

DREB 类转录因子及其在植物抗逆基因工程改良中的应用进展

李志亮^{1,2,3}, 吴忠义², 叶嘉¹, 杨清³, 张秀海², 黄丛林²

(1. 邯郸学院 生物科学系, 河北 邯郸 056005; 2. 北京农业生物技术研究中心, 北京 100097;

3. 南京农业大学 生命科学学院 江苏 南京 210095)

摘要: DREB(Dehydration responsive element-binding protein)转录因子即脱水应答元件结合蛋白质能特异结合启动子中含有的 DRE/CRT(Dehydration-responsive element/C-repeat)顺式元件, 激活许多逆境诱导基因的表达, 增强植物对逆境的忍耐力。文章综述了 DREB 类转录因子的结构特征、功能、基因表达调控机制及其在植物抗逆基因工程改良中的应用等方面的研究进展。

关键词: 转录因子; 抗逆; 植物基因工程

中图分类号: Q 943.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2010)20-0206-05

转录因子也称为反式作用因子, 是能够与真核基因启动子区域中顺式作用元件发生特异性相互作用的 DNA 结合蛋白, 通过它们之间以及与其它相关蛋白之间的相互作用, 激活或抑制转录。近年来, 相继从高等植物中分离出一系列调控干旱、高盐、低温等相关基因表达的转录因子。植物感受外界干旱、高盐、低温等渗透胁迫信号, 通过一系列信息传递激发转录因子, 与顺式作用元件结合后, 激活 RNA 聚合酶 II 转录复合物, 调控基因的转录表达, 最后通过基因产物的作用对外界信号在生理生化等方面作出适合的调节反应。DREB(Dehydration responsive element-binding protein)转录因子即脱水应答元件结合蛋白质, 对调控逆境诱导基因的表达具有非常重要的作用。它能特异结合启动子中含有的 DRE/CRT 顺式元件(核心基序: G/ACCGAC), 激活许多逆境诱导基因的表达, 增强植物对逆境的忍耐力。现对 DREB 类转录因子的结构特征、功能、基因表达调控机制及其在植物抗逆基因工程改良中的应用等研究进展作简要综述。

第一作者简介: 李志亮(1966), 男, 河北魏县人, 在读博士, 副教授, 现主要从事植物生理及植物细胞工程和分子生物学研究工作。

通讯作者: 黄丛林(1969), 男, 四川仁寿县人, 博士, 研究员, 现从事菊花生物技术育种和植物抗旱抗寒及耐盐分子生物学及基因工程改良等研究工作。E-mail: conglinhuang@hotmail.com。

基金项目: 国家转基因生物新品种培育重大专项资助项目(2009ZX08003-009B); 河北省教育厅自然科学基金资助项目(Z2006409)。

收稿日期: 2010-07-29

1 DREB 类转录因子的结构特征和功能

1.1 结构特征

Liu 等^[1] 从拟南芥中克隆了 DREB1a/CBF3、DREB1b/CBF1 和 DREB1c/CBF2; DREB2A 和 DREB2B。Haake 等^[2] 从拟南芥中分离出 CBF4。Sakuma 等^[3] 分离到 DREB1D/E/F 和 DREB2C/D/E/F/G/H。Dubouzet 等^[4] 从水稻中分离克隆出 OsDREB1A/B/C/D 和 OsDREB2A。Xue 等^[5] 从大麦中分离到 HvCBF1 和 HvCBF2。

从蛋白质结构分析, 转录因子一般由 DNA 结合区、转录调控区、寡聚化位点以及核定位信号这 4 个功能区域组成。DREB 类转录因子属于 AP2/EREBP 转录因子家族, 包含有一个 AP2-DNA 结合域^[6]。据报道, CBF/DREB 的 AP2 结构域中有 7 个关键残基参与了 CBF/DREB 蛋白与 CRT/DRE 元件的直接作用, 它们是 4 个 R 残基、2 个 W 残基和 1 个 V 残基。Jaglo 等^[7] 报道受冷诱导的 DREB1/CBF 类转录因子在紧靠 AP2 结构域的上游区和下游区分别存在保守序列 PKK/RP-AGRxKFXETRHP 和 DSAWR。这一结构特点通过对拟南芥、油菜、小麦、黑麦、西红柿和杨树等植物中 DREB1 类转录因子的分析得到了证实。

1.2 功能

DREB 转录因子能识别 DRE 顺式作用元件, 当植物受到外界环境胁迫时, DREB 转录因子与 DRE 顺式作用元件结合, 犹如一个开关被打开一样, *rd17*、*rd29A*、*kin1*、*erd10*、*cor6.6*、*cor15a*、*cor78a* 等相应的胁迫耐受基因得到表达, 最终使植物的抗逆性获得增强^[8]。Seki 等^[9] 研究, *DREB1A* 的超表达将激活至少 40 个逆境应

答基因的表达,其产物包括一些转录调控因子、糖转运蛋白、碳水化合物代谢相关蛋白、胚胎发育晚期丰富蛋白、冷诱导蛋白、渗透保护生物合成蛋白等。通过这些基因产物的表达以及协同作用综合提高植物对逆境的抵抗能力。所以 DREB 类转录因子在基因的表达调控方面起着非常重要的作用。

Novillo 等^[10]研究表明,去除 *CBF2/DREB1C* 基因的拟南芥突变体比野生型植株更加耐受低温、干旱和盐胁迫,说明 *CBF2/DREB1C* 可能发挥着调节基因的作用。

2 DREB 类转录因子的基因表达调控机制

植物在逆境胁迫应答反应中存在着复杂的信号传递途径,并且各种胁迫信号传递途径间通过某些共同的组分联系在一起,构成一个复杂的信号传递网络^[11]。*DREB1a/CBF3*、*DREB1b/CBF1*、*DREB1c/CBF2* 及 *DREB2* 主要参与不依赖 ABA 的信号传导途径,而 *CBF4* 主要参与依赖 ABA 的信号传导途径。细胞膜感知低温等逆境信号,通过信号传导激活以 *CBF/DREB* 信号途径为主、兼与其它途径交谈和交叠所构成的信号网络,改变基因的时空表达,继而调控下游相应功能蛋白的表达,赋予植物低温等逆境抗性^[12]。

DREB 转录因子的作用机理较为复杂。如在转基因拟南芥植株中,*O_sDREB1A* 和 *DREB1A* 功能是相同的,*DREB* 转录因子能特异结合 *DRE(A/GCCGAC)* 序列,激活靶基因的表达,但 *DREB1A* 能结合 *DRE* 的核心序列即: *ACCGAC* 和 *GCCGAC* 序列,而 *O_sDREB1A* 只能特异结合 *GCCGAC* 序列,而不能结合 *ACCGAC* 序列^[13]。

寒冷能引发 *CBF* 家族转录因子的表达,反过来又激活许多下游基因的表达,赋予植物以冷冻耐性。*Chinnusamy* 等^[14]鉴定了一种调节寒冷环境下 *CBF* 基因转录的上游转录因子 *ICE1* (*Inducer of CBF expression 1*)。在冷驯化中,转录水平的调节通过 *ICE1*, *CBF* 转录级联和依赖于 *CBF* 的调节子介导。转录后调节机制在冷胁迫响应中也起着重要作用^[15]。

DREB1 主要受低温胁迫的诱导,*DREB2* 主要受干旱与高盐胁迫诱导^[16]。与转 *DREB1A* 的拟南芥植株不同的是,转 *35S::DREB2A* 基因的拟南芥植株在非逆境胁迫条件下,虽然 *DREB2A* 基因的表达水平明显升高,但 *rd29A* 基因的表达水平只是微弱的升高,并且转基因植株也只是出现微弱的生长延迟现象^[11]。*DREB2A* 在转基因拟南芥中的组成型表达导致显著的干旱胁迫耐性但只有轻微的寒冷耐性。研究显示,*DREB2A* 的表达需要翻译后修饰激活,可调节许多水分胁迫诱导基因的表达^[17]。

3 DREB 类转录因子在植物抗逆基因工程改良中的应用

3.1 DREB1/CBF

3.1.1 *DREB1A/CBF3* 除了模式植物拟南芥外,已经获得包括烟草、菊花、草地早熟禾、高羊茅、马铃薯及百喜草 (*Paspalum notatum* Flugge) 在内的许多转 *DREB1A/CBF3* 基因植物。在正常生长条件下,*DREB1A/CBF3* 在转基因植物中的表达激活了许多胁迫耐性基因的表达,使植物的耐干旱、高盐及耐寒性增强(表 1)。

表 1 导入 *DREB1A/CBF3* 相关基因获得的抗性植物

来源物种	转入物种	获得的抗性	参考文献
拟南芥	拟南芥	干旱 低温	[1]
拟南芥	拟南芥	低温	[18]
拟南芥	烟草	干旱 低温	[19]
拟南芥	菊花	低温	[20]
拟南芥	菊花	干旱 高盐	[21]
拟南芥	草地早熟禾	干旱 高盐	[22]
拟南芥	高羊茅	干旱	[23]
拟南芥	马铃薯	低温	[24]
拟南芥	杨树	干旱 高盐 低温	[25]
水稻	拟南芥	低温 干旱 高盐	[4]
多年生黑麦草	拟南芥	低温	[26]
野大麦	百喜草	干旱 高盐	[27]
大麦	拟南芥	高盐	[28]
芥菜	水稻	干旱	[29]

3.1.2 *DREB1B/CBF1* 利用不同转化方法获得的 *DREB1A/CBF1* 转基因植物中,许多胁迫耐性基因得到表达,增强了转基因植物对干旱、高盐及低温的耐性,尤其是获得了耐旱性增强的转基因玉米,为玉米抗逆遗传育种奠定了基础(表 2)。

表 2 导入 *DREB1B/CBF1* 相关基因获得的抗性植物

来源物种	转入物种	获得的抗性	参考文献
拟南芥	拟南芥	低温	[30]
拟南芥	甘蓝型油菜	低温	[31]
拟南芥	番茄	低温, 氧化	[32]
拟南芥	番茄	干旱	[33]
拟南芥	烟草	低温	[34]
拟南芥	高羊茅	逆境	[35]
拟南芥	多年生黑麦草	干旱, 高盐	[36]
拟南芥	多年生黑麦草	干旱	[37-38]
拟南芥	水稻	逆境	[39]
拟南芥	草莓	低温	[40]
拟南芥	地被石竹	低温	[41]
拟南芥	小麦	干旱	[42]
小盐芥	玉米	干旱	[43]
水稻	烟草	低温 干旱, 高盐, 氧化	[44]

3.1.3 *DREB1C/CBF2* 杨春霞等^[45]获得具有抗旱、耐盐性的转 *DREB1C* 杨树。*Chen* 等^[46]从蒺藜苜蓿 (*Medicago truncatula*) 中分离出 *DREB1C*, 通过转化获得具有低温抗性的蒺藜苜蓿和月季 (*Rosa chinensis* Jacq.)。

3.1.4 DREB1D/CBF4 Haake 等^[2]报道, *CBF4* 基因在拟南芥中的超表达激活了冷胁迫基因, 诱导了 *COR15a*, *COR78a* 基因的表达, *CBF4* 在拟南芥中的超表达使转基因植株对冻害和干旱的抗性增强。杨东歌等^[47]将转 *AtCBF4* 基因转入玉米, 获得抗旱能力增强的转基因玉米。Zhang 等^[48]研究表明过表达 *OsDREB1D* 的拟南芥对冷及高盐的耐性增强。

3.1.5 *OsDREB1E* Chen 等^[49]研究表明, *OsDREB1E* 的表达能轻微提高转基因水稻的水分胁迫耐性。

3.1.6 *OsDREB1F* Wang 等^[50]研究表明, 含有 *OsDREB1F* 基因的转基因水稻和拟南芥对盐、干旱和低温的耐性增强, 同时, *OsDREB1F* 可能也参与依赖 ABA 的途径。

3.1.7 *OsDREB1G* Chen 等^[49]的研究表明 *OsDREB1G* 的表达可以显著提高转基因水稻对水分亏缺胁迫的耐性。

3.1.8 *BnDREB1-5* 刘卫群等^[51]从甘蓝型油菜 (*Brassica napus*) 中分离出 *BnDREB1-5* 转录因子, 通过转化获得转 *BnDREB1-5* 基因烟草对非生物胁迫的耐性增强。

3.2 DREB2

Sakuma 等^[52]的研究表明, 过表达 *AtDREB2A* 的转基因拟南芥的耐脱水性增强。曾会明等^[12]用 *DREB2A* 基因转化烟草, 发现 *DREB2A* 基因明显导致转基因植株生长迟滞, 表现为生长矮化。盛慧等^[53]转化黑龙江紫花苜蓿 (*Medicago sativa*) 获得成功。Chen 等^[54]的结果表明, 过表达 *GmDREB2* 的转基因拟南芥的干旱和胁迫耐性增强, 未引起生长延迟。Chen 等^[49]的研究表明, *OsDREB2B* 的表达可以显著提高转基因水稻对水分亏缺胁迫的耐性。Chen 等^[55]从胡杨 (*Populus euphratica*) 中分离出 *PeDREB2* 基因, 可用于提高转基因植物的耐盐性。Agarwal 等^[56]的研究表明, 来自于御谷 (*Pennisetum glaucum*) 的 *PgDREB2A* 是一个强转录因子, 可以在烟草中赋予多种胁迫耐性。Wang 等^[57]从玉米 (*Zea mays*) 中分离出 *ZmDBP2*, 并获得耐干旱的转 *ZmDBP2* 基因拟南芥。

4 展望

提高植物的抗逆性是农业、林草业发展的迫切需要, 利用转基因技术构建具有优良抗性的粮食作物和经济作物正方兴未艾。DREB 转录因子的分离和鉴定工作为采用基因工程技术将获得的外源基因导入植物, 获得抗逆基因超表达的转基因植物奠定了坚实的基础, 因此该类研究具有重要的理论研究价值和广泛的应用前景。

应当看到, 在利用 DREB 类转录因子进行抗逆基因工程改良的过程中, 转基因植株的抗旱、耐盐及耐寒性等得到不同程度的改良, 达到了预期目的, 但在组成型启动子 CaMV 35S 启动下, 有些基因, 如 *DREB1A/*

CBF3 表达时往往导致正常生长条件下植株生长严重受阻, 植株矮小^[1]。要克服这一不足, 可以使用诱导型启动子 RD29A, 同时, 可以对基因进行改造, 以便既能提高植物抗逆性又能消除对植株生长的抑制。该文在对拟南芥 *CBF3* 基因的单核苷酸多态性 (SNP) 进行研究的基础上, 克隆了 *CBF3* 的等位基因 *AtCRAP2*, 在正常生长条件下, 与野生型相比, 转 35S: *AtCRAP2* 基因拟南芥植株表型无明显变化, 而抗冻性显著增强 (另文发表)。目前, 正在利用该基因对玉米进行遗传转化。

可以预言, 随着分子生物学、植物基因工程等相关学科以及转录因子研究的迅速发展, 基于 DREB 类转录因子的植物抗逆基因工程改良的研究将会取得更进一步的进展。

参考文献

- [1] Liu Q, Kasuga M, Sakuma Y, et al. Two transcription factors, DREB 1 and DREB 2 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]. *The Plant Cell*, 1998(10): 1391-1406.
- [2] Haake V, Cook D, Riechmann J L et al. Transcription factor CBF4 is a regulator of drought adaptation in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2002, 130: 639-648.
- [3] Sakuma Y, Liu Q, Dubouzet J G, et al. DNA-binding specificity of the ERE/AP2 domain of *Arabidopsis* DREBs, transcription factors involved in dehydration and cold-inducible gene expression [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2002, 290(3): 998-1009.
- [4] Dubouzet J G, Sakuma Y, Ito Y, et al. *OsDREB* genes in rice, *Oryza sativa* L., encode transcription activators that function in drought-, high-salt- and cold-responsive gene expression [J]. *Plant J*, 2003, 33: 751-763.
- [5] Xue G P. An AP2 domain transcription factor HvCBF1 activates expression of cold-responsive genes in barley through interaction with a (G/a)(C/t)CGAC motif [J]. *Biochim Biophys Acta* 2002, 1577: 63-72.
- [6] 谢永丽, 王自章, 张淑平. DREB—一类应答植物非生物逆境胁迫的转录因子 [J]. 青海大学学报 (自然科学版), 2006, 24(2): 54-58.
- [7] 陈金焕, 夏新莉, 尹伟伦. 植物 DREB 转录因子及其转基因研究进展 [J]. 分子植物育种, 2007, 5(6): 29-35.
- [8] 张玉宝, 谢忠奎, 李同祥, 等. DREB1A 转录因子蛋白的原核表达 [J]. 武汉植物学研究, 2007, 25(4): 326-330.
- [9] Seki M, Narusaka M, Yamaguchi-Shinozaki K, et al. *Arabidopsis* encyclopedia using full-length cDNAs and its application [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2001, 39(3-4): 211-220.
- [10] Novillo F, Alonso J M, Ecker J R et al. CBF2/DREB1C is a negative regulator of CBF1/DREB1B and CBF3/DREB1A expression and plays a central role in stress tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2004, 101: 3985-3990.
- [11] 秦红霞, 宋玉霞, 刘敬梅. 植物 DREB 转录因子的研究进展及应用 [J]. 生物技术通讯, 2006, 17(5): 780-783.
- [12] 王洋, 胡喆, 王崇英. 拟南芥 CBF/DREB 途径的研究进展及其在植物基因工程中的应用 [J]. 生物物理学报, 2007, 23(2): 101-108.
- [13] 王平荣, 邓晓建, 高晓玲, 等. DREB 转录因子研究进展 [J]. 遗传, 2006, 28(3): 369-374.
- [14] Chinnusamy V, Ohta M, Kanrar S, et al. ICE1: a regulator of cold in-

- duced transcriptome and freezing tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Genes and Development*, 2003, 17: 1043-1054.
- [15] Chinnusamy V, Zhu J, Zhu J-K. Cold stress regulation of gene expression in plants [J]. *Trends in Plant Science*, 2007, 12(10): 444-451.
- [16] 曾会明, 马挺军, 王华芳. 转录因子 DREB2A 植物表达载体构建及烟草转基因研究 [J]. *生物技术通报*, 2006(2): 72-77.
- [17] Sakuma Y, Maruyama K, Osakabe Y, et al. Functional analysis of an *Arabidopsis* transcription factor, DREB2A, involved in drought responsive gene expression [J]. *The Plant Cell*, 2006, 18: 1292-1309.
- [18] Gilmour S J, Sebolt A M, Sakazar M P, et al. Overexpression of *Arabidopsis* CBF3 transcriptional activator mimics multiple biochemical changes associated with cold acclimation [J]. *Plant Physiol*, 2000, 124: 1854-1865.
- [19] Kasuga M, Miura S, Shinzaki K, et al. A combination of the *Arabidopsis* DREB1A gene and stress-inducible rd29A promoter improved drought- and low-temperature stress tolerance in tobacco by gene transfer [J]. *Plant Cell Physiol*, 2004, 45: 346-350.
- [20] 洪波, 全征, 李邱华, 等. 地被菊花 Fall Color 体细胞胚途径再生、遗传转化及转基因植株的抗寒性检测 [J]. *中国农业科学*, 2006, 39(7): 1443-1450.
- [21] 洪波, 全征, 马男, 等. AtDREB1A 基因在菊花中的异源表达提高了植株对干旱和盐渍胁迫的耐性 [J]. *中国科学 C 辑*, 2006b, 36(3): 223-231.
- [22] 信金娜, 韩烈保, 刘君, 等. 基因枪转化法获得草地早熟禾 (*Poa pratensis* L.) 转基因植株 [J]. *中国生物工程杂志*, 2006, 26(8): 10-14.
- [23] Zhao J, Ren W, Zhi D, et al. *Arabidopsis* DREB1A/CBF3 bestowed transgenic tall fescue increased tolerance to drought stress [J]. *Plant Cell Reports*, 2007, 26: 1521-1528.
- [24] Behnam B, Kikuchi A, Celebi-Toprak F, et al. *Arabidopsis* rd29A::DREB1A enhances freezing tolerance in transgenic potato [J]. *Plant Cell Reports*, 2007, 26(8): 1275-1282.
- [25] 秦红霞, 刘敬梅, 宋玉霞. 转 AtDREB1A 的银新杨 APX 和 CAT 活性检测 [J]. *江西农业学报*, 2007, 19(10): 89-91.
- [26] Xiong Y, Fei S Z. Functional and phylogenetic analysis of a DREB/CBF-like gene in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) [J]. *Planta*, 2006, 224: 878-888.
- [27] James V A, Neibaur I, Altpeter F. Stress inducible expression of the DREB1A transcription factor from xenic *Hordeum spontaneum* L. in turf and forage grass (*Paspalum notatum* Flugge) enhances abiotic stress tolerance [J]. *Transgenic Research*, 2008, 17: 93-104.
- [28] Xu Z S, Ni Z Y, Li Z Y, et al. Isolation and functional characterization of HvDREB1-a gene encoding a dehydration-responsive element binding protein in *Hordeum vulgare* [J]. *J Plant Res*, 2009, 122(1): 121-130.
- [29] 陈浩东, 罗伯祥, 陈芬, 等. CbDREB1A 基因表达载体构建及转化水稻光温敏核不育系的研究 [J]. *杂交水稻*, 2009, 24(6): 49-53.
- [30] Jaglo-Ottosen K R, Gilmour S J, Zarka D G, et al. *Arabidopsis* CBF1 overexpression induces COR genes and enhances freezing tolerance [J]. *Science*, 1998, 280: 104-106.
- [31] Jaglo K R, Kleff S, Amundsen K L, et al. Components of the *Arabidopsis* C-repeat/dehydration-responsive element binding factor cold-response pathway are conserved in *Brassica napus* and other plant species [J]. *Plant Physiol*, 2001, 127: 910-917.
- [32] Hsieh T S, Lee J T, Yang P T, et al. Heterology expression of the *Arabidopsis* C-repeat/dehydration response element binding factor1 gene confers elevated tolerance to chilling and oxidative stresses in transgenic tomato [J]. *Plant Physiol*, 2002a, 129: 1086-1094.
- [33] Hsieh T H, Lee J T, Chang Y Y, et al. Tomato plants ectopically expressing *Arabidopsis* CBF1 show enhanced resistance to water deficit stress [J]. *Plant Physiol*, 2002b, 130: 618-626.
- [34] 韦善君, 孙振元, 巨关升, 等. 冷诱导基因转录因子 CBF1 的组成型表达对植物的抗寒性及生长发育的影响 [J]. *核农学报*, 2005, 19(6): 465-468.
- [35] 吴关庭, 陈锦清, 胡张华, 等. 根瘤农杆菌介导转化获得耐逆性增强的高羊茅转基因植株 [J]. *中国农业科学*, 2005, 38(12): 2395-2402.
- [36] Ma X (马欣荣), Sun Z, Jiang C, et al. Transfer DREB into *Lolium perenne* L. to improve its drought tolerance [J]. *High Technology Letters*, 2006, 41(12): 427-433.
- [37] 杨凤萍, 梁荣奇, 张立全, 等. 抗逆调节转录因子 CBF1 基因提高多年生黑麦草的抗旱能力 [J]. *华北农学报*, 2006, 21(1): 14-18.
- [38] 杨凤萍, 梁荣奇, 张立全, 等. 抗逆调节转录因子 DREB1B 基因转化多年生黑麦草的研究 [J]. *西北植物学报*, 2006, 26(7): 1309-1315.
- [39] 吴关庭, 郎春秀, 胡张华, 等. 转 CBF1 基因增强水稻的耐逆性 [J]. *核农学报*, 2006, 20(3): 169-173.
- [40] 金万梅, 董静, 尹淑萍, 等. 冷诱导转录因子 CBF1 转化草莓及其抗寒性鉴定 [J]. *西北植物学报*, 2007, 27(2): 223-227.
- [41] 吴琰, 董静, 郭宝林, 等. 转 CBF1 基因地被石竹的抗寒性评价 [J]. *中国农学通报*, 2007, 23(5): 59-62.
- [42] 荣红颖, 张立全, 杨凤萍, 等. DREB1B 基因在转基因小麦后代的稳定表达 [J]. *分子植物育种*, 2009, 7(3): 437-443.
- [43] Zhang S J, Li N, Gao F, et al. Over-expression of *TsCBF1* gene confers improved drought tolerance in transgenic maize [J]. *Mol Breeding*, DOI 10.1007/s11032-009-9385-5 Published on line, 28 January 2010.
- [44] Gutla L R, Reddy A R. Rice DREB1B promoter shows distinct stress-specific responses and the overexpression of cDNA in tobacco confers improved abiotic and biotic stress tolerance [J]. *Plant Mol Biol*, 2008, 68(6): 533-555.
- [45] 杨春霞, 李火根, 程强, 等. 南林 895 杨抗旱耐盐基因 DREB1 的转化 [J]. *林业科学*, 2009, 45(2): 17-21.
- [46] Chen J R, Liu J J, Liu R, et al. DREB1C from *Medicago truncatula* enhances freezing tolerance in transgenic *M. truncatula* and China Rose (*Rosa chinensis* Jacq.) [J]. *Plant Growth Regul*, 2010, 60: 199-211.
- [47] 杨东歌, 杨凤萍, 陈绪清, 等. 外源脱水应答转录因子 CBF4 基因转化玉米的获得 [J]. *作物学报*, 2009, 35(10): 1759-1763.
- [48] Zhang Y, Chen C, Jin X F, et al. Expression of a rice DREB1 gene OsDREB1D enhances cold and high-salt tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. *BMB Rep*, 2009, 42(8): 486-492.
- [49] Che B J Q, Meng X P, Zheng Y, et al. Over-expression of OsDREB genes lead to enhanced drought tolerance in rice [J]. *Biotechnol Lett*, 2008, 30(12): 2191-2198.
- [50] Wang Q, Guan Y, Wu Y, et al. Overexpression of a rice OsDREB1F gene increases salt, drought, and low temperature tolerance in both *Arabidopsis* and rice [J]. *Plant Mol Biol*, 2008, 67(6): 589-602.
- [51] 刘卫群, 石永春, 胡亚杰, 等. DREB 类转录因子介导的烟草抗非生物胁迫特性研究 [J]. *武汉植物学研究*, 2007, 25(3): 222-225.
- [52] 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.
- [53] 盛慧, 朱延明, 李杰, 等. DREB2A 基因对苜蓿遗传转化的研究 [J]. *草业科学*, 2007, 24(3): 40-45.
- [54] Chen M, Wang Q Y, Cheng X G, et al. GmDREB2, a soybean DRE-binding transcription factor, conferred drought and high-salt tolerance in transgenic plants [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 2007, 353(2): 299-305.
- [55] 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.

刺山柑综合价值及繁殖技术研究概况

杨 恒, 赵惠恩

(北京林业大学 园林学院, 北京 100083)

摘 要: 对国内外学者在刺山柑利用及繁殖方面的研究结果进行了分析归纳, 刺山柑具有生态保护、药用、食用以及园林利用等四大价值, 但刺山柑的种子萌发率极低, 嫁接及扦插收效甚微, 而利用组织培养对其进行扩大繁殖具有较大的潜力。

关键词: 刺山柑; 综合价值; 繁殖技术

中图分类号: Q 959.748.2 文献标识码: A 文章编号: 1001-0009(2010)20-0210-06

1 刺山柑简介

刺山柑 (*Capparis spinosa*) 属白花菜科 (Capparidaceae) 山柑属 (*Capparis*) 植物, 落叶藤本蔓生小半灌木, 别名老鼠瓜、野西瓜、槌果藤, 原产于亚洲西部或中部的干旱地区。

第一作者简介: 杨恒(1987-), 女, 四川绵阳人, 在读硕士, 现从事屋顶绿化植物材料的选择与应用研究工作。E-mail: yhxiaoyun@163.com。

通讯作者: 赵惠恩(1969-), 男, 博士, 副教授, 现从事园林植物栽培养护与育种方向的研究工作。

基金项目: 北京林业大学自选课题资助项目(200704043)。

收稿日期: 2010-07-16

在国外, 如西班牙、意大利、土耳其等国家, 刺山柑已经成为一种很流行的食用香料, 被大量工厂化生产。刺山柑最早在公元前 2 000 年的古希腊和古罗马国家提到, 当时仅仅用于中草药方面。刺山柑作为一种烹饪的食用香料使用大约是在 1 500 a 以前。在我国, 直到 20 世纪 70 年代才出现对刺山柑的初步研究。目前, 国内有关刺山柑的研究大都仅限于描述性的工作, 主要集中在地理分布、细胞学与组织培养、化学成分与药理活性以及种子生理等方面, 而有关遗传、分子生物学、生化、抗性生理、生理生态等方面鲜有报道。

1.1 地理分布

刺山柑的分布贯穿整个暖温带, 从地中海地区穿过印度到达菲律宾群岛和太平洋诸岛。其主要分布在地

[56] Agarwal P, Agarwal P K, Joshi A J, et al. Overexpression of PgDREB2A transcription factor enhances abiotic stress tolerance and activates downstream stress-responsive genes [J]. Mol Biol Rep 2010 37(2): 1125-1135.

[57] Wang C T, Yang Q, Wang C T. Isolation and functional characterization of *ZmDBP2* encoding a dehydration-responsive element-binding protein in *Zea mays* [J]. Plant Mol Biol Rep Published online: 28 April 2010. DOI 10.1007/s11105-010-0210-4.

Study Advancements of DREB Transcription Factors and its Application in Plant Stress Tolerance Genetic Engineering

LI Zhi-liang^{1,2,3}, WU Zhong-yi², YE Jia¹, YANG Qing³, ZHANG Xiu-hai², HUANG Cong-lin²

(1. Department of Biology Science, Handan College, Handan, Hebei 056005; 2. Beijing Research Center of Agro-Biotechnology, Beijing 100097; 3. College of Life Science, Nanjing Agricultural University, Nanjing, Jiangsu 210095)

Abstract: DREB transcription factor, which was a dehydration responsive element (DRE) binding protein can specifically interact with the dehydration-responsive element/C-repeat (DRE/CRT) cis-acting element contained in the promoter region of many stress-inducible genes, and can therefore control the expression of many stress-inducible genes in plant and increase strong tolerance to drought, low temperature and high salt. The structure character, function, and the regulative mechanism of genes expression of DREB transcription factors were summarized, meanwhile, its application in plant stress tolerance genetic engineering improvement was also reviewed.

Key words: DREB transcription factor; stress tolerance; plant genetic engineering