

20 Duncker B P, Chen C P, Davies P L *et al.* Antifreeze protein does not confer cold tolerance to transgenic *Drosophila melanogaster*. *Cryobiology*, 1995, **32** (5): 521~ 527

21 金海翎, 商慧深, 张庆琪等. 美洲拟鲾抗冻肽基因在 *E. coli* 中的表达. *实验生物学报*, 1995, **28** (1): 77~ 83

22 Cutler A J. Winter flounder antifreeze protein improves the cold hardiness of plant tissues. *J Plant Physiol*, 1989, **135** (3): 351~ 354

23 黄永芬, 汪清胤. 美洲拟鲾抗冻基因导入番茄的研究. *生物化学杂志*, 1997, **13** (4): 418~ 422

24 Georges F, Saleem M, Cutler A J. Design and cloning of a synthesis gene for the flounder antifreeze protein and its expression in plant cells. *Gene*, 1990, **91** (2): 159~ 165

25 Hightwoer R, Cathy B, Ranela D. Expression of antifreeze proteins in transgenic plants. *Plant Molecular Biology*, 1991, **17** (5): 1013~ 1021

Progress in Study of Plant Antifreeze Proteins.

LU Cur-fu, WANG Hong, JIAN Ling-cheng, KUANG Ting-yun (*Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China*).

Abstract Antifreeze proteins (AFPs), which

depress the freezing point of water below the melting point (producing a characteristic thermal hysteresis), are well known for their antifreeze activity in both fish and terrestrial arthropods, but have only recently been identified in plants. The discovery, biochemical characteristics and the role in freezing tolerance of plant AFPs have been reviewed. Furthermore, the general mechanism of depressing the freezing point of water of AFPs has been discussed. The discovery of AFPs intrinsically produced by frost-tolerant plant is very significant. Isolation and characterization of genes for AFPs may provide the targeting information essential for the successful transformation of freezing-sensitive crops and fruits with genes encoding AFPs.

Key words plant, antifreeze protein, molecular biology

逆境胁迫诱导基因的结构、功能与表达调控*

翟大勇 沈黎明

(中国农业大学生物学院, 北京 100094)

摘要 对有关逆境响应基因的最新进展作了一简要的综述. 在逆境条件下, 脱落酸 (ABA) 浓度增加, 诱导许多新的基因表达及蛋白质合成. 已克隆到几百种逆境响应基因, 其中大多数可受外源 ABA 的诱导. 对这些基因及蛋白质的功能已有所了解, 认为它们可能与植物的抗逆能力有关. 目前认为有多条信号传递途径参与胁迫信号的转导.

关键词 Rab 基因, 逆境胁迫, 功能, 信号转导

学科分类号 Q756

脱落酸 (ABA) 是一种广泛存在于各种植物的植物激素, 在植物生长发育中起多方面的调节作用, 如气孔开闭、胚成熟、芽休眠、叶片脱落等等. 在逆境胁迫条件下, 植物体内 ABA 的含量会发生明显的变化, 诱导许多新基因表达及蛋白质合成. Rab 基因 (responsive

to ABA) 是指对 ABA 响应的一类基因的总称, 一般认为这类基因可在外源 ABA 的诱导下表达. 根据对 ABA 依赖程度的不同, 又可分为 ABA 依赖型、ABA 诱导型. 当然, 并不是所

* 国家自然科学基金资助项目 (39670088).

收稿日期: 1997-01-21, 修回日期: 1997-06-20

有的逆境胁迫下表达的基因都受 ABA 诱导, 迄今从各种植物中筛选到的几百种逆境响应基因中, 有相当一部分是不受 ABA 诱导的.

1 逆境胁迫诱导基因的表达与分布

1985 年 Dure^[1] 在研究棉花种子成熟后期基因表达变化时首先克隆到多种与种子成熟有关的新 mRNA 及蛋白质表达, 当时 Dure 把这些蛋白质命名为 Lea 蛋白 (late embryogenesis abundant protein). 此后, 人们利用蛋白质印迹、酶活性的变化及核酸分子杂交等手段, 发现营养生长期植株在遭受诸如干旱、低温、盐害、热激等胁迫时也会有许多新 mRNA 及蛋白质表达. 这些新蛋白质中有相当一部分与最初发现的 Lea 蛋白有同源性. 迄今为止, 人们已对这些基因和蛋白质进行了大量的研究, 比较了不同物种间基因表达的相似性及特异性. 由于研究者目的倾向性的不同, 对这些基因和蛋白质的命名也不尽一致, 有的根据发育阶段的特点称为 lea 基因 (late embryogenesis abundant), 有的根据表达调控命名如 rab 基因 (responsive to ABA), dhv 基因 (dehydration induced gene), wsp 基因 (water stress protein), osmotin 基因, 有的则根据氨基酸序列的不同命名如 Em 基因 (early methionine labeled), 还有其他的一些命名方式. 于是, 有的基因来源、序列均相似, 却有完全不同的命名; 而有的基因名称相似, 但其序列和表达调控却不相同. 造成命名不统一的主要原因在于多数逆境响应基因的功能尚不明确.

大多数已知的逆境响应基因均受 ABA 的诱导. 为了更详尽地表明 ABA 在逆境下对基因表达的影响, 人们培育出了大量的 ABA 合成及感受突变型的植株, 包括玉米、马铃薯、拟南芥、豌豆、烟草等等均已获得理想的突变株^[2], 并且大多数突变株均已知其突变位点. 利用这些突变株人们发现, 在缺少 ABA 的情况下, 许多逆境响应基因在逆境条件下不能表达, 而当施入外源 ABA 时, 发现逆境响应基因又重新表达, 说明 ABA 在许多逆境响应基

因诱导表达中起调控作用.

除了利用突变株, 人们利用 ABA 合成抑制剂同样表明, ABA 可在逆境基因表达中起重要作用, 常用的抑制剂是 fluridone, 它可抑制类胡萝卜素的生物合成, 从而降低 ABA 表达的水平, 其缺陷在于它同时抑制了其他的与类胡萝卜素有关的代谢.

利用突变株、转基因及免疫定位研究还发现许多逆境响应基因表达具有组织器官特异性及发育阶段特异性, 通过定位研究可间接地了解逆境响应基因的功能. 如大麦中的 HVA1 蛋白^[3], 通过免疫电泳技术分析其主要定位于蛋白储藏囊泡 (proteins storage vacuoles, PSVs) 中, 在细胞质中仅有微量表达, 分析认为 HVA1 蛋白在胞质中合成后运输到 PSVs, 从而推测 HVA1 蛋白可能具有离子多价螯合作用 (ion sequestration). Roberts 等^[4] 通过免疫定位研究发现棉花 D-7 蛋白均匀分布于胞质中, 从而推测其可能起非区域化的 N 源供应库或水结合蛋白的作用. 还有人发现一些 dehydrin 在不同组织中具有不同的胞质及细胞核定位, 推测其具有保护及核酸运输的功能^[5].

2 逆境胁迫诱导基因的结构与功能

对于逆境胁迫诱导基因的功能, 一直是人们最感兴趣的问题, 而迄今为止对功能的了解却仍旧不多, 甚至对于这些基因产物的作用到底是积极的还是消极被动的尚还有争论, 多数情况下是将已克隆到的基因序列与基因库里的序列比较, 推测此基因可能具有的功能, 但这种方法有时并不可靠.

根据目前资料, 可将 rab 基因分为以下几类.

第一类占数目最多, 其表达产物在正常代谢过程中是不存在的, 一般认为它们可起“保护”作用. 这类蛋白质多具有保守的序列单元 (motif), 大多含较多的极性氨基酸残基 (如甘氨酸), 有时还可形成兼亲性的 α 螺旋, 如 dehydrin, 它们一般具热稳定性, 不易变性,

可创造一个起保护作用的水相环境,防止其他蛋白质的进一步变性,甚至能帮助已变性的蛋白质复性.几乎所有光合作用生物中都可诱导产生此类蛋白质,可通过比较不同物种及同一物种在逆境胁迫下基因表达的差异来进一步探讨这类 rab 基因的功能.利用突变株及生态差异种也是进一步研究这类基因功能的一个有希望的手段.

第二类是一些在逆境下特异性表达的酶类.可将这些酶分为以下三种:第一种是一些与渗透调节有关的酶,如与脯氨酸、甜菜碱及多元醇合成有关的酶等等,还有营养储藏蛋白 VSP^[6] (vegetative storage protein) 亦在环境胁迫下表达,它们可在囊泡中吸收氨基酸,调节氨基酸的平衡.第二种是具保护作用的酶类,如硫醇蛋白酶^[7],推测此酶可以降解变性蛋白质,为新的蛋白质合成储备原料. Ubiquitin^[8] 也可促进已变性而又不可复性的蛋白质降解.在拟南芥中还发现一种受 ABA 诱导的乙醇脱氢酶^[9].第三种为信号传导物质.为了能感知并对逆境作出反应,必须有一些信号物质合成,从而完成信号传递过程.这类酶或蛋白质很可能仅有少量的表达因而不易筛选到.已发现一些物质可能参与信号传导,如 Ser/Thr 蛋白激酶、质膜 H⁺-ATP 酶、RNA 结合蛋白等等,后有详述.

第三类是 major intrinsic proteins.经鉴定它们可形成跨膜通道,参与离子和其他代谢物的跨膜运输,这类基因之间具较高的同源性,仅拟南芥中就至少发现了 4 种此类基因^[10].

第四类是脂运输蛋白 (lipid transfer proteins, LTPs).经测定,此类蛋白质可在体外跨膜运输脂类,但在体内还不能确认其功能.在大麦中存在 6 种以上的 LTPs^[11],可受干旱、ABA、低温及病害的诱导,具有一定的组织特异性,充分表明了 LTPs 基因表达的复杂性.

除了以上几类外,还有其他的一些逆境响应产物.在逆境条件下,植物可能会产生许多异型体 (isosome),以便适应变化了的环境.这些异型体与原来的酶类一般具有很高的同源

性,而现在筛选基因的方法多用交叉杂交法,很难克隆到异型体的存在,必须用特殊的方法才能分离研究它们.热激蛋白 (heat shock protein) 也是目前研究的比较详细和深入的一类在生物界广泛存在的蛋白质,一般认为它们可起伴侣 (chaperones) 及信号传导的作用^[12].还有一些基因,迄今为止尚不能推测其功能,它们与已知的任何基因均无同源性,有待进一步研究.

目前常用的功能研究方法是转基因表达.通过控制某种基因的过量表达或用反义 RNA 技术抑制其表达,就可以测定在逆境下表达的某种特定基因的作用.利用反义 RNA 技术,消除某种逆境胁迫基因在转基因植株中的表达就可以推测其对植物逆境忍受的影响.这种方法理论上是可行的,但实际操作起来却非常困难,在 rab 基因研究中尚无成功报道.最大的障碍在于 ABA 调控的基因表达多属于基因家族类型,很难用一个反义 RNA 链抑制基因家族内所有类型,使得结果难以预料.

另一种策略是使克隆到的基因在同种或异种植株中过量表达,检测转基因植株逆境忍受能力的变化,从而确定特定基因的功能.这种方法避免了同源基因的影响,但也有很多问题,如背景影响问题、引入基因的稳定性问题,同时引入的基因在新环境下未必起作用.有人^[13]把从 *Craterostigma plantagineum* 中克隆到的 rab 基因的 cDNA 转到烟草中得到大量表达,但却没有检测到抗逆耐受的变化.在低温伤害胁迫基因表达中至少有三例成功的例子,通过改变或引入与不饱和脂肪酸、甘露醇等合成相关的酶,改变了植物对冷害的忍受能力.

3 信号转导及调控

植物如何感知逆境胁迫的到来,如何作出反应,这其中必然存在一个信号转导通路.近年来,人们在这方面积累了大量的资料,取得了不少进展. Yamaguchi & shinozaki 等^[7]根据多年对拟南芥的研究认为逆境信号传导是受多途

径调控的, 并提出如下模型:

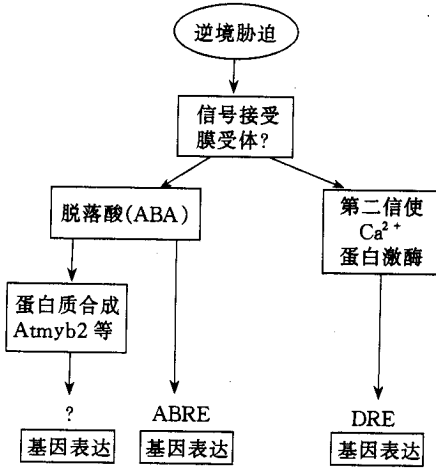


图1 多途径调控的基因表达

从此模型我们可以看出, 至少存在有三条信号转导通路, 有两条是 ABA 依赖的, 一条是不受 ABA 调控的。

3.1 上游的信号转导

植物在逆境胁迫条件下, ABA 浓度会增加 (机理尚不清楚), 而 ABA 很可能会通过受体起作用。早在 1984 年就有人分离到一种蛋白质, 与 ABA 有很高的结合能力, 但未见有进一步的报道。直至今日, ABA 受体问题一直没有解决, 许多实验支持 ABA 受体定位于膜上。受体接受到信号以后, 会将信号传递到更下游物质。通过对拟南芥突变体 *aba1* (ABA-null mutant) 及 *abi-1* (ABA-insensitive) 的研究发现^[14], 一种蛋白质可能参与 ABA 信号转导过程, 此蛋白质 C 端与类型 2C Ser/Thr 蛋白磷酸酯酶同源, N 端有一个 Ca^{2+} 结合位点 (而动物中一般是 Mg^{2+} 或 Mn^{2+})。有证据表明 Ca^{2+} 可通过抑制或激活磷酸酶的活性从而导致信号传导至更下游物质。这说明某种激酶参与了 ABA 信号转导过程。1992 年 Anderberg 等从小麦中分离到一 *rab* 基因 PKab1^[15], 推导其编码蛋白发现具 12 个亚域, 与 Ser/Thr 蛋白激酶的活性位点相似, 推测它可能与磷酸化有关。有人^[16]从拟南芥中克隆到一 *rcil* 基因, 其编码蛋白质与 14-3-3

蛋白同源, 而后者一般认为与蛋白激酶调控有关, 推测 RCI1 蛋白质可能与蛋白激酶活性有关。以上证据表明, 植物体内对 ABA 响应过程中, 可能通过对磷酸势的调节来传递信号。若能在体内证实以上推测, 对最终了解 ABA 的信号转导将是一个有力的推动。

3.2 启动部位研究

Rab 基因信号转导的研究大多集中在对已克隆到的基因进行启动部位的分析, 人们已经分离出多种 *rab* 基因的顺式作用元件及反式作用因子。最典型的 ABRE (ABA-responsive element) 顺式作用元件是小麦 *Em* 基因的 *Em1a* 元件^[17] 及水稻 *rab16A* 基因的 Motif I 元件^[18]。这两种元件是用相同的策略分离到的, 即把 *Em* 和 *rab* 基因的上游片段通过基因缺失技术改造后接到一段报告基因上, 测试其在干旱、低温或 ABA 的胁迫下于原生质体中的瞬时表达, 发现在不同的 *rab* 基因中存在多个保守的序列单元 (motif), 其中 *Em1a* 及 Motif I 与 ABA 响应有关。*Em1a* 和 Motif I 两者具有很高的同源性, 均属于 G-box 类 (CACGTG)。通过凝胶阻滞结合分析和足迹法实验发现有两种蛋白质 (*EmBP1* 与 TAF-1) 分别是 *Em1a* 及 Motif I 的反式作用因子。*EmBP1* 及 TAF-1 均属于 bZIP 蛋白 (basic region-leucine zipper), 是一类转录因子家族。同时基因缺失技术分析表明, 尽管 *Em1a* 及 Motif I 在转录中起作用, 但它们不是仅有的转录因子, ABREs 可能还需要其他因子共同作用。有人甚至用不同的转录因子人工构建了一种 ABA 响应复合体 (ABA-responsive complexes) 来检测 *rab* 基因的表达。目前还没有人从植物中分离到这样的复合体。

除了以上与 G-box 相关的顺式作用元件外, 人们还克隆到了其他的一些顺式作用元件^[2] 如玉米的 Sph 元件, 可感受低温诱导的 LTRE (low temperature responsive element) 元件, ARE (anaerobic responsive element) 元件, DRE (dehydration-responsive element) 元件以及人工构建的 hex-3 元件。反式作用因

子中还有 ABA 诱导产生的 ATMYB2 因子^[7], 属于 MYB 家族, 推测与拟南芥的 rd22 基因的表达有关.

以上介绍的顺式作用元件均是受 ABA 诱导正调控的, 还有一些顺式作用元件能拮抗 ABA 的诱导作用, 如一些 GARE (gibberellin-responsive elements), 这样就形成一个相互影响, 相互制约的网络系统调控逆境下 DNA 的转录.

表 1 是一些已发现的逆境响应基因的顺式作用元件.

表 1 一些 rab 基因的顺式作用元件

元件	基因	起始序列	序列
DRE	RD29A	- 167	TACCGACAT
EM-A	Em	- 153	GGACACGTGGC
Motif	rab16A	- 186	CCGTACGTGGCGC
hex-3	(synthetic)		GGACCGGTGGC
Sph	C1	- 145	TCCATGCATGCAC
GARE	Amy32b	- 120	GTAACAGACTCTGG
ARE	Adh1		GT/GC

3.3 转录后的调控

Dunn 等^[19]对大麦的 9 个逆境响应基因作了 run-on 转录实验, 发现其中 6 个基因是转录水平上调的, 而有 3 个基因是转录后调控的. 在拟南芥及苜蓿中亦发现有逆境基因转录后调控的现象. 这说明转录后调控很可能是普遍存在的. 进一步的实验证据来自于分离到了两种低温诱导产生的 RNA 结合蛋白基因, 即拟南芥中的 cor1, cor2^[20] 及大麦中的 blt801^[21], 这类基因编码分子质量为 16~17 ku 的蛋白质, 具两个不同的结合域, N 端区域具两个保守的 RNP1, RNP2 序列单元 (motif), 与其他的一些保守残基共同构成一个大约 80 个氨基酸残基的 RNA 结合域 (RNA-binding domain, RRM). RRM 则在许多生物的 RNA 结合蛋白中存在.

还有其他一些植物基因在逆境胁迫时编码富含甘氨酸的 RNA 结合蛋白 (glycine rich-

RNA binding proteins, GR-RNPs), 但经实验证实具核结合特性的仅有三种, 即玉米的 MA16^[26], 烟草的 RGP-1b^[27] 及大麦的 BLT801. MA16 及 RGP-1b 在体外测试中优先结合 poly (U) 及 poly (T), 而 BLT801 则优先结合 poly (G)、poly (A)、poly (U), 而不结合 poly (C). BLT801 及 RGP-1b 还可结合单链 DNA. 植物 GR-RNPs 的两个结合域的分布情况与动物中的 A1 及 A2/B1 类的异源核 RNA 结合蛋白 (heterogeneous nuclear RNA binding protein, hnRNP) 相似. 这些 hnRNPs 分子质量为 34 ku, 是植物的两倍, 定位于核内, 具前体 RNA 剪切功能. 与动物的 hnRNP 相似, BLT801 具有一保守的 cAMP 依赖的蛋白激酶磷酸化结合位点, 它位于 RNA 结合位点及富含甘氨酸的结合域的接合点上. Dunn 等^[21]已用蛋白激酶对 BLT801 进行了体外磷酸化测试, 但体内功能尚有待验证. GR-RNPs 与动物的 hnRNP 的相似性表明植物对逆境胁迫的反应可能存在与动物一样的可变转录剪切作用 (alternative splicing of transcription).

4 展 望

在过去的十年间, 人们对逆境响应基因的功能及表达调控进行了深入地研究, 取得了长足的进展, 在未来一段时间内, 有关逆境响应基因的工作可能会集中在以下几个方面: Rab 蛋白的分离纯化及体外性质测试; 通过模式作物的筛选, 特别是突变株的筛选, 结合转基因技术, 作体内功能测试实验; ABA 调控的中上游信号传递物质的鉴定, 包括确定 ABA 受体、Ca²⁺、磷酸化、G 蛋白等在信号传递中作用; 进行田间实验等基础研究等等.

总之, 生理学、生物化学、分子生物学研究的相互结合, 使 rab 基因的研究展现出广阔的前景, 在丰富我们对植物抗逆机制认识的同时, 为通过转基因技术, 培育新的抗逆物种开辟了新的途径.

参 考 文 献

- 1 Dure III L. Embryogenesis and gene expression during seed formation. Oxford Surveys in Plant Cell and Molecular Biology, 1985, 2 (1): 179~197
- 2 Giraudat J, Parcy F, Bertauche N *et al.* Current advance in abscisic acid action and signalling. Plant Molecular Biology, 1994, 26 (5): 1557~1577
- 3 Marttila S, Tenhola T, Mikkonen A. A barley (*Hordeum vulgare* L.) protein, HVA1, is abundant in protein storage vacuoles. Planta, 1996, 199 (3): 602~611
- 4 Roberts J K, DeSimone N A, Lingle W L *et al.* Cellular concentrations and uniformity of cell-type accumulation of two lea proteins in cotton embryos. Plant Cell, 1993, 5 (7): 769~780
- 5 Close T J. Dehydrins: Emergence of a biochemical role of a family of plant dehydration proteins. Physio Plant, 1996, 97 (4): 795~803
- 6 DeWald D B, Mason H S, Mullet J E. The soybean vegetative storage protein VSP α and VSP β are acid phosphatases active on polyphosphates. J Biol Chem, 1992, 267 (22): 15958~15964
- 7 Yamaguchi-Shinozaki T, Urao T, Shinozaki K. Regulation of genes that are induced by drought stress in *Arabidopsis thaliana*. J. Plant Res, 1995, 108 (1): 127~136
- 8 Vierstra R D. Proteolysis in plants: mechanisms and functions. Plant Molecular Biology, 1996, 32 (1~2): 275~302
- 9 De Bruxelles G L, Peacock W J, Dennis E S. Abscisic acid induces the alcohol dehydrogenase gene in *Arabidopsis*. Plant Physiol, 1996, 111 (2): 381~391
- 10 Hofte H, Hubbard L, Reizer J *et al.* Vegetative and seed-specific forms of tonoplast intrinsic protein in the vacuolar membrane of *Arabidopsis thaliana*. Plant Physiol, 1992, 99 (2): 561~570
- 11 White A J, Dunn M A, Brown K *et al.* Comparative analysis of genomic sequence and expression of a lipid transfer protein gene family in winter barley. J Exp Bot, 1994, 45 (281): 1885~1892
- 12 Boston R S, Viitanen P V, Vierling E. Molecular chaperones and protein folding in plants. Plant Molecular Biology, 1996, 32 (1~2): 191~222
- 13 Iturriaga G, Schneider K, Salamini F *et al.* Expression of desiccation-related proteins from the resurrection plant *Craterostigma plantagineum* in transgenic tobacco. Plant Molecular Biology, 1992, 20 (3): 555~558
- 14 Hughes M A, Dunn M A. The molecular biology of plant acclimation to low temperature. J Exp Bot, 1996, 47 (296): 291~305
- 15 Anderberg R L, Walker-Smmons M K. Isolation of a wheat cDNA clone for an abscisic acid-inducible transcript with homology to protein kinases. Proc Natl Acad Sci USA, 1992, 89 (21): 10183~10187
- 16 Jarillo J A, Capel J, Leyva A *et al.* Two related low-temperature-inducible genes of *Arabidopsis* encode proteins shows high homology to 14-3-3 proteins, a family of putative kinase regulators. Plant Molecular Biology, 1994, 25 (4): 693~704
- 17 Matcotte W R, Russell S H, Quatrano R S. Abscisic acid responsive sequences from the Em gene of wheat. Plant Cell, 1989, 1 (10): 969~976
- 18 Mundy J, Yamaguchi-Shinozaki K, Chua N-H. Nuclear proteins bind conserved elements in the abscisic acid-responsive promoter of a rice rab gene. Proc Natl Acad Sci USA, 1990, 87 (4): 1406~1410
- 19 Dunn M A, Goddard N J, Zhang L *et al.* Low-temperature-responsive barley genes have different control mechanisms. Plant Molecular Biology 1994, 24 (6): 879~888
- 20 Carpenter C D, Krebs J A, Simon A E. Genes encoding glycine-rich *Arabidopsis thaliana* proteins with RNA-binding motifs are influenced by cold treatment and an endogenous circadian rhythm. Plant Physiol, 1994, 104 (3): 1015~1025
- 21 Dunn M A, Brown K, Lightowers R *et al.* A low-temperature-responsive gene from barley encodes a protein with single-strand nucleic acid-binding activity which is phosphorylated *in vitro*. Plant Molecular Biology, 1996, 30 (5): 947~959
- 22 Ludevid M D, Freire M A, Gumez J *et al.* RNA binding characteristics of a 16 ku glycine-rich protein from maize. The Plant J, 1992, 2 (13): 999~1003
- 23 Hirose T, Sugita M, Sugiura M. cDNA structure, expression and nucleic acid-binding properties of three RNA-binding proteins in tobacco: occurrence of tissue-specific alternative splicing. Nucleic Acids Research, 1993, 21 (17): 3981~3987

Structure, Function and Expression Regulation of Stress-induced Gene. ZHAI Da-yong, SHEN Li-ming (*Department of Biology, China Agricultural University, Beijing 100094, China*).

Abstract Many new genes and proteins are induced under stress environment, following the increasing concentration of the abscisic acid. Up to now, hundreds of ABA-responsive genes have been cloned and most of them can be induced by exogenous ABA, these gene's expression products are deduced to play an important role in the gain of stress tolerance. As to the stress signal transduction, it is considered that there may be multiple pathways and regulation mechanisms to be involved. The recent progress is briefly summarized about the ABA-responsive genes.

Key words Rab gene, stress, function, signal transduction