

DREB2s 转录因子基因的表达调控机制研究进展

张志飞^{1*}, 杨知建¹, 周倩², 赵志丽¹

(1. 湖南农业大学草业科学研究所, 长沙 410128; 2. 湖南农业大学植物保护学院, 长沙 410128)

摘要: DREB2s 是植物特有的转录因子, 隶属于 AP2/EREBP 转录因子家族, 对干旱、高盐或低温、高温等非生物胁迫应答基因的表达有重要的调控作用。不同植物来源的 *DREB2* 在基因结构上有细微差异, 对非生物胁迫的响应亦有不同表现。本文阐述了 *DREB2s* 的蛋白质结构特征及其对多种非生物胁迫的应答反应, 并深入分析了 *DREB2s* 转录水平和转录后加工水平的表达调控分子机制的最新研究进展, 为理解 *DREB2s* 基因功能、分子调控机制及作物抗逆基因工程提供理论依据。

关键词: *DREB2*; 非生物胁迫; 转录因子; 转录调控

中图分类号: Q786

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2014)03-0297-07

Advanced Study on Gene Expression Regulatory Mechanisms of DREB2s Transcription Factor Gene

ZHANG Zhi-Fei^{1*}, YANG Zhi-Jian¹, ZHOU Qian², ZHAO Zhi-Li¹

(1. Grassland Science Institute, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China;

2. College of Plant Protection, Hunan Agriculture University, Changsha 410128, China)

Abstract: *DREB2s* is a plant-specific transcription factor, which belongs to the AP2/EREBP transcription factor family. *DREB2s* plays an important role in regulating abiotic stress (drought, high salinity, low temperature, and high temperature) responsive gene expression. The genetic structure of *DREB2* transcription factor is slightly different, as is its response to abiotic stress. We reviewed the structural features of the *DREB2s* proteins and their responses to various abiotic stresses, and the recent advances in the molecular mechanism of *DREB2s* at the level of transcription and post transcriptional regulation of gene expression, which will provide a theoretical basis for understanding the gene function, molecular mechanism and genetic engineering approach to improving plant abiotic stress resistance of *DREB2s*.

Key words: *DREB2*; Abiotic stress; Transcription factors; Transcriptional regulation

DREBs (Dehydration Responsive Element Binding Protein)是一类植物特有的转录因子, 隶属于 AP2/EREBP 转录因子家族, 仅含 1 个 AP2/EREBP 结构域, 在植物逆境信号转导途径中有重要作用, 其中 DREB1/CBF 成员主要参与低温胁迫应答反应, DREB2 成员主要参与干旱胁迫应答反应^[1]。人们对 *DREB1* 在低温胁迫反应中的作用

机制研究已较为深入, 而 *DREB2* 可能因参与复杂的干旱胁迫响应, 其作用机理及调控网络结构尚不清晰。当植物细胞感受到外界干旱胁迫信号后, 通过复杂的信号转导激活 *DREB2s* 转录因子, 使其 AP2 保守结构域与抗性相关基因启动子中的 DRE/CRT(C-repeat)顺式元件相结合, 从而实现 *DREB2* 转录因子基因对下游一系列干旱、高盐或低温等逆

收稿日期: 2013-10-08, 修回日期: 2014-02-14。

基金项目: 青年科学基金项目(31101761)。

作者简介: 张志飞(1977-), 女, 博士, 副教授, 研究方向为牧草及草坪草抗性分子生物学(E-mail: zzf0917@aliyun.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: zzf0917@aliyun.com)。

境应答基因的调控^[1-3]。

Liu 等^[1]和 Kasuga 等^[2]首次从拟南芥[*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.]中克隆得到了 *DREB2A* 转录因子基因, 发现其与干旱应答元件 CRT/DRE (C-Repeat /Dehydration-Responsive Element) 核心序列 (A/GCCGAC) 或 GCC-BOX 核心序列 (TAGCCGCCA) 特异性结合, 参与调控干旱、高盐和低温等胁迫耐性相关基因的表达^[1-3]。目前, GenBank 数据库中共有 20 多个物种的 150 条编码 *DREB2s* 转录因子的序列, 如拟南芥、水稻、小麦 (*Tricicum aestivum* Linn.) 和海蓬子 (*Salicornia brachiate* Linn.) 等, 并且人们更加关注从对逆境胁迫适应性较强的植物材料中挖掘新的 *DREB2* 基因, 而 *DREB2s* 基因功能及调控机制的研究则主要以模式植物拟南芥为研究对象。

DREB2s 转录因子蛋白质结构具有反式作用因子的典型特征, 其 N-末端是富含碱性氨基酸的核定位信号区 (Nuclear Localization Signal, NLS), 含有一段高度保守的 CMIV-1 基序^[4]; 中间是 58 个氨基酸残基组成的 AP2 结构域 (EREBP/AP2 domain); C-末端是酸性转录激活区 (Acidic Activation Region, AAR), *AtDREB2A*、*AtDREB2B*、*AtDREB2C*^[4] 和 *GmDREB2A*^[5] 的 C-末端都含有保守的 CMIV-3 基序和一段富含 Ser/Thr (丝氨酸/苏氨酸) 保守区域, 这段 Ser/Thr 区域参与调控基因表达活性^[6]。*DREB2A* 的 N-末端和 C-末端具有较高程度的固有无序化 (Intrinsic Disorder, ID)^[7], 这些固有无序化蛋白质主要参与了分子识别、调控和信号传导等功能。*DREB2A* 的转录激活结构域 (Transcription Activation Domain, TAD, 254 ~ 335 aa) 和 C-末端保守的转录激活区负调控域 (Negative Regulatory Domain, NRD, 136 ~ 165 aa)^[8] 的结构特征预示着 *DREB2A* 蛋白质三维结构不是刚性的, 而可能是多种动态互变的结构聚合体^[9]。来源于不同物种的同源 *DREB2s* 基因分子结构不尽相同, 其基因功能、表达调控机制都因基因结构的差异而有所不同。

1 *DREB2s* 转录因子基因的分型及其对多种非生物胁迫的应答

Sakuma 等^[3] 将仅含有一个 AP2/ERF 结构域

的转录因子分为三类, 其中 *DREB2s* 转录因子基因划归于 A 类 (Group A) 的 A2 亚类 (Sub-group A-2)。根据氨基酸序列又可进一步将 A2 亚类的 *DREB2* 同源基因划分为三个亚型 (sub-type)^[10,11]。大部分参与胁迫应答的 *DREB 2s* 属于亚型 1 (*DREB2-subtype 1*), 如拟南芥 *AtDREB2A*、*2B*、*2C*、*2E*、*2H* 和水稻 *OsDREB 2A*、*OsDREB 2B*; 亚型 2 包括拟南芥 *AtDREB 2D*、*AtDREB 2G* 和水稻 *OsDREB 2C*; 亚型 3 仅含拟南芥 *AtDREB 2F* 和水稻 *OsDREB 2E*。亚型 2 和 3 的 *DREB 2s* 基因不响应或轻度响应胁迫诱导^[3], 表明有些 *DREB 2s* 转录因子可能不受某种胁迫因子诱导表达。

大多数 *DREB2s* 基因参与干旱、高盐和高温胁迫应答, 也有些 *DREB2s* 对低温和 ABA 响应, 而且不同来源的基因在不同植株部位对非生物胁迫的诱导反应不一样。拟南芥的 *AtDREB2A*、水稻 *OsDREB2A* 不能响应低温胁迫; 拟南芥叶片内源基因 *AtDREB2C*、*AtDREB2D* 和 *AtDREB2F* 受到热、高盐胁迫的诱导表达, 但不及 *AtDREB2A* 和 *AtDREB2B* 表达强烈; 拟南芥根部内源基因 *AtDREB2E* 基因受到 ABA 的诱导表达^[3]。水稻仅 *OsDREB2A* 和 *OsDREB2B* 响应非生物胁迫诱导^[10]。新疆野苹果 (*Malus sieversii* Roem.) *MsDREB2C*^[12]、毛华菊 [*Dendranthema vestitum* (Hemsl.) Linn.] *DvDREB2A*^[13] 和小麦 (*Tricicum aestivum* Linn.) *WDREB2*^[14] 受干旱、高盐和 ABA 信号的诱导; *MsDREB2C*^[12]、*DvDREB2A*^[13]、玉米 (*Zea mays* Linn.) *ZmDREB2A*^[15] 和大豆 [*Glycine max* (L.) Merr.] *GmDREB2A*^[5] 和海蓬子 (*Salicornia brachiate* Linn.) *SbDREB2A*^[18] 受高温胁迫信号诱导 (表 1)。

2 *DREB2s* 转录因子基因的表达调控及其分子机制

2.1 转录水平上的调控 (transcriptional regulation)

植物的转录调控多数是通过顺式作用元件和反式作用因子的相互作用来实现的。*DREB2s* 转录水平上的调控主要表现在正调控作用的顺式作用元件 (cis acting elements), 研究重点主要围绕启动子。

表 1 部分已验证功能的 *DREB2s* 转录因子基因的胁迫诱导因子Table 1 Abiotic stress factor of *DREB2s* transcript factor genes with known function from different plants

基因 Gene	基因来源 Gene source	胁迫诱导因子 Abiotic stress factor
MsDREB2C	新疆野苹果 <i>Malus sieversii</i> Roem.	干旱、高盐、低温、热、ABA ^[12]
DvDREB2A	毛华菊 <i>Dendranthema vestitum</i> (Hemsl.) Linn.	干旱、高盐、低温、热、ABA ^[13]
WDREB2	小麦 <i>Triticum aestivum</i> Linn.	干旱、高盐、低温、ABA ^[14]
ZmDREB2A	玉米 <i>Zea mays</i> Linn.	干旱、高盐、低温、热 ^[15]
PeDREB2	胡杨 <i>Populus euphratica</i> Oliv.	干旱、高盐、低温 ^[16]
PgDREB2A	珍珠黍 <i>Pennisetum glaucum</i> (L.) R. Br.	干旱、高盐、低温 ^[17]
GmDREB2A	大豆 <i>Glycine max</i> (L.) Merr.	干旱、低温、热 ^[5]
SbDREB2A	海蓬子 <i>Salicornia brachiate</i> Linn.	干旱、高盐、热 ^[18]
SiDREB2	小米 <i>Setaria italica</i> Linn.	干旱、高盐 ^[19]

Liu 等(1998)^[1]首次发现拟南芥 *DREB2A* 基因可以激活下游逆境胁迫相关基因 *rd29A* 的表达, 发挥其转录因子功能; *rd29A* 基因的启动子含有一个不依赖于 ABA 的顺式作用元件 DRE (TAC-CGACAT)^[20]。拟南芥 *DREB2A* 和 *DREB2B* 转录水平不受外源 ABA 的诱导, 通过不依赖于 ABA 的基因表达通路完成抗性调节^[1]。已克隆得到的 *DREB2s* 多数是 ABA 非依赖型表达模式(表 1)。

2.1.1 ABA 依赖型表达调控途径协同调控

ABA 反应元件结合蛋白 (Abscisic Acid-Responsive Element Binding Protein, AREB) 通过与 ABA 响应元件 (ABA Response Element, ABRE) 结合, 激活 ABA 诱导基因的表达。与 ABRE 特异结合的大部分转录因子都含有保守的碱性亮氨酸拉链 (basic leucine Zipper, bZIP) 结构^[21]。

有研究认为 *AtDREB2A* 基因的表达不受或受到外源 ABA 的微弱诱导, 而受到脱水和高盐胁迫的强烈诱导^[1-3]。但 Lee 等^[22] 和 Kim 等^[23] 发现, *DREB2C* 和 *DREB2A* 在体外能够与 AREB/ABF 结合, 激活 ABA 响应基因的转录, 通过 ABA 依赖信号途径调节非生物胁迫响应基因的表达。Liu 等^[13] 研究也表明, 外源 ABA 处理 0.5 h 后, 毛华菊的 *DvDREB2A* 表达水平达到最高, 内源 ABA 的积累有助于 *DvDREB2A* 响应干旱和盐胁迫诱导。

AtDREB2A 含有一个 ABA 诱导基因表达必需的、保守的 CE3/ABRE-ABRE 顺式元件^[23], ABA 反应元件结合蛋白基因 *AREB1*、*AREB2* 和 *ABF3* 是 *AtDREB2A* 的靶基因。在渗透胁迫条件下, 当

AtDREB2A 转录水平降低时, *AREB1*、*AREB2* 和 *ABF3* 能够识别 *DREB2A* 启动子中的 ABRE 序列, 并激活 *DREB2A*。*AREB1*、*AREB2* 和 *ABF3* 协同调节 ABRE 依赖 ABA 信号转导, 参与干旱胁迫的耐受性^[24]。ABA 信号途径对 *AtDREB2A* 的转录调控主要表现在胁迫条件下对 *AtDREB2A* 启动子的调控, 可见 ABA 依赖信号途径和非 ABA 依赖信号途径在植物受到胁迫时不是单独发挥作用^[13,22-24]。

2.1.2 热激反应中的转录级联

Liu 等^[25] 和 Yoshida 等^[26] 发现在拟南芥的 21 个热激转录因子基因中, *HsfA1a*、*HsfA1b* 和 *HsfA1d* 是最主要的热激响应基因表达的正调控转录因子。热激引发 *HsfA1* 蛋白的激活, 从而诱导 *AtDREB2A* 和 *HsfA2* 转录因子基因的转录^[26]; 然后, *AtDREB2A*^[27] 和 *AtDREB2C*^[28] 与热激转录因子 *HsfA3* (Heat Shock Transcription Factor A3) 的启动子结合, 激活 *HsfA3* 的表达, 进而诱导下游热激蛋白 (Heat Shock Factors, HSP) 编码基因的表达, *HsfA3* 是 *AtDREB2A* 和 *AtDREB2C* 重要靶基因之一。水稻 *HSFs* 基因中也包含有 DRE/CRT 结构域, 热激反应中 *OsDREB2B* 也表现出相同的转录活性^[10]。*DREB2s* 是转录水平的热激级联反应 (transcriptional cascade) 的重要成员, 这种热激反应中的转录级联可能在被子植物中广泛存在。

2.1.3 磷脂酸 (PA) 负调控信号途径

磷脂酸 (Phosphatidic Acid, PA) 是植物磷酸肌醇代谢中重要的细胞内信号分子, 被称为“脂质第二信使”。PA 可由两种磷脂酶途径产生, 一种

是经磷脂酶 D (Phospholipases D, PLD) 水解直接产生, 另外一种是由甘油二酯激酶(Diacylglycerol-Kinases, DGKs)与磷酸肌醇特异性磷脂酶 C (Phosphoinositide-Dependent Phospholipase C, PI-PLC) 协同作用产生。PI-PLC 和 DGK 是磷酸肌醇信号途径中两种重要的酶, 可以响应高盐、低温和渗透等非生物胁迫。

Nabila 等^[29]研究发现, 拟南芥悬浮细胞和苗期的 AtDREB2s (AtDREB2A-AtDREB2E) 基因表达受到 PI-PLC 途径中 DGKs 和 PLD 产生的 PA 抑制。DREB2 基因通路属于组成抑制型, 当 DGK 与 PI-PLC 结合活跃时, AtDREB2s 的表达受到抑制。PI-PLC 抑制剂 U73122 上调的多数基因启动子中含有干旱应答元件 DRE/CRT, 这些反应元件与 DREB2 结合, 是 DREB2 的下游基因。

2.2 DREB2s 基因转录后加工水平的调控(post translational regulation)

2.2.1 选择性剪切(alternative splicing)

2.2.1.1 具有 PEST 的选择性剪切

Liu 等^[1]首次提出 AtDREB2A 基因需要序列修饰后, 才能激活下游逆境胁迫相关基因的表达, 发挥其转录因子功能。Sakuma 等^[3]证实 AtDREB2A 的 C-末端转录激活区存在一个负调控域(Negative Regulatory Domain, NRD, 136~165 aa)。选择性剪接 NRD, 形成 AtDREB2A 的激活体 AtDREB2A-CA (AtDREB2A constitutive active form), 可调控下游许多干旱诱导的基因表达。AtDREB2A 的 NRD 含有脯氨酸-谷氨酸-丝氨酸-苏氨酸(Proline-, glutamic acid-, serine-, and threonine-rich, PEST)四肽序列(RSDASEVT-STSSQSEVCTVETPGCV), PEST 序列是蛋白质降解的信号肽, PEST 是否磷酸化对于蛋白质的降解非常关键, AtDREB2A 通过选择性剪接负调控域(NRD)来调节蛋白质的降解, 发挥蛋白质水平的表达调控。DREB2A 和 RING E3 连接酶的互作需要负调控域, 负调控域的缺失有助于保持 DREB2A 蛋白质组成型活性的稳定形式^[30], DREB2A 可以通过与蛋白酶体抑制剂 MG-132 处理和热激处理保持稳定^[31]。

来源于大豆的 GmDREB2A 也含有一段 PEST

的负调控域, 且比 AtDREB2A 的负调控域序列长, 这段延长的丝氨酸残基序列参与翻译后调控, 在 GmDREB2A 基因负调控作用中具有重要作用^[5]。长春花 [*Catharanthus roseus* (L.) Don.] 的 ORCA1^[32]、向日葵 (*Helianthus annuus* L.) 的 HaDREB2^[33] 等 DREB2A 同源基因的 DNA 结合区和核心保守序列中有 PEST 的负调控域。

2.2.1.2 禾本科不含 PEST 的选择性剪切

OsDREB2B 是水稻 4 个 DREB2s 中转录活性最高的基因, 它的转录活性区域含有一段对转录活性非常重要的区域(284~373 aa), 若删除这段区域, OsDREB2B 的表达显著减少^[10], 但 OsDREB2B 蛋白中不含 PEST 序列。

与 OsDREB2s 高度同源的禾本科植物基因小麦 WDREB2^[14]、玉米 ZmDREB2A^[15] 和大麦 (*Hordeum vulgare* Linn.) HvDRF1^[34] 都没有 PEST 序列, 只含有一个短开放阅读框架(short Open Reading Frame, short ORF) 转录本, 该 ORF 是由第 2 外显子(53 bp)导致的阅读框移码突变产生。利用植物基因组数据库 Phytozome 研究发现, 来源于高粱 [*Sorghum bicolor* (L.) Moench.] 的 Sb09g016150 和来源于二穗短柄草 [*Brachypodium distachyon* (L.) Beauv.] 的 Bradi2g29960 是 OsDREB2 的同源基因, 这两个基因序列中都含有 53 bp 外显子, 表明它们可能也具有短 ORF 转录本的选择性剪接形式^[10]。这些禾本科来源的 DREB2 同源基因都具有选择性剪接调控机制, 具有功能性和非功能性两种转录本, 非功能性转录本不是功能性转录本的前体, 且功能性转录本能够编码全长蛋白的活性转录本。无胁迫条件下, 非活性转录本显性表达, 在胁迫条件下, 活性转录本受到胁迫信号诱导表达, 选择性剪切可以使这类基因不需要激活启动子即在胁迫条件下快速表达^[14], 因此应激诱导的选择性剪接是这类 DREB2 转录因子基因调控的重要机制^[10, 14, 15, 34]。

2.2.2 蛋白加工水平的调控

2.2.2.1 泛素化

DREB2A 相互作用蛋白 1 和 2 (DREB2A-Interacting Proteins, DRIP1 和 DRIP2) 是 C3HC4 环指域结合蛋白(C3HC4 RING-Domain Containing),

具有 E3 泛素连接酶(E3 Ubiquitin Ligase)的功能, 它们在细胞核与 *DREB2A* N-端的固有无序区 (Intrinsic Disorder, ID) 互作, 负调节干旱胁迫应答反应。过表达 *DRIP1* 可延迟 *DREB2A* 的下游基因对脱水胁迫应答反应表达。*DRIP1* 和 *DRIP2* 双突变体在使 *DREB2A* 下游的脱水胁迫应答基因表达增强的同时, 也会抑制或延迟植物的生长发育, 所以推测干旱胁迫应答基因表达的负调控者 *DRIP1* 和 *DRIP2* 在非胁迫条件下, 是通过促进泛素化而降解 *DREB2A* 基因从而减少其对植物生长的潜在的负面影响。但是, 目前还不确定 *DREB2A* 本身表达量或者 *DREB2A* 的进一步激活是否为下游基因转录激活所必须的^[29]。

2.2.2.2 磷酸化

除了泛素化之外, 磷酸化也被认为是转录后水平上的调控机制。Agarwal 等^[17]发现珍珠黍 [*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.] 的 PgDREB2A 是一个磷酸化蛋白, 不含 PEST 序列。磷酸化作用负调控 PgDREB2A 蛋白对 DNA 的结合活性, PgDREB2A 蛋白激活下游靶基因表达前需要去磷酸化作用, 磷酸化的 PgDREB2A 不能结合 DRE 元件。

3 展望

随着研究的不断深入, *DREB2* 的转录调控机制有所突破, 但植物逆境胁迫应答反应是一个非常复杂的信号传导网络, 人们目前更为关注的是 *DREB2s* 如何参与植物抗逆, 及在植物复杂的基因表达调控网络中如何发挥功能。因此今后应继续深入研究 *DREB2s* 基因的转录调控网络和分子机制, 寻找可调控基因表达的“增强子”和“抑制子”, 了解操控 *DREB2* 发挥生物学功能的关键节点, 探讨干旱及其他环境信号传导通路对 *DREB2* 基因表达的作用机理。另外, 还可着力于研究染色体三维拓扑结构, 探讨 *DREB2* 调节元件增强子如何通过与染色体的相互作用实现远距离接触的调节机制。最后, 应充分利用 *DREB2s* 转录因子参与多种非生物胁迫诱导反应的特性, 通过转基因技术进行抗性分子育种, 提高农作物及经济作物对不良环境条件的适应性。

参考文献:

- [1] Liu Q, Kasuga M, Sakuma Y, Abe H, Miura S, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. 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(8): 1391–1406.
- [2] Kasuga M, Liu Q, Miura S, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. Improving plant drought, salt, and freezing tolerance by gene transfer of a single stress-inducible transcription factor [J]. *Nat Biotech*, 1999, 17(3): 287–291.
- [3] Sakuma Y, Liu Q, Dubouzet JG, Abe H, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. 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 (3): 998–1009.
- [4] Nakano T, Suzuki K, Fujimura T, Shinshi H. Genome-wide analysis of the ERF gene family in *Arabidopsis* and rice [J]. *Plant Physiol*, 2006, 140 (2): 411–432.
- [5] Mizoi J, Ohori T, Moriwaki T, Kidokoro S, Todaka D, Maruyama K, Kusakabe K, Osakabe Y, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. GmDREB2A;2, a canonical DEHYDRATION-RESPONSIVE ELEMENT-BINDING PROTEIN2-type transcription factor in soybean, is post transcriptionally regulated and mediates dehydration-responsive element-dependent gene expression [J]. *Plant Physiol*, 2013, 161(1): 346–361.
- [6] Nakashima K, Shinwari ZK, Sakuma Y, Seki M, Miura S, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Organization and expression of two *Arabidopsis* *DREB2* genes encoding DRE-binding proteins involved in dehydration-and high-salinity-responsive gene expression [J]. *Plant Mol Biol*, 2000, 42 (4): 657–665.
- [7] Kragelund BB, Jensen MK, Skriver K. Order by disorder in plant signaling [J]. *Trends Plant Sci*, 2012, 17(11): 625–632.

- [8] Sakuma Y, Maruyama K, Osakabe Y, Qin F, Seki M, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Functional analysis of an *Arabidopsis* transcription factor, DREB2A, involved in drought-responsive gene expression [J]. *Plant Cell*, 2006, 18(5), 1292–1309.
- [9] Blomberg J, Aguilar X, Bränström K, Rautio L, Olofsson A, Wittung-Stafshede P, Björklund S. Interactions between DNA, transcriptional regulator Dreb2a and the Med25 mediator subunit from *Arabidopsis thaliana* involve conformational changes [J]. *Nucleic Acids Res*, 2012, 40(13): 5938–5950.
- [10] Matsukura S, Mizoi J, Yoshida T, Todaka D, Ito Y, Maruyama K, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Comprehensive analysis of rice DREB2-type genes that encode transcription factors involved in the expression of abiotic stress-responsive genes [J]. *Mol Genet Genomics*, 2010, 283(2): 185–196.
- [11] Mizoi J, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. AP2/ERF family transcription factors in plant abiotic stress responses [J]. *Biochim Biophys Acta*, 2012, 1819(2): 86–96.
- [12] Zhao K, Shen X, Yuan H, Liu Y, Liao X, Wang Q, Liu L, Li F, Li T. Isolation and characterization of dehydration-responsive element-binding factor 2C (MsDREB2C) from *Malus sieversii* Rome [J]. *Plant Cell Physiol*, 2013, 54(9): 1415–1430.
- [13] Liu L, Zhu K, Yang Y, Wu J, Chen F, Yu D. Molecular cloning, expression profiling and transactivation property studies of a DREB2-like gene from chrysanthemum (*Dendranthema vestitum*) [J]. *J Plant Res*, 2008, 121(2): 215–226.
- [14] Egawa C, Kobayashi F, Ishibashi M, Nakamura T, Nakamura C, Takumi S. Differential regulation of transcript accumulation and alternative splicing of a DREB2 homolog under abiotic stress conditions in common wheat [J]. *Genes Genet Syst*, 2006, 81(2): 77–91.
- [15] Qin F, Kakimoto M, Sakuma Y, Maruyama K, Osakabe Y, Tran L S, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Regulation and functional analysis of ZmDREB2A in response to drought and heat stresses in *Zea mays* L. [J]. *Plant J*, 2007, 50(1): 54–69.
- [16] Chen J, Xia X, Yin W. Expression profiling and functional characterization of a DREB2-type gene from *Populus euphratica* [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 2009, 378(3): 483–487.
- [17] Agarwal P, Agarwal PK, Nair S, Sopory SK, Reddy MK. Stress-inducible DREB2A transcription factor from *Pennisetum glaucum* is a phosphoprotein and its phosphorylation negatively regulates its DNA-binding activity [J]. *Mol Genet Genomics*, 2007, 277(2): 189–198.
- [18] Gupta K, Agarwal PK, Reddy MK, Jha B. Sb-DREB2A, an A-2 type DREB transcription factor from extreme halophyte *Salicornia brachiata* confers abiotic stress tolerance in *Escherichia coli* [J]. *Plant Cell Rep*, 2010, 29(10): 1131–1137.
- [19] Lata C, Bhutty S, Bahadur RP, Majee M, Prasad M. Association of an SNP in a novel DREB2-like gene SiDREB2 with stress tolerance in foxtail millet [*Setaria italica* (L.)] [J]. *J Exp Bot*, 2011, 62(10): 3387–3401.
- [20] Yamaguchi-Shinozaki K and 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(2): 251–264.
- [21] Abe H, Yamaguchi-Shinozaki K, Urao T, Iwasaki T, Hosokawa D, Shinozaki K. Role of *Arabidopsis* MYC and MYB homologs in drought-and abscisic acid-regulated gene expression [J]. *Plant Cell*, 1997, 9(10): 1859–1868.
- [22] Lee SJ, Kang JY, Park HJ, Kim MD, Bae MS, Choi HI, Kim SY. DREB2C interacts with ABF2, a bZIP protein regulating abscisic acid-responsive gene expression, and its overexpression affects abscisic acid sensitivity [J]. *Plant Physiol*, 2010, 153(2): 716–727.
- [23] Kim JS, Mizoi J, Yoshida T, Fujita Y, Nakajima J, Ohori T, Todaka D, Nakashima K, Hirayama T, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. An ABRE promoter sequence is involved in osmotic stress-responsive expression of the DREB2A gene,

- which encodes a transcription factor regulating drought-inducible genes in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell Physiol*, 2011, 52(12): 2136–2146.
- [24] Yoshida T, Fujita Y, Sayama H, Kidokoro S, Maruyama K, Mizoi J, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. 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 [J]. *Plant J*, 2010, 61(4): 672–685.
- [25] Liu HC, Liao HT, Charng YY. The role of class A1 heat shock factors (HSFA1s) in response to heat and other stresses in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell Environ*, 2011, 34(5): 738–751.
- [26] Yoshida T, Ohama N, Nakajima J, Kidokoro S, Mizoi J, Nakashima K, Maruyama K, Kim JM, Seki M, Todaka D, Osakabe Y, Sakuma Y, Schöffl F, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. *Arabidopsis* HsfA1 transcription factors function as the main positive regulators in heat shock-responsive gene expression [J]. *Mol Genet Genomics*, 2011, 286(5–6): 321–332.
- [27] Schramm F, Larkindale J, Kiehlmann E, Ganguli A, Englich G, Vierling E, von Koskull-Döring P. A cascade of transcription factor DREB2A and heat stress transcription factor HsfA3 regulates the heat stress response of *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2008, 53(2): 264–274.
- [28] Chen H, Hwang JE, Lim CJ, Kim DY, Lee SY, Lim CO. *Arabidopsis* DREB2C functions as a transcriptional activator of HsfA3 during the heat stress response [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 2010, 401(2): 238–244.
- [29] Djafi N, Vergnolle C, Cantrel C, Wietrzyński W, Delage E, Cochet F, Puyaubert J, Soubigou-Taconnat L, Gey D, Collin S, Balzergue S, Za-chowski A, Ruelland E. The *Arabidopsis* DREB2 genetic pathway is constitutively repressed by basal phosphoinositide-dependent phospholipase C coupled to diacylglycerol kinase [J]. *Front in Plant Sci*, 2013, 4: 307.
- [30] Qin F, Sakuma Y, Tran LS, Maruyama K, Kidokoro S, Fujita Y, Fujita M, Umezawa T, Sawano Y, Miyazono K, Tanokura M, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. *Arabidopsis* DREB2A-interacting proteins function as RING E3 ligases and negatively regulate plant drought stress-responsive gene expression [J]. *Plant Cell*, 2008, 20(6): 1693–1707.
- [31] Sakuma Y, Maruyama K, Qin F, Osakabe Y, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. 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(49): 18822–18827.
- [32] Menke FL, Champion A, Kijne JW, Memelink J. A novel jasmonate-and elicitor-responsive element in the periwinkle secondary metabolite biosynthetic gene Str interacts with a jasmonate-and elicitor-inducible AP2-domain transcription factor, ORCA2 [J]. *EMBO J*, 1999, 18(16): 4455–4463.
- [33] Díaz-Martín J, Almoguera C, Prieto-Dapena P, Espinosa JM, Jordano J. Functional interaction between two transcription factors involved in the developmental regulation of a small heat stress protein gene promoter [J]. *Plant Physiol*, 2005, 139(3): 1483–1494.
- [34] Xue GP, Loveridge CW. HvDRF1 is involved in abscisic acid-mediated gene regulation in barley and produces two forms of AP2 transcriptional activators, interacting preferably with a CT-rich element [J]. *Plant J*, 2004, 37(3): 326–339.

(责任编辑: 刘艳玲)