

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201404033

罗成科, 肖国举, 李茜. 水稻逆境相关转录因子研究进展[J]. 广西植物, 2015, 35(6):942—947

Luo CK, Xiao GJ, Li Q. Research advance of the transcription factors related to stress resistances in rice[J]. *Guihaia*, 2015, 35(6):942—947

# 水稻逆境相关转录因子研究进展

罗成科\*, 肖国举, 李茜

(宁夏大学 新技术应用研究开发中心, 银川 750021)

**摘要:** 干旱、盐碱、高温和低温等逆境因子胁迫水稻的生长发育, 进而影响水稻的产量和品质。因此, 研究水稻的抗逆性, 尤其是揭示其抗逆分子机理具有重要的生物学意义。近年来, 水稻抗逆分子机理的研究主要集中在转录因子及其分子调控机制方面。在水稻中, 目前研究较多的转录因子类型主要有 bZIP、MYB/MYC、WRKY、AP2/EREBP 和 NAC, 它们的结构通常由 DNA 结合结构域、转录活化结构域、寡聚化位点和核定位信号组成。转录因子在水稻逆境信号转导途径中起着中心调节作用, 它们将逆境信号传递和放大, 通过与目的基因启动子区中顺式作用元件特异结合, 调控下游多个逆境相关基因的表达, 从而引起水稻对逆境应答反应, 最终实现水稻获得综合抗逆性的提升。该文简要概述了植物转录因子的调控机制、结构特点、分类与功能特性, 重点论述了转录因子在水稻抗逆中的作用, 指出了转录因子应用过程中转基因水稻产生的负效应问题, 并提出了解决负效应问题的研究思路, 同时展望了今后转录因子的研究前景, 以期为挖掘和应用新的水稻转录因子基因以及阐明其抗逆调控机制提供理论依据。

**关键词:** 水稻; 逆境胁迫; 抗逆性; 转录因子; 基因表达

**中图分类号:** Q945.78, Q786 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2015)06-0942-06

## Research advance of the transcription factors related to stress resistances in rice

LUO Cheng-Ke\*, XIAO Guo-Ju, LI Qian

(Development Center of New Technique Application and Research, Ningxia University, Yinchuan 750021, China)

**Abstract:** Adverse environmental factors, such as drought, salinization, high temperature and low temperature, severely threaten rice growth and development, and then damage rice yield and quality. Therefore, the research on rice resistance, especially dissecting molecular mechanism of rice, has important biological significance. In recent years, the reports on molecular mechanism of rice resistance have been mainly focused on isolating and identifying transcriptional factor genes as well as their regulatory mechanisms. For example, several main types of transcriptional factors, such as bZIP, MYB/MYC, WRKY, AP2/EREBP and NAC families, were relatively clearly studied in rice. Each of these transcriptional factors was usually composed of a DNA-binding domain, a transcription regulation domain, a oligomerization site and a nuclear localization domain. Transcriptional factors played a pivotal role in the adversity signal transduction pathways of rice, they acted as the integrators of environmental factors to transmit and amplify adversity signal, and then regulated many of stress-related genes expression by specifically interacting with cis-acting elements existed in the promoter sequences of target genes, which made rice response to adversity stresses, eventually confers enhanced comprehensive stress resistances in rice. In this review, the regulatory

收稿日期: 2014-06-20 修回日期: 2014-09-23

基金项目: 宁夏大学自然科学基金(ZR1322); 宁夏自然科学基金(NZ14034)。

作者简介: 罗成科(1979-), 男(回族), 宁夏海原人, 博士, 副研究员, 主要从事植物抗逆分子生物学研究, (E-mail)chkluo2002@163.com。

\*通讯作者

mechanisms, structural characteristics, classification and functional properties of transcriptional factors are summarized, their regulatory roles in the stress response and tolerance of rice were discussed, the negative effects of genetically modified rice in the process of transcriptional factors application were mentioned, and research approaches of solving the negative effects problem were suggested, as well as the future study of transcriptional factors were discussed. Overall, the aim of this paper was to provide the basis for identifying and applying new transcriptional factor genes from rice, and clarifying their molecular mechanism in rice stress resistances.

**Key words:** rice; adversity stress; stress resistance; transcriptional factor; gene expression

人类社会经济的快速发展、人口膨胀和生态环境不断恶化,造成了干旱、盐碱、极端温度和病虫害等自然灾害日趋加重,使得粮食作物的生长发育、产量和品质受到不同程度的影响。水稻是我国四大主粮之一,也是植物研究的另一个理想模式植物,因此,研究水稻抗逆性的分子调控机理具有重要意义。水稻的抗逆性是众多调控蛋白和功能蛋白共同调控完成的,其中调控蛋白中的转录因子发挥着尤为重要的作用。转录因子也称反式作用因子,与其他生物一样,植物转录因子一般也包括 DNA 结合结构域、转录活化结构域、寡聚化位点和核定位信号。转录因子通过识别并结合基因启动子区的顺式作用元件或结合其他转录因子形成二(多)聚体来行使调节功能,从而对各种生物或非生物逆境做出应答,实现植物的抗逆能力(Nakashima *et al.*, 2009)。转录因子可以调控多个逆境相关基因的表达,从而使这些逆境相关基因发挥相应的作用,最终导致水稻抗逆性明显增强(Hu *et al.*, 2006; Redillas *et al.*, 2012; Yu *et al.*, 2013)。

本文介绍植物转录因子的调控机制、结构特点、分类和功能特性,重点讨论逆境相关转录因子在水稻抗逆中的作用,为开展水稻抗逆相关转录因子的分离、鉴定及其调控机制研究提供理论依据。

## 1 植物转录因子的调控机制

在大量的转录因子基因中,有大部分转录因子基因受逆境诱导表达,其表达产物可翻译成逆境相关转录因子。逆境相关转录因子通过结合下游相关基因启动子中的特异元件,调节逆境相关基因的表达,使植物对逆境胁迫做出应答,从而改变植物的抗逆能力。此外,逆境相关转录因子的活性受翻译后修饰、细胞质核间转运以及与其他蛋白之间的相互作用等诸多因素的影响。为了阐明外界逆境信号如何被植物细胞感受器感知、逆境信号又是怎样被第二信使介导、这些信号又是如何进一步被传递给

转录因子,转录因子又是如何特异地调控下游逆境应答的靶基因等级联调控问题。Nakashima *et al.* (2009) 基于大量的生物信息学数据和文献报道,总结了一个相对清楚的植物转录因子应答胁迫的主要转录调控网络(图 1),便于加深认识和了解植物转录因子的调控机制。

## 2 植物转录因子的分类和功能特性

在植物中已经分离和鉴定了大量的转录因子,根据植物转录因子的结构特点,主要分为 9 类,包括 bZIP 转录因子、MYB 转录因子、MYC (bHLH) 转录因子、Zinc finger (包含 WRKY) 转录因子、AP2/EREBP 转录因子、NAC 转录因子、MADS 转录因子、Homeo 转录因子和 ARF 转录因子(Riechmann *et al.*, 2000)。

全基因组比较分析发现,水稻和拟南芥的基因组中均包含 1 500 个以上的转录因子基因,其中水稻中有 1 611 个转录因子基因,约占基因组的 2.6% (Xiong *et al.*, 2005)。进一步分析表明 AP2/EREBP、NAC、WRKY、GARP、GRAS、Trihelix、ARF、SBP 等家族为植物中所特有的转录因子家族(Xiong *et al.*, 2005)。植物转录因子不仅调控植物的生长发育和形态建成(Zhang *et al.*, 2011; Schmidt *et al.*, 2013)、参与植物的次生代谢过程(Dubos *et al.*, 2008; Kang *et al.*, 2011);而且在植物的逆境胁迫应答中起着非常重要的作用(Zhu, 2002; Seki *et al.*, 2003; Shinozaki *et al.*, 2003)。

## 3 逆境相关转录因子的结构特点及其在水稻抗逆中的作用

### 3.1 bZIP 类转录因子

bZIP 蛋白是一类重要的转录因子,它们可以识别包含 ACGT 基序的 A 盒、C 盒和 G 盒等顺式作用元件,bZIP 类转录因子通常经翻译后修饰或形成

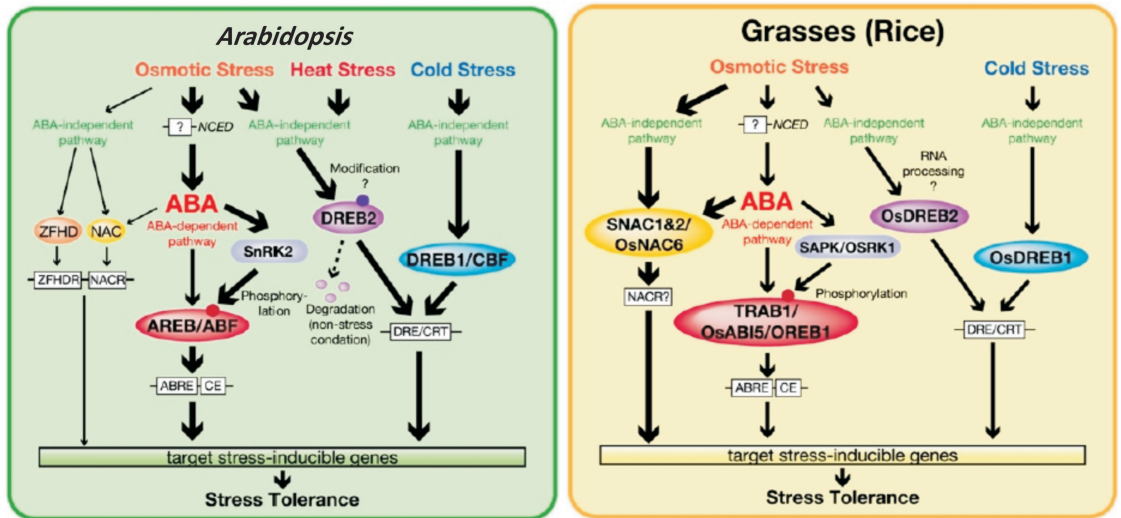


图 1 植物转录因子应答胁迫的主要转录调控网络 (引自 Nakashima *et al.*, 2009)

Fig. 1 Main transcriptional regulatory networks of transcription factors responding to stresses in plants (from Nakashima *et al.*, 2009)

二聚体而得以发挥功能 (Schütze *et al.*, 2008)。许多逆境相关基因的启动子序列中包含 ABA 响应元件 (ABRE), 被激活的 bZIP 类转录因子能够结合在 ABRE 上, 从而调节下游基因的表达。

研究发现, 水稻 *OsZIP23* 基因受干旱、盐碱、ABA 和聚乙二醇等多种胁迫诱导表达, *OsZIP23* 通过 ABA 依赖的信号通路调节非生物胁迫下许多胁迫相关基因的表达, 在增加对 ABA 敏感性的同时增强了水稻的抗旱耐盐性 (Xiang *et al.*, 2008); *OsZIP72* 被证明是 ABA 响应和水稻抗旱的正调节因子, 有望应用于培育水稻抗旱品种 (Lu *et al.*, 2009); *OsZIP46* 是 ABA 信号和水稻耐旱性的一个正向调节子, *OsZIP46* 含有的 D 结构域对激活活性具有负效应, 因此过量表达 *OsZIP46* 对耐旱性无正效应, 但过表达 *OsZIP46CA1* (去除 D 结构域的 *OsZIP46*) 显著提高了水稻对干旱和渗透的抗性 (Tang *et al.*, 2012); 然而 *OsABI5* 被认为是一个水稻耐盐性的负调节子, *OsABI5* 的过表达转基因水稻表现出增加了对盐胁迫的敏感性, *OsABI5* 的抑制表达转基因水稻虽然显示出较强的抗逆性, 但育性明显降低 (Zou *et al.*, 2008)。

### 3.2 MYB/MYC 类转录因子

植物中 MYB 类转录因子是一个庞大的转录因子家族, 因其包含 MYB 结构域而得名。该结构域通过折叠为螺旋-转角-螺旋 (HTH, helix-turn-helix) 的构型与靶 DNA 大沟特异结合, 从而实现了

MYB 类转录因子对靶基因的调控 (Jia *et al.*, 2004)。MYB 结构域中含有三个重复, 依据重复数目, 将植物 MYB 类转录因子分为三个亚类, 分别为单拷贝、2 个拷贝和 3 个拷贝的 MYB 亚类, 其中第二亚类为植物的主要亚类。逆境相关基因的启动子序列中包含着核心序列为 TAACTG 的 MYB 结合位点 (MYBR), MYBR 可被 MYB 类转录因子识别并特异结合, 进而调控下游逆境相关基因的表达。例如 *OsMYB2* 基因超量表达上调了脯氨酸合成酶基因、转运子基因以及 *OsLEA3*、*OsRab16A* 和 *OsDREB2A* 等抗逆基因的转录水平, 使转基因水稻积累了大量的脯氨酸和抗氧化物酶, 从而导致了转基因水稻对盐分、低温、干旱的忍耐性的提高 (Yang *et al.*, 2012); *OsMYB55* 过表达能提高总氨基酸含量, 以及单个的由上述酶激活合成的氨基酸含量, 通过增加氨基酸的代谢, *OsMYB55* 能提高水稻对高温的耐受性 (El-kereamy *et al.*, 2012)。

除 MYB 类转录因子外, MYC 也被认为是一类较为重要的转录因子。MYC 类转录因子含有由 60 个氨基酸组成的 MYC 结构域, 该结构域通过自由折叠形成螺旋-环-螺旋 (bHLH, basic helix-loop-helix) 结构, 由一个碱性区域和一个 HLH 区域组成。处于 bHLH 结构域 N 端的碱性区域起着结合靶 DNA 的作用, 而位于结构域 C 端的 HLH 区域, 便于同其他结构相关蛋白形成同源或异源二聚体 (Feller *et al.*, 2011)。MYC 结合位点 (MYCR) 的

核心序列为 CANNTG(E 盒)和 CACGTG(G 盒), MYC 类转录因子通过识别并特异结合到这些核心序列上,从而激活了下游靶基因的表达。例如 Wang *et al.* (2003) 从水稻中分离了一个 MYC 基因 *OsbHLH1*, 其受低温诱导, 但不受高盐、干旱和 ABA 的诱导, *OsbHLH1* 能提高转基因水稻对低温的耐受性; Seo *et al.* (2011) 研究表明 *OsbHLH148* 是水稻中另一个 MYC 蛋白, 它通过参与茉莉酸信号途径赋予水稻对干旱的耐受性。

### 3.3 WRKY 类转录因子

植物中存在一些特有的转录因子家族, WRKY 类转录因子是其中之一。WRKY 类转录因子包含 1~2 个 WRKY 结构域(WRKYGQK)和一个锌指结构域(C2H2 或 C2HC), 属于 Zinc finger 转录因子中的 C2H2 亚类之一(Eulgem *et al.*, 2000)。WRKY 类转录因子能够特异识别并结合于防御相关基因启动子中的(T)(T)TGAC(C/T)序列(W 盒)上, 从而激活下游基因的转录表达。WRKY 主要参与植物对病原菌的防卫反应, 近年来的报道表明它在植物对非生物胁迫响应中也发挥着重要作用(Rushton *et al.*, 2010; Song *et al.*, 2010)。

*OsWRKY11* 受热处理诱导, 在热激诱导启动子 *HSP101* 的驱动下, *OsWRKY11* 的超量表达显著提高了转基因水稻幼苗的热和干旱抗性(Wu *et al.*, 2009); *OsWRKY30* 被丝裂原活化蛋白激酶(MAP)激活, 过量表达 *OsWRKY30* 显著提高了水稻耐旱性(Shen *et al.*, 2012); *OsWRKY45* 编码水稻 WRKY 类转录因子, *OsWRKY45-1* 和 *OsWRKY45-2* 是 *OsWRKY45* 位点上的两个等位基因。这两个等位基因的转基因植株对逆境胁迫的应答方式不同, 表现在它们对 ABA 和盐胁迫做出明显不同的应答反应, 但对低温和干旱胁迫有着相似的应答反应。*OsWRKY45-1* 负调控 ABA 信号, 而 *OsWRKY45-2* 正调控 ABA 信号; *OsWRKY45-2* 负调控水稻对盐胁迫的应答, 而 *OsWRKY45-1* 正调控水稻对盐胁迫的应答(Tao *et al.*, 2011)。

### 3.4 AP2/EREBP 类转录因子

AP2/EREBP 类转录因子是近年来被发现的另一类植物特有的转录因子。AP2/EREBP 转录因子包含 1~2 个保守的 AP2/ERF 结构域, 该结构域能够与靶基因启动子序列中的 GCC-box 或 DRE/C-repeat 顺式元件(2 个元件的核心序列均为 CCGNC)特异地结合, 启动下游逆境相关基因的转

录表达(Liu *et al.*, 2001)。AP2/EREBP 类转录因子包括 3 个亚族, 即 AP2 亚族、EREBP 亚族和 RAV 亚族。其中 AP2 亚族含有 2 个 AP2/ERF 结构域, EREBP 亚族和 RAV 亚族均包含 1 个 AP2/ERF 结构域。EREBP 亚家族又可细分为 CBF 类、DREB 类、ERF 类转录因子, 它们主要参与调控植物对逆境胁迫的响应(Nakano *et al.*, 2006)。

ERF 类转录因子 SUB1A 不仅能增强水稻的耐涝性, 而且能提高水稻的抗旱性(Fukao *et al.*, 2011)。关于 DREB 类转录因子的研究报道较多, Chen *et al.* (2008) 从水稻中分离到 3 个与拟南芥 *DREB* 同源的基因 *OsDREB1E*, *OsDREB1G* 和 *OsDREB2B*, 其中过量表达 *OsDREB1G* 和 *OsDREB2B* 均可显著提高水稻耐旱性。*OsDREB1F* (*RCBF2*) 受高盐、干旱、低温胁迫和 ABA 处理诱导, 超表达 *OsDREB1F* 基因的转基因水稻增强了对高盐、干旱和低温的抗性(Wang *et al.*, 2008)。在诱导启动子 4ABRC 的驱动下, *OsDREB2A* 的超量表达提高了水稻的耐旱性(Cui *et al.*, 2011)。AP2 亚家族主要在植物发育中起重要作用, 该亚家族也参与水稻逆境胁迫的响应和耐受性, 如 AP2 亚族中的 *AP37* 基因超量表达后, 提高了转基因水稻的抗旱性, 在干旱条件下增加了水稻产量(Oh *et al.*, 2009)。

### 3.5 NAC 类转录因子

近年来的研究发现, NAC 类转录因子作为又一类植物特有转录因子发挥着多种生物学功能。NAC 类转录因子包含位于 N 端的 NAC 结构域和位于 C 端的转录激活结构域, 其中 NAC 结构域高度保守, 由 150 个左右的氨基酸残基组成, 通过自由折叠形成 HTH 结构, 并能与靶 DNA 和其它蛋白特异结合; 转录激活结构域高度变异, 但仍然存在着相对比较保守的基序, 诸如丝氨酸、苏氨酸、脯氨酸、谷氨酸等一些简单氨基酸重复出现的频率较高(Olsen *et al.*, 2005)。全基因组分析发现, 水稻中至少有 151 个该类转录因子, 它们在水稻逆境胁迫响应中起着非常重要作用(Nuruzzaman *et al.*, 2010)。

干旱、高盐、低温和 ABA 胁迫处理能够诱导 *SNAC1* 基因的上调表达, 尤其是在干旱胁迫下, *SNAC1* 能够在保卫细胞中特异表达, 进而控制气孔的关闭, 但并没有影响光合速率的变化(Hu *et al.*, 2006)。Redillas *et al.* (2012) 进一步证实过量

表达 *OsNAC9* (与 *SNAC1* 为同一基因) 改变了水稻植株根系结构, 增强了大田条件下水稻的耐旱性及籽粒产量。与 *SNAC1* 功能类似, 超量表达 *SNAC2* 也能提高转基因水稻幼苗对干旱、盐和低温胁迫的耐受性 (Hu *et al.*, 2008), 但 Nakashima *et al.* (2007) 的研究结果却认为 *OsNAC6* (与 *SNAC2* 为同一基因) 过表达转基因水稻虽增强了抗旱性和耐盐性, 但转基因水稻生长滞后且产量下降。此外, 水稻中另两个 NAC 类转录因子基因 *OsNAC5* 和 *OsNAC10* 的超量表达增加了水稻的根粗, 进而提高了水稻的抗旱能力和产量 (Jeong *et al.*, 2010, 2013)。

## 4 展望

综上所述, 在水稻逆境胁迫应答反应中, 转录因子的作用非常重要。近年来, 通过不断的开展水稻功能基因组研究, 许多逆境相关转录因子基因相继被挖掘和鉴定, 并被成功转化进水稻。毫无疑问, 研究转录因子在水稻抗逆中的调控机制对水稻抗逆品种的选育具有重要的现实意义。现已表明, 转录因子可以调控多个逆境相关基因的表达, 从而有利于从整体上增强水稻的综合抗逆性。因此, 就植物抗逆基因工程来说, 操纵一个转录因子基因远比操纵一个功能蛋白基因在提高水稻抗逆性上更为有效。然而, 转录因子的应用也出现了一些问题, 如转基因水稻植株矮化 (Xie *et al.*, 2006)、生长滞后和产量下降 (Nakashima *et al.*, 2007) 等。尽管有人试图通过使用逆境诱导性启动子解决转基因水稻的负效应问题 (Cui *et al.*, 2011), 但对导入转录因子基因后转基因水稻所产生负效应的原因分析还不够深入。因此, 笔者认为在研究提高水稻抗逆性的同时, 今后还应加强分析转基因水稻不利性状产生的原因及调控机制, 以便找到消除或减轻转化转录因子基因所产生负效应的关键问题。

基于许多研究结果的分析 and 总结, 植物对逆境胁迫做出应答反应是许多转录调控途径共同作用的结果, 在这些转录调控途径中, 有些途径相对独立的行使功能, 有些途径相互交叉着发挥作用, 最终构成了一个复杂的信号传导网络。目前, 对抗逆相关转录因子的研究仅停留在转录因子基因的克隆、结构鉴定和转录调节功能的表达分析等浅层面上, 对它(们)在逆境胁迫应答过程中的精确作用机制的了

解还较肤浅, 在调控网络中处于何种具体位置, 在各自参与的信号途径中作用的上下游基因也不明确, 它(们)与哪些转录因子相互作用, 其具体的互作机制是什么? 它(们)在调控一种逆境信号途径的同时, 又是通过何种方式参与调控另一种逆境信号途径? 它(们)在逆境信号转导途径与植物激素信号途径中是如何交叉调节发挥作用的? 哪种转录因子在逆境调控网络中起到更为关键的作用? 随着分子生物学和生物化学实验技术和方法的不断改进和完善, 利用现代生物技术, 诸如生物信息学分析、功能获得/缺失突变体的筛选与获得、瞬间转化分析、蛋白互作分析、组学分析、基因芯片技术、高通量 RNA 测序 (RNA-Seq) 技术 (Lu *et al.*, 2010) 以及全基因组关联分析 (GWAS) 技术 (Huang *et al.*, 2011) 等, 对这些问题进行深入地探索与分析, 有望全面系统地理解水稻逆境相关转录因子的详细调控机理, 以便为水稻抗逆机理研究提供更多的理论依据, 进而为选育和改良抗逆品种提供技术支撑。

## 参考文献:

- Chen JQ, Meng XP, Zhang Y, *et al.* 2008. Over-expression of *OsDREB* genes lead to enhanced drought tolerance in rice[J]. *Bio-technol Lett*, **30**(12):2 191–2 198
- Cui M, Zhang WJ, Zhang Q, *et al.* 2011. Induced over-expression of the transcription factor *OsDREB2A* improves drought tolerance in rice[J]. *Plant Physiol Biochem*, **49**(12):1 384–1 391
- Dubos C, Gourrierc JL, Baudry A, *et al.* 2008. MYBL2 is a new regulator of flavonoid biosynthesis in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant J*, **55**(6):940–953
- El-kereamy A, Bi YM, Ranathunge K, *et al.* 2012. The rice R2R3-MYB transcription factor OsMYB55 is involved in the tolerance to high temperature and modulates amino acid metabolism [J]. *PLoS ONE*, **7**(12):e52030
- Eulgem T, Rushton PJ, Robatzek S, *et al.* 2000. The WRKY superfamily of plant transcription factors[J]. *Trends Plant Sci*, **5**(5):199–206
- Feller A, Machemer K, Braun EL, 2011. Evolutionary and comparative analysis of MYB and bHLH plant transcription factors [J]. *Plant J*, **66**(1):94–116
- Fukao T, Yeung E, Bailey-Serres J. 2011. The submergence tolerance regulator SUB1A mediates crosstalk between submergence and drought tolerance in rice[J]. *Plant Cell*, **23**(1):412–427
- Hu HH, Dai MQ, Yao JL, *et al.* 2006. Overexpressing a NAM, ATAF, and CUC (NAC) transcription factor enhances drought resistance and salt tolerance in rice[J]. *Proc Nat Acad Sci USA*, **103**(35):12 987–12 992
- Hu HH, You J, Fang YJ, *et al.* 2008. Characterization of transcription factor gene *SNAC2* conferring cold and salt tolerance in rice [J]. *Plant Mol Biol*, **67**(1–2):169–181
- Huang XH, Zhao Y, Wei XH, *et al.* 2011. Genome-wide association study of flowering time and grain yield traits in a worldwide collection of rice germplasm[J]. *Nat Genet*, **44**(1):

- Jeong JS, Kim YS, Baek KH, *et al.* 2010. Root-specific expression of OsNAC10 improves drought tolerance and grain yield in rice under field drought conditions[J]. *Plant Physiol*, **153**(1):185-197
- Jeong JS, Kim YS, Redillas MC, *et al.* 2013. OsNAC5 overexpression enlarges root diameter in rice plants leading to enhanced drought tolerance and increased grain yield in the field[J]. *Plant Biotechnol J*, **11**(1):101-114
- Jia L, Clegg MT, Jiang T. 2004. Evolutionary dynamics of the DNA-binding domains in putative R2R3-MYB genes identified from rice subspecies indica and japonica genomes [J]. *Plant Physiol*, **134**(2):575-585
- Kang K, Park S, Natsagdorj U, *et al.* 2011. Methanol is an endogenous elicitor molecule for the synthesis of tryptophan and tryptophan-derived secondary metabolites upon senescence of detached rice leaves[J]. *Plant J*, **66**(2):247-257
- Liu Q, Zhang GY, Chen SY. 2001. Structure and regulatory function of plant transcription factors[J]. *Chin Sci Bull*, **46**(4):271-278
- Lu GJ, Gao CX, Zheng XN, *et al.* 2009. Identification of OsZIP72 as a positive regulator of ABA response and drought tolerance in rice[J]. *Planta*, **229**(3):605-615
- Lu TT, Lu GJ, Fan DL, *et al.* 2010. Function annotation of the rice transcriptome at single-nucleotide resolution by RNA-seq [J]. *Gen Res*, **20**(9):1238-1249
- Nakashima K, Ito Y, Yamaguchi-Shinozaki K. 2009. Transcriptional regulatory networks in response to abiotic stresses in *Arabidopsis* and grasses[J]. *Plant Physiol*, **149**(1):88-95
- Nakashima K, Tran LS, Van ND, *et al.* 2007. Functional analysis of a NAC-type transcription factor OsNAC6 involved in abiotic and biotic stress-responsive gene expression in rice[J]. *Plant J*, **51**(4):617-630
- Nakano T, Suzuki K, Fujimura T, *et al.* 2006. Genome wide analysis of the ERF gene family in *Arabidopsis* and rice [J]. *Plant Physiol*, **140**(2):411-432
- Nuruzzaman M, Manimekalai R, Sharoni AM, *et al.* 2010. Genome-wide analysis of NAC transcription factor family in rice [J]. *Gene*, **465**(1-2):30-44
- Oh SJ, Kim YS, Kwon CW, *et al.* 2009. Overexpression of the transcription factor AP37 in rice improves grain yield under drought conditions[J]. *Plant Physiol*, **150**(3):1368-1379
- Olsen AN, Ernst HA, Leggio LL, *et al.* 2005. NAC transcription factors: structurally distinct, functionally diverse [J]. *Trends Plant Sci*, **10**(2):79-87
- Redillas MC, Jeong JS, Kim YS, *et al.* 2012. The overexpression of OsNAC9 alters the root architecture of rice plants enhancing drought resistance and grain yield under field conditions [J]. *Plant Biotechnol J*, **10**(7):792-805
- Riechmann JL, Ratcliffe OJ. 2000. A genomic perspective on plant transcription factors[J]. *Curr Opin Plant Biol*, **3**(5):423-434
- Rushton PJ, Somssich IE, Ringler P, *et al.* 2010. WRKY transcription factors[J]. *Trends Plant Sci*, **15**(5):247-258
- Schmidt R, Schippers JM, Mieulet D, *et al.* 2013. MULTIPASS, a rice R2R3-type MYB transcription factor, regulates adaptive growth by integrating multiple hormonal pathways[J]. *Plant J*, **76**(2):258-273
- Schütze K, Harter K, Chaban C. 2008. Post-translational regulation of plant bZIP factors[J]. *Trends Plant Sci*, **13**(5):247-255
- Seki M, Kamei A, Yamaguchi-Shinozaki K, *et al.* 2003. Molecular responses to drought, salinity and frost: common and different paths for plant protection[J]. *Curr Opin Biotechnol*, **14**(2):194-199
- Seo JS, Joo J, Kim M J, *et al.* 2011. OsHLH148, a basic helix-loop-helix protein, interacts with OsJAZ proteins in a jasmonate signaling pathway leading to drought tolerance in rice[J]. *Plant J*, **65**(6):907-921
- Shen HS, Liu CT, Zhang Y, *et al.* 2012. OsWRKY30 is activated by MAP kinases to confer drought tolerance in rice[J]. *Plant Mol Biol*, **80**(3):241-253
- Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K, Seki M. 2003. Regulatory network of gene expression in the drought and cold stress responses[J]. *Curr Opin Plant Biol*, **6**(5):410-417
- Song Y, Ai CR, Jing SJ, *et al.* 2010. Research progress on functional analysis of rice WRKY genes[J]. *Rice Sci*, **17**(1):60-72
- Tang N, Zhang H, Li XH, *et al.* 2012. Constitutive activation of transcription factor OsZIP46 improves drought tolerance in rice [J]. *Plant Physiol*, **158**(4):1755-1768
- Tao Z, Kou YJ, Liu HB, *et al.* 2011. OsWRKY45 alleles play different roles in abscisic acid signalling and salt stress tolerance but similar roles in drought and cold tolerance in rice[J]. *J Exp Bot*, **62**(14):4863-4874
- Wang QY, Guan YC, Wu YR, *et al.* 2008. Overexpression of a rice OsDREB1F gene increases salt, drought, and low temperature tolerance in both *Arabidopsis* and rice[J]. *Plant Mol Biol*, **67**(6):589-602
- Wang YJ, Zhang ZG, He XJ, *et al.* 2003. A rice transcription factor OsHLH1 is involved in cold stress response[J]. *Theor Appl Genet*, **107**(8):1402-1409
- Wu XL, Shiroto Y, Kishitani S, *et al.* 2009. Enhanced heat and drought tolerance in transgenic rice seedlings overexpressing OsWRKY11 under the control of HSP101 promoter[J]. *Plant Cell Rep*, **28**(1):21-30
- Xiang Y, Tang N, Du H, *et al.* 2008. Characterization of OsZIP23 as a key player of the basic leucine zipper transcription factor family for conferring abscisic acid sensitivity and salinity and drought tolerance in rice[J]. *Plant Physiol*, **148**(4):1938-1952
- Xie KB, Wu CQ, Xiong LZ. 2006. Genomic organization, differential expression and interaction of SQUAMOSA Promoter-Binding-Like transcription factors and microRNA156 in rice[J]. *Plant Physiol*, **142**(1):280-293
- Xiong YQ, Liu TY, Tian CG, *et al.* 2005. Transcription factors in rice: a genome-wide comparative analysis between monocots and eudicots[J]. *Plant Mol Biol*, **59**(1):191-203
- Yang A, Dai XY, Zhang WH. 2012. A R2R3-type MYB gene, OsMYB2, is involved in salt, cold, and dehydration tolerance in rice [J]. *J Exp Bot*, **63**(7):2541-2556
- Yu LH, Chen X, Wang Z, *et al.* 2013. *Arabidopsis* enhanced drought Tolerance1/HOMEODOMAIN GLABROUS11 confers drought tolerance in transgenic rice without yield penalty [J]. *Plant Physiol*, **162**(3):1378-1391
- Zhang CQ, Xu Y, Lu Y, *et al.* 2011. The WRKY transcription factor OsWRKY78 regulates stem elongation and seed development in rice[J]. *Planta*, **234**(3):541-554
- Zou MJ, Guan YC, Ren HB, *et al.* 2008. A bZIP transcription factor, OsABI5, is involved in rice fertility and stress tolerance [J]. *Plant Mol Biol*, **66**(6):675-683
- Zhu JK. 2002. Salt and drought stress signal transduction in plants [J]. *Ann Rev Plant Biol*, **53**:247-273