

文章编号: 1674-7054(2011)01-0083-06

植物抗病反应相关转录因子的研究进展

罗红丽, 陈银华

(海南大学 海南省热带作物资源可持续利用重点实验室, 海南 海口 570228)

摘 要: 概述了植物抗病反应相关转录因子的研究进展, 以及转录因子在植物抗病性改良中存在的问题和应用前景。

关键词: 植物抗病反应; 转录因子; 转录调控

中图分类号: S 432.2⁺3

文献标志码: A

植物经常面临着种类繁多的病原微生物的侵染, 但在与病原微生物的长期协同进化过程中, 植物形成了有效的抗病机制, 因此能抵御大多数病原微生物的侵染。植物抗病性是一系列防卫反应基因协同表达的结果, 而转录调控是植物防卫反应基因表达调控的主要方式, 它可以决定植物对病原物的侵染表现抗病性或感病性以及抗感程度^[1]。植物抗病防卫反应的转录调控涉及到转录因子的作用。当植物感受到入侵病原菌信号后, 经过一系列的信号传递事件后使转录因子被激活, 活化的转录因子在细胞核内与相应基因启动子中的顺式作用元件发生 DNA-蛋白的特异性互作, 从而激活防卫反应相关基因的转录表达。笔者概述了植物抗病反应相关转录因子的研究进展, 旨在为植物抗病基因工程提供新的思路。

1 与植物抗病反应有关的转录因子

在众多植物转录因子中, 与抗病反应有关的主要有以下类型: bZIP 型中的 TGA 家族、ERF 型转录因子、锌指蛋白中的 WRKY 家族、homeodomain 蛋白、HSF 蛋白以及 MYB 因子, 其中 homeodomain 蛋白、HSF 蛋白和 MYB 因子参与植物防卫反应的报道较少。

1.1 bZIP 家族 在拟南芥中, bZIP 型转录因子是含有 75 个成员的大家族, 其中 TGA/OBF 与植物抗病反应有关, 主要参与 SA 介导的信号传递途径。TGA 类转录因子在植物抗病反应中具有双重功能。将缺失 DNA 结合活性的 TGA 类转录因子转化烟草后, 发现 TGA 结合活性的缺失与 2 个生物胁迫应答基因 *GNT35* 和 *STR246* 的抑制相关, 并且增强了水杨酸 (salicylic acid, SA) 介导的 *PR* 基因的诱导表达; 当用病原菌挑战接种时, 这些转基因植物表现出高水平 *PR* 基因的诱导表达, 而且系统获得抗性 (systemic acquired resistance, SAR) 增强。TGA 家族成员之间存在功能冗余, 通过对其中 6 个成员的分析表明, *TGA3* 为 *PR* 基因的基础表达和 2,6-dichloroisonicotinic acid (INA) 诱导表达所必需。*TGA6* - 能够增强 *PR1* 基因的基础表达和诱导表达, 证明 *TGA6* 对于 *PR* 基因的表达起正向调节作用。相反, *TGA2* 基因对于 *PR* 基因的表达起抑制作用, 但在没有 *TGA5* 和 *TGA6* 的背景下却起着正向调节的作用^[2]。最近的研究表明, TGA 还参与调节 *NIMIN-1* (*NIM1* interacting) 的表达^[3]。

此外, 其他植物中的研究也证明了 TGA 转录因子参与了植物的抗病反应。在番茄 Pto-AvrPto 介导的抗病反应中, 利用病毒诱导的基因沉默 VIGS (virus-induced gene silencing) 技术抑制 21 个抗病信号途径相

收稿日期: 2011-03-04

基金项目: 海南大学 211 工程专项资金 (研究生教育教学改革研究项目) 资助

作者简介: 罗红丽 (1973-), 女, 河南南阳人, 博士, 副教授, 主要从事植物抗病性分子机理研究。Tel: 0898-66160720; E-mail: hlluo@live.com

关的基因表达后,发现 Pto 介导的抗病性需要 2 个 TGA 类型转录因子 *TGA1a* 与 *TGA2.2* 的协调表达^[4]。小麦的转录因子 *TabZIP1* 通过依赖于 ET/MeJA 的信号途径参与植物对条锈病的抗病反应^[5]。在辣椒中, bZIP 型转录因子 *PPI1* 和 *CabZIP1* 能在病毒和病原细菌侵染后诱导表达^[6]。

1.2 ERF 型转录因子 ERF 蛋白是 AP2/EREBP 植物转录因子超家族成员之一,仅存在于植物中。该家族成员在多种生命活动过程中具有重要的生物功能,包括生长发育以及对环境刺激的应答。ERF 蛋白都有一个长约 58~59 个氨基酸的保守结构域,称为 ERF 结构域,它可以与 PR 基因启动子中的 2 个相似的 GCC 盒相结合。ERF 家族成员可分为 8 个簇和 14 个亚簇,其中簇 II 和簇 VII 与植物抗病性相关^[7]。过量表达 *ERF1* 基因的拟南芥植株提高了对 2 种不同的坏死性真菌的抗性,但对 *Pseudomonas syringae* 的抗性减弱^[8]。目前已经从拟南芥、烟草、番茄、大豆、水稻、辣椒和小麦等多种植物中成功分离并鉴定出了多个 ERF 转录因子,参与植物发育、植物对非生物胁迫和生物胁迫的多种应答反应^[9]。

ERF 型转录因子与其他转录因子或蛋白的相互作用在植物抗病反应中起重要作用。*TAG4* 可以与 *ERF72* 互作调控 *PR-1* 型蛋白 *PRB-1b* 的表达^[10]。ERF 型转录因子 *Pti4*、*Pti5* 和 *Pti6* 均为 Pto (*Pseudomonas* Tomato Resistance) 的互作因子。ERF 型转录因子 *Pti4* 参与番茄 Pto 介导的抗病性^[3]。

拟南芥中的研究表明,ERF 型转录因子能对信号分子水杨酸 (salicylic acid, SA)、茉莉酸 (jasmonic acid, JA) 和乙烯 (ethylene, ET) 产生应答,参与各信号途径中信号的整合和交流。水稻 *OsBIERF1-4* 参与不同的抗病反应信号传导途径^[11]。当过量表达单个烟草 ERF 类基因 *Tsi* 时,能够增强对病原菌的侵染和渗透压的胁迫,TSI 蛋白可以同时与 GCC 盒和 CRT/DRE 结构域结合,表明这 2 种不同胁迫的信号传递途径通过单个 *ERF* 基因联系起来。大麦的 ERF 型转录因子 *HvRAF* 在植物应答生物胁迫和非生物胁迫中具有双重调控作用^[12]。这表明拟南芥 AP2/ERF 转录因子可以被分为 3 类:一类是能够整合 JA 和 ET 途径的信号激活防卫基因的表达;一类是有选择的抑制 JA 应答基因;另一类只能诱导依赖于 ET 的基因表达^[13]。

1.3 WRKY 家族 WRKY 家族是仅存在于高等植物中的一类锌指蛋白。所有的 WRKY 家族成员都含有 1 个或者 2 个 WRKY (WRKYGQK) 保守结构域。WRKY 蛋白可以和许多植物防卫反应基因启动子中的高度保守的是作用元件 W-box 结合。利用芯片技术检测 *SAR* 基因的表达谱时,在鉴定出的 26 个调控防卫反应基因启动子中,W-box 是唯一的顺式作用元件,说明 WRKY 蛋白在植物防卫反应中的重要地位。此外,WRKY 还可以与其他的元件相结合。烟草的 *NtWRKY12* 蛋白含有 1 个变异的 WRKYGKK 氨基酸序列,而不是像大部分 WRKY 蛋白含有 WRKYGQK,可以激活 *PR-1a* 的转录并与 WK-box (TTTCCAC) 结合,但不能与 W-box 相结合^[14]。大麦的 1 个 WRKY 蛋白可以与 *ISOAMYLASE 1* (*ISO1*) 基因启动子中的 SURE (SUGAR-RESPONSIVE CIS ELEMENT) 相结合^[15],在该元件中存在与 WK-box 类似的序列 TTTTCCA [16]。

WRKY 家族转录因子对植物诱导抗病反应的调节功能具有多样性。水稻的 *WRKY45* 能够被 SA、BTH 诱导表达,水稻中过量表达 *WRKY45* 可以增强水稻对稻瘟病的抗性^[17]。在 70 多个拟南芥 *WRKY* 基因中,有 49 个基因不同程度地受 SA 处理或细菌病原的诱导表达,而且这些被诱导表达的 *AtWRKY* 基因的启动子中都富含 W-box,表明 *WRKY* 启动子可以被特定的 WRKY 蛋白正向或负向调控。例如,*AtWRKY18* 启动子中的 W-box 是起负调控作用的顺式作用元件,它可能阻止 *AtWRKY18* 在抗病反应期间的过量表达,从而减少该基因对植物的生长造成影响^[18]。*AtWRKY6* 不仅能够负向调节 *PR1* 基因启动子的活性,同时还能够激活启动子中含有 W-box 的受体激酶的表达并抑制其自身的表达^[19]。还有一些 WRKY 转录因子,如 *WRKY11* 和 *WRKY17* 在拟南芥的基础抗性中起反向调节作用。*WRKY38* 和 *WRKY62* 的缺失突变体对 *P. st* 表现抗性,双突变体有叠加效应,但过量表达株系表现感病。相反地,*HDA19* 的过量表达可以提高植物对 *P. st* 的抗性。*WRKY38* 和 *WRKY62* 能够与 *HDA19* 相互作用,表明三者的互作可以精确调节植物的基础抗病反应^[20]。*WRKY18*, *WRKY 40*, *WRKY 60* 可以形成复合物以调节植物的抗病性。其中 *WRKY 18* 最重要,针对不同类型的病原物表现出功能冗余现象^[21]。

WRKY 蛋白家族还广泛参与了植物的先天免疫反应,包括由 PAMPs 启动的 PIT 和 Effector 启动的 EIT 过程。*AtWRKY22* 和 *AtWRKY29* 在细菌 PAMP Flaglin22 启动的 MAPK 级链反应的下游介导对细菌和真菌的抗病性。用鞭毛蛋白处理后,可以激活 MAPK 的级链反应,从而诱导 *AtWRKY22* 和 *AtWRKY29* 的表达;*AtWRKY29* 基因的瞬时过量表达可以保护植物不受 *P. syringae* 和灰霉病菌 (*Botrytis cinerea*) 的侵害。*flgellin* 诱导的 *WRKY41* 的过量表达能够消除 MeJA 诱导的 *PDF1.2* 的表达^[22]。但关于它们之间的拮抗机理仍不清楚。大麦的 R 蛋白 Mildew A (MLA) 能够干扰基础抗性 *HvWRKY1* 和 *HvWRKY2* 的 PAMP 诱导阻遏物。PAMP 诱导的 *WRKY* 基因的阻遏效应被抑制,由此激发了基础防卫反应^[23]。

1.4 MYB 类因子 根据所含 MYB 结构域数目,植物 MYB 类转录因子可简单分为 3 个亚类:MYB 蛋白亚类、R2R3 亚类和 R1R2R3 亚类。其中 R2R3 亚类含 2 个 MYB 结构域,与植物的抗病性相关。MYB 类转录因子与 bHLH 转录因子之间存在着组合调控的现象,其对靶基因的调控都离不开与 bHLH 转录因子的互作^[24]。MYB 转录因子主要参与植物 HR 和 SAR 的抗病反应。典型的例子是拟南芥的 *AtMYB30*。过量表达 *AtMYB30* 的拟南芥和烟草植株对不同的病原细菌表现过敏反应或类似过敏反应,并增强对多种细菌病害和蛙眼病 (*Cercospora nicotianae*) 的抗性^[25]。反义表达 *AtMYB30* 基因的拟南芥株系对病原细菌抗性下降,HR 细胞死亡被强烈抑制,HR 和防卫反应基因表达也发生了改变。这些结果表明,*AtMYB30* 是过敏性细胞死亡的正向调节子。*MYB30* 还通过调控超长链脂肪酸 (VLCFAs) 的生物合成激活拟南芥中过敏性细胞死亡^[26]。此外,拟南芥的 1 个 MYB 蛋白 BOS1 可以调控植物对坏死性病原菌如灰霉菌和链格孢的抗病性^[27]。*AtMYB72* 已经被证明是根基细菌介导的诱导系统抗性 (ISR) 的必要成分。非致病性 *Pseudomonas fluorescens* WCS417 诱导该基因在植物根部的表达对于引发系统的依赖于 JA /ET 的对多种病原物产生防卫反应所必需^[28]。

1.5 homeodomain 蛋白 homeodomain 蛋白具有保守的 homeodomain (HD) 结构域。HD 结构域能够对特异性 DNA 序列进行识别和结合。homeodomain 蛋白参与植物抗病反应的证据不多。来自拟南芥和欧芹的一种核蛋白中存在 1 个 61 个氨基酸组成的 HD 结构域与真菌激发子介导的抗病防卫基因表达相关^[29]。H52 编码 1 个 HD-Zip 家族的 homeodomain 蛋白,可以通过限制细胞程序化死亡来保护细胞,减缓产生致死表型^[30]。笔者克隆并鉴定了 1 个水稻 BELL 型转录因子基因 *OsBIHD1*,编码 1 个新的水稻 homeodomain 蛋白。稻瘟病菌侵染和诱导因子处理可激活 *OsBIHD1* 基因的表达^[31],过量表达 *OsBIHD1* 的转基因烟草植株中组成型表达 *PR-1a* 基因,并提高对病毒和真菌病害的抗性^[32]。另一个 homeodomain 型转录因子 OPC3 通过 JA 信号途径参与植物对腐生病原菌的抗性^[33]。

1.6 HSF 蛋白 HSF 转录因子 (the heat shock transcription factors) 介导细胞对不同胁迫的应答,在胁迫条件下 HSFs 经寡聚化由胞质转移到细胞核^[34],能够与热击和胁迫诱导基因的调节元件结合。用番茄青枯病菌毒性株系 biovar II 处理番茄后,除了能诱导 *PR-1* 基因的表达外,还能引起 *Hsp70* 基因的诱导表达,同时还伴随着苯丙氨酸解氨酶活性的升高,表明 *Hsp70* 在番茄中作为防卫反应的一部分被诱导表达后,以利于合成新的防卫相关蛋白和维持细胞内环境的稳定来完成防卫反应^[35]。

2 热带植物抗病相关转录因子的研究

模式植物中对于抗病相关转录因子的研究比较多,而在热带植物中由于起步较晚,研究不够深入。目前,在热带植物中已经分离得到了一系列的转录因子基因,其中也有与抗病相关的转录因子。最典型的例子是橡胶树死皮病相关基因 *HbMyb1* 的克隆。该基因在橡胶树的叶片、树皮和胶乳中都有表达,但在发生死皮病的树皮中表达明显减弱,表明 *HbMyb1* 通过调控树皮组织的完整性降低橡胶树死皮病的发生^[36]。橡胶树中获得的其它转录因子基因多与乳管分化相关,如橡胶树 *AP2/EREBP* 家族的 4 个转录因子基因,受 JA 的诱导表达,在 JA 诱导橡胶树乳管分化过程中起着重要的调控作用^[37];对 *HbHLLH* 转录因子基因启动子的分析发现,其中含有多种对激素和胁迫诱导应答的顺式作用元件,认为该基因与乳管分化和乳胶生物合成相关^[38],此外,还分离获得了橡胶树转录因子 *HbMYC1* 和 *HbCOI1*,并对 *HbCOI1* 的 5'调

控序列进行了分析^[39-40],但功能不详。在香蕉中被研究的转录因子基因主要有 *MuMADS1*、*MaWRKY1* 和 *MaWRKY2* 等,其中 *MuMADS1* 在果实成熟早期表达上调,是乙烯的上游调控因子,可能与花的发育、果实发育及成熟相关^[41],而 *MaWRKY1* 与果实耐冷性相关^[42]。尽管以上的多数基因在模式植物中的同源物都与植物的抗病反应相关,但在香蕉和橡胶树抗病方面的功能却一直没有报道。值得一提的是,在甘蔗的众多转录因子中,发现甘蔗 R2R3 型转录因子 *MYB* 基因的表达受接种病毒激活,并且受外源 SA 和 H_2O_2 的强烈诱导,暗示该基因与甘蔗的抗病性相关^[43]。虽然对于热带植物的转录因子和调控研究日趋受到重视,但关于抗病方面的相关研究仍然十分有限。

3 转录因子提高植物抗病性的应用前景

尽管植物的感病性只是偶然的特例,但每年因植物病害引起的经济损失数以亿计,甚至有时会对人类造成灾难性的后果。在生产中,抗病品种的选育和利用一直是植物病害防治的重要途径之一。但是,目前所利用的植物抗病性大多是由主效抗病基因所控制的小种-品种专化抗性,而且常常由于病原菌种群的致病性变异以及新小种的产生而丧失抗病性,抗病品种的使用寿命只有几年。因此,培育和利用广谱、持久抗病品种是有效控制作物病害发生、流行的重要途径。植物转录因子在抗病信号途径中处于枢纽地位,一个转录因子往往可以调控下游多个与同类性状有关的基因的表达,因此与仅靠导入或改良单个基因来提高作物某一方面的抗逆性的传统方法相比,通过增强一个关键转录因子的调控能力来提高作物抗逆性的方法会更加有效。对于热带经济植物来说,多为多年生的经济乔木,如果能通过单个转录因子基因达到防治多种同类病害的效果,将是一件一劳永逸的事情,具有重大的经济意义。

近年来,已经有许多实例表明,将一些与植物抗病有关的转录因子在植物中过量表达,可以提高植物对病原菌的抗性^[44],但也发现一些问题,即抗病性提高的同时伴随着其他农艺性状,特别是产量性状的变化。人们提出通过诱导性启动子人为控制基因的表达时间来解决这一问题,但目前诱导表达多是利用激素来完成,高成本和相关的生态安全问题使该方法的应用受到限制,因此,要从根本上解决这个问题还需要对不同的转录因子展开深入研究,明确转录因子上下游各组分及其之间的关系,从而找到理想的转录因子基因资源是完全有可能的。基于这一点,目前对于各种植物转录因子,特别是热带植物转录因子的鉴定及其在抗病途径中的作用已经成为研究热点之一,植物转录因子在改良植物抗逆性,特别是在综合提高植物抗病性的基因工程中,必将得到广泛的应用。

参考文献:

- [1] MCGRATH K C, DOMBRECHT B, MANNERS J M, et al. Repressor and activator type ethylene response factors functioning in jasmonate signaling and disease resistance identified via a genome-wide screen of *Arabidopsis* transcription factor gene expression[J]. *Plant Physiol*, 2005, 139: 949-959.
- [2] MEENU K, JUNGMIN Y, DONG X. Genetic Interactions of TGA Transcription Factors in the Regulation of Pathogenesis-Related Genes and Disease Resistance in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2007, 144: 336-346.
- [3] FONSECA J P, MENOSSEI M, THIBAUD-NISSEN F et al. Functional analysis of a TGA factor-binding site located in the promoter region controlling salicylic acid-induced NIMIN-1 expression in *Arabidopsis*[J]. *Genet. Mol. Res*, 2010, 9(1): 167-175.
- [4] EKENGREN S K, LIU Y, SCHIFF M, et al. Two MAPK cascades, NPR1, and TGA transcription factors play a role in Pto-mediated disease resistance in tomato [J]. *Plant J*, 2003, 36: 905-917.
- [5] ZHANG Y, ZHANG G, XIA N, et al. Cloning and characterization of a bZIP transcription factor gene in wheat and its expression in response to stripe rust pathogen infection and abiotic stresses[J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2008, 73: 88-94.
- [6] SUNG C L, HYONG W C, 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]. *planta*, 2006, 224(5): 1209-1225.

- [7] XU Z S, CHEN M, LI L C, et al. Functions of the *ERF* transcription factor family in plants[J]. Botany, 2008, 86(9): 969 – 977.
- [8] BERROCAL L M, MOLINA A, SOLANO R. Constitutive expression of ETHYLENE-RESPONSE-FACTOR1 in *Arabidopsis* confers resistance to several necrotrophic fungi[J]. Plant J, 2002, 29: 23 – 32.
- [9] XU Z S, CHEN M, LI L C, et al. Functions of the *ERF* transcription factor family in plants[J]. Canadian Journal of Botany, 2008, 86(9): 969 – 977.
- [10] SESSA G, MELLER Y, FLUHR R. A GCC element and a G-box motif participate in ethylene-induced expression of the *PRB-1b* gene[J]. Plant Molecular Biology, 1995, 28(1): 145 – 153.
- [11] CAO Y, SONG F, GOODMAN R M, et al. Molecular characterization of four rice genes encoding ethylene-responsive transcriptional factors and their expressions in response to biotic and abiotic stress[J]. Journal of Plant Physiology, 2006, 163(11): 1167 – 1178.
- [12] PRÉ M, ATALLAH M, CHAMPION A, et al. The AP2/ERF Domain Transcription Factor *ORA59* Integrates Jasmonic Acid and Ethylene Signals in Plant Defense[J]. Plant Physiology, 2008, 147: 1347 – 1357.
- [13] OÑATE-SÁNCHEZ L, ANDERSON J P, YOUNG J, et al. *AtERF14*, a Member of the *ERF* Family of Transcription Factors, Plays a Nonredundant Role in Plant Defense[J]. Plant Physiology, 2007, 143: 400 – 409.
- [14] VAN VERK M C, PAPPASIOANNOU D, NEELEMAN L, et al. A Novel WRKY Transcription Factor Is Required for Induction of *PR-1a* Gene Expression by Salicylic Acid and Bacterial Elicitors [J]. Plant Physiology, 2008, 146: 1983 – 1995.
- [15] SUN C, PALMQVIST S, OLSSON H, et al. A Novel WRKY Transcription Factor, *SUSIBA2*, Participates in Sugar Signaling in Barley by Binding to the Sugar-Responsive Elements of the *iso1* Promoter[J]. The Plant Cell, 2003, 15: 2076 – 2092.
- [16] MARCEL C, GATZ C, LINTHORST H J M. Transcriptional Regulation of Plant Defense Responses[J]. Adv. Bot. Res, 2009, 51: 397 – 438.
- [17] SHIMONO M, SUGANO S, NAKAYAMA A, et al. Rice *WRKY45* Plays a Crucial Role in Benzothiadiazole-Inducible Blast Resistance[J]. The Plant Cell, 2007, 19: 2064 – 2076.
- [18] CHEN C, CHEN Z. Potentiation of developmentally regulated plant defense response by *AtWRKY18*, a pathogen-induced *Arabidopsis* transcription factor [J]. Plant Physiol, 2002, 129: 706 – 716.
- [19] ROBATZEK S, SOMSSICH E. Targets of *AtWRKY6* regulation during plant senescence and pathogen defense [J]. Genes Dev, 2002, 16: 1139 – 1149.
- [20] KIM K C, LAI Z, FAN B, et al. *Arabidopsis WRKY38* and *WRKY62* Transcription Factors Interact with Histone Deacetylase 19 in Basal Defense[J]. The Plant Cell, 2008, 20: 2357 – 2371.
- [21] XU X, CHEN C, FAN B, et al. Physical and Functional Interactions between Pathogen-Induced *Arabidopsis WRKY18*, *WRKY40*, and *WRKY60* Transcription Factors[J]. The Plant Cell, 2006, 18: 1310 – 1326.
- [22] HIGASHI K, ISHIGA Y, INAGAKI Y, et al. Modulation of defense signal transduction by flagellin-induced *WRKY41* transcription factor in *Arabidopsis thaliana*[J]. Molecular Genetics and Genomics, 2008, 279(3): 303 – 312.
- [23] SHEN Q, SAIJO Y, MAUCH S, et al. Nuclear Activity of MLA Immune Receptors Links Isolate-Specific and Basal Disease-Resistance Responses[J]. Science, 2007, 315(5815): 1098 – 1103.
- [24] 陈俊, 王宗阳. 植物 MYB 类转录因子研究进展[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2001, 28(2): 81 – 88.
- [25] DANIEL X, LACOMME C, MOREL J B, et al. A novel *myb* oncogene homologue in *Arabidopsis thaliana* related to hypersensitive cell death [J]. Plant J, 1999, 20: 57 – 66.
- [26] RAFFAELE S, VAILLEAU F, LÉGER A, et al. A MYB Transcription Factor Regulates Very-Long-Chain Fatty Acid Biosynthesis for Activation of the Hypersensitive Cell Death Response in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell, 2008, 20: 752 – 767.
- [27] MENGISTE T, CHEN X, SALMERON J, et al. The *BOTRYTIS SUSCEPTIBLE1* gene encodes an R2R3MYB transcription factor protein that is required for biotic and abiotic stress responses in *Arabidopsis*[J]. Plant Cell, 2003, 15: 2551 – 2565.
- [28] VAN DER ENT S, VERHAGEN B, VAN DR, et al. *MYB72* Is Required in Early Signaling Steps of Rhizobacteria-Induced Systemic Resistance in *Arabidopsis*[J]. Plant Physiol, 2008, 146(3): 1293 – 1304.
- [29] ABE M, TAKAHASHI T, KOMEDA Y. Identification of a cis-regulatory element for L1 layer-specific gene expression, which is targeted by an L1-specific homeodomain protein [J]. Plant J, 2001, 26: 487 – 494.

- [30] MAYDA E, TORNERO P, CONEJERO V, et al. A tomato homeobox gene (HD-zip) is involved in limiting the spread of programmed cell death [J]. *Plant J*, 1999,20:591 – 600.
- [31] LUO H, SONG F, GOODMAN R M, et al. Up-regulation of *OsBIHD1*, a rice gene encoding BELL homeodomain transcriptional factor, in disease resistance responses[J]. *Plant Biology*, 2005,7:459 – 468.
- [32] LUO H, SONG F, ZHENG Z. Overexpression in transgenic tobacco reveals different roles for the rice homeodomain gene *OsBIHD1* in biotic and abiotic stress responses[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2005,56:2673 – 2682.
- [33] COEGO A, RAMIREZ V, JOSÉ GIL M, et al. An Arabidopsis Homeodomain Transcription Factor, *OVEREXPRESSION OF CATIONIC PEROXIDASE3*, Mediates Resistance to Infection by *Necrotrophic Pathogens* [J]. *The Plant Cell*, 2005, 17: 2123 – 2137.
- [34] NAGATANI A. Regulated nuclear targeting[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 1998,1:470 – 474.
- [35] PASCUZZI P, Hamilton D, BODILY K, et al. Auxin-induced stress potentiates trans-activation by a conserved plant basic/leucine-zipper factor[J]. *J Biol Chem*, 1998,273:26631 – 26637.
- [36] CHEN S, PENG S, HUANG G, et al. Association of decreased expression of a Myb transcription factor with the TPD (tapping panel dryness) syndrome in *Hevea brasiliensis*[J]. *Plant Molecular Biology*, 2002,51(1): 51 – 58.
- [37] 吴华玲, 于波, 程芹芹, 等. 橡胶树皮乳管组织茉莉酸诱导相关因子 AP2/EREBP 基因的克隆与表达分析[J]. *中国农学通报*, 2001(5):287 – 293.
- [38] 张全琪, 朱家红, 蔡元保, 等. 巴西橡胶树 HbbHLH 启动子的克隆与序列分析[J]. *分子植物育种*, 2009, 7(3):531 – 536.
- [39] 高静, 程汉, 黄华孙, 等. 巴西橡胶树 HbMYC1 的克隆和序列分析[J]. *热带作物学报*, 2007, 28(4):26 – 31.
- [40] 徐靖, 李辉亮, 田维敏, 等. 巴西橡胶树 HbCOI1 基因 5'调控序列的克隆和分析[J]. *西北植物学报*, 2008, 28(1): 23 – 27.
- [41] 周雪莉, 王园, 刘菊华, 等. 香蕉 MuMADS1 基因表达产物的亚细胞定位[J]. *生命科学研究*, 2009, 13(5):418 – 421.
- [42] 洪克前, 邝健飞, 陆旺金, 等. 香蕉果实转录因子 MaWRKY1 基因的原核表达和多克隆抗体制备[J]. *园艺学报*, 2010, 37(12):1939 – 1936.
- [43] 阮妙鸿. 转 ScMV – CP 基因甘蔗抗病的分子基础及环境安全性评价[D]. 福州: 福建农林大学[博士学位论文], 2007.
- [44] VAILLEAU F, DANIEL X, TRONCHET M. A R2R3-MYB gene, *AtMYB30*, acts as a positive regulator of the hypersensitive cell death program in plants in response to pathogen attack [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002,99:10179 – 10184.

Advance on Transcriptional Factors Involved in Plant Disease Resistance Responses

LUO Hong-li, CHEN Yin-hua

(Hainan Key Laboratory for Sustainable Utilization of Tropical Bioresource, Hainan University, Haikou 570228, China)

Abstract: In the paper, the research progresses on the transcriptional factors which mediate the transcription activation of defense – related gene expression were reviewed. And the potential application of these factors in the improvement of plant disease resistance was also discussed.

Key words: plant disease resistance; transcriptional factors; transcriptional regulation