

DOI: 10.13376/j.cbls/2015031

文章编号: 1004-0374(2015)02-0217-11

# 植物转录因子家族在耐盐抗旱调控网络中的作用

李 田\*, 孙景宽, 刘京涛

(滨州学院山东省黄河三角洲生态环境重点实验室, 滨州 256603)

**摘 要:** 植物对干旱和高盐环境的适应是一个复杂的生物学过程, 涉及多条信号通路的交叉调控。其中, 通过转录因子发挥的调控作用对增强植物的耐盐抗旱特性具有重要意义。结合最近的相关研究, 重点综述了植物中的 MYB、bZIP、WRKY、NAC、AP2/ERF 等各类转录因子在响应高盐干旱胁迫的信号通路中与 ABA 信号通路、ROS 信号通路、SnRK2 信号通路及 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 信号通路等存在的交叉整合作用, 以期为利用基因工程手段增强植物的耐盐抗旱性提供更有效的改良途径。

**关键词:** 转录因子; 耐盐抗旱; 调控网络

中图分类号: Q943.2; Q945 文献标志码: A

## Role of different transcription factor families in the regulatory networks of drought and salinity tolerance in plants

LI Tian\*, SUN Jing-Kuan, LIU Jing-Tao

(Shandong Provincial Key Laboratory of Eco-Environmental Science for Yellow River Delta,  
Binzhou University, Binzhou 256603, China)

**Abstract:** Plant adaptation to drought and high salt environment is a complex biological process, involving cross regulation of multiple signaling pathways, in which transcription factors play important roles in regulating the resistance to salt and drought. Based on the recent research, this review focuses on the cross and integrative functions of transcription factors (MYB, bZIP, WRKY, NAC, AP2/ERF, and etc.) that control and modulate high salt and drought stress adaptive signaling pathways of ABA, ROS, SnRK2 and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, which will provide a more effective improvement way to enhance plant resistance to salt and drought by genetic engineering.

**Key words:** transcription factors; drought and salinity tolerance; regulatory network

植物在各种逆境环境下的生存依赖于其自身生长发育过程中所涉及的内在细胞性和结构性调整与适应。在植物所面临的外界各种环境胁迫中, 干旱和高盐胁迫是严重影响和制约其生长发育及产量的重要因素之一。干旱和高盐造成的主要危害, 在于两者不仅会导致植物细胞缺水, 使细胞水分平衡紊乱, 引起植物细胞的渗透胁迫和离子胁迫, 还可破坏植物细胞膜的结构, 改变一些膜结合酶类的活性, 引起一系列的代谢失调, 如光合作用的下降、呼吸耗能的增加以及有毒物质的积累等。此外, 两者还可造成细胞的氧化胁迫, 对蛋白质和核酸等造成损伤<sup>[1-3]</sup>。

环境胁迫因素影响植物的生长, 并引起植物进

化出各种机制来应对这些挑战。植物应对干旱和高盐的复杂调控过程涉及渗透保护物质的合成、离子调节、质膜保护和活性氧的清除、胚胎发育晚期丰富蛋白 LEA (late embryogenesis abundant proteins) 的积累等各个方面, 而这些胁迫相关基因的表达离不开植物体内各类转录因子的有效调控<sup>[4]</sup>。在胁迫响

收稿日期: 2014-07-21; 修回日期: 2014-08-28

基金项目: 国家自然科学基金项目(31400525); 山东省自然科学基金项目(ZR2014CQ028); 滨州学院博士基金项目(2014Y06); 滨州学院科研基金项目(BZXYL1306)

\*通信作者: E-mail: 912litian@163.com; Tel: 0543-3195580

应过程中起作用的转录因子是植物中最重要的一类调节基因，它们通过形成复杂的网络系统，在时间和空间上共同调控着各类基因的表达。研究发现，相比功能基因，某一转录因子可以调控多个逆境相关基因的表达，因此，利用转录因子来提高植物的抗逆性将是一条更为有效的改良途径<sup>[5]</sup>。

## 1 植物中的耐盐抗旱调控网络

植物的耐盐抗旱特性是一个复杂的生物学过程。植物在抗逆反应过程中，通过其信号转导途径有效地调控体内相关功能基因的表达，进而引发一系列生理、生化反应，形成高效有序的信号调控网络，以降低或消除对植物的危害。目前发现植物的耐盐抗旱胁迫信号网络中主要有植物激素信号途径、脂质体信号途径、SnRK2 (sucrose non-fermenting1-related protein kinase 2) 和 MAPK (mitogen-activated protein kinase) 信号途径、ROS (reactive oxygen species) 信号途径以及气孔信号途径。这些信号网络系统将植物的激素调节、新陈代谢、能量供应以及生长发育密切联系在一起<sup>[6]</sup>。这说明植物对高盐干旱胁迫的适应，不仅依赖于耐逆相关基因的表达，还依赖于由干旱和高盐胁迫诱导引发的各种信号通路的综合调控作用。

植物中具有耐盐抗旱调控功能的各类转录因子与上述信号途径存在着密切联系，其中某些转录因子可同时参与上述两条或多条信号途径的调控，进而通过形成复杂的信号网络调控系统来发挥作用，如在植物激素参与的耐逆调控网络中，脱落酸 ABA (abscisic acid) 可作为激活植物细胞响应干旱和高盐胁迫的关键因子发挥作用，其中许多参与植物耐盐抗旱胁迫调控的转录因子都可受 ABA 诱导，通过 ABA 依赖性信号途径调节气孔关闭降低蒸腾作用来增强植物的耐盐抗旱等非生物胁迫特性。ABA 和其他生物与非生物胁迫应答途径存在许多交叉，这些交叉节点通常在多条胁迫应答途径中发挥着相互协调的作用。如在干旱和高盐胁迫引起的信号级联反应中，渗透胁迫诱导的  $Ca^{2+}$  信号与 ABA 关联，进而调控与干旱和高盐胁迫相关的各类转录因子的活性；而作为 ABA 和其他生物胁迫应答途径的其他交叉组分，如活性氧 ROS、NO、促分裂原活化蛋白激酶 MAPK、ADR1 (activated disease resistance1) 等也都在植物耐盐抗旱过程中发挥着重要作用<sup>[7]</sup>。因此，植物中的关键转录因子在耐盐抗旱调控网络中所发挥的作用离不开其参与的信号途径与其他信

号转导途径的交叉关联。

此外，ABA 可激发与非生物胁迫适应有关的转录重编程的细胞机制以及植物体碳水化合物和脂质体的转录变化，表明 ABA 在调节植物环境胁迫适应与细胞初级代谢机制中的中心枢纽作用<sup>[8]</sup>。近来有关其他植物激素，如赤霉素 (gibberellin, GA) 和茉莉酸 (jasmonate ZIM domain, JAZ) 介导的信号途径与 ABA 信号途径的交互作用研究取得了较大进展，其中植物生长调节激素赤霉素 (GA) 对 ABA 信号途径的整合性和功能性调整在调控植物细胞胁迫网络和发育信号中具有关键作用；而质膜来源的发育调控因子茉莉酸 JAZ 信号与 GA 和 ABA 信号通路在调控植物干旱胁迫方面的重叠和交互作用也得到证实。上述两种激素信号途径均通过 DELLA (DELLA sub-family of GRAS transcription factors) 蛋白与 ABA 介导的干旱和高盐等非生物胁迫途径相互作用<sup>[6]</sup> (图 1)。上述新的研究结果揭示，质膜来源的信号通路在参与非生物胁迫信号途径中所发挥的重要作用，也较好地解释了某一转录因子可以对多种植物激素进行响应的现象。

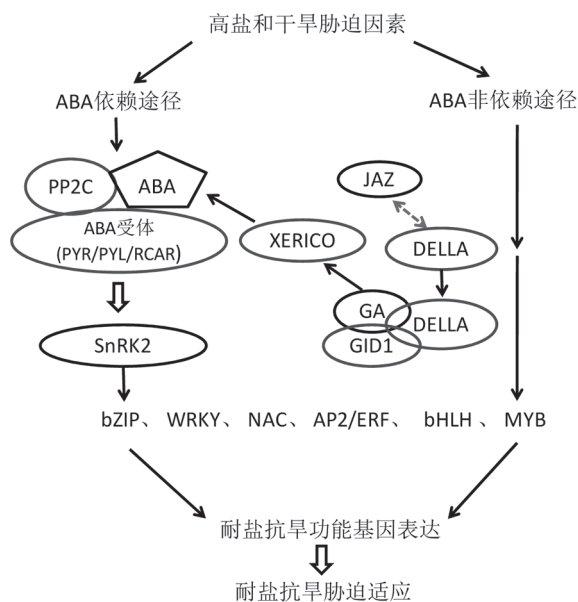


图1 植物激素ABA、GA和JAZ信号途径在耐盐抗旱调控网络中的交叉<sup>[6]</sup>

## 2 转录因子在植物耐盐抗旱调控网络中的作用

模式植物拟南芥和水稻的基因组学知识的发展及其转录组测序等资料为提高植物对盐渍和干旱土壤的可持续利用提供了有利保障。现在关于植物耐

盐、抗旱性的总体线性框架主要是在对突变体进行系统和综合分析的基础上建立起来的。目前已经从拟南芥、水稻、番茄等多种植物中分离鉴定了与耐盐抗旱有关的各类转录因子, 且其中部分转录因子具体作用的目的基因也得到了鉴定(表1)。尽管对于模式植物拟南芥和水稻的相关研究已较为深入, 但其有关知识资料在提高植物耐盐和耐旱基因工程方面的应用还很有限。因此, 只有在充分了解和认识植物中复杂的耐盐抗旱调控网络以及在逆境胁迫中发挥作用的关键调控因子的基础上, 才能更好地推进植物耐逆基因工程的发展。

### 2.1 MYB转录因子在耐盐抗旱调控网络中的作用

MYB (v-myb avian myeloblastosis viral oncogene homolog) 类转录因子是植物中最大的转录因子家族之一, 依据其保守 MYB 结构域数目的不同, 目前可划分为 R1/2-MYB、R2R3-MYB、R1R2R3-MYB 和 R1R2R3R4-MYB 四个亚族<sup>[31]</sup>。MYB 家族作用广泛, 其中许多成员在植物逆境胁迫中发挥着重要

作用。Abe 等<sup>[32]</sup>研究表明, 在逆境胁迫下, MYB 转录因子与许多功能基因启动子区中的 MYB 结合元件(核心序列 TAACTG)结合, 从而激活胁迫应答基因的表达。如过表达拟南芥 AtMYB2 可引起转基因植株中 RD22、ADHI 等多种胁迫诱导基因的高效表达。其中, 干旱应答基因 RD22 的启动子中含有干旱和 ABA 应答的顺式作用元件 MYC、MYB 和 GT-1, 而无典型的 ABRE (ABA-responsive element) 核心序列 (ACGT, 又称为 ACGT-box)<sup>[33]</sup>。这说明除了 ABRE-bZIP 调控系统外, MYB 转录因子也通过其自身途径参与对 ABA 应答基因表达的调控<sup>[34]</sup>。

耐逆胁迫网络的复杂性使得植物中从主到次的各级调控网络需要相互交叉与合作, 从而在转录水平上降低对植物的副作用。已有研究发现, MYB 转录因子可作为其他某些调控因子的直接靶目标来发挥调控作用, 如与 MADS (MADS box domain) 家族的 AGL15 相互作用的众多目标基因中有 29 个属于 MYB 基因; 此外, 有关 MYB 转录因子可直接调

表1 耐盐抗旱转录因子调控的目的基因

类别	基因名称	参考文献	调控的目的基因	物种
MYB	MYB2	[9]	RD22	拟南芥( <i>Arabidopsis thaliana</i> )
	MYB15	[10]	DREB1A、DREB1B、DREB1C	
	OsMPS	[11]	OsEXPA4、OsEXPA8、OsEXPB2、OsEXPB3、OsEXPB6、OsGLU5、OsGLU14	水稻( <i>Oryzasativa</i> )
bZIP	ABF3	[12]	RD29B、DREB2A	拟南芥
	AREB1/ABF2	[12]	RD29B、DREB2A	
	AREB2/ABF4	[12]	RD29B、DREB2A	
	ABI5/DPBF	[13]	RD29B、RD29A、LEA	番茄( <i>Solanum lycopersicum</i> )
	bZIP24	[14]	AtHKT1、AtSOS1、AtPIP2.1、AGO1、AtCYP19	
	SIAREB	[15]	RD29B、SILAP	
WRKY	WRKY25、WRKY33	[16]	GSTU11、LOX1	拟南芥
	WRKY63/ABO3	[17]	ABF2	
	AtWRKY18、WRKY60	[18]	ABI4、ABI5	
NAC	ANAC019、ANAC055	[19]	EDR1	拟南芥
	VNI2	[20]	COR15A、COR15B、RD29A、RD29B	
	NTL6	[21]	PR1、PR5	
	NTL4	[22]	AtrbothC	
	OsNAC6/SNAC2、OsNAC5	[23-24]	OsLEA3	
AP2/ERF	DREB1E/DDF2、DREB1F	[25]	GA2OX7	拟南芥
	DREB2C	[26]	COR15A	
	RAP2.1	[27]	COR15A、RD29A	
	DREB1A/CBF3	[28]	COR15A、RD29A	
bHLH	MYC2/RD22BP1	[9]	RD22	拟南芥
C2H2 ZF	Zat10	[29]	RD29A	拟南芥
	OsDST	[30]	Osp24p、OsGSTU2、OscP450-D10、OscP450	水稻

控的目标基因方面的研究也有所进展,如目前拟南芥数据库中收录了可与3R-MYBs和R2R3-MYBs转录因子直接发生作用的部分目标基因<sup>[31]</sup>。

研究MYB转录因子在植物耐盐抗旱调控网络中的作用发现,MYB转录因子通过ABA信号途径参与的耐盐抗旱调控与植物中的其他信号转导途径存在着不同程度的交叉,如具有多重调节作用的R2R3-MYB转录因子AtMYB41,它不仅可对ABA、干旱、盐和冷等刺激作出应答,还可影响细胞及角质层的发育,表明其在调控非生物胁迫和细胞壁发育之间存在功能交叉<sup>[35]</sup>。而某些MYB转录因子则通过参与不同植物激素信号途径间的交叉作用进行耐盐抗旱调控,如AtMYB44/MYBR1一方面可通过调控ABA介导的气孔关闭响应干旱胁迫;另一方面,过表达该基因可导致JA响应基因的活性受到抑制。由此推断,JA信号通路和ABA信号通路间存在着相互制约关系<sup>[36]</sup>,而AtMYB96则通过ABA信号通路和生长素信号通路的整合调控其对干旱胁迫的应答<sup>[37]</sup>。此外,小麦中的MYB转录因子TaPIMP1通过协同调控ABA信号和SA信号通路中的胁迫相关基因,在小麦抗病性和耐旱性中发挥着正向调控作用<sup>[38]</sup>。

最近,在水稻中发现的R2R3-MYB类盐胁迫响应转录因子OsMPS(MULTIPASS)具有调控植物激素和细胞壁合成的功能,该转录因子的表达可受ABA、细胞分裂素(CK)、赤霉素(GA)和油菜素内酯等多种植物激素的诱导。由此看出,影响MYB转录因子参与的调控植物细胞壁形成的多条激素信号合成途径在增强植物耐盐抗旱中同样发挥着重要作用<sup>[11]</sup>。上述研究表明,植物的耐盐抗旱胁迫调控过程与其他各类胁迫调控途径,特别是各类植物激素信号转导途径存在着密切交叉,形成了一个综合的调控网络,从而使转基因后代呈现出多种胁迫耐受特征。

## 2.2 bZIP转录因子在耐盐抗旱调控网络的作用

碱性亮氨酸拉链bZIP(basic leucine zipper)蛋白结构具有高度的保守性,其典型特征包含一个亮氨酸拉链结构域和一个碱性结构域,bZIP蛋白通过上述结构域与专一的DNA序列相互作用。此外,bZIP蛋白还包含一个或多个具有增强转录作用的转录激活结构域<sup>[39]</sup>。

张计育等<sup>[40]</sup>研究表明,植物bZIP转录因子家族可以与ABRE(CCACGTGG)元件、G-box元件(CACGTG)、ACEs(ACGT)元件、H-box(CCTACC)、

PB-类(TGAAAA)元件、GLM(GTGAGTCAT)元件结合。其中,在植物耐盐抗旱调控网络中,受bZIP类转录因子调控的耐逆相关基因的启动子区通常包括ABRE元件,如拟南芥中可受ABA、干旱和高盐诱导的*AREB1/ABF2*、*ABF3/DPBF5*、*AREB2/ABF4*基因,bZIP转录因子与其ABRE元件结合,进而激活ABRE元件驱动的基因表达<sup>[41]</sup>。因此,ABRE-bZIP调控系统被认为是植物中调控ABA应答基因表达的有效途径之一。

许多研究表明,bZIP类转录因子在逆境调节网络中具有关键的综合性作用,有关这类转录因子在提高植物耐盐抗旱方面的功能也已被证明,如水稻Os**ZIP23**和Os**ZIP72**可增强转基因水稻的耐旱性,且这两个转录因子是通过ABA依赖性干旱信号转导通路发挥作用<sup>[42-43]</sup>。通过对模式植物拟南芥和盐芥进行盐诱导下的转录差异文库筛选,鉴定出转录因子bZIP24是关键的耐盐调控因子,该转录因子负调控拟南芥的耐盐性,通过RNAi(RNA interference)技术可显著增强拟南芥的耐盐性。该转录因子不仅可调控一系列负责胞质离子平衡和气孔调节的盐胁迫诱导基因的表达,如Na<sup>+</sup>转运基因*AtHKT1*、Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup>逆向转运蛋白基因*AtSOS1*、水通道蛋白基因*AtPIP2.1*以及谷氨酰胺合成酶基因,而且其作用的候选目的基因还包括参与植物生长与发育的*AGO1*和*AtCYP19*。这一结果表明,bZIP24转录因子对维持非生物胁迫条件下植物的正常生长发育具有关键作用,提示该转录因子参与的上述两种信号通路存在交叉<sup>[14]</sup>。

目前有关多数bZIP转录因子如何参与植物耐逆胁迫信号转导通路的作用机制已相对清楚(图2)。目前普遍认为,干旱和高盐首先引起植物内部的变化主要是质膜脂的相变,以及膜脂降解、质膜结构完整性的破坏等,从而导致质膜透性的改变<sup>[44]</sup>。其次,渗透胁迫诱导信号会引起质膜H<sup>+</sup>-ATP酶和Ca<sup>2+</sup>-ATP酶活性的变化,造成膜的脱极化,引发Ca<sup>2+</sup>流动、胞质pH值和质体产生ROS的协调变化<sup>[45]</sup>。除此之外,渗透胁迫诱导的Ca<sup>2+</sup>流动和ABA有关,在干旱和高盐胁迫引起的信号级联反应中,钙调蛋白激酶(CaM kinases)作为主要的调节酶发挥作用<sup>[46]</sup>。bZIP转录因子可与顺式作用元件ABRE等相互作用,从而在转录水平上对耐逆基因进行调节<sup>[47]</sup>。研究发现,bZIP转录因子可通过形成同源和异源二聚体发挥其调控作用,如拟南芥中的A族bZIP转录因子ABI5与EEL可通过形成不同的二聚体调控晚

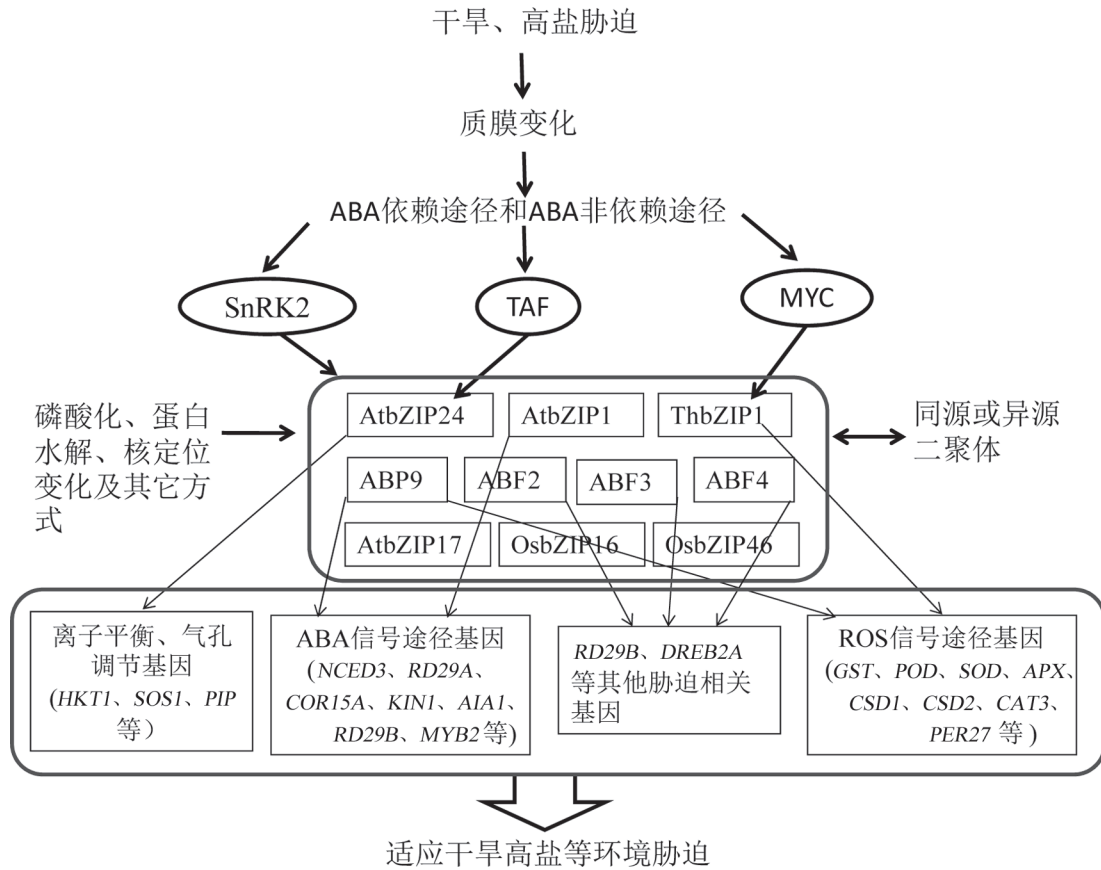


图2 bZIP转录因子参与的耐盐抗旱调控机制

期丰富蛋白 *LEA* 基因的表达, 这是由于上述两类 bZIP 转录因子竞争相同的结合位点, 从而形成相对抗的转录激活功能, 即 ABI5 同源二聚体激活基因的表达, 而 EEL 同源二聚体或者 ABI5-EEL 异源二聚体抑制 *LEA* 蛋白的表达<sup>[48]</sup>。此外, 有关 AtbZIP24-GFP 融合蛋白的转基因研究显示, 盐诱导可引起转录因子在细胞核中的重新定位并形成二聚体, 这表明 bZIP 转录因子在复杂的细胞信号转导网络中通过动态平衡介导新的信号通路<sup>[14]</sup>。

bZIP 类转录因子的活性还受蛋白磷酸化的调控, 且这一类蛋白质翻译后修饰在上述控制转录因子功能的各类机制中均可发挥作用<sup>[49]</sup>。其原因在于, 磷酸化可导致 bZIP 转录因子二聚体的特异性改变, 进而使其与目的序列的 DNA 结合因磷酸基团的插入而受到抑制; 其次, 磷酸化可通过影响蛋白质的水解作用调整蛋白单体的丰富度, 从而发挥作用<sup>[50]</sup>。

bZIP 转录因子的特异性磷酸化使得其可通过与上游少数激酶作用来调控多种既定基因的表达。研究表明, bZIPs 经常通过上述途径参与植物的耐逆信号调控网络, 在该类信号网络中发挥着重要作

用。如研究发现, bZIP 类 AREB/ABF 转录因子 AREB1、AREB2、ABF3 在 ABA 信号介导的干旱胁迫途径中具有关键作用, 其通过形成同源和异源二聚体与 SnRK2 蛋白激酶相互作用, 因此, 属于 ABA 磷酸化依赖性蛋白<sup>[12]</sup>。而水稻 ABA 信号途径中 SnRK2 蛋白激酶则通过对 bZIP 蛋白 OREB1 和 TRAB1 的磷酸化激活了 ABA 响应基因的转录<sup>[51]</sup>。此外, bZIP 转录因子还通过与其他转录因子相互作用发挥其耐逆调控作用, 如干旱、ABA 等非生物胁迫不仅可以直接诱导刚毛柽柳 (*Tamarix hispida*) ThZIP1 转录因子的表达, 而且还可首先诱导 MYC 转录因子的表达进一步与 ThZIP1 的启动子区的 E-box 结合后激活该基因的表达, 而后 ThZIP1 转录因子与所调控的目的基因启动子区的 A-、C- 或 G-box 结合, 进而增强植物的非生物胁迫耐受性<sup>[52]</sup>。总之, bZIP 转录因子可通过蛋白质重组 (形成同源或异源二聚体)、水解以及翻译后磷酸化等多种方式动态调控信号转导通路, 进而发挥其在植物耐盐抗旱转录调控中的作用<sup>[53]</sup>。

最近的研究表明, bZIP 转录因子在胁迫响应

转录中可能发挥着协同作用,如拟南芥中的 TBP 相关转录因子 AtTAF10 在耐盐和抗渗透胁迫中的功能与 bZIP24 转录因子的作用存在重合,表明 bZIP 和 TAFs 蛋白在复杂的干旱和盐信号网络中存在相互调控关系<sup>[14]</sup>。而在玉米中发现的 bZIP 转录因子 ABP9 与 ABA 信号途径以及 ROS (reactive oxygen species) 产生和清除的功能性联系,进一步证明了 ABA 信号途径和 ROS 相关信号途径在植物干旱高盐胁迫适应网络中的交叉作用<sup>[54]</sup>。

### 2.3 WRKY 转录因子在耐盐抗旱调控网络中的作用

WRKY 类转录因子 (WRKY transcription factor) 是近年来在植物中发现的特有、新型转录调控因子,其 N 端含有高度保守的 WRKYGQK 氨基酸序列,是 WRKY 结构域的核心序列<sup>[55]</sup>。根据 WRKY 域的数量及其锌指结构的特征,WRKY 蛋白家族可分为 3 个亚家族<sup>[55]</sup>。WRKY 转录因子主要是通过特异性识别 (T)(T)TGAC(C/T) 序列 W-box,启动调节相关基因的表达来应答各种诱导刺激,从而对植物起到调节作用<sup>[56]</sup>。

近年来有关 WRKY 转录因子在植物耐盐抗旱方面的研究也取得了一定进展,如在烟草、沙漠豆类灌草植物、水稻中均克隆到与植物耐旱性有关的 WRKY 转录因子<sup>[57-59]</sup>。此外,Wei 等<sup>[60]</sup>研究表明,从天蓝遏蓝菜克隆到的 TcWRKY53 转录因子受 NaCl、干旱、冷等多种胁迫诱导,且该转录因子在植物渗透胁迫中发挥着负调控作用。

对调控逆境应答基因表达的转录因子的研究,极大地促进了人们对植物应激诱导信号的理解。WRKY 转录因子调节植物从发育到各种生物和非生物胁迫以及激素介导的信号通路过程。目前发现 WRKY 转录因子在发挥植物耐盐抗旱作用时主要与植物激素 ABA 信号通路、病原体防御通路以及 ROS 等多条信号通路存在交叉作用。如在拟南芥中过表达 WRKY25 和 WRKY33 后,其耐盐性和 ABA 敏感性增强;另外,两者还在植物病原体防御方面发挥作用,表明该类转录因子在上述 ABA 信号途径和病原体防御信号转导途径中存在交叉作用<sup>[16]</sup>。HLH/ABAR 是目前报道的参与 ABA 信号通路的第三类受体,其通过核质转录阻遏因子 WRKY40 调控质体到细胞核的逆行信号通路,进而与 ABA 信号途径发生级联作用。这一发现有力地证明了 WRKY 转录因子参与的叶绿体定位信号途径在调节细胞 ABA 信号途径中所发挥的作用<sup>[61]</sup>。此外,拟南芥 wrky63 敲除突变体则表现出对 ABA 和干旱灵

敏度的降低,其中 AREB1/ABF2 转录因子的表达受到影响,表明 WRKY 参与了 ABA 介导的干旱和盐胁迫响应途径<sup>[17]</sup>。

WRKY 转录因子还通过参与 ROS 信号途径调控植物的耐盐抗旱特性,如刚毛怪柳 ThWRKY4 转录因子通过调控诸如超氧化物歧化酶 SOD 和过氧化酶 POD 等抗氧化基因的表达和活性控制细胞中 ROS 的积累,过表达该基因的转基因植株之所以表现出盐和氧化胁迫应激耐受能力的增强,是因为 ThWRKY4 介导了细胞对有毒活性氧水平的抵御和防护<sup>[62]</sup>,从而揭示出 WRKY 转录因子在参与氧化胁迫防御反应以及 ROS 介导的信号通路中的交叉作用。此外,bHLH92 和 WRKY33 可通过谷胱甘肽 S- 转移酶 (GSTs) 和过氧化物酶在 ROS 解毒中发挥调控作用,这表明上述转录因子在介导 ROS 清除与氧化胁迫诱导信号通路中发挥着重要作用<sup>[63]</sup>。Vanderauwera 等<sup>[64]</sup>研究表明,拟南芥的盐和渗透胁迫耐受性与参与 ROS 响应的 WRKY15 转录因子及其线粒体逆行信号密切相关。此外,水稻气孔关闭调节是 Cys2/His2 锌指蛋白 DST 通过调节参与 ROS 体内平衡的非依赖性 ABA 目的基因的表达来实现的<sup>[30]</sup>。这些发现进一步说明,锌指蛋白和 WRKY 转录因子可能通过 ROS 信号参与对渗透胁迫的适应。

### 2.4 NAC 转录因子在耐盐抗旱调控网络中的作用

NAC (N-acetylcysteine) 转录因子的特征是其 N 端高度保守的 NAC 结构域,有 5 个亚结构域,其 C 端为高度变异的转录调控区。NAC 结构域不含有任何已知的结合 DNA 的基序,但可通过一些作用,如盐桥等形成有功能的 NAC 蛋白二聚体与 DNA 结合<sup>[65]</sup>。

NAC 转录因子功能多样,其不仅参与植物的发育、防御和生物应激等过程,在干旱和高盐非生物胁迫适应中也具有重要的作用,如水稻中的抗旱耐盐基因 SNAC1、SNAC2、ONAC063、ONAC045,拟南芥中的干旱诱导基因 ATAF1、AtNAC2、ANAC019、ANAC055 和 ANAC072,海茄冬 AmNAC1 基因,玉米中的 ZmNAC1 基因等<sup>[66-68]</sup>。目前通过转基因手段过表达各类 NAC 转录因子已使很多物种抗旱和耐盐性增强,其中有许多 NAC 转录因子可受多种非生物胁迫因素诱导,如番茄中的 NAC-type (NAM、ATAF1,2、CUC2) 转录因子 SINAC1 可响应包括 ABA、茉莉酸、赤霉素、乙烯在内的多种生物和非生物胁迫,表明该转录因子可参与番茄中多条信号

转导途径<sup>[69]</sup>。 *ATAF1* 基因的表达受干旱和 ABA 诱导, 其通过负调控渗透胁迫反应基因 *COR47*、*ERD10*、*KINI*、*RD22* 和 *RD29A* 的表达在植物抗旱中发挥作用<sup>[70]</sup>。而水稻 *ONAC5* 和 *ONAC6* 转录水平的表达也可被 ABA、干旱、盐胁迫等各种条件所诱导, 表明这两个 NAC 转录因子参与的非生物胁迫调控与植物的 ABA 信号转导途径相关联; 进一步研究发现, 两者通过形成二聚体与启动子区结合转录激活胁迫诱导基因 *OsLEA3* 而发挥作用<sup>[23-24]</sup>。

NAC 转录因子除了参与 ABA 激素信号途径介导的胁迫反应外, 还可与植物中的其他信号途径进行交叉调控, 如过表达拟南芥 *ANAC019* 和 *ANAC055* 可调控转基因植物中非特异性盐和干旱响应基因的表达, 使其抗旱性增加; 此外, *ANAC019* 和 *ANAC055* 还受 JA 激素的诱导, 从而调控防御基因的表达。研究表明, 两者之所以可受 JA 和 ABA 两种激素的诱导, 关键依赖于 JA 信号途径的调控因子 COI1 和 MYC2 对 *ANAC019* 和 *ANAC055* 的调控作用。因此, 可以推断上述 NAC 转录因子在 JA 和 ABA 信号诱导中存在交叉作用<sup>[71]</sup>。而另一类 NAC 转录因子 ANAC042 可将植物叶片感应和盐胁迫响应联系在一起, 参与 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 介导的信号途径<sup>[72]</sup>。此外, 水稻中的干旱和 ABA 响应转录因子 OsNAC10 调控的 NAC 依赖性目的基因则与包括 AP2 和 WRKY 在内的转录因子相互作用<sup>[73]</sup>。这些结果有力揭示了 NAC 转录因子在胁迫相关的多层次调控路径中的枢纽作用。而最新的有关 SnRK2.8 蛋白激酶与 ABA 响应的 NAC 转录因子 NTL6 之间的相互作用研究充分揭示了 SnRK2 型激酶在 ABA 控制的非生物胁迫响应网络中的整合作用<sup>[74]</sup>。

NAC 转录因子除与多条信号通路交互作用发挥功能外, 还在干旱和高盐胁迫条件下通过 miRNA 抑制相应 mRNAs 的表达来进行调控<sup>[75]</sup>。因此, 通过 miRNA 机制对干旱和盐胁迫诱导的信号途径进行改造, 将可能成为基因工程领域提高植物耐逆性的有效手段之一。

### 2.5 AP2/ERF、bHLH、C2H2 转录因子在耐盐抗旱调控网络中的作用

AP2/ERF (ethylene response factor) 转录因子家族庞大, 根据其序列相似性和 AP2/ERF 结构域数量的不同, 分为 AP2、ERF 和 RAV 3 个亚家族<sup>[76]</sup>。ERF 家族仅有 1 个 AP2/ERF 结构域, 其包括 CBF/DREB 和 ERF 2 个亚家族<sup>[77]</sup>。其中, CBF/DREB 亚家族成员可以识别干旱和冷诱导响应元件 (DRE/

CRT, A/GCCGAC), 在植物抵抗非生物胁迫过程中起着非常重要的作用<sup>[78-79]</sup>, 且 CBF/DREB 亚族转录因子主要通过 ABA 依赖性和非依赖性信号途径发挥植物的耐盐抗旱作用, 如过表达 *ABI4* 可导致数百种以上 ABA 依赖性基因的表达, 进而与 ABA 响应转录因子 bZIP 发生协同作用, 并可调控 ZAT12 和 RAP2.1 作为低温和干旱胁迫下的转录抑制因子发挥作用<sup>[80]</sup>。

AP2/ERF 转录因子在植物耐盐抗旱等非生物胁迫反应中主要与调控植物生长有关的各类信号途径发挥着交叉作用, 如组成型过表达 DREB/CBF 途径的 DREB1F/DDF1 转录因子可诱导赤霉素 GA 消除基因 *GAtox7* 的表达, 因此, 在增强转基因植株耐盐性的同时, 抑制其生长发育。而过表达拟南芥的光和干旱响应基因 *RAP2.4* 在增强植物耐逆性的同时, 也会导致受光和乙烯调控的多种植物发育过程受到抑制<sup>[81]</sup>。但对于 ABA 响应的 ERF 亚族的 RAP2.6 和 RAP2.6L, 过表达该类转录因子在增强植株耐盐抗旱性状的同时, 不会引起植株表型的变化<sup>[82]</sup>。此外, 大豆 *GmERF3* 基因的表达可受不同胁迫因素的诱导 (生物、非生物胁迫和植物激素等), 说明 *GmERF3* 转录因子在复杂的生物和非生物环境胁迫信号通路中, 很有可能作为连接因子发挥交叉作用<sup>[83]</sup>。Djafi 等<sup>[84]</sup>有关拟南芥中磷酸肌醇依赖性磷脂酶 C (PI-PLCs) 抑制因子的研究表明, 与干旱胁迫有关的脂质体信号途径可通过磷酸肌醇与 DREB2 调控途径发生交互作用。

此外, bHLH (basic Helix-Loop-Helix)C2H2 转录因子 (Cys2/His2) 也在植物耐盐抗旱调控网络中通过与其他信号途径交叉发挥重要作用, 如拟南芥中的 C2H2 型锌指蛋白 ZAT6 在调控植物发育和渗透胁迫响应过程中与 MPK6 信号通路存在交互整合作用<sup>[85]</sup>。而有关拟南芥中 bHLH92 转录因子的研究也说明了细胞微调反应中存在着交叉和竞争的复杂信号通路, 该转录因子仅调控了一部分盐和干旱响应基因, 但却调控了下游不同的过氧化物酶的表达, 因此, bHLH92 可通过与 ROS 介导的信号途径相互交叉发挥作用, 从而适应高盐和干旱胁迫<sup>[86]</sup>。

## 3 展望

综上所述, 植物耐逆性的提高通常是由大量的抗性诱导基因的转录激活实现的, 这些基因参与细胞质中的离子平衡、渗透压调节等各个方面, 而在植物生长发育过程中, 各类转录因子对包括盐和干

早胁迫在内的多种耐逆胁迫应答具有重要作用。以往关于盐和干旱诱导调控因子的研究主要集中在单一因素和单一途径。然而,上述研究表明,转录因子可以受生物胁迫、非生物胁迫以及植物激素各种因素诱导表达,表明这些基因在响应生物胁迫和非生物胁迫信号通路中交叉互作。总之,越来越多的研究表明,转录因子在动态网络枢纽中的整合以及协同竞争作用使得植物的分子抗逆机制更具复杂性。因此,更详细的工作将是阐明在胁迫适应的细胞网络中不同转录因子是如何精确进行交互作用的,并了解它们在提高植物抗逆性方面的潜在作用机制,从而为通过基因工程手段充分利用转录因子提高植物的抗逆性发挥更强大的作用。

### [参 考 文 献]

- [1] Jaspers P, Kangasjärvi J. Reactive oxygen species in abiotic stress signaling. *Physiol Plant*, 2010, 138(4): 405-13
- [2] Flowers TJ. Improving crop salt tolerance. *J Exp Bot*, 2004, 55(396): 307-19
- [3] Frank G, Pressman E, Ophir R, et al. Transcriptional profiling of maturing tomato (*Solanum lycopersicum* L.) microspores reveals the involvement of heat shock proteins, ROS scavengers, hormones, and sugars in the heat stress response. *J Exp Bot*, 2009, 60(13): 3891-908
- [4] Ashraf M, Akram NA. Improving salinity tolerance of plants through conventional breeding and genetic engineering: an analytical comparison. *Biol Technol Adv*, 2009, 27(6): 744-52
- [5] Søren L, Charlotte O, Michael KJ, et al. Structure, function and networks of transcription factors involved in abiotic stress responses. *Int J Mol Sci*, 2013, 14: 5842-78
- [6] Dortje G, Chao L, Harikrishnan M, et al. Tolerance to drought and salt stress in plants: unraveling the signaling networks. *Front Plant Sci*, 2014, 5: 151
- [7] Mauch-Mani B, Mauch F. The role of abscisic acid in plant-pathogen interactions. *Curr Opin Plant Biol*, 2005, 8(4): 409-14
- [8] Hey SJ, Byrne E, Halford NG. The interface between metabolic and stress signalling. *Ann Bot*, 2010, 105(2): 197-203
- [9] 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(1): 63-78
- [10] Ding Z, Li S, An X, et al. Transgenic expression of MYB15 confers enhanced sensitivity to abscisic acid and improved drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *J Genet Genomics*, 2009, 36(1): 17-29
- [11] Schmidt R, Schippers JH, Mieulet D, et al. MULTIPASS, a rice R2R3-type MYB transcription factor, regulates adaptive growth by integrating multiple hormonal pathways. *Plant J*, 2013, 76(2): 258-73
- [12] Yoshida T, Fujita Y, Sayama H, et al. AREB1, AREB2, and ABF3 are master transcription factors that cooperatively regulate ABRE-dependent ABA signaling involved in drought stress tolerance and require ABA for full activation. *Plant J*, 2010, 61(4): 672-85
- [13] Nakashima K, Fujita Y, Katsura K, et al. Transcriptional regulation of transcriptional regulation of ABI3 and ABA-responsive genes including *RD29B* and *RD29A* in seeds, germinating embryos, and seedlings of *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 2006, 60(1): 51-68
- [14] Yang O, Popova OV, Suthoff U, et al. The *Arabidopsis* basic leucine zipper transcription factor AtbZIP24 regulates complex transcriptional networks involved in abiotic stress resistance. *Gene*, 2009, 436(1-2): 45-55
- [15] Hsieh TH, Li CW, Su RC, et al. A tomato bZIP transcription factor, SlAREB, is involved in water deficit and salt stress response. *Planta*, 2010, 231(6): 1459-73
- [16] Jiang Y, Deyholos MK. Functional characterization of *Arabidopsis* NaCl-inducible WRKY25 and WRKY33 transcription factors in abiotic stresses. *Plant Mol Biol*, 2009, 69(1-2): 91-105
- [17] Ren X, Chen Z, Liu Y, et al. ABO3, a WRKY transcription factor, mediates plant responses to abscisic acid and drought tolerance in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2010, 63(3): 417-29
- [18] Chen H, Lai ZB, Shi JW, et al. Roles of *Arabidopsis* WRKY18, WRKY40 and WRKY60 transcription factors in plant responses to abscisic acid and abiotic stress. *BMC Plant Biol*, 2010, 10: 281
- [19] Jensen MK, Kjaersgaard T, Nielsen MM, et al. The *Arabidopsis thaliana* NAC transcription factor family: structure-function relationships and determinants of ANAC019 stress signalling. *Biochem J*, 2010, 426(2): 183-96
- [20] Yang SD, Seo PJ, Yoon HK, et al. The *Arabidopsis* NAC transcription factor VNI2 integrates abscisic acid signals into leaf senescence via the COR/RD genes. *Plant Cell*, 2011, 23(6): 2155-68
- [21] Seo PJ, Park CM. A membrane-bound NAC transcription factor as an integrator of biotic and abiotic stress signals. *Plant Signal Behav*, 2010, 5(5): 481-83
- [22] Lee S, Seo PJ, Lee HJ, et al. A NAC transcription factor NTL4 promotes reactive oxygen species production during drought-induced leaf senescence in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2012, 70(5): 831-44
- [23] Hu H, You J, Fang Y, et al. Characterization of transcription factor gene SNAC2 conferring cold and salt tolerance in rice. *Plant Mol Biol*, 2008, 67(1-2): 169-81
- [24] Takasaki H, Maruyama K, Kidokoro S, et al. The abiotic stress-responsive NAC-type transcription factor OsNAC5 regulates stress-inducible genes and stress tolerance in rice. *Mol Genet Genomics*, 2010, 284(3): 173-83
- [25] Magome H, Yamaguchi S, Hanada A, et al. The DDF1 transcriptional activator upregulates expression of a gibberellin-deactivating gene, *GA2ox7*, under high-salinity stress in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2008, 56(4): 613-26
- [26] Lee SJ, Kang JY, Park HJ, et al. DREB2C interacts with



- ABF2, a bZIP protein regulating abscisic acid-responsive gene expression, and its overexpression affects abscisic acid sensitivity. *Plant Physiol*, 2010, 153(3): 716-27
- [27] Dong CJ, Liu JY. The *Arabidopsis* EAR-motif-containing protein RAP2.1 functions as an active transcriptional repressor to keep stress responses under tight control. *BMC Plant Biol*, 2010, 10: 47
- [28] Yang S, Vanderbeld B, Wan J, et al. Narrowing down the targets: towards successful genetic engineering of drought-tolerant crops. *Mol Plant*, 2010, 3(3): 469-90
- [29] Mittler R, Kim Y, Song L, et al. Gain- and loss-of-function mutations in *Zat10* enhance the tolerance of plants to abiotic stress. *FEBS Lett*, 2006, 580(28-29): 6537-42
- [30] Huang XY, Chao DY, Gao JP, et al. A previously unknown zinc finger protein, *DST*, regulates drought and salt tolerance in rice via stomatal aperture control. *Genes Dev*, 2009, 23(15): 1805-17
- [31] Dubos C, Stracke R, Grotewold E, et al. MYB transcription factors in *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci*, 2010, 15(10): 573-81
- [32] 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): 1859-68
- [33] 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(4): 406-10
- [34] 乔孟, 于延冲, 向凤宁. 拟南芥R2R3-MYB类转录因子在环境胁迫中的作用. *生命科学*, 2009, 21(1): 145-50
- [35] 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
- [36] Jung C, Shim JS, Seo JS, et al. Non-specific phytohormonal induction of *AtMYB44* and suppression of jasmonate-responsive gene activation in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Cells*, 2010, 29(1): 71-86
- [37] Seo PJ, Xiang F, Qiao M, et al. The MYB96 transcription factor mediates abscisic acid signaling during drought stress response in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2009, 151(1): 275-89
- [38] Zhang Z, Liu X, Wang X, et al. An R2R3 MYB transcription factor in wheat, *TaPIMP1*, mediates host resistance to *Bipolaris sorokiniana* and drought stresses through regulation of defense- and stress-related genes. *New Phytol*, 2012, 196(4): 1155-70
- [39] Landschulz WH, Johnson PF, McKnight SL. The leucine zipper: a hypothetical structure common to a new class of DNA binding proteins. *Science*, 1988, 240(4860): 1759-64
- [40] 张计育, 渠慎春, 郭忠仁, 等. 植物bZIP转录因子的生物学功能. *西北植物学报*, 2011, 31(5): 1066-75
- [41] 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*. *Plant Cell*, 2005, 17(12): 3470-88
- [42] Xiang Y, Tang N, Du H, et al. Characterization of *OsbZIP23* as a key player of the basic leucine zipper transcription factor family for conferring abscisic acid sensitivity and salinity and drought tolerance in rice. *Plant Physiol*, 2008, 148 (4): 1938-52
- [43] Lu G, Gao C, Zhong X, et al. Identification of *OsbZIP72* as a positive regulator of ABA response and drought tolerance in rice. *Planta*, 2009, 229 (3): 605-15
- [44] Kader MA, Lindberg S. Cytosolic calcium and pH signaling in plants under salinity stress. *Plant Signal Behav*, 2010, 5(3): 233-8
- [45] Beffagna N, Buffoli B, Busi C. Modulation of reactive oxygen species production during osmotic stress in *Arabidopsis thaliana* cultured cells: involvement of the plasma membrane  $Ca^{2+}$ -ATPase and  $H^{+}$ -ATPase. *Plant Cell Physiol*, 2005, 46(8): 1326-39
- [46] Die' dhiou CJ, Popova OV, Dietz KJ, et al. The SNF1-type serine-threonine protein kinase *SAPK4* regulates stress responsive gene expression in rice. *BMC Plant Biol*, 2008, 8: 49
- [47] Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. Organization of cis-acting regulatory elements in osmotic- and cold-stress-responsive promoters. *Trends Plant Sci*, 2005, 10(2): 88-94
- [48] Bensmihen S, Ripa S, Lambert G, et al. The homologous *ABI5* and *EEL* transcription factors function antagonistically to fine-tune gene expression during late embryo genesis. *Plant Cell*, 2002, 14(6): 1391-403
- [49] Lee S, Shuman JD, Guszczynski T, et al. RSK-mediated phosphorylation in the *C/EBP* leucine zipper regulates DNA binding, dimerization, and growth arrest activity. *Mol Cell Biol*, 2010, 30(11): 2621-35
- [50] Sirichandra C, Davanture M, Turk BE, et al. The *Arabidopsis* ABA-activated kinase *OST1* phosphorylates the bZIP transcription factor *ABF3* and creates a 14-3-3 binding site involved in its turnover. *PLoS One*, 2010, 5: e13935
- [51] Chae MJ, Lee JS, Nam MH, et al. A rice dehydration-inducible SNF1-related protein kinase2 phosphorylates an abscisic acid responsive element-binding factor and associates with ABA signaling. *Plant Mol Biol*, 2007, 63(2): 151-69
- [52] Ji XY, Liu GF, Liu YJ, et al. The bZIP protein from *Tamarix hispida*, *ThbZIP1*, is ACGT elements binding factor that enhances abiotic stress signaling in transgenic *Arabidopsis*. *BMC Plant Biol*, 2013, 13: 151
- [53] Llorca CM, Potschin M, Zentgraf U. bZIPs and WRKYs: two large transcription factor families executing two different functional strategies. *Front Plant Sci*, 2014, 5: 169
- [54] Zhang X, Wang L, Meng H, et al. Maize *ABP9* enhances tolerance to multiple stresses in transgenic *Arabidopsis* by modulating ABA signaling and cellular levels of reactive oxygen species. *Plant Mol Biol*, 2011, 75(4-5): 365-78
- [55] Eulgem T, Rushton PJ, Robatzek S, et al. The WRKY superfamily of plant transcription factors. *Trends Plant Sci*, 2000, 5(5): 199-206
- [56] Maeo K, Hayashi S, Kojima-Suzuki H, et al. Role of

- conserved residues of the WRKY domain in the DNA-binding of tobacco WRKY family proteins. *Biosci Biotechnol Biochem*, 2001, 65(11): 2428-36
- [57] Rizhsky L, Liang H, Mittler R. The combined effect of drought stress and heat shock on gene expression in tobacco. *Plant Physiol*, 2002, 130(3): 1143-51
- [58] Pnueli L, Hallak-Herr E, Rozenberg M, et al. Molecular and biochemical mechanisms associated with dormancy and drought tolerance in the desert legume *Retama raetam*. *Plant J*, 2002, 31(3): 319-30
- [59] Wu X, Shiroto Y, Kishitani S, et al. Enhanced heat and drought tolerance in transgenic rice seedlings overexpressing OsWRKY11 under the control of HSP101 promoter. *Plant Cell Rep*, 2009, 28(1): 21-30
- [60] Wei W, Zhang Y, Han L, et al. A novel WRKY transcriptional factor from *Thlaspi caerulescens* negatively regulates the osmotic stress tolerance of transgenic tobacco. *Plant Cell Rep*, 2008, 27(4): 795-803
- [61] Du SY, Zhang XF, Lu Z, et al. Roles of the different components of magnesium chelatase in abscisic acid signal transduction. *Plant Mol Biol*, 2012, 80(4-5): 519-37
- [62] Zheng L, Liu G, Meng X, et al. A WRKY gene from *Tamarix hispida*, *ThWRKY4*, mediates abiotic stress responses by modulating reactive oxygen species and expression of stress-responsive genes. *Plant Mol Biol*, 2013, 82(4-5): 303-20
- [63] Miller G, Suzuki N, Ciftci-Yilmaz S, et al. Reactive oxygen species homeostasis and signaling during drought and salinity stresses. *Plant Cell Environ*, 2010, 33(4): 453-67
- [64] Vanderauwera S, Vandenbroucke K, Inzé A, et al. AtWRKY15 perturbation abolishes the mitochondrial stress response that steers osmotic stress tolerance in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109(49): 20113-8
- [65] Olsen AN, Ernst HA, Leggio LL, et al. NAC transcription factors: structurally distinct, functionally diverse. *Trends Plant Sci*, 2005, 10(2): 79-87
- [66] Hu HH, Dai MQ, Yao JL, et al. Overexpressing a NAM, ATAF, and CUC (NAC) transcription factor enhances drought resistance and salt tolerance in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103(35): 12987-92
- [67] 柳展基, 邵凤霞, 唐桂英. 植物NAC转录因子的结构功能及其表达调控研究进展. *西北植物学报*, 2007, 27(9): 1915-20
- [68] 李伟, 韩蕾, 钱永强, 等. 植物NAC转录因子的种类、特征及功能. *应用与环境生物学报*, 2011, 7(4): 596-606
- [69] Ma NN, Zuo YQ, Liang XQ, et al. The multiple stress-responsive transcription factor *SINAC1* improves the chilling tolerance of tomato. *Physiol Plant*, 2013, doi: 10.1111
- [70] Lu PL, Chen NZ, An R, et al. A novel drought-inducible gene, ATAF1, encodes a NAC family protein that negatively regulates the expression of stress-responsive genes in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 2007, 63(2): 289-305
- [71] Jiang H, Li H, Bu Q, et al. The RHA2a-interacting proteins ANAC019 and ANAC055 may play a dual role in regulating ABA response and jasmonate response. *Plant Signal Behav*, 2009, 4(5): 464-6
- [72] Wu A, Allu AD, Garapati P, et al. JUNGBRUNNEN1 are active oxygen species-responsive NAC transcription factor regulates longevity in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2012, 24(2): 482-506
- [73] Jeong JS, Kim YS, Baek KH, et al. Root-specific expression of OsNAC10 improves drought tolerance and grain yield in rice under field drought conditions. *Plant Physiol*, 2010, 153(1): 185-97
- [74] Kim JM, Woo DH, Kim SH, et al. *Arabidopsis* MKKK20 is involved in osmotic stress response via regulation of MPK6 activity. *Plant Cell Rep*, 2012, 31(1): 217-24
- [75] Matts J, Jagadeeswaran G, Roe BA, et al. Identification of microRNAs and their targets in switchgrass, a model biofuel plant species. *J Plant Physiol*, 2010, 167(11): 896-904
- [76] Nakano T, Suzuki K, Fujimura T, et al. Genome wide analysis of the *ERF* gene family in *Arabidopsis* and rice. *Plant Physiol*, 2006, 140(2): 411-32
- [77] Sakuma Y, Liu Q, Dubouzet JG, et al. DNA-binding specificity of the ERF/AP2 domain of *Arabidopsis* DREBs transcription factors involved in dehydration-and cold-inducible gene expression. *Biochem Biophys Res Commun*, 2002, 290(3): 998-1009
- [78] 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(2): 251-64
- [79] Thomashow MF. PLANT COLD ACCLIMATION: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1999, 50: 571-99
- [80] Reeves WM, Lynch TJ, Mobin R, et al. Direct targets of the transcription factors ABA-insensitive(ABI)4 and ABI5 reveal synergistic action by ABI4 and several bZIP ABA response factors. *Plant Mol Biol*, 2011, 75(4-5): 347-63
- [81] Lin RC, Park HJ, Wang HY. Role of *Arabidopsis* RAP2.4 in regulating light- and ethylene-mediated developmental processes and drought stress tolerance. *Mol Plant*, 2008, 1(1): 42-57
- [82] Krishnaswamy S, Verma S, Rahman MH, et al. Functional characterization of four APETALA2-family genes (*RAP2.6*, *RAP2.6L*, *DREB19* and *DREB26*) in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 2011, 75(1-2): 107-27
- [83] Zhang G, Chen M, Li L, et al. 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*, 2009, 60(13): 3781-96
- [84] Djafi N, Vergnolle C, Cantrel C, et al. The *Arabidopsis* DREB2 genetic pathway is constitutively repressed by basal phosphoinositide-dependent phospholipase C coupled to diacylglycerol kinase. *Front Plant Sci*, 2013, 4: 307
- [85] Liu XM, Nguyen XC, Kim KE, et al. Phosphorylation of the zinc finger transcriptional regulator ZAT6 by MPK6

regulates *Arabidopsis* seed germination under salt and osmotic stress. *Biochem Biophys Res Commun*, 2013, 430(3): 1054-9

[86] Jiang Y, Yang B, Deyholos MK. Functional characterization of the *Arabidopsis* bHLH92 transcription factor in abiotic stress. *Mol Genet Genomics*, 2009, 282(5): 503-16