低于野生型, ABA 在植物的冷胁迫应答中同样具有重要作用, 它合成的受阻引起了 *hos10* 对低温的敏感。

2.4 R2R3-MYB 在拟南芥防御应答过程中的作用

植物受病原菌侵害时会产生超敏性反应 (HR), 超敏反应是一种程序性细胞死亡, 将病原菌限制在感染部位, 从而保护植物整体免受侵害, 即系统获得抗性 (SAR)。 *AtMYB30* 在超敏性的细胞死亡中起着正调节子作用^[17], 在 HR 相关的各基因中, *AtMYB30* 被特异、快速和瞬时的诱导表达。过表达 *AtMYB30* 会加快和强化超敏反应的出现, 其反义转基因植株则对无毒菌株、细菌性病原体超敏反应下降或被抑制, 且 HR 和防御应答相关基因的表达也发生改变。拟南芥 *BOS1* 基因 (编码一种 R2R3-MYB 蛋白) 受 *Botrytis* 侵染而诱导表达, 敲除系 *bos1* 与野生型相比, 更易受 *Botrytis* 的侵染^[23]。研究表明, *BOS1* 在 JA 调节的防御信号途径中起一定作用, 并在其启动子区域发现了两个 W-box (核心序列 TGAC), W-box 已被证明在调解病原侵染应答基因的表达中起重要作用^[46]。

我们研究发现, 在 *MYB96-1D* 植株中 *PRs* 基因 (*PR1*、*PR2*、*PR4* 及 *PR5*) 明显上调, 其中 *PR1* 的表达量与野生型相比提高了约 150 倍, 而在敲除系中几乎检测不到该基因的表达, 病原侵染实验证明, *MYB96-1D* 植株病原侵染防御能力明显高于野生型, 而敲除系则极易染病 (待发表)。

根据 Dong Xinnian 等实验室预测数据, *R2R3-MYB* 中至少还有 *MYB51*、*MYB50*、*MYB15*、*MYB87* 等 4 个 R2R3-MYB 成员在不同菌种的侵染过程中被明显诱导, 这说明它们很可能也在植物防御应答反应中起重要作用。

3 展望

拟南芥 126 个成员中很大一部分的生物学功能还不是很清楚。目前的研究主要集中在 R2R3-MYB 转录因子的基因克隆、结构鉴定、表达及其相关功能分析等初步阶段。事实上, R2R3-MYB 转录因子所介导的植物应答反应过程仍十分模糊, 比如 R2R3-MYB 转录因子的上、下游结合因子仍不能确

定, R2R3-MYB 转录因子在各种抗逆信号转导途径及其植物激素信号途径中的交叉调节作用也有待进一步深入研究。随着 RNAi、miRNA 等研究基因功能方法的不断发展以及酵母双杂交等互作蛋白质筛选系统的完善, R2R3-MYB 转录因子所调节的重要生理生化活动将会进一步得到阐明。

鉴定和阐明各个转录因子的功能以及所构成调控网络的运行机制仍将是植物胁迫生物学研究的一个热点领域, 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, 可以激活多个功能基因发挥作用, 从而提高植株综合抗逆性(抗旱、抗冻、抗病及抗盐等), 这将在植物抗逆性改良中有广阔的应用前景。

[参 考 文 献]

- [1] Zhang YY, Yang CW, Li Y, et al. SDIR1 is a RING finger E3 ligase that positively regulates stress-responsive abscisic acid signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2007, 19: 1912-29
- [2] Arabidopsis Genome Initiative. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature*, 2000, 408: 796-815
- [3] Riechmann JR, Ratcliffe OJ. A genomic perspective on plant transcription factors. *Curr Opin Plant Biol*, 2000, 3(5): 423-34
- [4] Riechmann JL, Heard J, Martin G, et al. More than 80 R2R3-MYB regulatory genes in the genome of *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 1998, 14: 273-84
- [5] Rosinski JA, Atchley WR. Molecular evolution of the Myb family transcription factors: evidence for polyphyletic origin. *J Mol Evol*, 1998, 46: 74-83
- [6] Stracke R, Werber M, Weisshaar B. The R2R3-MYB gene family in *Arabidopsis thaliana*. *Curr Opin Plant Biol*, 2001, 4: 447-56
- [7] Ogata K, Morikawa S, Nakamura H, et al. Comparison of the free and DNA-complexed forms of the DNA-binding domain of c-MYB. *Nat Struct Biol*, 1995, 2: 309-20
- [8] Martin C, Paz-Ares J. MYB transcription factors in plants. *Trends Genet*, 1997, 13: 67-73
- [9] Chen YH, Yang XY, Kun H, et al. The MYB transcription factor superfamily of *Arabidopsis*: expression analysis and phylogenetic comparison with the rice MYB family. *Plant Mol Biol*, 2006, 60: 107-24
- [10] Kranz HD, Denekamp M, Greco R, et al. Towards functional characterisation of the members of the R2R3-MYB gene family from *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 1998, 16(2): 263-76
- [11] 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: 1859-68
- [12] Urao T, Yamaguchi-Shinozaki K, Urao S, et al. An *Arabidopsis* myb homolog is induced by dehydration stress and its gene product binds to the conserved MYB recognition sequence. *Plant Cell*, 1993, 5(11): 1529-39
- [13] Yoo JH, Park CY, Kim JC, et al. Direct interaction of a divergent CaM isoform and the transcription factor, MYB2, enhances salt tolerance in *Arabidopsis*. *J Biol Chem*, 2005, 280(5): 3697-706
- [14] Zhu JK, Verslues PE, Zheng XW, et al. *HOS10* encodes an R2R3-type MYB transcription factor essential for cold acclimation in plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102(28): 9966-71
- [15] Kirik V, Kölle K, Wohlfarth T, et al. Ectopic expression of a novel MYB gene modifies the architecture of the *Arabidopsis* inflorescence. *Plant J*, 1998, 13(6): 729-42
- [16] Agarwal M, Hao YJ, Kapoor A, et al. A R2R3 type MYB transcription factor is involved in the cold regulation of CBF genes and in acquired freezing tolerance. *J Biol Chem*, 2006, 281(49): 37636-45
- [17] Vailleau F, Daniel X, Tronchet M, et al. A R2R3-MYB gene, *AtMYB30*, acts as a positive regulator of the hypersensitive cell death program in plants in response to pathogen attack. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99(15): 10179-84
- [18] Preston J, Wheeler J, Heazlewood J, et al. AtMYB32 is required for normal pollen development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 2004, 40: 979-95
- [19] Cominelli E, Sala T, Calvi D, et al. Over-expression of the *Arabidopsis* AtMYB41 gene alters cell expansion and leaf surface permeability. *Plant J*, 2008, 53(1): 53-64
- [20] Jung C, Seo JS, Han SW, et al. Overexpression of AtMYB44 enhances stomatal closure to confer abiotic stress tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2008, 146(2): 623-35
- [21] Cominelli E, Galbiati M, Vavasseur A, et al. A guard-cell-specific MYB transcription factor regulates stomatal movements and plant drought tolerance. *Curr Biol*, 2005, 15: 1196-200
- [22] Denekamp M, Smeekens SC. Integration of wounding and osmotic stress signals determines the expression of the AtMYB102 transcription factor gene. *Plant Physiol*, 2003, 132: 1415-23
- [23] Mengiste T, Chen X, Salmeron J, et al. The *BOTRYTIS SUSCEPTIBLE1* gene encodes an R2R3MYB transcription factor protein that is required for biotic and abiotic stress responses in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2003, 15(11): 2551-65
- [24] Bray EA. Plant responses to water deficit. *Trends Plant Sci*, 1997, 2: 48-54
- [25] Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Gene expression and signal transduction in water-stress response. *Plant Physiol*, 1997, 115: 327-34
- [26] Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. The plant hormone abscisic acid mediates the drought-induced expression but not the seed-specific expression of RD22, a gene responsive to dehydration stress in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Gen Genet*, 1993, 238(1-2): 17-25
- [27] Iwasaki T, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. Identification of a cis-regulatory region of a gene in *Arabidopsis thaliana* whose induction by dehydration is mediated by abscisic acid and requires protein synthesis. *Mol Gen Genet*,

- 1995, 247: 391-8
- [28] Mundy J, Yamaguchi-Shinozaki K, Chua NH. Nuclear proteins bind conserved elements in the abscisic acid responsive promoter of a rice rab gene. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1990, 87: 406-10
- [29] Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Plant genes induced by drought stress and ABA. *Tanpakushitsu Kakusan Koso*, 1992, 37(7): 1190-9
- [30] Abe H, Urao T, Ito T, et al. *Arabidopsis* AtMYC2 (bHLH) and AtMYB2 (MYB) function as transcriptional activators in abscisic acid signaling. *Plant Cell*, 2003, 15: 63-78
- [31] Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Gene networks involved in drought stress response and tolerance. *J Exp Bot*, 2007, 58(2): 221-7
- [32] Liang YK, Dubos C, Dodd IC, et al. AtMYB61, an R2R3-MYB transcription factor controlling stomatal aperture in *Arabidopsis thaliana*. *Curr Biol*, 2005, 15: 1201-6
- [33] Lai LB, Nadeau JA, Lucas J, et al. The *Arabidopsis* R2R3 MYB proteins FOUR LIPS and MYB88 restrict divisions late in the stomatal cell lineage. *Plant Cell*, 2005, 17(10): 2754-67
- [34] Knight H, Trewavas AJ, Knight MR. Salt stress elicits a cytosolic calcium signal. *Plant J*, 1997, 12: 1067-78
- [35] Yang T, Poovaiah BW. Calcium/calmodulin-mediated signal network in plants. *Trends Plant Sci*, 2003, 8(10): 505-12
- [36] McCormack E, Tsai YC, Braam J. Handling calcium signaling: *Arabidopsis* CaMs and CMLs. *Trends Plant Sci*, 2005, 10: 383-9
- [37] Halfter U, Ishitani M, Zhu JK. The *Arabidopsis* SOS2 protein kinase physically interacts with and is activated by the calcium-binding protein SOS3. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97: 3735-40
- [38] Liu JP, Ishitani M, Halfter U, et al. The *Arabidopsis thaliana* SOS2 gene encodes a protein kinase that is required for salt tolerance. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97: 3730-4
- [39] Ohta M, Guo Y, Halfter U, et al. A novel domain in the protein kinase SOS2 mediates interaction with the protein phosphatase 2C ABI2. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100: 11771-6
- [40] Browse J, Xin Z. Temperature sensing and cold acclimation. *Curr Opin Plant Biol*, 2001, 4: 241-6
- [41] Thomashow MF. So what's new in the field of plant cold acclimation? Lots! *Plant Physiol*, 2001, 125: 89-93
- [42] Chinnusamy V, Ohta M, Kanrar S, et al. ICE1: a regulator of cold-induced transcriptome and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Genes Dev*, 2003, 17: 1043-54
- [43] Shinwari ZK, Nakashima K, Miura S, et al. An *Arabidopsis* gene family encoding DRE/CRT binding proteins involved in low-temperature-responsive gene expression. *Biochem Biophys Res Commun*, 1998, 250: 161-70
- [44] Fowler S, Thomashow MF. *Arabidopsis* transcriptome profiling indicates that multiple regulatory pathways are activated during cold acclimation in addition to the CBF cold response pathway. *Plant Cell*, 2002, 14: 1675-90
- [45] Zhu J, Shi H, Lee BH, et al. An *Arabidopsis* homeodomain transcription factor gene, HOS9, mediates cold tolerance through a CBF-independent pathway. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101: 9873-8
- [46] Maleck K, Levine A, Eulgem T, et al. The transcriptome of *Arabidopsis thaliana* during systemic acquired resistance. *Nat Genet*, 2000, 26: 403-10