

# 玉米逆境胁迫响应基因 *ZmbZIP71* 的克隆与表达分析

刘彦丹<sup>1,2</sup>, 英生<sup>2</sup>, 张登峰<sup>2</sup>, 石云素<sup>2</sup>, 宋燕春<sup>2</sup>, 白志川<sup>1</sup>, 王天宇<sup>2</sup>, 黎裕<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>西南大学园艺园林学院, 重庆 400716; <sup>2</sup>中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081)

**摘要:**从玉米抗旱自交系 CN165 中克隆得到了与逆境胁迫相关的 bZIP (Basic Leucine Zipper Protein) 基因 *ZmbZIP71*。 *ZmbZIP71* 基因的开放阅读框为 471bp, 编码 156 个氨基酸, 相对分子量为 17.59 kDa, 等电点 pI 为 9.24。 *ZmbZIP71* 蛋白包含真核生物中高度保守的 bZIP 结构域。 *ZmbZIP71* 基因编码区的基因组包括 2 个外显子和 1 个内含子。利用实时荧光定量 PCR 方法分析 *ZmbZIP71* 基因在玉米不同组织中的表达差异及其在非生物胁迫下的表达模式, 结果表明, 该基因在玉米的多个组织和器官中均有表达, 其中在雄穗和雌穗中的表达量较高。另外, 该基因受干旱、低温和 ABA 的胁迫诱导上调表达, 受盐胁迫下调表达。因此推测 *ZmbZIP71* 基因可能在玉米的逆境胁迫响应过程中具有重要作用。

**关键词:**玉米; bZIP 转录因子; 非生物胁迫; 表达模式

## Isolation and Expression Analysis of a Stress-responsive Gene *ZmbZIP71* in Maize (*Zea mays* L.)

LIU Yan-dan<sup>1,2</sup>, YING Sheng<sup>2</sup>, ZHANG Deng-feng<sup>2</sup>, SHI Yun-su<sup>2</sup>, SONG Yan-chun<sup>2</sup>,

BAI Zhi-chuan<sup>1</sup>, WANG Tian-yu<sup>2</sup>, LI Yu<sup>2</sup>

(<sup>1</sup> College of Horticulture and Gardening, Southwest University, Chongqing 400716;

<sup>2</sup> Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

**Abstract:** A bZIP (Basic Leucine Zipper Protein) gene, *ZmbZIP71*, was isolated from maize inbred line CN165. Sequence analysis showed that *ZmbZIP71* included a 471bp open reading frame (ORF) encoding a polypeptide of 156 amino acids with predicted molecular mass of 17.59 kDa and pI of 9.24. The deduced protein of *ZmbZIP71* was predicted to contain the bZIP structural domain, which was highly conserved in eukaryotes. The genomic DNA of *ZmbZIP71* was composed of two exons and one intron in its coding region. The results of real-time PCR analysis indicated that *ZmbZIP71* was up-regulated by drought, cold (4°C) and ABA, and down-regulated by NaCl treatment in seedlings. The tissue-specific expression analysis suggested that *ZmbZIP71* was constitutively expressed in maize different tissues and expressed much higher in tassels and female ear than that in other organs. These results suggested that *ZmbZIP71* might function as an early stress-responsive gene.

**Key words:** Maize; bZIP transcription factor; Abiotic stress; Expression profiles

生物胁迫,尤其是干旱、盐渍和低温等严重影响着植物的生长和发育<sup>[1]</sup>。植物对非生物胁迫的应答反应涉及到许多基因和生化分子机制,胁迫相关基因、蛋白质及代谢物构成了一个复杂的调控网络<sup>[2-4]</sup>。转录调控通过转录因子作为反式作用因子与相应的顺式作用元件特异结合调控胁迫应答反

应,在植物对生物胁迫的应答中起着承上启下的作用。转录因子在植物基因组中广泛存在,如拟南芥 (*Arabidopsis thaliana* L.) 基因组中有近 5.9% 的基因都用来编码转录因子<sup>[5]</sup>。

碱性亮氨酸拉链 (Basic Leucine Zipper, bZIP) 转录因子是真核生物转录因子中分布最广泛、最保守

收稿日期:2011-02-13 修回日期:2011-06-28

基金项目:国家重点基础研究发展计划(973计划)项目(2011CB100100);国家自然科学基金重点项目(30730063)

作者简介:刘彦丹,在读硕士,研究方向为植物生物学与生物技术。E-mail: liuyandan85@163.com

通讯作者:王天宇,博士,研究员, E-mail: wangtianyu@263.net;黎裕,博士,研究员, E-mail: yuli@mail.caas.net.cn

的一类蛋白,广泛参与高等植物基因表达的调控<sup>[6-7]</sup>。在胁迫条件下,bZIP转录因子可以与ABA诱导基因的启动子区域的ABRE(ABA-responsive element)顺式作用元件结合来调节下游靶基因的表达<sup>[8-11]</sup>。在拟南芥中发现了75个bZIP转录因子,并根据其结构特点和功能的差异,划分为10个亚族,不同亚族的bZIP转录因子成员广泛参与种子贮藏基因的表达、植物的生长发育、光信号转导、病毒防御、生物和非生物胁迫应答以及ABA的敏感性等各种信号的表达。其中A亚家族主要参与胁迫应答和ABA信号途径<sup>[12]</sup>。例如,在拟南芥萌发和幼苗早期阶段,ABI5蛋白的活性受ABA的调控,过表达ABI5基因能提高转基因拟南芥对ABA的敏感性<sup>[13]</sup>。过表达ABF3和ABF4亦能明显提高拟南芥对ABA的敏感性,增强植株的抗旱性<sup>[14]</sup>。此外,在水稻中过表达ABF3同样也可以提高水稻的抗旱性<sup>[15]</sup>。在拟南芥中异源表达水稻转录因子ABI5能增强拟南芥对ABA的敏感性,提高植株对非生物胁迫的耐受性<sup>[16-17]</sup>。但是相关研究表明,在bZIP转录因子的其他的亚家族也发现了一些与胁迫应答相关的转录因子,例如:AtbZIP24基因位于拟南芥的F亚家族,在逆境应答胁迫网络中发挥复杂的转录调控作用<sup>[18]</sup>。在大豆中发现了131个bZIP转录因子,并将其分为10个亚家族,而GmbZIP44, GmbZIP62和GmbZIP78分别属于第S、C和G亚家族,在拟南芥中过表达,均能提高转基因拟南芥对盐和低温胁迫的耐受性<sup>[19]</sup>。

目前对bZIP转录因子在抗逆性方面的研究主要集中在拟南芥和水稻中,在玉米中的研究相对较少。本研究从玉米中克隆了水稻的OsZIP71基因的同源基因ZmbZIP71,并对该基因在玉米不同组织及逆境胁迫下的表达模式进行了初步的探索,为进一步的功能验证奠定基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 植物材料与处理

选取饱满的玉米抗旱自交系CN165种子,75%乙醇消毒1min,再用0.5%次氯酸钠消毒20min,而后用蒸馏水漂洗5~6次,播种于装有蛭石的盒子中,每盒3株,于人工气候室中以长日照条件(28℃,16h光/22℃,8h暗)培养,每3d浇水一次,待生长至三叶期时对其进行胁迫处理。高盐处理:将玉米根浸没在200mmol/L NaCl的培养液中;低温处理:将幼苗置于4℃条件下;渗透胁迫处理:将幼

苗根部浸没于20% PEG6000中;脱落酸处理:用100μmol/L ABA喷施玉米叶片。在胁迫处理0、0.5、1、3、6、9、12和24h时分别取样品的地上部分和根,经液氮速冻后,存于-80℃用于提取总RNA。

以大田中正常生长的CN165为材料,采集吐丝期的根、茎、穗位叶、雄穗、雌穗和花丝,经液氮速冻后,存于-80℃用于提取总RNA。

### 1.2 RNA提取及第一链cDNA的合成

用总RNA提取试剂盒(Trizol Reagent, Invitrogen)提取索取样品的总RNA,并用DNase I (TaKaRa,大连)纯化。按照M-MLV反转录试剂盒(Invitrogen)操作说明书合成第一链cDNA,作为基因扩增及荧光定量PCR(real-time quantitative PCR, qRT-PCR)的模板。

### 1.3 ZmbZIP71的克隆、测序

根据已经报道的水稻OsZIP71基因序列(GenBank登录号:NM\_001069358)通过BLAST比对(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/blast>)分析,确定玉米的同源序列,并将其命名为ZmbZIP71,据此设计特异引物,FR:5'-AAACATCGCCGTCGCCT-3', RP:5'-AAACATCGCCGTCGCCT-3'。PCR程序为94℃预变性5min;94℃ 30s,58℃ 30s,72℃ 40s,30个循环;72℃延伸10min,获得ZmbZIP71基因编码区全长。PCR产物经1%琼脂糖凝胶电泳检测后,回收目的条带,与pMD18-T载体(TaKaRa,大连)连接,转化大肠杆菌TOP10后,经菌液PCR选出阳性克隆,进行序列测定,重复3次。

### 1.4 ZmbZIP71基因的基因组序列扩增及分析

在ZmbZIP71基因的5'-UTR(Untranslated regions,非编码区)和3'-UTR设计引物FP:5'-TAACCCGCTTGTCCAGT-3'和RP:5'-TATGCCACAGC-CACCTTC-3',以玉米自交系CN165叶片基因组DNA为模板,进行PCR扩增,程序为94℃预变性5min;94℃ 30s,58℃ 30s,72℃ 80s,32个循环;72℃延伸10min,获得ZmbZIP71基因编码区的基因组全长。PCR产物经1%琼脂糖凝胶电泳检测后,回收目的条带,与pMD18-T载体连接,转化大肠杆菌TOP10后,经菌液PCR选出阳性克隆,进行序列测定,重复3次。

### 1.5 生物信息学分析

利用NCBI和MaizeGDB进行序列的查找、比对和同源性比较;氨基酸一级结构(等电点、分子量)预测由在线工具Expasy(<http://us.expasy.org/tools/protparam.html>)完成;基因组外显子和内含子

预测由 GSDS 在线程序 (<http://gsds.cbi.pku.edu.cn/index.php?input=seq>) 完成;应用 Clustalx1.83 和 DNAMAN 进行多序列比对和进化树分析;利用 TM-HMM 在线程序 (<http://www.cbs.dtu.dk/services/TargetP/>) 和 WOLFSPORT (<http://wolfsort.org/>) 完成亚细胞定位预测;应用 NCBI 数据库中 CDART (Conserved Domain Architecture Retrieval Tool, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/lexington/lexington.cgi?cmd=rps>) 进行保守结构域分析。

## 1.6 实时荧光定量 PCR 分析

定量 RT-PCR 分析参照试剂盒说明书 (TaKaRa, 大连) 进行。依据 qRT-PCR 引物设计要求, 使用 Primer premier 5.0 设计 *ZmbZIP71* 基因的特异引物 (qFP: 5'-CTCCGCTTTCTCCTCCTCTC-3' 和 qRP: 5'-AGTTTGCCTGTGCTGACAAC-3'), 扩增片段长度为 124bp。以玉米 *GAPDH* (glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase) 为内参基因, 所用引物为 FP: 5'-CCCTTCATCACCACGGACTAC-3' 和 RP: 5'-AACCTTCTTGGCACCACCCT-3'。20 $\mu$ L PCR 扩增体系含: 10 $\mu$ L 2 $\times$  SYBR Premix Ex Taq (TaKa-

Ra, 大连), 正、反向引物各 0.2 $\mu$ mol/L 和模板 cDNA 50~100 ng。应用 qRT-PCR 专用 96 孔板 (Axygen, 美国) 和高透光率封口膜 (Axygen, 美国), 荧光定量 PCR 仪 ABI7300 (ABI Prism, 美国) 进行 qRT-PCR 分析, 每个样品 3 次重复。PCR 程序为 95 $^{\circ}$ C 2min; 95 $^{\circ}$ C 5s, 58 $^{\circ}$ C 15s, 72 $^{\circ}$ C 20s, 共 40 个循环。按照基因相对表达分析  $2^{-\Delta\Delta Ct}$  方法分析 *ZmbZIP71* 基因的相对表达量及其标准差。

## 2 结果与分析

### 2.1 *ZmbZIP71* 基因 cDNA 的同源克隆和序列分析

序列分析表明, *ZmbZIP71* 基因 (GenBank 登录号: BT067053) 的编码区长度为 471bp, 编码 156 个氨基酸, 预测编码蛋白的相对分子量为 17.59kDa, 等电点 pI 为 9.24。通过对 *ZmbZIP71* 基因所编码的蛋白的保守结构域分析表明, 其含有典型的 bZIP 结构域 (图 1), 该蛋白在 N 端包含碱性结构域、铰链区和亮氨酸拉链结构域, 其中亮氨酸拉链结构域与铰链区紧密相连。亚细胞结构预测 *ZmbZIP71* 蛋白定位于细胞核中。

```

1  ATGTCAAAGTGGCACTTCGTCGCGATCGAGCCGGTGGTCCAAAGTTCTAGATCCGAGGATGACCTAGATCTCCAGGCCAG
1  M S S G T S S G S S R W U Q S S R S E D D L D L Q A Q
82  ATGGACAGGAGCAAGCAAGGAGGAGTCAATCGGATCAGCTCGGAGGCTAGCCACCGCAAGCAAGCAAGCAACTT
28  H E R R R R K R R K E S N R E S A R R S R Q R K Q E H L
163  CACGACCTCAGCTCAGGTAATCAGCTGAGGACCCAGAACAGGACGCTCAGCATGGCAGTCAAGTATACCCAGCCAAAC
55  D D L T S Q V M Q L K D Q N K Q L S M A L S I T S Q H
244  CTTGTGGCAGTGCAGCCGACACTCTGTTCTGCAGACCCAGAGATGGAGCTGGACAGCAGGCTGGCTGGCTGACCGGAG
82  L U A U Q A Q M S U L Q T Q K H E L D S R L G A L Y E
325  ATCCTCTGCTACATGAAGTCAAGCACCAGCACCAGCACTGCTCCTACAAATCCAGCCATGCGGACGACTTCACAGCATGG
109  I L W Y M H S S T S T S T A P T M P A M A M D F T A W
406  AGCAGAGCCTCTGATATTCTTGGTGGAAACAGCTACAGCGCCATAGACCTGTACCAATGCTTCTAG
136  S R A S D I L G G T S Y S A I D L Y Q C F *

```

图 1 *ZmbZIP71* 基因的编码区序列及编码氨基酸序列

Fig. 1 The coding region and deduced amino acid sequence of *ZmbZIP71*

其中虚线部分代表碱性结构域, 白框部分为铰链区,

直线部分为亮氨酸拉链结构, 灰色框代表亮氨酸重复序列

The basic region is indicated by dotted line, the hinge regions is presented by rectangle,

the leucine zipper is shown by straight line, and the leucine is emphasized by bluish boxes

### 2.2 同源性比对和进化树分析

为研究 *ZmbZIP71* 蛋白与水稻中所有 bZIP 蛋白的亲缘关系, 构建了包含 89 个水稻 bZIP 蛋白和 *ZmbZIP71* 蛋白的进化树 (图 2), 结果表明, *ZmbZIP71* 蛋白与 *OsbZIP71* 亲缘关系最近, 相似性达 65.4% (图 3)。

### 2.3 *ZmbZIP71* 基因组 DNA 序列的扩增及分析

*ZmbZIP71* 基因编码区 DNA 序列在自交系 CN165 中的全长为 1050bp (图 4), 包括 2 个外显子和 1 个内含子, 其外显子长度分别为 181bp 和 290bp。进一步研究发现 *ZmbZIP71* 基因在 CN165

和 B73 中的序列一致性高达 99.9%, 二者之间只有一个碱基的差异 (图 5)。经 MaizeGDB 比对分析, *ZmbZIP71* 基因位于玉米第 7 染色体 Bin 7.02 处。

### 2.4 *ZmbZIP71* 基因启动子的获得和顺式作用元件的分析

*ZmbZIP71* 基因启动子序列的 PCR 产物电泳结果见图 6, 测序结果表明, 扩增片段为 2603bp, 与预测序列一致。应用启动子在线预测软件 PlantCARE 对 *ZmbZIP71* 基因启动子顺式作用元件进行预测, 结果见图 1 所示, *ZmbZIP71* 基因启动子含有 TATA-

box 和 CAAT-box 等启动子典型元件。同时发现 *ZmbZIP71* 基因启动子存在与低温、高温、厌氧等非生物逆境胁迫相关顺式作用元件。还有与机械损伤

相关的顺式作用元件,与水杨酸、茉莉酸、赤霉素等激素应答相关顺式作用元件等。此外,还发现与光应答、发育等相关顺式作用元件。

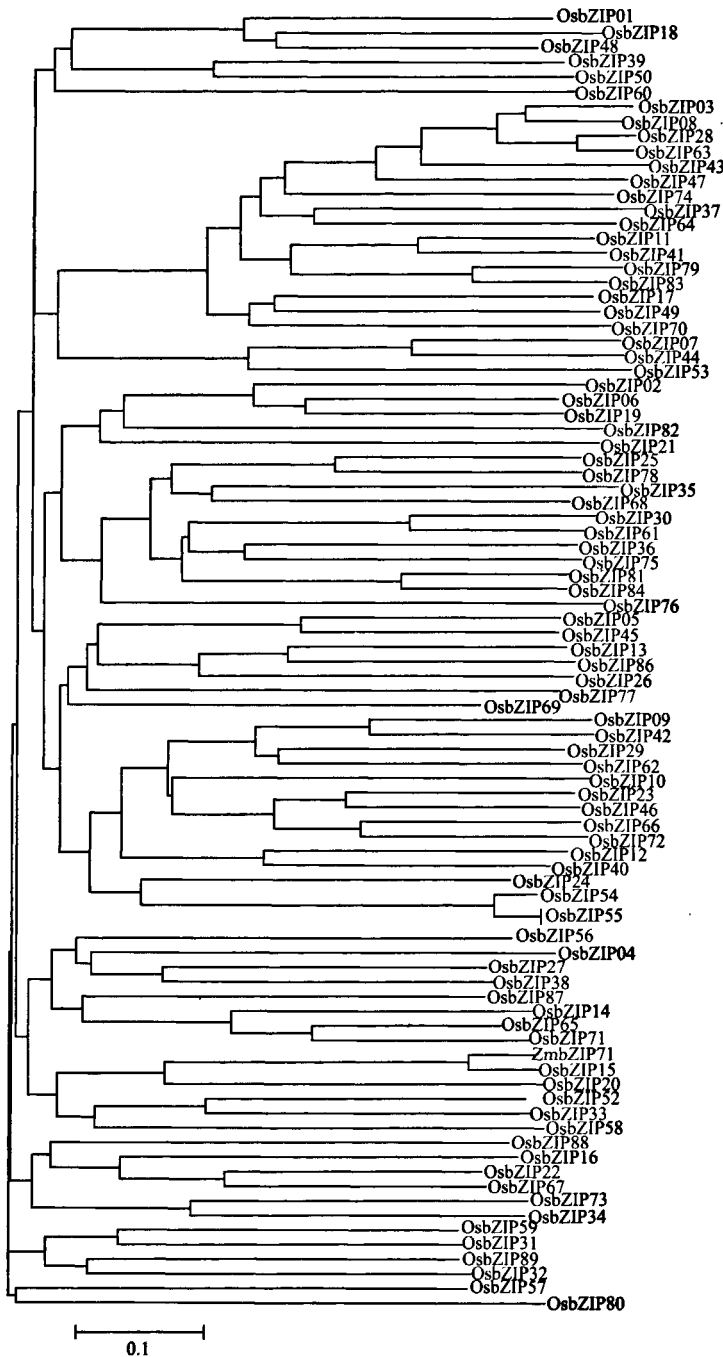


图 2 玉米 *ZmbZIP71* 和水稻 *OsbZIP* 蛋白的进化树分析

Fig. 2 Phylogenetic relationship among the *ZmbZIP71* and *OsbZIP* proteins



图 3 玉米 *ZmbZIP71* 蛋白与水稻的 *OsbZIP71* 蛋白序列比对分析

Fig. 3 Amino acid alignment between maize *ZmbZIP71* and rice *OsbZIP71*



图 4 *ZmbZIP71* 基因组的内含子和外显子结构

Fig. 4 The intron and exon structure of *ZmbZIP71*

白框代表外显子,黑线代表内含子

The exons are shown in black-shaded boxes and the intron is shown in line

### 2.5 *ZmbZIP71* 基因在玉米不同器官中的表达分析

应用实时荧光定量 PCR 检测 *ZmbZIP71* 基因在玉米吐丝期的根、茎、穗位叶、雄穗、雌穗和花丝中的表达情况(图 7)。结果表明,*ZmbZIP71* 基因在玉米雄穗和雌穗中表达量较高,在茎和根中次之,在花丝中表达量最低。

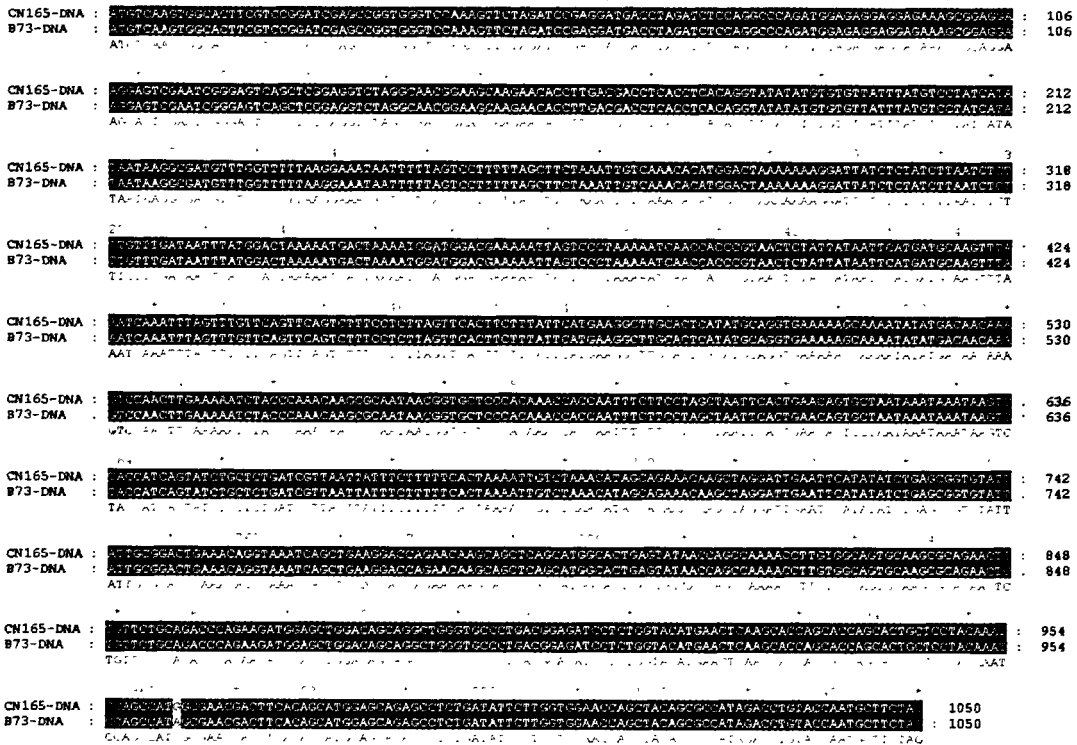


图 5 自交系 B73 与 CN165 中 *ZmbZIP71* 基因组 DNA 序列比较

Fig. 5 Comparison of *ZmbZIP71* genomic DNA in maize inbred lines B73 and CN165

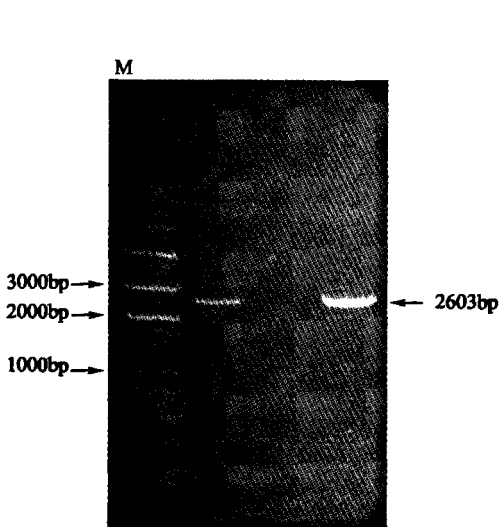


图 6 玉米 *ZmbZIP71* 基因启动子扩增结果

Fig. 6 PCR products of *ZmbZIP71* promoter

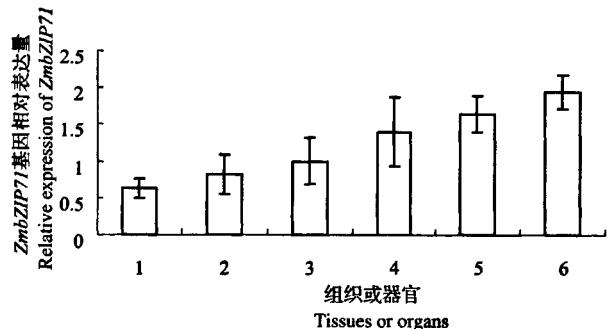


图 7 *ZmbZIP71* 基因在玉米不同组织中的表达情况

Fig. 7 Expression analysis of *ZmbZIP71* in different tissues in maize

1:花丝;2:穗位叶;3:根;4:茎;5:雄穗;6:雌穗。

将花丝中 *ZmbZIP71* 基因的表达水平作为

其他组织的相对参照,定义为 1,误差线以标准偏差 *SD* 表示。下同

1: Silk; 2: Ear leaves; 3: Roots; 4: Stems; 5: Tassels; 6: Female ear. The transcript level in silk was used as the calibrator and was given as 1. All the values are means  $\pm$  *SD* ( $n = 3$ ), and *SD* is shown as error bar. The same as below

## 2.6 *ZmbZIP71* 基因应答逆境胁迫表达分析

前人研究表明,水稻 *OsbZIP71* 基因在幼苗期受红光和蓝光的诱导上调表达<sup>[20]</sup>。本文研究了玉米 *ZmbZIP71* 基因在逆境胁迫下的表达模式。分别用 PEG(聚乙二醇,分子量 6000,浓度 20%)、低温(4℃)、盐(200mmol/L)和 ABA(100μmol/L)处理玉米自交系 CN165 三叶期幼苗,对 *ZmbZIP71* 基因在地上和根的表达模式进行探究。结果如图 8 所示,在 PEG 处理下,*ZmbZIP71* 基因在根中无明显的诱导表达趋势(上调表达 2 倍为显著上调表达;下调表达 0.5 倍为显著下调表达),而地上部分在处理 1h 后上调 2.45 ± 0.71 倍,到处理 24h 表达量最高,达到对照的 5.49 ± 0.93 倍。

在低温(4℃)处理条件下,*ZmbZIP71* 基因在地上部分的表达量无明显的变化趋势,但是在根中出现明显的上调表达趋势。随着处理时间的延长,在处理 3h 后上调达到最高水平,为对照的 2.74 ± 0.14 倍。

在 NaCl 处理下,无论地上部分还是根均表现显著下调的表达趋势。其中地上部分在处理 1h 后下调达到对照的 0.04 ± 0.001 倍;地上部分在处理 0.5h 后即出现明显的下调表达,为对照的 0.07 ± 0.01 倍。

*ZmbZIP71* 基因在响应外源激素 ABA 处理时,地上部分的表达量无显著的变化趋势,但是在根中表达量有显著的上调表达趋势。至 ABA 处理 6h 时表达量最高,达到对照的 4.81 ± 0.17 倍。

以上结果表明 *ZmbZIP71* 基因在应答干旱胁迫、ABA 和低温胁迫时表现上调表达趋势,而在盐胁迫处理时表现下调表达趋势。

## 3 讨论

bZIP 转录因子是真核生物中普遍存在的一类转录因子。该家族的转录因子在植物生长发育和逆境胁迫响应过程中具有重要作用。本研究从玉米中成功克隆了一个受逆境胁迫诱导表达的 bZIP 家族基因,生物信息学分析结果表明,该基因所编码的蛋白与水稻中 *OsbZIP71* 蛋白序列一致性最高,具有典型的 bZIP 结构域,被命名为 *ZmbZIP71*。

*ZmbZIP71* 基因启动子序列中含有低温、高温、厌氧、机械损伤、水杨酸、茉莉酸、赤霉素与光应答、发育等相关顺式作用元件。本研究结果显示 *ZmbZIP71* 基因在 PEG、盐、冷和 ABA 条件下的表达模式。之前的研究结果显示 *OsbZIP71* 基因不受干

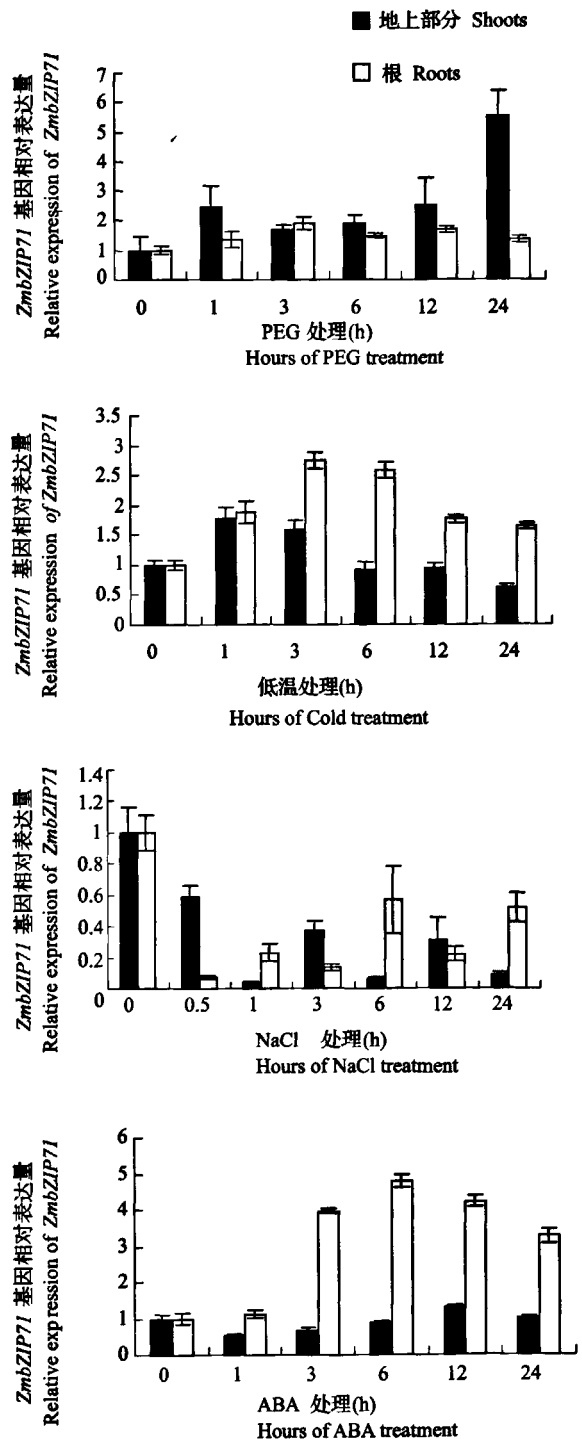


图 8 *ZmbZIP71* 基因在不同非生物逆境处理下的表达模式

Fig. 8 Expression pattern of *ZmbZIP71* under different abiotic treatments

玉米 *GAPDH* 基因为内参基因,0h 是对照,其相对表达量定义为 1

The maize *GAPDH* gene was used as the internal control for normalization of the template cDNA.

The transcriptional level at time 0h

(untreated control) was used as the calibrator whose *ZmbZIP71* mRNA level was given as 1

旱、盐和冷等逆境条件诱导表达,但是受特定光的诱导调控,与黑暗条件相比,*OsbZIP71* 基因不受白光、远红光条件诱导表达,而受红光和蓝光诱导上调表达<sup>[20]</sup>。本研究表明,*ZmbZIP71* 基因受干旱、盐和冷等逆境条件诱导表达。这一结果说明,在不同植物中,*bZIP71* 基因应答逆境胁迫和外源信号分子时可能具有不同的表达模式。另外,*ZmbZIP71* 基因是否受不同光质的诱导表达还需要进一步研究。

*ZmbZIP71* 基因在 ABA 条件下,在根部表现为上调表达趋势,因此 *ZmbZIP71* 基因可能是通过 ABA 依赖性途径发挥调控作用的,在拟南芥、水稻等植物中的研究结果也证明了 bZIP 家族的基因所编码的蛋白通过 ABA 信号途径参与植物对不同逆境胁迫的响应<sup>[21]</sup>。另外,在低温胁迫条件下,*ZmbZIP71* 基因在根部表现上调表达趋势;在 PEG 处理下,在地上部表现上调表达趋势;在受到盐胁迫后,地上部分和根部都表现为显著的下调表达趋势。同时,本研究结果显示 *bZIP71* 基因在根、茎、穗位叶、雄穗、雌穗和花丝中均有表达,但是在雌穗和雄穗中表达量相对较高。因此 *bZIP71* 基因可能不具有明显的组织表达特异性,但是可能与玉米整个植株的生长发育和逆境胁迫响应关系密切。

为了更好地研究 *ZmbZIP71* 基因的功能,本课题已经构建了过表达载体,转化了拟南芥和玉米,目前正在筛选纯合株系,对 *ZmbZIP71* 基因在应答逆境胁迫中的功能及其参与的信号途径和调控网络进行更加深入的研究。

#### 参考文献

- [1] Bartels D, Nelson D E. Approaches to improve stress tolerance using molecular genetics [J]. *Plant Cell Environ*, 1994, 17: 659-667
- [2] 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
- [3] Bray E A. Molecular responses to water deficit [J]. *Plant Physiol*, 1993, 103: 1035-1040
- [4] Bohnert H J, Nelson D E, Jensen R G. Adaptations to environmental stresses [J]. *Plant Cell*, 1995, 7: 1099-1111
- [5] Zhang J Z, Creelman R A, Zhu J-K. From laboratory to field. Using information from *Arabidopsis* to engineer salt, cold, and drought tolerance in crops [J]. *Plant Physiol*, 2004, 135: 615-621
- [6] Lee S C, Choi H W, Hwang I S, et al. Functional roles of the pepper pathogen-induced bZIP transcription factor, *CAbZIP1*, in enhanced resistance to pathogen infection and environmental stresses [J]. *Plant*, 2006, 224: 1209-1225
- [7] Leung J, Giraudat J. Abscisic acid signal transduction [J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1998, 49: 199-222
- [8] Vetter NC, Ferl R J. Characterization of a maize G-box binding

factor that is induced by hypoxia [J]. *Plant J*, 1995, 7: 589-601

- [9] Lopez-Molina L, Mongrand S, McLachlin D T, et al. ABI5 acts downstream of ABI3 to execute an ABA-dependent growth arrest during germination [J]. *Plant J*, 2002, 32: 317-328
- [10] 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* [J]. *Plant Cell*, 2005, 17: 3470-3488
- [11] Nakashima K, Ito Y, Yamaguchi-Shinozaki K. Transcriptional regulatory networks in response to abiotic stresses in *Arabidopsis* and grasses [J]. *Plant Physiol*, 2009, 149: 88-95
- [12] Jakoby M, Weisshaar B, Droge-Laser W, et al. bZIP transcription factors in *Arabidopsis* [J]. 2002, *Trend Plant Sci*, 7: 106-111
- [13] Lopez-Molina L, Mongrand S, Chua NH. A postgermination developmental arrest checkpoint is mediated by abscisic acid and requires the ABI5 transcription factor in *Arabidopsis* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98: 4782-4787
- [14] 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
- [15] Oh S J, Song S I, Kim Y S, et al. *Arabidopsis* CBF3/DREB1A and ABF3 in transgenic rice increased tolerance to abiotic stress without stunting growth [J]. *Plant Physiol*, 2005, 138: 341-351
- [16] Zou M, Guan Y, Ren H, et al. Characterization of alternative splicing products of bZIP transcription factors OsABI5 [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 2007, 360: 307-313
- [17] Zou M, Guan Y, Ren H, et al. A bZIP transcription factor, OsABI5, is involved in rice fertility and stress tolerance [J]. *Plant Mol Biol*, 2008, 66: 675-683
- [18] Yang O, Popova O V, Suthoff U, et al. The *Arabidopsis* basic leucine zipper transcription factor *AtbZIP24* regulates complex transcriptional networks involved in abiotic stress resistance [J]. *Gene*, 2009, 436: 45-55
- [19] Liao Y, Zou H F, Wei W, et al. Soybean *GmbZIP44*, *GmbZIP62* and *GmbZIP78* genes function as negative regulator of ABA signaling and confer salt and freezing tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. *Planta*, 2008, 228: 225-240
- [20] Nijhawan A, Jain M, Tyagi A K, et al. genomic survey and gene expression analysis of the basic leucine zipper transcription factor family in rice [J]. *Plant Physiol*, 2008, 146: 333-350
- [21] 陈红敏, 陈明, 魏安智, 等. 抗逆相关基因 *GmAREB* 转基因小麦的获得与鉴定. *植物遗传资源学报*, 2010, 11(6): 749-754

#### 欢迎订阅

#### 西北农林科技大学学报

#### (自然科学版)

《西北农林科技大学学报(自然科学版)》是西北地区创办最早的综合性农业科学学术期刊,主要刊登农业科学、林业科学、植物保护、资源环境科学、园艺科学、动物科学、动物医学、食品科学、生命科学、农田水利与建筑工程、机械与电子工程等方面的原创性学术研究成果。

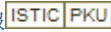
主办单位西北农林科技大学。本刊为中国自然科学核心期刊、全国综合性农业科学核心期刊、中国科学引文数据库核心期刊和中国科技核心期刊。

月刊,每月10日出版,定价15元,全年180元。邮发代号为52-82,可直接向本刊编辑部订阅。

地址:(712100)陕西杨凌 西北农林科技大学北校区40号信箱

电话:029-87092511

E-mail:xb2511@yahoo.com.cn

作者: 刘彦丹, 英生, 张登峰, 石云素, 宋燕春, 白志川, 王天宇, 黎裕  
作者单位: 刘彦丹(西南大学园艺园林学院, 重庆400716; 中国农业科学院作物科学研究所, 北京100081), 英生, 张登峰, 石云素, 宋燕春, 王天宇, 黎裕(中国农业科学院作物科学研究所, 北京, 100081), 白志川(西南大学园艺园林学院, 重庆, 400716)  
刊名: 植物遗传资源学报   
英文刊名: Journal of Plant Genetic Resources  
年, 卷(期): 2011(5)

## 参考文献(21条)

1. Liao Y;Zou H F;Wei W Soybean GmbZIP44, GmbZIP62 and GmbZIP78 genes function as negative regulator of ABA signaling and confer salt and freezing tolerance in transgenic Arabidopsis[外文期刊] 2008
2. Yang O;Popova O V;Süthoff U The Arabidopsis basic leucine zipper transcription factor AtbZIP24 regulates complex transcriptional networks involved in abiotic stress resistance[外文期刊] 2009
3. Zou M;Guan Y;Ren H A bZIP transcription factor, OsABI5, is involved in rice fertility and stress tolerance[外文期刊] 2008
4. Zou M;Guan Y;Ren H Characterization of alternative splicing products of bZIP transcription factors OsABI5[外文期刊] 2007
5. Oh S J;Song S I;Kim Y S Arabidopsis CBF3/DREB1A and ABF3 in transgenic rice increased tolerance to abiotic stress without stunting growth[外文期刊] 2005
6. Lopez-Molina L;Mongrand S;McLachlin D T ABI5 acts downstream of ABI3 to execute an ABA-dependent growth arrest during germination[外文期刊] 2002
7. Kang J Y;Choi H I;Im MY Arabidopsis basic leucine zipper proteins that mediate stress-responsive abscisic acid signaling[外文期刊] 2002
8. Lopez-Molina L;Mongrand S;Chua NH A postgermination developmental arrest checkpoint is mediated by abscisic acid and requires the ABI5 transcription factor in Arabidopsis[外文期刊] 2001
9. Jakoby M;Weisshaar B;Droge-Laser W bZIP transcription factors in Arabidopsis[外文期刊] 2002
10. Nakashima K;Ito Y;Yamaguchi-Shinozaki K Transcriptional regulatory networks in response to abiotic stresses in Arabidopsis and grasses[外文期刊] 2009
11. Fujita Y;Fujita M;Satoh R AREB1 is a transcription activator of novel ABRE-dependent ABA signaling that enhances drought stress tolerance in Arabidopsis[外文期刊] 2005
12. Vetten NC;Ferl R J Characterization of a maize G-box binding factor that is induced by hypoxia 1995
13. Leung J;Giraudat J Abscisic acid signal transduction[外文期刊] 1998
14. Lee S C;Choi H W;Hwang I S Functional roles of the pepper pathogen-induced bZIP transcription factor, CabZIP1, in enhanced resistance to pathogen infection and environmental stresses[外文期刊] 2006
15. Bray E A Molecular responses to water deficit 1993
16. Shinozaki K;Yamaguchi-Shinozaki K Molecular responses to dehydration and low temperature:differences and cross-talk between two stress signaling pathways 2000
17. Bartels D;Nelson D E Approaches to improve stress tolerance using molecular genetics[外文期刊] 1994
18. Zhang J Z;Creelman R A;Zhu J-K From laboratory to field.Using information from Arabidopsis to engineer salt,cold,and drought tolerance in crops 2004
19. Bohnert H J;Nelson D E;Jensen R G Adaptations to environmental stresses 1995
20. 陈红敏;陈明;魏安智 抗逆相关基因GmAREB转基因小麦的获得与鉴定 2010(06)
21. Nijhawan A;Jain M;Tyagi A K genomic survey and gene expression analysis of the basic leucine zipper



transcription factor family in rice 2008

本文链接: [http://d.g.wanfangdata.com.cn/Periodical\\_zwyczyxb201105018.aspx](http://d.g.wanfangdata.com.cn/Periodical_zwyczyxb201105018.aspx)