广东农业科学 2012 年第 14 期

# 拟南芥染色质重塑因子 AtBRM 和 AtSWI3C 基因的克隆及生物信息学分析

高 燕1,2,杨松光1,崔玉海3,吴克强1

(1. 中国科学院华南植物园/中国科学院植物资源保护与可持续利用重点实验室,广东广州 510650; 2.中国科学院研究生院,北京 100049;3.加拿大农业与食品部南方作物保护与食品研究中心,安大略 伦敦 N5V 4T3)

摘 要:非生物逆境如盐渍、干旱等严重影响植物的生长发育,越来越多的证据表明染色质重塑参与植物响应逆境胁迫,并在 该过程中起到重要作用。研究逆境胁迫下植物体内的染色质重塑因子基因表达及信号传导网络调控机制对于阐明植物的逆境响 应反应及培育耐逆性作物具有重要的理论和现实意义。对拟南芥 SWI/SNF 染色质重塑复合体亚基 AtBRAHMA (AtBRM)和 AtSWI3C 进行初步研究发现,AtBRM 和 AtSWI3C 均含有核定位信号,AtBRM 蛋白具有 SNF2\_N 结构域,为 ATPase 亚基;同时, AtBRM 还含有维持蛋白与组蛋白相互作用的 BROMO 结构域和维持蛋白蛋白间作用的 QLQ 结构域,而 AtSWI3C 则含有与 DNA binding 的相关结构域;二者的启动子区域均包含与 ABA 调控和非生物逆境胁迫相关的顺式作用元件。

关键词:非生物逆境;染色质重塑;生物信息学分析 中图分类号:0781 文献标识码:A

文章编号:1004-874X(2012)14-0131-05

# Molecular cloning and bioinformatic analysis of the *Arabidopsis thaliana* chromatin–remodeling factors *AtBRM* and *AtSWI3C*

GAO Yan<sup>1,2</sup>, YANG Song-guang<sup>1</sup>, CUI Yu-hai<sup>3</sup>, WU Ke-qiang<sup>1</sup>

(1.South China Botanical Garden/Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization, Chinese Academy

of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

3.A griculture and Agri-Food Canada, Southern Crop Protection and Food Research Centre, London N5V 4T3, Canada)

**Abstract:** Environmental stresses, such as high salinity, drought and cold affect plant growth. Recent studies have indicated that chromatin remodeling is involved in the regulation of gene expression in plant stress responses. Identifying the key chromatin remodeling factors and signaling networks are indispensable for understanding the transcriptional regulatory network of the stress responses. AtBRAHMA(AtBRM)and AtSWI3C are two subunits of the SWI/SNF chromatin remodeling complex. It was found that both AtBRM and AtSWI3C in *Arabidopsis thaliana* have nuclear localization signal (NLS). AtBRM protein had SNF2\_N, BROMO and QLQ conserved motif. BROMO mediate histone-protein interactions and QLQ mediate protein- protein interactions. AtSWI3C had SWIRM and SANT domains that interacted with both DNA and protein. Promoter analysis indicated that both AtBRM and AtSWI3C promoters contain ABA-response elements (ABRE) and other cis-acting elements essential for stress responses.

Key words: abiotic stress; chromatin remodeling; bioinformatic analysis

染色质重塑复合体依靠水解 ATP 产生的能量改变染 色质结构,从而参与基因表达调控<sup>[1]</sup>。研究表明,染色质重 塑复合体参与植物多种生理过程,如转录的激活和抑制、 DNA 的甲基化、DNA 修复以及细胞周期维持等<sup>[2-3]</sup>。染色 质重塑复合体由多个亚基组成,其 ATP 酶活性亚基较为 保守,因此,根据该亚基的特性和其他结构域的特异性, 可将染色质重塑复合体分为 SWI/SNF 复合体、ISW 复合 体、CHD 复合体和 IN80 复合体<sup>[4-6]</sup>。虽然在植物中尚未纯 化分离得到完整的染色质重塑复合体,但很多研究和植 物染色质数据库生物信息分析表明植物中也存在各种各 样的染色质重塑复合体。染色质重塑复合体参与植物响

- 基金项目:国家"973"计划项目(2012CB910902);国家基金海外 合作项目(31128001)
- 作者简介:高燕(1988-),女,在读硕士生,E-mail:gaogao1988@ gmail.com
- 通讯作者:吴克强(1964-),男,博士,研究员,E-mail:kewu01@gmail.com

应逆境胁迫的研究目前还很缺乏、仅有证据表明与 AtBRAHMA 同属于 SNF2 型 ATP 酶的 AtCHR12 和 PICKLE (PKL)分别参与到植物响应盐胁迫和外源脱落酸 (ABA)反应中<sup>[7-8]</sup>,SWI3 家族另一个成员 AtSWI3B 参与到 响应 ABA 胁迫的基因表达调控<sup>[9]</sup>。拟南芥中 SWI/SNF 染 色质重塑复合体家族成员 AtBRM 与 AtSWI3C 相互作用, 参与植物根的发育和开花基因的调控以及抑制种子储存 蛋白和成熟基因在叶中的表达<sup>[10-11]</sup>。但 AtBRM/AtSWI3C 复 合体参与植物抗逆反应的研究到目前为止还是空白。本研 究从拟南芥基因组中克隆得到 AtBRM (6 582 bp)和 AtSWI3C(2 424 bp)基因,构建相应的载体,并对其序列进 行生物信息学分析。由于对基因的生物信息学分析能够对 预测和了解基因及其编码蛋白的部分特性,对蛋白的氨基 酸序列特征和保守结构域分析可以初步了解蛋白功能,对 基因启动子分析可以了解基因的表达模式,蛋白亚细胞定 位对其行使染色质重塑功能具有重要意义。因此本研究对 AtBRM 和 AtSWI3C 进行启动子分析和蛋白定位分析等初 步分析,以期对染色质重塑因子 AtBRM和 AtSWI3C基因

收稿日期:2012-05-16

132

功能有初步的了解,为阐述染色质重塑因子 AtBRM 和 AtSWI3C 参与植物非生物逆境胁迫机制奠定基础。

# 1 材料与方法

# 1.1 试验材料

植物材料拟南芥野生型(Col-0)由华南植物园植物表观遗传学课题组保存。*AtBRM*和*AtSWI3C*的基因序列和所编码的蛋白序列于拟南芥网站TAIR(http://www.arabidopsis.org/)获得,*AtBRM*位点号为AT2G46020, *AtSWI3C*位点号为AT1G21700;启动子区域为转录起始位点上游序列。

主要试剂总 RNA 提取试剂 Trizo 购自 Invitrogen 公司、Trizol 伴侣购自北京天恩泽基因科技有限公司、反转录试剂盒 RevertAid First Strand cDNA Synthesis Kit 购自 Fermentas 公司、高效高保真 PCR 扩增 PrimeSTAR HS DNA polymerase 购自 TaKaRa 公司。

1.2 试验方法

1.2.1 拟南芥 cDNA 文库的构建 拟南芥野生型(Col-0) 灭菌后播种于 MS 培养基,4℃春化 3 d 后置于温室培养, 培养条件为 21℃,16 h 光照 8 h 黑暗的昼夜节律,光照强 度为 80~120 μmol/m·s。 取 2~3 周左右的拟南芥野生型幼 苗组织样品,用液氮研成粉末,加入Trizol试剂,振荡混匀 后充分裂解细胞。加入氯仿剧烈震荡 20 s,12 000 r/m 离 心 15 min 后取上清液,按 Trizol 伴侣试剂盒步骤纯化得 到拟南芥的总 RNA。以拟南芥的总 RNA 为模板,采用 RevertAid First Strand cDNA Synthesis Kit 反转录合成第 一条链 cDNA, 合成方法如下: 将 9  $\mu$ L 的 RNA 和 1  $\mu$ L 的 Oligo dT 混合,70℃反应 10 min 后立即冰浴 2 min。依次加  $\lambda$  4 µL 5×M–MLV Buffer 2 µL dNTP mixture(10 mmol/L), 0.5 µL RNase Inhibitor (20 U/µL) 1 µL Reverse Transcriptase M-MLV (RNase H-) (200 U/ $\mu$ L) 2.5  $\mu$ L DEPC ddH<sub>2</sub>O, 轻柔混匀离心后,42℃反应 90 min,72℃反 应 10 min。反应结束后,取出 PCR 管,加水溶解即为所需  $cDNA_{\circ}$ 

**1.2.2** AtBRM 和 AtSWI3C 基因的克隆 以 1.2.1 合成的 cDNA 为模板,根据拟南芥网站 TAIR 查询到的已知 AtBRM 和 AtSWI3C 基因序列,设计全长引物,采用高效高 保真 PCR 扩增 PrimeSTAR HS DNA polymerase 通过 PCR 扩增出 AtBRM 和 AtSWI3C cDNA。

**1.2.3** 氨基酸序列特性分析 通过 ExPASy(expertprotein analysis system) 在线蛋白特性预测工具 ProtParam tool (http://web.expasy.org/protparam/)对 AtBRM 和 AtSWI3C 的 蛋白氨基酸序列特性进行预测。

**1.2.4** 蛋白保守结构域预测 基于序列比对,对蛋白结构 域进行预测,结构域的不同组合使蛋白质具有不同的三 级结构并具有不同的功能。利用 Pfam(http://pfam.janelia. org/search/sequence)、SMART(http://smart.embl-heidelberg. de/)和 CDD(http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/cdd. shtml)在线工具,并结合文献对 AtBRM 和 AtSWI3C 蛋白 进行保守结构域分析。 **1.2.5** 亚细胞定位 亚细胞定位预测通过 TAIR (http:// www.arabidopsis.org)、Plant-mPLoc (http://www.csbio.sjtu.edu. cn/bioinf/Cell-PLoc-2/)、WoLF PSORT Prediction (http:// wolfpsort.org/) 数据库进行分析,核定位信号通过 PSORT

(http://psort.hgc.jp/)进行预测,核输出信号通过 NetNES
(http://www.cbs.dtu.dk/services/NetNES/)进行预测。 **1.2.6** 启动子分析 对 AtBRM 和 AtSWI3C 基因启动子
序列进行启动子顺式作用元件分析,通过 PLACE(http://

www.dna.affrc.go.jp/PLACE/signalscan.html)进行预测。

**1.2.7** 基因表达预测分析 通过在线预测工具Arabidopsis eFP Browser (http://bbc.botany.utoronto.ca/efp/cgi -bin/efpWeb.cgi)对*AtBRM*和*AtSWI*3C基因在不同发育阶段的表达变化进行预测。

# 2 结果与分析

# 2.1 AtBRM 和 AtSWI3C 基因的克隆

以野生型拟南芥的 cDNA 作为模板进行 PCR 扩增, 得到与目的片段大小相同的 *AtBRM* 和 *AtSWI3C* cDNA 的扩增片段(图 1)。



M:DL5 000 DNA marker 图 1 AtBRM 和 AtSWI3C 基因的扩增片段

# 2.2 AtBRM 和 AtSWI3C 蛋白的理化性质预测

研究结果表明,AtBRM 蛋白含有 2 193 个氨基酸, 分子量 245 469 ku,理论等电点为 8.95,分子式为 C<sub>10564</sub>H<sub>16962</sub>N<sub>3212</sub>O<sub>3375</sub>S<sub>78</sub>;AtSWI3C 蛋白含有 807 个氨基酸,分 子量为 88 250 ku,理论等电点为 5.15,分子式为 C<sub>3799</sub>H<sub>5984</sub>N<sub>1118</sub>O<sub>1240</sub>S<sub>34</sub>。AtBRM 和 AtSWI3C 蛋白亲水性平均数 分别为-0.809 和-0.573,说明其均为疏水蛋白。

# 2.3 AtBRM 和 AtSWI3C 蛋白保守结构域分析

通过 Pfam、SMART、CDD 等数据库的分析,利用 DOG2.0 工具画出 AtBRM 和 AtSWI3C 蛋白保守结构域图 (图 2)。AtBRM 蛋白含有 Snf2 蛋白家族的保守的 ATPase 结构域,该结构域包含 SNF2\_N(DExx)和 HELICe 两个部 分,两个部分之间有一个短的插入,该结构域具有 ATP 结 合位点和水解 ATP 催化中心,是 AtBRM 蛋白行使 ATPase 功能的最重要的结构域。AtBRM 蛋白的 N 端还有 QLQ 和 Domian ,QLQ 是一个保守的由谷氨酰胺—亮氨酸—谷氨 酰胺组成的模块,该结构域为维持蛋白与蛋白之间的相





互作用所必需。AtBRM 蛋白在 C 端含有一个独特的 BROMO 结构域,该结构域是与组蛋白赖氨酸-乙酰化结 合相关<sup>[12]</sup>,说明 AtBRM 蛋白可能通过与组蛋白乙酰化赖 氨酸结合,而 AT-hook 是一个 DNA-binding 结构域,该蛋 白结构域因锚定 DNA 腺嘌呤-胸腺嘧啶(AT)富集的 DNA 小沟得名<sup>[13]</sup>。

AtSWI3C 蛋白含有 SWIRM、SANT、Leucine zipper 结 构域(图 2)。SWIRM 结构域形成一个螺旋-转弯-螺旋 (HTH)结构,该结构域与 DAN-binding 有关<sup>[14-15]</sup>;SANT 是 Myb-like DNA-binding 结构域具有与 DNA 结合活性<sup>[16]</sup>, 亮氨酸拉链(Leucine zipper)结构域通常出现在与 DNA 结合蛋白如转录因子中,同样与 DNA 结合相关<sup>[17]</sup>。该结果 说明 AtSWI3C 蛋白在 SWI/SNF2 复合体中扮演调节复合 体与 DNA 相互作用的角色。

2.4 AtBRM 和 AtSWI3C 蛋白亚细胞定位

利用不同亚细胞定位软件对 AtBRM 和 AtSWI3C 的 亚细胞定位进行预测,结果见表 1。由表 1 可知, AtBRM 和 AtSWI3C 蛋白均定位于细胞核,二者都包含有核定位信 号,这与 AtBRM 和 AtSWI3C 蛋白参与染色质重塑的功能 是相一致的。

定位软件	AtBRM			AtSWI3C	
TAIR Plant-mPLoc DANBAIZ NLS score NetNES	细胞核 叶绿体(9.0) 1782-2177 aa	细胞溶质 细胞核 细胞核(5.0) Bipartite NLS at 706 aa	3.10	细胞核 内质网(3.0) 12-23 aa 415-V	细胞核(2.5) 0.40 417-L

#### 表 1 AtBRM 和 AtSWI3C 蛋白亚细胞定位预测

#### 2.5 AtBRM 和 AtSWI3C 基因启动子分析

通过 TAIR 的 SeqViewer Nucleotide View 工具查找 到 *AtBRM* 和 *AtSWI3C* 基因上游序列,可以发现 *AtBRM* 和 *AtSWI3C* 基因的启动子区域都较短,与相邻的编码蛋 白基因距离较近,且二者翻译方向相反,因此推测 *AtBRM* 和 *AtSWI3C* 基因可能与相邻的其他基因共用一个启动 子。PLACE 预测结果显示 *AtBRM* 基因启动子含有 ABRE 顺式作用元件(图 3),ABRE 元件是响应脱落酸(ABA)的 重要元件,许多响应非生物逆境相关基因的启动子区都

CGTGICTCATCGTCATTGTGCAACTGACTTGTATAAGGAAGGGTACTTGTGGTAATAA ABRE element MYC recognition site

AAGCGAAAACCGAGGGGTGGCCTCGTGAAACGCATTTTCCGTGTTC MYC recognition site

AAATTTCTGATCTGCGTGAATTTCTCAAAGAGGGAATCGATCATCGATCCGTGGATT TCGTTTCCCTCCCTTTTATTTTTATTTTCGAGAAGCCATCTCAAAGGATCTGAGTTTAT ACCGTTGCATCCCCCGCGACTTTCGTTTTCCGATTTCCCCAAATTCGATGCAAATCTAA MYB recognition site

GAAGAGAGAGAAATAGAAAGGTGTGTGCGCTTCA DRE2 core ARF (auxin response factor) binding site

MYC recognition site

图 3 AtBRM 基因启动子分析

含有 ABRE 顺式元件<sup>[18-19]</sup>。*AtBRM* 基因启动子还具有MYB 类元件和 MYC 元件(图 3), MYB 类和 MYC 类转录因子与 MYB/MYC 元件结合,参与植物对逆境胁迫反应的调控<sup>[20]</sup>。 同时 *AtBRM* 基因启动子还有 DRE 元件,该元件在干旱、 高盐和低温逆境胁迫下与 DREB 类转录因子结合调节基 因表达变化,且 ABRE 元件可与 DRE 元件相互作用参与 到植物 ABA 依赖的响应干旱和高盐胁迫反应中<sup>[21]</sup>。此外 *AtBRM* 基因启动子还有赤霉素(GA)、植物生长素(auxin) 反应相关的元件(图 3)。这些结果表明 *AtBRM* 基因可能受 到 ABA、高盐、低温等逆境胁迫的诱导,参与到植物响应 逆境胁迫防御反应中。

AtSWI3C 基因启动子区也含有 MYC 相关元件和 CBF 元件(图 4)。CBF 元件与 DRE 转录因子结合参与植物 对逆境胁迫反应的调控,尤其参与响应低温诱导反应机 制<sup>[22-23]</sup>。特别的是 AtSWI3C 基因启动子区还具有 bZIP binding core 区域,bZIP 类转录因子可以与 ABREs 顺式作 用元件结合,调控下游基因表达提高植物抗盐<sup>[24]</sup>。此外, AtSWI3C 基因启动子还具有 GT-1 元件及 Organ-specific 元件。GT-1 元件存在许多光调控基因的启动子区域<sup>[25]</sup>,而 Organ-specific 元件与基因在根特异表达相关<sup>[26]</sup>。

CGCCGTTGCTCGTTAACG CCA TATTAATG CCA GGTCGACTAAT MYB-CORE bZIP binding core CBFHV GTATCAATTTAAACCGGTTTAACCAATTTGAACTTTAAGAACCGAACTAAATAATTGATT CGGTTTTTCTCATTCAAAAATGAAAAATAAAACCGAAGTAAAGTTGACTTTAACCGAA GT-1 motif GT-1 motif GTT AAATTTGGATTGGTCAACGAAGCTTGAATTTCGAAATCAGAACCCTCTT MYB-CORE Organ-specific elements

## 图 4 AtSWI3C 基因启动子分析

CGTTTAACAAATTTATTCAGGAATCAGAAACAGAGGAAGAGAGACTGCATCGGCAACG GA-responsive element

GCATTTCTATATCAGTAAAGCTTCTACAAACTCGCACACAGTCACAAAACCATAATAA MYB recognition site

TCAGAACGACTCGGAGGAGAGAAGACAAAGAAAGCAATTCTTTTTACTAAGGGTCTT GCTTCGATTCCACAGAACCCCAAAACCTCTATTTCTCTATCTTCATCCACAAAA

## 2.6 基因表达电子谱分析

从通过 Arabidopsis eFP Browser 数据库得到的两种 基因的电子表达谱(图 5)可以看出, *AtBRM*和*AtSWI3C*  基因在发育阶段具有相似表达趋势,在各个组织中均有 表达,但在种子中 *AtBRM* 和 *AtSWI3C* 基因表达量最高, 而营养器官叶片中表达量比较低。



图 5 不同发育时期 AtBRM 和 AtSWI3C 基因的表达电子谱

# 3 结论与讨论

近期的研究表明,染色质重塑机制参与植物逆境反应并发挥重要作用。SNF2 重塑因子家族的成员 AtCHR12 基因在植物响应干旱胁迫,调节暂时性生长阻滞中起到 重要的作用,PICKLE (PKL)属于 CHD3 家族 ATP 依赖染 色质重塑因子,PICKLE 在种子萌发过程中响应外界 ABA 胁迫反应中,通过改变 ABI3 和 ABI5 启动子区染色质状 态变化来抑制 ABI3 和 ABI5 的表达。染色质重塑因子 AtBRM 和 AtSWI3C 是 SWI/SNF 重塑复合体的催化中心 亚基,目前尚无关于 AtBRM/AtSWI3C 复合体参与植物抗 逆反应的报道。

本研究采用 RT-PCR 方法得到拟南芥染色质重塑因 子 AtBRM(6 582 bp)和 AtSWI3C 的 cDNA(2 424 bp)。初 步生物信息学分析表明,AtBRM 蛋白含有 SNF2\_N 结构 域,是 SWI/SNF 染色质重塑复合体的 ATPase 亚基,含有 维持蛋白和组蛋白相互作用的 BROMO 结构域,维持蛋白 蛋白互作的 QLQ 结构域;AtSWI3C 含有与 DNA binding 相关结构域,AtBRM 和 AtSWI3C 相互作用构成 SWI/SNF 复合体的作用中心。启动子分析发现,AtBRM 和 AtSWI3C 的启动子区域包含有与 ABA 调控和盐胁迫相关的顺式作 用元件。ABRE 元件是应答 ABA 的一种主要的顺式作用 元件,ABRE 元件与 bZIP-型 ABRE 结合蛋白能够结合调 节 ABA 依赖基因的表达<sup>[20,24]</sup>,转录因子 AtMYC 和 AtMYB 可以与启动子区的 MYC 和 MYB 元件结合协调调节 ABA 依赖基因的表达<sup>[20]</sup>。根据上述结果,初步推测 *AtBRM* 和 *AtSWI3C* 基因参与到植物生长阶段响应逆境胁迫和 ABA 胁迫反应中。 本研究为表观遗传参与植物适应与抵御逆境胁迫的 机制研究奠定基础,对阐明植物响应抵御与耐受逆境的 信号转导通路和基因调控网络,以及探索提高作物非生 物逆境抗性、品种选育与作物栽培方式改进提供理论基 础和现实意义。

# 参考文献:

- Piatti P, Zeilner A, Lusser A. ATP-Dependent Chromatin Remodeling Factors and Their Roles in Affecting Nucleosome Fiber Composition[J].International Journal of Molecular Sciences, 2011, 12(10): 6544–6565.
- [2] Jarillo J A, Pineiro M, Cubas P, et al. Chromatin remodeling in plant development [J]. International Journal of Developmental Biology, 2009, 53(8–10): 1581–1596.
- [3] Kim J M, To T K, Nishioka T, et al. Chromatin regulation functions in plant abiotic stress responses [J].Plant Cell & Environment, 2010, 33(4): 604–611.
- [4] Clapier C R, Cairns B R. Annual Review of Biochemistry [M]. Palo Alto: Annual Reviews,2009:273–304.
- [5] Becker P B, Horz W. ATP-dependent nucleosomere modeling[J]. Annual Review of Biochemistry, 2002, 71:247–273.
- [6] Eberharter A, Becker P B. ATP-dependent nucleosome remodelling: factors and functions[J].Journal of Cell Science,2004, 117 (17):3707–3711.
- [7] Mlynarova L, Nap J P, Bisseling T. The SWI/SNF chromatinremodeling gene AtCHR12 mediates temporary growth arrest in Arabidopsis thaliana upon perceiving environmental stress [J]. Plant Journal, 2007, 51(5): 874–885.
- [8] Perruc E, Kinoshita N, Lopez –Molina L. The role of chromatin – remodeling factor PKL in balancing osmotic stress responses during Arabidopsis seed germination[J]. Plant Journal, 2007, 52(5): 927–936.
- [9] Saez A, Rodrigues A, Santiago J, et al. HAB1 –SWI3B Interaction Reveals a Link between Abscisic Acid Signaling and Putative SWI/SNF Chromatin–Remodeling Complexes in Arabid– opsis[J].Plant Cell,2008,20(11):2972–2988.
- [10] Tang X, Hou A, Babu M, et al. The Arabidopsis BRAHMA Chromatin – Remodeling ATPase Is Involved in Repression of Seed Maturation Genes in Leaves [J]. Plant Physiology, 2008, 147(3): 1143–1157.
- [11] Farrona S. The Arabidopsis thaliana SNF2 homolog AtBRM controls shoot development and flowering[J]. Development, 2004, 131(20): 4965–4975.
- [12] Zeng L, Zhou M M. Bromodomain: an acetyl-lysine binding domain[J]. Febs Letters, 2002, 513(1): 124–128.
- [13] Aravind L, Landsman D. AT-hook motifs identified in a wide variety of DNA binding proteins [J]. Nucleic Acids Research, 1998, 26(19): 4413-4421.

- [14] Aravind L, Iyer L M. The SWIRM domain: a conserved module found in chromosomal proteins points to novel chromatin – modifying activities[J]. Genome Biology, 2002, 3(8): 1–7.
- [15] Marmorstein R, Da G P, Lenkart J, et al. Structure and function of the SWIRM domain, a conserved protein module found in chromatin regulatory complexes [J]. Faseb Journal, 2006, 20(4): 34–35.
- [16] Boyer L A, Langer M R, Crowley K A, et al. Essential role for the SANT domain in the functioning of multiple chromatin remodeling enzymes[J]. Molecular Cell, 2002, 10(4): 935–942.
- [17] Landschulz W H, Johnson P F, McKnight S L. THE LEUCINE ZIPPER – A hypothetical structure common to a new class of DNA-binding proteins[J]. Science, 1988, 240(4860): 1759–1764.
- [18] 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(12): 3470–3488.
- [19] Hobo T, Asada M, Kowyama Y, et al. ACGT –containing abscisic acid response element (ABRE) and coupling element 3 (CE3) are functionally equivalent [J]. Plant Journal, 1999, 19(6): 679–689.
- [20] Abe H, YamaguchiShinozaki K, Urao T, et al. Role of Arabidopsis MYC and MYB homologs in drought– and abscisic acid–regulated gene expression [J]. Plant Cell, 1997, 9 (10): 1859–1868.
- [21] Narusaka Y, Nakashima K, Shinwari Z K, et al. Interaction between two cis-acting elements, ABRE and DRE, in ABAdependent expression of Arabidopsis rd29A gene in response to dehydration and high-salinity stresses [J]. Plant Journal, 2003, 34(2): 137–148.
- [22] Fowler S, Thomashow M F. Arabidopsis transcriptome profiling indicates that multiple regulatory pathways are activated during cold acclimation in addition to the CBF cold response pathway [J]. Plant Cell, 2002, 14(8): 1675–1690.
- [23] Cook D, Fowler S, Fiehn O, et al. A prominent role for the CBF cold response pathway in configuring the low-temperature metabolome of Arabidopsis[J].Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,2004,101(42): 15243-15248.
- [24] Sun X, Li Y, Cai H, et al. Arabidopsis bZIP1 Transcription Factor Binding to the ABRE Cis-Element Regulates Abscisic Acid Signal Transduction [J]. Acta Agronomica Sinica, 2011, 37 (4): 612–619.
- [25] Lam E, Chua N H. GT –1 Bingding –site confers light responsive expression in transgenic tobacco [J]. Science, 1990, 248(4954): 471–474.
- [26] Fluhr R, Kuhlemeier C, Nagy F, et al. Organ-specific and lighr-induced expression of plant genens[J]. Science, 1986, 232 (4754): 1106–1112.