

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2010.00229

植物逆境相关启动子及功能

朱丽萍, 于壮, 邹翠霞, 李秋莉

辽宁师范大学生命科学学院, 大连 116029

摘要: 启动子是调控基因表达的重要顺式元件, 在植物基因表达调控过程中起着重要作用。目前植物抗逆基因工程中, 人们大多使用组成型表达启动子驱动目的基因的表达。组成型表达启动子虽然能提高转基因植株的抗逆性, 但是其持续过量地表达转化的外源基因会阻碍植物的生长且减少其产量。因此, 只在胁迫条件下才会驱动外源基因表达的诱导型启动子的研究显得尤其重要, 已成为目前研究的热点。文章综述了受非生物逆境和生物逆境胁迫诱导的植物基因启动子的种类和功能, 并展望了植物逆境诱导启动子的研究方向和前景。

关键词: 逆境; 诱导型启动子; 功能分析

Plant stress-inducible promoters and their function

ZHU Li-Ping, YU Zhuang, ZOU Cui-Xia, LI Qiu-Li

College of Life Sciences, Liaoning Normal University, Dalian 116029, China

Abstract: Promoter is an important *cis*-regulatory element for gene expression and plays an important role in the process of plant gene expression and regulation. Constitutive promoters are being used to drive alien gene expression in most transgenic engineering. Although constitutive promoters can improve resistance of transgenic plants to abiotic stresses, over- and constitutive-expression of the alien genes have been shown to cause stunted growth and reduction of yield in transgenic plants. Therefore, inducible promoters, which are expressed only when exposed to stresses, are of importance. This paper reviews the types and functions of plant gene promoters induced by bio- and abio-stresses. The prospect of stress-induced promoters was discussed.

Keywords: adversity; stress-inducible promoter; function analysis

植物逆境是指对植物施加有害影响的环境因子, 对植物产生重要影响的逆境主要有缺水、低温、盐碱、高温等非生物逆境, 以及病原等生物逆境。无论非生物逆境还是生物逆境都会造成各种农作物产量和质量的下降, 因此, 培育和推广抗逆品种是保证作物稳产高产的有效途径。利用植物自身的抗逆基因, 通过常规育种和分子标记辅助育种方法可以培育抗逆新品种, 然而, 抗性基因在种属间的利用

具有一定的局限性。转基因方法可以克服上述局限, 为作物抗逆育种开辟一条新途径。

植物基因调控主要是在转录水平上进行的, 受多种顺式作用元件和反式作用因子的相互协调。植物基因启动子是重要的顺式作用元件, 它是位于结构基因 5' 端上游区域调控基因转录的一段 DNA 序列, 能活化 RNA 聚合酶, 使之与模板 DNA 准确地结合, 确保转录精确而有效地起始, 是转录调控的中心。

收稿日期: 2009-09-13; 修回日期: 2009-10-28

基金项目: 国家自然科学基金项目 (编号: 30871389) 和辽宁省优秀人才项目 (编号: 2009R36) 资助

作者简介: 朱丽萍 (1984-), 女, 硕士, 专业方向: 植物分子生物学及基因工程。E-mail: zhuliping0612@126.com

通讯作者: 李秋莉 (1969-), 女, 博士, 教授, 研究方向: 植物分子生物学及基因工程。E-mail: liqiuli@dl.cn

根据基因表达情况,可将启动子分为两类:组成型启动子和特异性启动子。组成型启动子能在所有细胞、任何时候进行转录;特异性启动子又可分为组织特异性启动子和诱导型启动子,诱导型启动子平时不启动转录或转录活性很低,但在某些特定的逆境信号的刺激下,转录活性能够显著地提高。在转基因植物中,组成型启动子持续过量地表达转化的外源基因会阻碍植物的生长并且减少其产量^[1,2],因为外源基因的过量表达会竞争植物在正常生长条件下需要的能源并且阻碍蛋白质或者RNA的合成^[3]。因此,培育抗逆作物新品种最好使用逆境诱导的植物启动子,使外源基因只在胁迫的情况下才表达,这样不仅会获得目的产物、达到预定目标,而且也不会产生副作用。目前,关于植物逆境胁迫启动子的研究已成为国内外研究的热点,本文综述了植物逆境相关启动子及其功能的研究进展。

1 缺水诱导的启动子

1.1 *Lea* 基因启动子

LEA蛋白(Late embryogenesis abundant protein)是胚胎发生后种子中大量积累的一系列蛋白质,它广泛存在于高等植物中,且受发育阶段、脱落酸(ABA)和脱水信号的调节。Xiao等^[4]在缺水胁迫条件下使用瞬时表达系统,在大麦幼苗中分析了来自大麦*Lea*基因的3个诱导启动子HVA1s、Dhn4s、Dhn8s和来自水稻*Lea*基因的2个诱导启动子wsi18j和rab16Bj的活性。实验表明,这5个启动子中,Dhn4s表现出最强的活性,其次是HVA1s、wsi18j。在缺水条件下,Dhn4s驱动的*GUS*基因的表达水平是由rab16Bj驱动时的17倍,HVA1s、wsi18j启动子的驱动强度与组成型启动子Act1相似;而Dhn4s启动子的驱动活性是Act1的两倍。由此可以认为,来自大麦*Lea*基因的Dhn4s启动子是一个强的缺水诱导启动子,可以驱动外源基因在缺水条件下大量表达。

1.2 *rd29A* 启动子

*rd29A*启动子是缺水等逆境诱导启动子。Kasuga等^[5]用组成型的CaMV 35S启动子和*rd29A*启动子分别驱动*DREB1A*基因转化拟南芥。CaMV 35S启动子驱动的*DREB1A*基因的过量表达激活了

许多其他耐胁迫基因的表达,例如*rd29A*、*Kin 1*、*Cor6.6*、*Cor 15a*、*rd17*和*P5CS*。转基因植株都比非转基因植株有着更强的抗旱、抗盐、抗冻的能力。但是,过量表达*DREB1A*基因也导致了植株在正常生长条件下生长迟缓;与之相反,由胁迫诱导型启动子*rd29A*驱动基因表达不仅使植株有更强的胁迫耐受力还对其生长有着最小的负面影响。Zhao等^[5]将由*rd29A*启动子驱动的*At DREB1A/CBF3*基因转化到高羊茅(*Festuca arundinacea* Schreb.)中,缺水处理30 d后,非转基因植株全部萎蔫,而转基因植株只有少部分萎蔫。重新补充水分后,转基因植株可恢复正常生长,而非转基因植株则不能恢复,表明转基因植株对缺水胁迫的耐受力明显提高,*rd29A*可作为诱导型启动子驱动外源基因在植株中的表达。

1.3 *OsABA2* 基因启动子

*OsABA2*基因编码玉米黄质环氧化酶。*OsABA2*基因启动子含有一个MYBR元件和5个MYCR元件,表明它的表达与响应ABA诱导有关。Rai等^[3]用*OsABA2*基因启动子与*GUS*构建的表达载体转化玉米,实验表明在没有胁迫的条件下,由*OsABA2*基因启动子驱动的转基因株系的*GUS*活性要比由Act1驱动的对照组低得多。缺水处理后,叶片中由*OsABA2*基因启动子驱动的*GUS*的表达量在一直增加,并在处理第6 d后表达量是无缺水处理对照组的5倍;而由Act1启动子驱动的对照组*GUS*的表达量没有任何增加。因此*OsABA2*基因启动子是在缺水逆境环境下合适的诱导启动子。

2 低温诱导启动子

2.1 *At rd29A* 启动子

*At rd29A*基因启动子具有干旱、高盐及低温胁迫响应的顺式作用元件,*At rd29A*基因受低温诱导^[6]。Kasuga等^[7]比较了由CaMV 35S组成型启动子和冷诱导*rd29A*(COR78)启动子分别驱动*CBF*基因在转基因烟草中的低温抗性和生长状况。他们将两种转基因烟草及野生烟草培养在完全培养基上,低温处理后野生型对照组的叶片出现严重伤害,而两个转基因株系基本正常,表明两个转基因株系比野生

型具有更强的低温抗冻性,但是由rd29A (COR78)启动子驱动的转*CBF*基因植株比由*CaMV* 35S启动子驱动的转基因植株所表现出来的生长延滞要轻微得多。吴纯清等^[8]将At rd29A启动子驱动的*GUS*基因转入烟草,通过*GUS*活性组织染色分析发现,At rd29A启动子在25℃常温下不具有启动下游基因表达的功能,10℃左右为诱导临界温度,4℃左右过夜处理转基因植株,在根、叶、叶脉、叶柄均能明显观察到蓝斑的出现,说明At rd29A是低温诱导启动子。

2.2 *cor15a* 基因启动子

*cor15a*是从拟南芥中分离出来的,是在低温适应过程中能特异表达的一个最典型的基因^[9]。研究表明,*cor15a*基因的表达明显提高了植物细胞对低温条件的抵抗能力^[10],对该基因的深入研究发现,它的启动子具有低温诱导表达的特性,能够在低温条件下特异性驱动*GUS*基因在拟南芥中表达。朱青等^[11]从拟南芥Columbia生态型的基因组中扩增出*cor15a*基因的启动子片段,将其插入pBI121的*GUS*基因和NOS终止子上游构成表达载体pLB,获得转化株。*GUS*组织染色结果表明,经过低温处理的转基因马铃薯的叶片均表达了*GUS*产物,而没有经过低温处理的转基因马铃薯及非转基因植株则检测不到*GUS*活性。进一步证明*cor15a*基因启动子能在低温诱导下驱动*GUS*基因在马铃薯组织中表达。

2.3 *mwcs120* 启动子

*wcs120*是在低温胁迫条件下特异表达的一种蛋白^[12]。杜鹃等^[13]从小麦中克隆了*mwcs120*启动子,构建了诱导型瞬时表达质粒pmw*GUS*。然后分别构建了pUbi*GUS*和psp35S-*GUS*作为单子叶和双子叶植物组成型表达对照质粒。在低温处理下,用pUbi*GUS*转化的玉米愈伤组织,各有32、28和30块显现蓝色斑点;用psp35S-*GUS*转化的烟草幼叶,各有20、19和23片显现蓝色斑点。然而用pmw-*GUS*转化的玉米愈伤组织和烟草叶片,在正常培养条件下检测不到蓝色斑点,但在低温条件下,各有25和31块玉米愈伤组织,18和19片烟草幼叶显现蓝色斑点,斑点的面积和着色强度均高于用组成型表达质粒转化的对应处理。由此说明,*mwcs120*启动子在单

子叶和双子叶植物中均可受低温等逆境诱导,可以用于驱动结构基因的表达。

3 盐诱导的启动子

3.1 *BADH*、*CMO* 基因启动子

BADH、*CMO*是合成甜菜碱的关键酶^[14,15],其表达受盐诱导^[16,17]。Zhang等^[18]设计了5个正向引物和一个反向引物配对,PCR扩增*BADH*基因启动子,获得5个不同长度的启动子片段,构建了5个启动子/*GUS*的融合表达载体,转化烟草获得不同转基因植株。用不同浓度NaCl处理转基因烟草48 h后,*GUS*组织化学分析和*GUS*荧光定量分析发现,随着盐浓度的升高,各启动子片段驱动的*GUS*活性增加,当400 mmol/L NaCl诱导时,最短的一个启动子片段(-300~+62 bp)的*GUS*活性是未经NaCl诱导时的6.3倍,是强盐诱导表达启动子。Nazmul等^[19]分离了1.6 kb的*AmCMO*基因上游启动子片段,5'端缺失分析发现,翻译起始点上游410 bp片段中含有盐胁迫响应序列,300 mmol/L NaCl处理24 h后,*GUS*活性显著提高,*AmCMO*基因上游410 bp片段可以作为盐诱导启动子。

3.2 *Rab16A* 基因启动子

*Rab*基因首先是在水稻中发现的^[20],它属于*Lea*基因家族。Aryadeep等^[21]利用农杆菌浸染的方法将来自于水稻的*Rab16A*基因转化到烟草中,并由*Rab16A*基因启动子来驱动。实验表明*Rab16A*基因只有在盐胁迫条件下才会转录,而非组成型的转录。转基因烟草在胁迫条件下生长正常,形态以及种子产量与对照相比没有差别,并且表现出对盐明显的耐受能力。以前有实验表明由*CaMV* 35S启动子驱动*Rab16A*基因表达,会出现严重的生长迟缓现象^[22]。所以*Rab16A*基因启动子是可以利用的有效的盐胁迫诱导启动子。

3.3 *ABRC1* 启动子

使用组成型*CaMV* 35S启动子驱动拟南芥的*CBF1*基因在西红柿中的表达能够提高植物对盐的耐受力,不过这样持续表达会影响植物生长和产量^[23,24]。Lee等^[23]用来自于大麦*HAV22*基因的诱导启动子*ABRC1*(ABA-responsive complex, ABA响应

复合物)代替CaMV 35S启动子驱动*CBF1* 在转基因西红柿中的表达。研究发现, 在盐胁迫条件下, 转基因西红柿和非转基因对照组相比表现出增强的耐受力。当连续四周施加 200 mmol/L NaCl之后重新给水, 使生长条件恢复到原先水平后, 转基因组的最高复活率为 29/30, 而非转基因组全部死亡。而在非胁迫环境下, 转ABRC1- *CBF1* 西红柿能维持正常生长, 并且产量与非转基因组一样。

4 受病原物诱导的启动子

4.1 PPPs 启动子

青枯假单胞菌(*Ralstonia solanacearum*)是引起作物青枯病的病原菌。Peng等^[25]从烟草中克隆到 3 个受病原物诱导的植物启动子PPP1、PPP2、PPP3, 这些启动子在转基因烟草和拟南芥中受致病性青枯菌的诱导。黄真池等^[26]用受病原物诱导的植物启动子PPPs替代pBI121 中的CaMV 35S组成型启动子, 构建诱导表达载体后转化辣椒, 接种青枯菌无致病性菌株(AVR51), 24 h后检测到GUS活性显著增强, 最高值达到 23.8 nmol/mg·min。

4.2 GAFF-2 启动子

GAFFs(天麻抗菌蛋白)是从天麻中提取的一类结合外源凝集素的甘露糖, 表现出广谱抗真菌作用。Sa等^[27]构建了GAFF-2 启动子与*GUS*报告基因的嵌合基因, 在转基因烟草中显示出GAFF-2-GUS受真菌诱导强表达的特性。GAFF-2 启动子的-682 bp到-538 bp区可能含有受真菌高度诱导的重要的顺式元件, 并且-538 bp的下游区域在报告基因中表现出调控真菌诱导表达的能力。

4.3 WGA 和 PGA 启动子

谷胱甘肽-S-转移酶(GST) 是植物细胞中的一类自我保护蛋白, 它能够使细胞膜脂分子去氧化以及细胞活性氧代谢产物失去毒性, 是植物细胞中一种重要的解毒酶。吕华飞等^[28]从小麦和马铃薯中分别扩增并克隆了病原诱导性谷胱甘肽-S-转移酶基因GstA1 和Gst1(又称为Prp1)启动子片段, 将它们分别与水稻肌动蛋白基因(Act1) 核心启动子序列、5 端非翻译前导序列片段构建成嵌合启动子, 分别简称为WGA 和PGA, 再将两个嵌合启动子分别与*GUS*

基因融合构建出植物载体pWMIG-50 和pPMIG-50, 使之转化水稻, 发现在转基因水稻细胞中嵌合启动子可受稻瘟病原物的诱导, 转基因植株中GUS的表达活性是不经诱导物处理的对照组的 1.5~3 倍。甄伟等^[29]从黑曲霉中扩增并克隆了葡萄糖氧化酶(Glucose oxidase, GO)基因, 并将Prp1 启动子与其融合构建了植物表达载体pCAMGO, 转化马铃薯, 用马铃薯晚疫病*Phytophthora infestans*复合生理小种侵染, 发现转基因植株对晚疫病的抗性水平各不相同, 多数表现发病时间推迟和病征明显减弱, 表明转基因马铃薯中病原诱导型启动子Prp1 可受马铃薯晚疫病病原的诱导, 在抗植物真菌病基因工程中具有很好的应用前景。

4.4 GIII 启动子

病程相关蛋白(Pathogenesis related protein, PR)是植物在病原菌侵染时诱导产生的一类低分子蛋白质, 是植物抵抗病原菌侵染的主要防卫反应之一。 β -1, 3-葡聚糖酶(EC3. 2. 1. 39)是PR蛋白中最重要的一种。李云锋等^[30]将大麦 β -1, 3-葡聚糖酶同功酶基因(*GIII*)启动子(PGIII)与报告基因*GUS*耦联, 构建植物表达载体, 通过农杆菌介导法转化水稻。GUS组织化学染色、RNA印迹法及荧光法结果显示, 该启动子驱动的*GUS*在水稻叶片中为低水平表达; 而用稻瘟菌处理, 可诱导*GUS*的高水平表达, 表明PGIII是一种强诱导型启动子, 并可能是一种病原菌诱导型的启动子。

5 展望

当今, 逆境仍是威胁植物生长、作物产量的主要因素。培育抗逆作物新品种, 提高作物产量, 已成为目前研究的热点。近年来, 多种抗逆基因被克隆, 并转入抗逆性较差的物种, 显著提高了作物对非生物逆境的抵抗能力。如: Hu等^[31]用大肠杆菌中编码甘露糖醇-1-磷酸脱氢酶的*mtl D*基因转化毛白杨, 得到的转化株可在 75 mmol/L NaCl条件下生长, 而野生株生长受到抑制; Gao等^[32]在水稻中超量表达*TERF1* 基因, 转基因水稻与野生型植株相比表现出更强的干旱耐受力; Shirasawa等^[33]使水稻超量表达菠菜*CMO*基因, 转化株甘氨酸甜菜碱含量较野生型提高 9 倍, 可在 150 mmol/L NaCl条件下生长。

但是以上操作, 包括很多其他转基因提高抗性的实验却多采用组成型启动子驱动外源基因的表达, 虽然使转基因植物的抗逆性得以提高, 但对植物的一些生理代谢活动却有抑制作用。据Kasuga等^[1]报道, 组成型启动子CaMV 35S驱动DREB基因在拟南芥中表达, 虽提高了抗逆性, 但植株矮化, 生长畸形, 籽粒数减少; 而由诱导型启动子rd29A启动的DREB基因在拟南芥中的表达不仅提高了植株的抗逆性, 而且避免了对生长的负面影响。Pellegrineschi等^[34]用胁迫诱导型启动子rd29A驱动DREB1A/CBF3的表达, 提高了转基因小麦对干旱胁迫的耐性, 而且没有引起明显的畸形。

利用逆境诱导型启动子驱动抗逆基因在转基因植物中表达是培育抗逆作物新品种的有效方法。目前能应用于转基因研究的诱导型启动子仍然很少, 对于新的抗逆相关启动子的发现、克隆、顺式作用元件分析以及顺式元件相互作用的转录因子的研究仍然是今后研究的重点, 将功能明确的抗逆启动子成功应用到转基因植物中调控抗逆基因的表达是植物抗逆基因工程的研究方向。

本实验室克隆了甜菜碱醛脱氢酶(BADH)基因, 用组成型启动子CaMV 35S驱动该基因在烟草中表达, 转基因烟草的耐盐性提高^[35], 但转基因烟草与野生型烟草相比其生长延迟。为了克服以上缺点, 我们克隆了BADH基因启动子^[36], 对该启动子进行了序列分析和功能分析, 获得了盐诱导启动子区段^[18], 构建了盐诱导启动子区段驱动BADH的表达载体, 目前正在进行植物转化, 以期获得转基因植物, 比较组成型启动子和诱导启动子驱动的BADH基因的表达、转基因植物的生长状况及抗盐性, 希望为抗逆启动子的研究和应用提供参考价值。

参考文献(References):

- [1] 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. *Nat Biotechnol*, 1999, 17: 287–291. [\[DOI\]](#)
- [2] Karaba A, Dixit S, Greco R, Aharoni A, Trijatmiko KR, Marsch-Martinez N, Krishnan A, Nataraja KN, Udayakumar M, Pereira A. Improvement of water use efficiency in rice by expression of *HARDY*, an *Arabidopsis* drought and salt tolerance gene. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(39): 15270–15275. [\[DOI\]](#)
- [3] Rai M, He CK, Wu R. Comparative functional analysis of three abiotic stress-inducible promoters in transgenic rice. *Transgenic Res*, 2009, 18(5): 787–799. [\[DOI\]](#)
- [4] Xiao FH, Xue GP. Analysis of the promoter activity of late embryogenesis abundant protein genes in barley seedlings under conditions of water deficit. *Plant Cell Rep*, 2001, 20(7): 667–673. [\[DOI\]](#)
- [5] Zhao JS, Ren W, Zhi DY, Wang L, Xia GM. *Arabidopsis* *REB1A/CBF3* bestowed transgenic tall fescue increased tolerance to drought stress. *Plant Cell Rep*, 2007, 26(9): 1521–1528. [\[DOI\]](#)
- [6] Weising K, Kahl G. Towards an understanding of plant gene regulation the action of nuclear factors. *Z Naturforsch C*, 1991, 46(1–2): 1–11.
- [7] Kasuga M, Miura S, Shinozaki K. A combination of the *Arabidopsis* *DREB1A* gene and stress-inducible *RD29A* promoter improved drought and low-temperature stress tolerance in tobacco by gene transfer. *Plant Cell Physiol*, 2004, 45(3): 346–350. [\[DOI\]](#)
- [8] 吴纯清, 张兴国, 梁国鲁, 苏承刚. 拟南芥 *AtRd29A* 启动子在烟草中的表达特性. *西南农业学报*, 2008, 21(4): 1045–1047.
- [9] Seki M, Narusaka M, Abe H, Kasuga M, Yamaguchi-Shinozaki K, Carninci P, Hayashizaki Y, Shinozaki K. Monitoring the expression pattern of 1300 *Arabidopsis* genes under drought and cold stresses by using a full-length cDNA microarray. *Plant Cell*, 2001, 13: 61–72. [\[DOI\]](#)
- [10] Arrus NN, Uemura M, Sleponkus PL, Gilmour SJ, Lin C, Thomashow MF. Constitutive expression of the cold-regulated *Arabidopsis thaliana* *COR 15a* gene affects both chloroplast and peroxisome freezing tolerance. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1996, 93(23): 13404–13409. [\[DOI\]](#)
- [11] 朱青, 宋波涛, 柳俊, 谢从华. 拟南芥低温诱导 *cor15a* 基因的启动子克隆及在转基因马铃薯中的表达. *农业生物技术学报*, 2004, 12(5): 500–504.
- [12] Houde M, Danyluk J, Laliberte JF, Rassart E, Dhindsa RS, Sarhan F. Cloning, characterization and expression of a cDNA encoding a 50-kilodalton protein specifically induced by cold acclimation in wheat. *Plant Physiol*, 1992, 99(4): 1381–1387. [\[DOI\]](#)
- [13] 杜娟, 朱祯, 李晚忱. 植物逆境诱导启动子 *mwcs120* 的克隆及表达特性研究. *作物学报*, 2005, 31(10): 1328–1332.
- [14] Rhodes D, Hanson AD. Quaternary ammonium and tertiary

- ary sulfonium compounds in higher plants. *Annu Rev Plant Physiol*, 1993, 44: 357–384. [\[DOI\]](#)
- [15] Rathinasabapathi B, Burnet M, Russell BL, Gage DA, Liao PO, Nye GJ, Scott P, Golbeck JH, Hanson AD. Choline monooxygenase, an unusual iron–sulfur enzyme catalyzing the first step of glycine betaine synthesis in plants: prosthetic group characterization and cDNA cloning. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, 94(7): 3454–3458. [\[DOI\]](#)
- [16] Zhou SF, Chen XY, Xue XN, Zhang XG, Li YX. Physiological and growth responses of tomato progenies harboring the betaine aldehyde dehydrogenase gene to salt stress. *J Integr Plant Biol*, 2007, 49(5): 628–637. [\[DOI\]](#)
- [17] Russell BL, Rathinasabapathi B, Hanson AD. Osmotic stress induces expression of choline monooxygenase in sugar beet and amaranth. *Plant Physiol*, 1998, 116(2): 859–865. [\[DOI\]](#)
- [18] Zhang Y, Yin H, Li D, Zhu WW, Li QL. Functional analysis of *BADH* gene promoter from *Suaeda liaotungensis* K. *Plant Cell Rep*, 2008, 27(3): 585–592. [\[DOI\]](#)
- [19] Nazmul HB, Akira H, Nana Y, Vandna R, Takashi H, Teruhiro T. Regulation of betaine synthesis by precursor supply and choline monooxygenase expression in *Amaranthus tricolor*. *J Exp Bot*, 2007, 58(15–16): 4203–4212.
- [20] Mundy J, Chua NH. Absciscic acid and water-stress induce the expression of a novel rice gene. *EMBO J*, 1988, 7(8): 2279–2286.
- [21] Aryadeep R, Chaitali R, Dibyendu NS. Transgenic tobacco plants overexpressing the heterologous *lea* gene *Rab16A* from rice during high salt and water deficit display enhanced tolerance to salinity stress. *Plant Cell Rep*, 2007, 26(10): 1839–1859. [\[DOI\]](#)
- [22] Anil G, Avnish K, O Satya L, Sangeeta A, Chandan S, Surekha KA, Manu A, Himanshu D. Understanding the molecular alphabets of the plant abiotic stress responses. *Curr Sci*, 2001, 80(2): 206–216.
- [23] Li T, Kwon SY, Kim SH, Kim JS, Jung SC, Kwang YC, Chang KS, Kwak SS, Lee HS. Enhanced tolerance of transgenic potato plants expressing both superoxide dismutase and ascorbate peroxidase in chloroplasts against oxidative stress and high temperature. *Plant Cell Rep*, 2006, 25(12): 1380–1386. [\[DOI\]](#)
- [24] Lee JT, Prasad V, Yang PT, WU JF, David HO TH, Charng YY, Chan MT. Expression of *Arabidopsis CBF1* regulated by an ABA/stress inducible promoter in transgenic tomato confers stress tolerance without affecting yield. *Plant Cell Environ*, 2003, 26(7): 1181–1190. [\[DOI\]](#)
- [25] Peng JL, Bao ZL, Li P, Chen GY, Wang JS, Dong H S. HanpinXoo and its functional domains activate pathogen-inducible plant promoters in *Arabidopsis*. *Acta Botanica Sinica*, 2004, 46(9): 1083–1090.
- [26] 黄真池, 卢向阳, 曾富华, 叶耀华, 刘媛, 贺炜华. 受病原物诱导的植物启动子 PPPs 在转基因辣椒中的活性. 湖南农业大学学报, 2008, 34(3): 270–273.
- [27] Sa Q, Wang Y, Li W, Zhang L, Sun Y. The promoter of an antifungal protein gene from *Gastrodia elata* confers tissue-specific and *funGUS*-inducible expression patterns and responds to both salicylic acid and jasmonic acid. *Plant Cell Rep*, 2003, 22(1): 79–84. [\[DOI\]](#)
- [28] 吕华飞, 明小天, 瞿礼嘉, 刘美华, 李静, 顾红雅, 陈章良. 稻瘟病病原物诱导启动子的构建及表达. 科学通报, 1999, 44(20): 2144–2150.
- [29] 甄伟, 陈溪, 梁浩博, 胡鸾雷, 高音, 林忠平. 转基因马铃薯中病原诱导口基因的表达及其对晚疫病的抗性. 科学通报, 2000, 45(10): 1071–1075.
- [30] 李云锋, 朱蕊, 谢龙旭, 徐培林. 大麦 β -1, 3-葡聚糖酶基因 (*GIII*) 启动子在转基因水稻中的诱导表达. 植物生理与分子生物学报, 2005, 31(2): 143–148.
- [31] Hu L, Lu H, Liu QL, Chen XM, Jiang XN. Overexpression of *mtID* gene in transgenic *Populus tomentosa* improves salt tolerance through accumulation of mannitol. *Tree Physiol*, 2005, 25(10): 1273–1281.
- [32] Gao SM, Zhang HW, Tian Y, Li F, Zhang ZJ, Lu XY, Chen XL, Huang RF. Expression of *TERF1* in rice regulates expression of stress-responsive genes and enhances tolerance to drought and high-salinity. *Plant Cell Rep*, 2008, 27(11): 1787–1795. [\[DOI\]](#)
- [33] Shirasawa K, Takabe T, Takabe T. Accumulation of glycine-betaine in rice plants that overexpress choline monooxygenase from spinach and evaluation of their tolerance to abiotic stress. *Ann Bot*, 2006, 98(3): 565–571. [\[DOI\]](#)
- [34] Pellegrineschi A, Reynolds M, Pacheco M, Brito RM, Almeraya R, Yamaguchi Shinozaki K, Hoisington D. Stress induced expression in wheat of the *Arabidopsis thaliana DREB1A* gene delays water stress symptoms under greenhouse conditions. *Genome*, 2004, 47: 493–500. [\[DOI\]](#)
- [35] Li QL, Gao XR, Yu XH, Wang XZ, An LJ. Molecular cloning and characterization of betaine aldehyde dehydrogenase gene from *Suaeda liaotungensis* and its use in improved tolerance to salinity in transgenic tobacco. *Bio-technol Lett*, 2003, 25 (17): 1431–1436. [\[DOI\]](#)
- [36] 李秋莉, 张毅, 尹辉, 李丹. 辽宁碱蓬甜菜碱脱氢酶 (*BADH*) 基因启动子分离及序列分析. 生物工程学报, 2006, 22(1): 77–81.