

ERF转录因子在植物对生物和非生物胁迫反应中的作用

莫纪波, 李大勇, 张慧娟, 宋凤鸣*

浙江大学生物技术研究所, 杭州310029

摘要: ERF (ethylene responsive factor)转录因子是植物AP2/ERF转录因子超家族的一个亚家族, 其特征是蛋白序列中含有一个高度保守的58或59个氨基酸组成的ERF结构域, 广泛参与植物生长发育及各种逆境胁迫反应的调控。文章简要介绍ERF转录因子在植物抗生物和非生物胁迫反应中的作用及其可能机制, 并讨论了今后的研究重点。

关键词: ERF转录因子; 抗病性; 抗逆性; 机制

Roles of ERF Transcription Factors in Biotic and Abiotic Stress Response in Plants

MO Ji-Bo, LI Da-Yong, ZHANG Hui-Juan, SONG Feng-Ming*

Institute of Biotechnology, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China

Abstract: The ethylene responsive factors (ERF) belong to a subfamily of the AP2/ERF superfamily in plants. The ERF family was defined by the presence of a conserved ERF domain consisting of 58 or 59 amino acids and has been demonstrated to be widely involved in regulation of various aspects of plant growth and development as well as in responses to different abiotic and biotic stresses. In this minireview, we summarize the functions and mechanisms of the ERF transcription factors in regulation of responses to abiotic and biotic stresses and discuss the future directions of studies on the ERF transcription factors in plants.

Key words: ERF transcription factor; disease resistance; abiotic stress tolerance; mechanism

植物在生长发育过程中总是受到干旱、高盐、低温及病虫害等各种非生物和生物因子胁迫的影响。为了生存, 植物进化形成一个复杂、有效的信号转导网络, 以获知环境中的变化, 并通过控制下游相关基因的表达来精确地调控应答反应。各种逆境胁迫诱导的基因表达主要发生在转录调控水平, 转录因子激活或抑制逆境胁迫相关基因的表达是植物胁迫应答反应的重要过程, 不同的转录因子可以调节植物不同环境条件下特定的基因表达。在拟南芥基因组中, 有超过1 500个基因编码转录因子, 这些转录因子一般属于不同的转录因子家族, 其中有些转录因子家族是植物所特有的(Riechman等2000)。近10年来的研究显示, AP2/ERF、bZIP、WRKY、MYB、NAC等转录因子家族的成员参与植物逆境胁迫反应的调控。本文重点介绍ERF转录因子在植物逆境胁迫反应中的调控作用及其可能机制。

1 ERF转录因子的特点

AP2/ERF转录因子家族的主要特征是蛋白序列中含有一个高度保守的58或59个氨基酸的ERF结构域(Ohme-Takagi和Shinshi 1995)。根据含AP2/

ERF结构域的数目, Sakuma等将AP2/ERF转录因子分为5个亚组, 包括AP2 (APETALA 2)、RAV (related to ABI3/VP1)、DREB (dehydration-responsive element binding protein)、ERF和其他(Sakuma等2002)。AP2家族含2个AP2/EREBP (ethylene-responsive element binding protein)结构域, ERF和DREB家族仅含1个AP2/EREBP结构域, 而RAV家族除一个AP2/EREBP结构域外还含1个B3结构域(Nakano等2006)。ERF家族是AP2/ERF转录因子大家族的一个主要亚家族, 在调节植物生物和非生物逆境反应中发挥重要作用(Gutterson和Reuber 2004; Kizis等2001)。在拟南芥和水稻基因组中分别含有122和139个ERF转录因子家族成员, 根据基因序列系统树和蛋白保守结构域等特征, 拟南芥和水稻ERF基因分别组成12和15个不同的组(Nakano等2006)。大部分ERF基因属于转录激活因子, 但有些ERF转录因子则是转录抑制因子, 如在拟南

收稿 2011-09-09 修定 2011-10-11
资助 转基因重大专项课题(2009ZX08001-017B)。
* 通讯作者(E-mail: fmsong@zju.edu.cn)。

芥中至少有14个ERF含有一个抑制因子结构域EAR (ERF-associated amphiphilic repression) (Nakano等2006)。这些含EAR结构域的ERF蛋白具有转录抑制活性(McGrath等2005; Kazan 2006), 但是去除EAR结构域的ERF转录因子则表现出转录激活活性, 如过量表达番茄去除EAR结构域的ERF3后能激活PR (pathogenesis-related)基因表达, 同时能提高青枯病抗性和抗盐性(Pan等2010)。此外, 在ERF的VI、VII和Ixb亚组中, 存在保守的磷酸化位点(Nakano等2006), 而ERF的磷酸化修饰可能调控其转录活性或蛋白稳定性。

ERF转录因子的顺式作用元件包括两类: GCC盒(保守序列为GCCGCC)和DRE/CRT (DRE: dehydration-responsive element, CRT: C repeat; 保守序列为CCGAC)。Ohme-Takagi等证明4个烟草ERF蛋白(EREBP1、2、3和4)能与GCC盒结合(Ohme-Takagi和Shinshi 1995), 而在拟南芥中的研究表明不管是转录激活因子还是转录抑制因子, ERF转录因子都需要通过GCC盒来调控基因表达水平(Fujimoto等2000)。在AP2/ERF结构域中, 位于 β -折叠上的第14位缬氨酸和19位谷氨酸是结合顺式元件所必需的, 而侧翼序列会影响ERF蛋白与顺式作用元件结合的效率(Canella等2010; Tournier等2003; Sakuma等2002)。同样地, GCC盒保守序列中第三、四、六个碱基(C、G、C)是ERF蛋白结合所必需的, 而其他的碱基则可能决定了结合的特异性(Wang等2009; Hao等1998)。DRE/CRT则主要存在于许多低温应答或干旱诱导的基因中(Liu等1998)。但是, 研究表明ERF也能与一些非GCC盒的顺式元件结合(Chakravarthy等2003), 如WARF (wound-responsive AP2/ERF-like factor)特异性结合VWRE (wound-responsive *cis*-element) (Sasaki等2007); Lee等发现一些B-3亚组的ERF蛋白能结合CE1 (coupling element 1)元件(Lee等2010); ERN (ERF for required nodulation)特异性结合NF盒, 并激活Mt ENOD11的表达(Andriankaja等2007)。因此, ERF蛋白通过结合不同的顺式元件参与对不同基因的表达调控, 从而在不同的生物学过程中起作用。

2 ERF在非生物胁迫抗性中的作用

近年来的研究发现, 大部分DREB亚家族成员在植物对低温、高盐、干旱胁迫等非生物逆境的

抗性反应中起重要作用, 但研究表明ERF亚家组成员也在植物非生物逆境抗性中起作用(表1)。

2.1 在低温胁迫抗性中的作用

植物对非生物逆境胁迫反应的调控涉及到至少两条不同的信号途径, 即脱落酸(abscisic acid, ABA)介导的信号途径和不依赖于ABA的信号途径, 但有时候这两条途径也存在交叉与互作(Zhu等2010)。在低温条件下, ERF转录因子的功能依赖于多条不同的信号转导途径。烟草TERF2和番茄LeERF2调控的低温胁迫反应与乙烯合成有关, 因为过量表达TERF2的烟草和番茄植株增强对低温胁迫的耐受能力, 而乙烯合成或其转导途径受抑制和转反义TERF2的番茄植株则降低对低温胁迫的耐受能力; 同时, 外源喷洒乙烯合成前体1-氨基环丙烷-1-羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ACC)后, 上述植株又恢复了对冷胁迫的耐受能力(Zhang和Huang 2010)。这些结果表明TERF2通过乙烯信号途径来调控对低温胁迫的抗性反应。JERF1的作用与ABA信号途径有关, 因为JERF1通过与ABA合成基因*NtSDR*启动子中DRE顺式元件结合, 激活ABA合成相关基因的表达, 引起植株体内ABA含量上升, 从而增强对低温等逆境胁迫的耐受能力(Wu等2007)。另外, TERF2和JERF1在低温胁迫中的功能还涉及到活性氧(reactive oxygen species, ROS)的作用, 如过量表达TERF2或JERF3的转基因植株中活性氧水平显著下降, 从而增强对低温胁迫的耐受力(Tian等2011; Wu等2008)。

2.2 在盐害和干旱胁迫抗性中的作用

大多数参与盐害和干旱胁迫反应的ERF基因都能在乙烯(ethylene, ET)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)、ABA等抗逆信号分子以及高盐、干旱胁迫处理后诱导表达, 如JERF1 (Zhang等2004a)、TERF1 (Huang等2004); 有些还能受病菌处理后诱导表达, 如GmERF3 (Zhang等2009a)、RAP2.6 (Zhu等2010)。过量表达这些盐害或干旱胁迫相关ERF基因的烟草、番茄、水稻植株能增强抗盐或抗旱能力(Zhu等2010; Zhang等2009a; Gao等2008; Wu等2007), 如在水稻中过量表达TERF1、TSRF1、JERF3后能增强转基因水稻对高盐或干旱的耐受能力(Quan等2010; Zhang等2010; Gao等2008)。

表1 已知的在抗非生物和生物胁迫中起作用的ERF转录因子基因

Table 1 ERF genes related to abiotic and biotic stresses

ERF基因	方法	转基因受体	基因来源	改变的性状	参考文献
非生物胁迫相关基因					
<i>JERF1</i>	过量表达	烟草	番茄	提高耐盐性和抗低温能力	Wu等2007; Zhang等2004a
<i>JERF3</i>	过量表达	烟草	番茄	提高对干旱、低温、高盐和高渗透压的耐受能力	Wu等2008; Wang等2004
<i>TERF2/LeERF2</i>	过量表达	番茄/烟草/水稻	番茄	提高抗低温能力	Tian等2011; Zhang和Huang 2010
<i>TERF1</i>	过量表达	烟草/水稻	番茄	提高对干旱和高盐的耐受能力	Gao等2008; Zhang等2005; Huang等2004
<i>GmERF3</i>	过量表达	烟草	大豆	提高对干旱和高盐的耐受能力	Zhang等2009a
<i>TSRF1</i>	过量表达	水稻	番茄	增强对高渗透压和干旱的耐受能力	Quan等2010
<i>RAP2.6</i>	过量表达	拟南芥	拟南芥	发芽期对ABA、高盐和高渗透胁迫更加敏感	Zhu等2010
<i>Sub1A-1</i>	过量表达	水稻	水稻	增强水稻耐水淹能力	Xu等2006
<i>SNORKEL1,2</i>	过量表达	水稻	水稻	提高深水淹条件下的成活率	Hattori等2009
<i>RAP2.2</i>	过量表达	拟南芥	拟南芥	改变低氧条件下的存活率	Hinz等2010
<i>HRE1</i>	过量表达/突变/RNA沉默	拟南芥	拟南芥	增强对低氧胁迫的耐受能力	Yang等2011; Licausi等2010
生物胁迫相关基因					
<i>Tsi1</i>	过量表达	烟草	烟草	提高细菌性斑点病的抗性	Park等2001
<i>CaERFLP1</i>	过量表达	烟草	辣椒	提高细菌性斑点病的抗性	Lee等2004
<i>NiERF5</i>	过量表达	烟草	烟草	提高烟草花叶病毒病的抗性	Fischer和Droge-Laser 2004
<i>ORA59</i>	过量表达	拟南芥	拟南芥	提高灰霉病的抗性	Pre等2008
<i>AtERF2</i>	过量表达	拟南芥	拟南芥	提高枯萎病的抗性	McGrath等2005
<i>AtERF4</i>	过量表达/突变	拟南芥	拟南芥	过量表达植株降低枯萎病抗性, 丧失功能突变体则提高枯萎病抗性	McGrath等2005
<i>ERF1</i>	过量表达	拟南芥	拟南芥	增强灰霉病、枯萎病等病害抗性	Berrocal-Lobo和Molina 2004; Berrocal-Lobo等2002
<i>AtERF14</i>	过量表达/突变	拟南芥	拟南芥	丧失功能突变体降低枯萎病抗性	Onate-Sanchez等2007
<i>Pti4</i>	过量表达	拟南芥	番茄	提高白粉病和细菌性斑点病的抗性	Chakravarthy等2003; Gu等2002
<i>TSRF1</i>	过量表达	番茄/烟草	番茄	提高青枯病抗性	Zhou等2008
<i>OPBP1</i>	过量表达	烟草/水稻	番茄	提高烟草疫病、水稻稻瘟病和纹枯病的抗性	Chen和Guo 2008; Guo等2004
<i>TiERF1</i>	过量表达	小麦	中间偃麦草	提高纹枯病的抗性	Chen等2008
<i>TaPIEP1</i>	过量表达	小麦	小麦	提高根腐病的抗性	Dong等2010
<i>HvRAF</i>	过量表达	拟南芥	大麦	提高青枯病的抗性	Jung等2007
<i>GmERF3</i>	过量表达	烟草	大豆	提高青枯病、早疫病和花叶病毒病的抗性	Zhang等2009a
<i>MTERF1-1</i>	过量表达	苜蓿	苜蓿	提高立枯病的抗性	Anderson等2010
<i>GbERF2</i>	过量表达	烟草	棉花	提高对赤星病的抗性	Zuo等2007
<i>GbERF</i>	过量表达	烟草	棉花	提高细菌性斑点病的抗性	Qin等2006
<i>OsBIERF3</i>	过量表达	烟草	水稻	提高野火病的抗性	Cao等2006b

TERF1和GmERF3能同时与GCC和DRE/CRT顺式元件结合, 因而这两个ERF通过与不同顺式元件结

合来调控抗盐、抗旱反应(Zhang等2009a; Gao等2008)。同样, 活性氧在ERF调控抗盐、抗旱反应

中起到重要作用,如JERF3能结合氧化胁迫应答顺式元件*as-1*,并调控氧化应激反应基因,如超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)基因的表达,降低植株内的活性氧水平,从而提高抗逆能力(Wu等2008)。

2.3 在低氧胁迫反应中的作用

表达谱分析表明,许多AP2/ERF基因的表达在低氧胁迫下发生变化(Liu等2005)。最近的研究发现,拟南芥、水稻等植物中许多VII亚组的ERF在对低氧胁迫的抗性反应中起作用(Licausi等2010; Hattori等2009; Xu等2006)。

水稻应对水淹有两种生存策略,即“逃跑”(escape)和“静息”(quiescence)。两个串联的ERF基因*SNORKEL1* (*SK1*)、*SNORKEL2* (*SK2*)在“逃跑”策略中起作用,乙烯诱导的*SK1/SK2*通过激活赤霉素途径使水稻节间伸长,从而使水稻“逃出”水淹环境(Hattori等2009)。在“静息”策略中,水稻水下部分停止生长由含3个ERF基因(*Sub1A*、*Sub1B*和*Sub1C*)的*Sub1*位点控制,其中*Sub1B*和*Sub1C*存在于所有水稻品种中,而*Sub1A*有*Sub1A-1*和*Sub1A-2*两个等位基因(Xu等2006)。耐水淹水稻携带*Sub1A-1*,而不耐淹品种中则为*Sub1A-2*基因。耐水淹水稻中,*Sub1A-1*受乙烯诱导表达,过量表达*Sub1A-1*的不耐水淹品种恢复对水淹胁迫的耐受力,同时*Sub1C*的表达水平降低,表明*Sub1A-1*是水稻耐水淹的一个主效基因(Xu等2006)。进一步研究表明,*Sub1A-1*通过诱导赤霉素信号途径抑制蛋白SLR1和SLRL1的表达来抑制赤霉素反应,从而限制根的伸长(Fukao和Bailey-Serres 2008)。同时,*Sub1A-1*能抑制水淹条件下乙烯的产生以及生长和新陈代谢相关基因的转录,减少淀粉和糖的分解(Jung等2010; Fukao等2006)。这些措施能保证水稻在水淹条件下保持一个低的新陈代谢状态从而可以存活更长的时间。

拟南芥的ERF VII亚组包括*RAP2.12*、*AtERF73/HRE1*、*AtERF71/HRE2*、*RAP2.2*和*RAP2.3*等基因。低氧胁迫和黑暗条件都能诱导*RAP2.2*的表达,*RAP2.2*和*RAP2.12*通过调控*ADH1*、*PDC1*等低氧胁迫相关基因的表达来抵抗低氧胁迫,而*RAP2.2*还调控一些与糖类代谢及乙烯合成相关基因的表达(Hinz等2010; Papdi等2008)。*ERF73/HRE1*参与

低氧胁迫下的乙烯反应,*ERF73* RNAi植株中低氧胁迫相关基因的表达下调(Yang等2011),而过量表达*ERF73*的拟南芥植株中*ADH1*、*PDC1*等低氧胁迫相关基因表达上调,并增强在低氧胁迫下的存活率(Licausi等2010)。过量表达*ERF71/HRE2*不能提高对低氧胁迫的耐受能力,但是它和*ERF73/HRE1*在功能上存在冗余(Licausi等2010)。这些结果证明,拟南芥VII亚组ERF转录因子通过乙烯途径调控低氧胁迫相关基因表达,从而调控对低氧胁迫的抗逆反应。

3 ERF在生物胁迫抗性中的作用

3.1 在植物抗病反应中的作用

在拟南芥、水稻等模式植物中,利用过量表达和插入突变体材料,已经研究明确一些ERF转录因子在植物抗病反应中的功能(表1)。

McGrath等利用RT-qPCR分析了拟南芥受JA和病菌处理后转录因子的表达,发现10个ERF基因的表达同时受JA和病菌所诱导,大部分来自B1a (VIII)和B3 (IX)亚组(McGrath等2005)。进一步研究分析,B1亚组的AtERF4反向调控JA信号途径*PDF1.2*的表达,过量表达*AtERF4*的植株降低枯萎病(*Fusarium oxysporum*)抗性,而*erf4*突变体则增强枯萎病抗性,表明AtERF4负调控枯萎病抗性反应(McGrath等2005)。同样,*erf14*突变体对枯萎病菌更加感病,且ERF14的功能缺失不能被其他ERF互补;而过量表达*AtERF14*增强防卫基因表达,并调控*ERF1*、*ERF2*等其他抗病相关ERF基因的表达,表明ERF14在枯萎病抗性中具有不可或缺的作用(Onate-Sanchez等2007)。

过量表达B3亚组*AtERF2*、*ORA59*或*ERF1*的拟南芥植株提高对枯萎病、灰霉病(*Botrytis cinerea*)等病害的抗性,而*ORA59*的丧失功能突变体则降低抗病性(Pre等2008; McGrath等2005; Berrocal-Lobo和Molina 2004; Berrocal-Lobo等2002);苜蓿中B3亚组的MtERF1-1控制对立枯病(*Rhizoctonia solani*)的抗性,过量表达*MtERF1-1*的转基因植株增强对立枯病等病害的抗性(Anderson等2010);烟草B-3亚组的*NtERF5*过量表达后能限制花叶病毒(tobacco mosaic virus, TMV)的复制并增强抗性(Fischer和Droge-Laser 2004);过量表达小麦B3亚组*TaPIEPI*后显著增强对根腐病(*Bipolaris sorokinii*-

ana)的抗性(Dong等2010)。上述结果表明, B3亚组ERF蛋白是植物抗病反应的正调控因子。另外, 棉花中的B3亚组ERF基因大多数受水杨酸(salicylic acid, SA)、JA、ET等抗病信号分子或病菌侵染所诱导, 暗示这个亚组成员在棉花抗病反应中起作用(Champion等2009)。

水稻中, 稻瘟病菌(*Magnaporthe grisea*)侵染后能诱导*OsBIERF1*、*OsBIERF3*、*OsBIERF4*和*OsEBP2*等ERF基因的表达(Lin等2007; Cao等2006a)。过量表达*OsBIERF3*的烟草增强对野火病(*Pseudomonas syringae* pv. *tabaci*)、病毒病等病害的抗性(Cao等2006b), 而过量表达烟草*OPBP1*的转基因水稻提高对稻瘟病的抗性(Chen和Guo 2008)。将小麦近似种中间偃麦草的ERF基因*TiERF1*导入小麦后, 增强纹枯病菌(*Rhizoctonia cerealis*)抗性(Chen等2008), 而过量表达大麦*HvRAF*基因的拟南芥则增强青枯病(*Ralstonia solanacearum*)的抗性(Jung等2007)。

大部分ERF基因过量表达后, 能增强对某一种病害的抗性, 但*ERF1*、*PTI4*、*OPBP1*和*GmERF3*等ERF基因过量表达后能同时增强对几种病害的抗性(Zhang等2009a; Chen和Guo 2008; Guo等2004; Berrocal-Lobo和Molina 2004; Berrocal-Lobo等2002; Gu等2002), 且具有一定的广谱抗病性, 如过量表达番茄*Pti4*的拟南芥植株中*PDF1.2*的表达显著升高, 同时增强对白粉病(*Erysiphe orontii*)、细菌性斑点病(*Pseudomonas syringae* pv. *tomato*)等病害的抗性(Gu等2002)。ERF转录因子在不同病害抗性中的多效性作用, 有助于培育广谱抗病性的作物新品种。

3.2 在先天免疫机制和抗病信号传递途径中的作用

植物中存在PTI (PAMP-triggered immunity)和ETI (effector-triggered immunity)两种先天免疫机制(Jones和Dangl 2006)。研究证明, 拟南芥ERF104可能参与PTI, 因为Flg22处理后ERF104与MPK6激酶分离, 并激活下游信号途径(Bethke等2009); 而番茄*Pti5*可能在ETI途径中起作用(Thara等1999)。不管是PTI还是ETI, 植物感受并识别来自病菌的信号后, 通常能激活SA、JA、ET等抗病信号转导途径, 启动一大批防卫基因的协同表达, 激活植物的抗病防卫反应。

植物对不同类型病原菌的抗病反应涉及到不同的抗病信号途径, 其中对营活体寄生方式的病菌(包括活体寄生菌和半活体寄生菌)的抗病反应需要SA抗病信号途径, 而对营腐生寄生方式的病菌(统称死体寄生菌)的抗病反应需要JA和/或ET抗病信号途径。SA抗病信号途径与JA、ET抗病信号途径间存在互作, 表现为相互拮抗或协同起作用。研究显示, ERF转录因子在植物不同抗病信号途径以及信号途径间的互作中起作用。一般情况下, SA抗病信号途径和JA/ET抗病信号途径间存在相互拮抗的关系(Feys和Parker 2000), ERF转录因子则在不同抗病信号途径间起到“扬此抑彼”的作用, 如过量表达*ERF1*的拟南芥植株增强对灰霉菌等腐生型病菌引起的病害的抗性, 但却降低对*P. syringae* pv. *tomato* DC3000 (属于半活体寄生菌)引起病害的抗性, 表明ERF1正调控JA/ET抗病信号途径, 而负调控SA抗病信号途径(Berrocal-Lobo等2002)。但是, ERF转录因子也可能调控SA抗病信号途径与JA/ET抗病信号途径间的协同作用, 如过量表达番茄*Pti4*的拟南芥植株同时激活受SA抗病信号途径和JA/ET抗病信号途径调控的PR基因表达, 表明*Pti4*是SA抗病信号途径和JA/ET抗病信号途径间的交叉点(Gu等2002)。有些ERF基因的表达同时受SA、JA、ET的诱导(Jung等2007; Zhang等2004b; Gu等2002), 而ORA59是抵消SA拮抗JA抗病信号途径的一个重要调节因子(Leon-Reyes等2010)。由此看来, 一些ERF转录因子能整合SA抗病信号途径和ET/JA抗病信号途径, 形成一个精细调控的抗病信号途径网络, 从而协调对不同类型病菌的抗病反应。

ERF在JA和ET抗病信号途径中起到非常重要的作用。拟南芥ERF1在ET信号途径中的EIN3下游起作用, 并且激活一些ET应答基因的表达(Solano等1998)。在拟南芥*erf14*突变体中, ET不能诱导响应ET信号途径的防卫基因表达, 但不改变响应SA和JA信号途径的防卫基因的表达特征, 表明ERF14参与ET信号途径(Onate-Sanchez等2007)。JA和ET抗病信号途径间一般存在协同作用关系(Feys和Parker 2000)。实验证明, 拟南芥IX亚组的ERF1和ORA59是JA和ET抗病信号途径的交叉点(Pre等2008; Lorenzo等2003)。ERF1和ORA59基因

表达同时依赖于JA和ET抗病信号途径,都能和下游PR基因*PDF1.2*启动子中GCC盒结合并激活其表达,过量表达*ERF1*或*ORA59*的植株都增强灰霉病的抗性(Pre等2008; Lorenzo等2003)。

4 ERF在植物与微生物共生互作中的作用

最近研究表明,ERF转录因子参与调控根瘤菌、印度梨形孢(*Piriformospora indica*)这两类有益微生物与其寄主植物的共生互作(Camehl等2010; Middleton等2007)。在苜蓿中,ERN1、ERN2、ERN3等3个ERF蛋白能与共生相关基因*MtENODII*启动子中的NF盒结合,参与根瘤菌的早期感染过程,其中ERN1和ERN2起转录激活作用,而ERN3则抑制*ERN1*和*ERN2*调控的*MtENODII*表达(Andriankaja等2007)。印度梨形孢与拟南芥的共生互作依赖于乙烯信号途径,过量表达*ERF1*的植株和*erf9/erf14*突变体植株中PR基因表达上调,从而抑制印度梨形孢的定殖(Camehl等2010)。这些结果表明不同ERF分别作为激活因子和抑制因子来调控有益微生物与寄主植物之间的共生关系,其主要的机理可能涉及到这些转录因子弱化植物体内防卫反应水平,以促进有益微生物的定殖。

5 ERF的活性调控及其靶标基因

5.1 蛋白修饰调控ERF活性

磷酸化是转录因子活性调控的一种重要方式。有些ERF蛋白通常都含有富Ser/Thr区域或磷酸化结构域,表明磷酸化修饰可能是这些ERF蛋白发挥作用前的一个重要生化过程(Nakano等2006)。一般ERF蛋白磷酸化修饰后能增强其与顺式作用元件的结合能力,如番茄Ser/Thr蛋白激酶Pto磷酸化Pti4、水稻MAPK激酶BWMK1磷酸化Os-EREBP1、小麦MAPK蛋白TaMAPK1磷酸化TaERF1后,都能增强这些磷酸化修饰的ERF蛋白与顺式作用元件GCC盒的结合能力,并诱导下游PR基因或报告基因的表达(Xu等2007; Cheong等2003; Gu等2000)。同时,磷酸化修饰还可改变ERF转录因子蛋白的稳定性,如拟南芥ERF104和MPK6在体内形成复合体,在Flg22处理后ERF104快速从复合体上释放出来,并被MPK6磷酸化;而磷酸化修饰的ERF104变得更加稳定,并激活大量启动子中含有GCC盒的基因上调表达(Bethke等2009)。另外,受JA调控的MAPKK激酶JAM1和拟南芥

PKS33激酶分别能磷酸化烟草ERF蛋白ORC1和拟南芥ERF7,增强ORC1和ERF7蛋白的活性(De Boer等2011; Song等2005)。

烟草ERF3是一个转录抑制子,能与泛素连接酶NtUBC2发生互作,但是NtUBC2突变后可以增强ERF3对靶标基因表达的抑制活性,表明NtUBC2可能是调控ERF3稳定性的一个重要成分(Koyama等2003)。

5.2 ERF与其他蛋白的互作

一些ERF转录因子通过与其他蛋白或转录因子的互作来调控其活性。拟南芥EBP与bZIP转录因子OBF1或酰基辅酶A结合蛋白ACBP2、水稻OsEBP-89与MYC转录因子发生互作(Li和Chye 2004; Zhu等2003; Buttner和Singh 1997)。ERF转录因子与其他蛋白互作后一般会形成蛋白复合体,如番茄Pti4蛋白与抑制蛋白SEBP结合形成复合体,通过与*PR-10a*启动子区域的结合抑制*PR-10a*的表达,且Pti4是SEBP抑制*PR-10a*基因表达所必需的(Gonzalez-Lamothe 等2008);拟南芥ERF3、ERF4则与SAP18结合形成一个多组分的抑制子复合体,可能与逆境条件下一些胁迫应答基因的转录抑制有关(Song和Galbraith 2006)。

5.3 ERF所调控的下游靶标基因

GCC盒和DRE/CRT是ERF转录因子的主要顺式作用元件,一些ERF转录因子能通过结合启动子中GCC盒和DRE/CRT或两者来调控靶标基因的表达。GCC盒存在于大量的PR基因启动子中,ERF转录因子可以通过结合GCC盒直接调节PR基因的表达(Buttner和Singh 1997),如拟南芥ERF1和ORA59能直接与PR基因*PDF1.2*启动子中的GCC顺式作用元件结合,并激活其表达(Zarei等2011; Pre等2008)。番茄JERF1通过与ABA合成基因*NtSDR*启动子中DRE顺式元件结合,激活ABA合成相关基因的表达,使ABA含量上升(Wu等2007)。番茄ERF2能分别结合乙烯合成相关基因烟草*ACS3*和番茄*ACO3*启动子中的GCC盒和DRE顺式作用元件,调控乙烯合成(Zhang等2009b)。这些研究结果表明,ERF转录因子或直接调控PR基因表达而在抗病反应中起作用,或间接调控激素合成途径基因的表达而在抗逆反应中起作用。

GCC盒广泛存在于大批基因的启动子中,因

此一个具有特定生物学功能的ERF转录因子可能会激活一组启动子中含GCC盒的下游靶标基因的协同表达。在过量表达*ERF104*的转基因植株的基因表达谱分析中,发现534个表达水平上调3倍以上的基因,包括*PDF1.2*、*PR5*、*MKK4*、*RBOHD*、*ERF4*、*WRKY33*和*TGA1.3*等一些已知防卫基因或抗病信号调控基因,其中2个*PDF1.2*基因的表达水平升高近1 000倍,而表达水平上调10倍以上的基因启动子中富含GCC盒(Bethke等2009)。这些结果表明,ERF104可能直接或间接调控防卫基因和抗病信号途径调控基因,从而激活抗病反应。

ERF转录因子调控下游靶标基因表达还可能需其他转录因子的协调互作。烟草ORC1正向调控烟碱合成途径基因的表达,过量表达*ORC1*可以提高烟碱合成,但是ORC1调控烟碱合成途径基因表达需要在启动子中同时含有GCC盒和G盒元件(bHLH转录因子顺式作用元件),bHLH转录因子可以增强*ORC1*的转录活性,而阻断bHLH转录因子活性后则降低*ORC1*的转录活性(De Boer等2011)。因此,ORC1需要bHLH的协同作用以达到对靶标基因表达调控的最大转录活性。

6 小结与展望

ERF蛋白作为转录激活因子或转录抑制因子在转录水平激活或抑制靶标基因表达,并在植物抗病、抗逆反应中起重要作用。ERF家族是AP2/ERF转录因子大家族的一个主要亚家族,成员众多;但是目前研究只明确少数几个ERF转录因子在抗病、抗逆反应中的功能(表1),大多数ERF转录因子,特别是水稻等重要农作物中ERF转录因子在植物抗病、抗逆反应中的作用需要进一步的研究。构建ERF转录因子的过量表达、丧失功能突变体(包括基因敲除或敲减突变体和嵌合抑制子介导的丧失蛋白活性突变体),并分析其表型变化,可望获得在抗病、抗逆反应中起作用的新ERF转录因子。

一些ERF转录因子可以整合和调控不同抗病、抗逆信号途径,但是其机制尚不明确。ERF转录因子本身也存在着磷酸化修饰、蛋白-蛋白互作等蛋白水平上复杂的活性调控机制,但是这些活性调控机制在ERF转录因子对下游靶标基因表达调控中的作用仍然需要研究明确。因此,深入研

究ERF转录因子在不同抗病、抗逆信号途径中的调控机制、自身活性调控机制、下游靶标基因及其功能将有助于阐明ERF转录因子在植物抗病、抗逆反应中的作用机制。

越来越多的研究显示,ERF转录因子在转基因育种应用中具有巨大的潜力。过量表达ERF基因的转基因植株能提高对不同类型病害、不同的非生物逆境胁迫的抗性能力。因此,通过转基因技术改变ERF基因表达水平或ERF蛋白活性有可能获得抗病、抗逆转基因作物新品种或新材料。特别是过量表达一些ERF基因后可同时提高抗病性和非生物逆境抗性,表现出广谱性,为通过改变一个ERF转录因子基因的表达或其蛋白活性达到改良多个生物学性状提供可能。

参考文献

- Anderson JP, Lichtenzveig J, Gleason C, Oliver RP, Singh KB (2010). The B-3 ethylene response factor MtERF1-1 mediates resistance to a subset of root pathogens in *Medicago truncatula* without adversely affecting symbiosis with rhizobia. *Plant Physiol*, 154 (2): 861~873
- Andriankaja A, Boisson-Dernier A, Frances L, Sauviac L, Jauneau A, Barker DG, de Carvalho-Niebel F (2007). AP2-ERF transcription factors mediate Nod factor dependent Mt *ENOD11* activation in root hairs via a novel *cis*-regulatory motif. *Plant Cell*, 19 (9): 2866~2885
- Berrocal-Lobo M, Molina A (2004). Ethylene response factor 1 mediates *Arabidopsis* resistance to the soilborne fungus *Fusarium oxysporum*. *Mol Plant-Microbe Interact*, 17 (7): 763~770
- Berrocal-Lobo M, Molina A, Solano R (2002). Constitutive expression of *ETHYLENE-RESPONSE-FACTOR1* in *Arabidopsis* confers resistance to several necrotrophic fungi. *Plant J*, 29 (1): 23~32
- Bethke G, Unthan T, Uhrig JF, Poschl Y, Gust AA, Scheel D, Lee J (2009). Flg22 regulates the release of an ethylene response factor substrate from MAP kinase 6 in *Arabidopsis thaliana* via ethylene signaling. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106 (19): 8067~8072
- Buttner M, Singh KB (1997). *Arabidopsis thaliana* ethylene-responsive element binding protein (AtEBP), an ethylene-inducible, GCC box DNA-binding protein interacts with an ocs element binding protein. *Proc Natl Acad Sci USA*, 94 (11): 5961~5966
- Camehl I, Sherameti I, Venus Y, Bethke G, Varma A, Lee J, Oelmüller R (2010). Ethylene signalling and ethylene-targeted transcription factors are required to balance beneficial and nonbeneficial traits in the symbiosis between the endophytic fungus *Piriformospora indica* and *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol*, 185 (4): 1062~1073
- Canella D, Gilmour SJ, Kuhn LA, Thomashow MF (2010). DNA binding by the *Arabidopsis* CBF1 transcription factor requires

- the PKKP/RAGRxKFXETRHP signature sequence. *Biochim Biophys Acta*, 1799 (5-6): 454-462
- Cao Y, Song F, Goodman RM, Zheng Z (2006a). Molecular characterization of four rice genes encoding ethylene-responsive transcriptional factors and their expressions in response to biotic and abiotic stress. *J Plant Physiol*, 163 (11): 1167-1178
- Cao Y, Wu Y, Zheng Z, Song F (2006b). Overexpression of the rice EREBP-like gene *OsBIERF3* enhances disease resistance and salt tolerance in transgenic tobacco. *Physiol Mol Plant Pathol*, 67 (3-5): 202-211
- Chakravarthy S, Tuori RP, D'Ascenzo MD, Fobert PR, Despres C, Martin GB (2003). The tomato transcription factor Pti4 regulates defense-related gene expression via GCC box and non-GCC box *cis* elements. *Plant Cell*, 15 (12): 3033-3050
- Champion A, Hebrard E, Parra B, Bournaud C, Marmey P, Tranchant C, Nicole M (2009). Molecular diversity and gene expression of cotton ERF transcription factors reveal that group IXa members are responsive to jasmonate, ethylene and *Xanthomonas*. *Mol Plant Pathol*, 10 (4): 471-485
- Chen L, Zhang Z, Liang H, Liu H, Du L, Xu H, Xin Z (2008). Overexpression of *TiERF1* enhances resistance to sharp eyespot in transgenic wheat. *J Exp Bot*, 59 (15): 4195-4204
- Chen X, Guo Z (2008). Tobacco OPBP1 enhances salt tolerance and disease resistance of transgenic rice. *Int J Mol Sci*, 9 (12): 2601-2613
- Cheong YH, Moon BC, Kim JK, Kim CY, Kim MC, Kim IH, Park CY, Kim JC, Park BO, Koo SC et al (2003). BWMK1, a rice mitogen-activated protein kinase, locates in the nucleus and mediates pathogenesis-related gene expression by activation of a transcription factor. *Plant Physiol*, 132 (4): 1961-1972
- De Boer K, Tilleman S, Pauwels L, Vanden Bossche R, De Sutter V, Vanderhaeghen R, Hilson P, Hamill JD, Goossens A (2011). APETALA2/ETHYLENE RESPONSE FACTOR and basic helix-loop-helix tobacco transcription factors cooperatively mediate jasmonate-elicited nicotine biosynthesis. *Plant J*, 66 (6): 1053-1065
- Dong N, Liu X, Lu Y, Du L, Xu H, Liu H, Xin Z, Zhang Z (2010). Overexpression of *TaPIEPI*, a pathogen-induced ERF gene of wheat, confers host-enhanced resistance to fungal pathogen *Bipolaris sorokiniana*. *Funct Integr Genomics*, 10 (2): 215-226
- Feys BJ, Parker JE (2000). Interplay of signaling pathways in plant disease resistance. *Trends Genet*, 16 (10): 449-455
- Fischer U, Droge-Laser W (2004). Overexpression of *NtERF5*, a new member of the tobacco ethylene response transcription factor family enhances resistance to tobacco mosaic virus. *Mol Plant-Microbe Interact*, 17 (10): 1162-1171
- Fujimoto SY, Ohta M, Usui A, Shinshi H, Ohme-Takagi M (2000). *Arabidopsis* ethylene-responsive element binding factors act as transcriptional activators or repressors of GCC box-mediated gene expression. *Plant Cell*, 12 (3): 393-404
- Fukao T, Bailey-Serres J (2008). Submergence tolerance conferred by *Sub1A* is mediated by SLR1 and SLRL1 restriction of gibberellin responses in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 105 (43): 16814-16819
- Fukao T, Xu K, Ronald PC, Bailey-Serres J (2006). A variable cluster of ethylene response factor-like genes regulates metabolic and developmental acclimation responses to submergence in rice. *Plant Cell*, 18 (8): 2021-2034
- Gao S, Zhang H, Tian Y, Li F, Zhang Z, Lu X, Chen X, Huang R (2008). Expression of *TERF1* in rice regulates expression of stress-responsive genes and enhances tolerance to drought and high-salinity. *Plant Cell Rep*, 27 (11): 1787-1795
- Gonzalez-Lamothe R, Boyle P, Dulude A, Roy V, Lezin-Doumbou C, Kaur GS, Bouarab K, Despres C, Brisson N (2008). The transcriptional activator Pti4 is required for the recruitment of a repressosome nucleated by repressor SEBF at the potato *PR-10a* gene. *Plant Cell*, 20 (11): 3136-3147
- Gu YQ, Wildermuth MC, Chakravarthy S, Loh YT, Yang C, He X, Han Y, Martin GB (2002). tomato transcription factors Pti4, Pti5, and Pti6 activate defense responses when expressed in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 14 (4): 817-831
- Gu YQ, Yang C, Thara VK, Zhou J, Martin GB (2000). *Pti4* is induced by ethylene and salicylic acid, and its product is phosphorylated by the Pto kinase. *Plant Cell*, 12 (5): 771-786
- Guo ZJ, Chen XJ, Wu XL, Ling JQ, Xu P (2004). Overexpression of the AP2/EREBP transcription factor OPBP1 enhances disease resistance and salt tolerance in tobacco. *Plant Mol Biol*, 55 (4): 607-618
- Gutterson N, Reuber TL (2004). Regulation of disease resistance pathways by AP2/ERF transcription factors. *Curr Opin Plant Biol*, 7 (4): 465-471
- Hao D, Ohme-Takagi M, Sarai A (1998). Unique mode of GCC box recognition by the DNA-binding domain of ethylene-responsive element-binding factor (ERF domain) in plant. *J Biol Chem*, 273 (41): 26857-26861
- Hattori Y, Nagai K, Furukawa S, Song XJ, Kawano R, Sakakibara H, Wu J, Matsumoto T, Yoshimura A, Kitano H et al (2009). The ethylene response factors *SNORKEL1* and *SNORKEL2* allow rice to adapt to deep water. *Nature*, 460 (7258): 1026-1030
- Hinz M, Wilson IW, Yang J, Buerstenbinder K, Llewellyn D, Dennis ES, Sauter M, Dolferus R (2010). *Arabidopsis RAP2.2*: an ethylene response transcription factor that is important for hypoxia survival. *Plant Physiol*, 153 (2): 757-772
- Huang Z, Zhang Z, Zhang X, Zhang H, Huang D, Huang R (2004). Tomato TERF1 modulates ethylene response and enhances osmotic stress tolerance by activating expression of downstream genes. *FEBS Lett*, 573 (1-3): 110-116
- Jones JDG, Dangl JL (2006). The plant immune system. *Nature*, 444 (7117): 323-329
- Jung J, Won SY, Suh SC, Kim H, Wing R, Jeong Y, Hwang I, Kim M (2007). The barley ERF-type transcription factor HvRAF confers enhanced pathogen resistance and salt tolerance in *Arabidopsis*. *Planta*, 225 (3): 575-588
- Jung KH, Seo YS, Walia H, Cao P, Fukao T, Canlas PE, Amonpant F, Bailey-Serres J, Ronald PC (2010). The submergence tolerance regulator *Sub1A* mediates stress-responsive expression of AP2/ERF transcription factors. *Plant Physiol*, 152 (3): 1674-1692
- Kazan K (2006). Negative regulation of defence and stress genes

- by EAR-motif-containing repressors. *Trends Plant Sci*, 11 (3): 109~112
- Kizis D, Lumbrales V, Pages M (2001). Role of AP2/EREBP transcription factors in gene regulation during abiotic stress. *FEBS Lett*, 498 (2~3): 187~189
- Koyama T, Okada T, Kitajima S, Ohme-Takagi M, Shinshi H, Sato F (2003). Isolation of tobacco ubiquitin-conjugating enzyme cDNA in a yeast two-hybrid system with tobacco ERF3 as bait and its characterization of specific interaction. *J Exp Bot*, 54 (385): 1175~1181
- Lee JH, Hong JP, Oh SK, Lee S, Choi D, Kim WT (2004). The ethylene-responsive factor like protein 1 (CaERFLP1) of hot pepper (*Capsicum annuum* L.) interacts *in vitro* with both GCC and DRE/CRT sequences with different binding affinities: possible biological roles of CaERFLP1 in response to pathogen infection and high salinity conditions in transgenic tobacco plants. *Plant Mol Biol*, 55 (1): 61~81
- Lee SJ, Park JH, Lee MH, Yu JH, Kim SY (2010). Isolation and functional characterization of CE1 binding proteins. *BMC Plant Biol*, 10: 277~290
- Leon-Reyes A, Du Y, Koornneef A, Proietti S, Korbes AP, Memelink J, Pieterse CM, Ritsema T (2010). Ethylene signaling renders the jasmonate response of *Arabidopsis* insensitive to future suppression by salicylic acid. *Mol Plant-Microbe Interact*, 23 (2): 187~197
- Li HY, Chye ML (2004). *Arabidopsis* acyl-CoA-binding protein ACBP2 interacts with an ethylene-responsive element-binding protein, AtEBP, via its ankyrin repeats. *Plant Mol Biol*, 54 (2): 233~243
- Licausi F, van Dongen JT, Giuntoli B, Novi G, Santaniello A, Geigenberger P, Perata P (2010). *HRE1* and *HRE2*, two hypoxia-inducible ethylene response factors, affect anaerobic responses in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 62 (2): 302~315
- Lin R, Zhao W, Meng X, Peng Y (2007). Molecular cloning and characterization of a rice gene encoding AP2/EREBP-type transcription factor and its expression in response to infection with blast fungus and abiotic stresses. *Physiol Mol Plant Pathol*, 70 (1~3): 60~68
- Liu F, VanToai T, Moy LP, Bock G, Linford LD, Quackenbush J (2005). Global transcription profiling reveals comprehensive insights into hypoxic response in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 137 (3): 1115~1129
- Liu Q, Kasuga M, Sakuma Y, Abe H, Miura S, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K (1998). Two transcription factors, DREB1 and DREB2, with an EREBP/AP2 DNA binding domain separate two cellular signal transduction pathways in drought- and low-temperature-responsive gene expression, respectively, in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 10 (8): 1391~1406
- Lorenzo O, Piqueras R, Sanchez-Serrano JJ, Solano R (2003). ETHYLENE RESPONSE FACTOR1 integrates signals from ethylene and jasmonate pathways in plant defense. *Plant Cell*, 15 (1): 165~178
- McGrath KC, Dombrecht B, Manners JM, Schenk PM, Edgar CI, Maclean DJ, Scheible WR, Udvardi MK, Kazan K (2005). 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. *Plant Physiol*, 139 (2): 949~959
- Middleton PH, Jakab J, Penmetsa RV, Starker CG, Doll J, Kalo P, Prabhu R, Marsh JF, Mitra RM, Kereszt A et al (2007). An ERF transcription factor in *Medicago truncatula* that is essential for Nod factor signal transduction. *Plant Cell*, 19 (4): 1221~1234
- Nakano T, Suzuki K, Fujimura T, Shinshi H (2006). Genome-wide analysis of the ERF gene family in *Arabidopsis* and rice. *Plant Physiol*, 140 (2): 411~432
- Ohme-Takagi M, Shinshi H (1995). Ethylene-inducible DNA binding proteins that interact with an ethylene-responsive element. *Plant Cell*, 7 (2): 173~182
- Omate-Sanchez L, Anderson JP, Young J, Singh KB (2007). AtERF14, a member of the ERF family of transcription factors, plays a nonredundant role in plant defense. *Plant Physiol*, 143 (1): 400~409
- Pan IC, Li CW, Su RC, Cheng CP, Lin CS, Chan MT (2010). Ectopic expression of an EAR motif deletion mutant of *SlERF3* enhances tolerance to salt stress and *Ralstonia solanacearum* in tomato. *Planta*, 232 (5): 1075~1086
- Papdi C, Abraham E, Joseph MP, Popescu C, Koncz C, Szabados L (2008). Functional identification of *Arabidopsis* stress regulatory genes using the controlled cDNA overexpression system. *Plant Physiol*, 147 (2): 528~542
- Park JM, Park CJ, Lee SB, Ham BK, Shin R, Paek KH (2001). Overexpression of the tobacco *Tsi1* gene encoding an EREBP/AP2-type transcription factor enhances resistance against pathogen attack and osmotic stress in tobacco. *Plant Cell*, 13 (5): 1035~1046
- Pre M, Atallah M, Champion A, De Vos M, Pieterse CM, Memelink J (2008). The AP2/ERF domain transcription factor ORA59 integrates jasmonic acid and ethylene signals in plant defense. *Plant Physiol*, 147 (3): 1347~1357
- Qin J, Zuo K, Zhao J, Ling H, Cao Y, Qiu C, Li F, Sun X, Tang K (2006). Overexpression of *Gberf* confers alteration of ethylene-responsive gene expression and enhanced resistance to *Pseudomonas syringae* in transgenic tobacco. *J Biosci*, 31 (2): 255~263
- Quan R, Hu S, Zhang Z, Zhang H, Huang R (2010). Overexpression of an ERF transcription factor *TSRF1* improves rice drought tolerance. *Plant Biotechnol J*, 8 (4): 476~488
- Riechmann JL, Heard J, Martin G, Reuber L, Jiang C, Keddie J, Adam L, Pineda O, Ratcliffe OJ, Samaha RR et al (2000). *Arabidopsis* transcription factors: genome-wide comparative analysis among eukaryotes. *Science*, 290: 2105~2110
- Sakuma Y, Liu Q, Dubouzet JG, Abe H, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (2002). DNA-binding specificity of the ERF/AP2 domain of *Arabidopsis* DREBs, transcription factors involved in dehydration- and cold-inducible gene expression. *Biochem Biophys Res Commun*, 290 (3): 998~1009
- Sasaki K, Mitsuhashi I, Seo S, Ito H, Matsui H, Ohashi Y (2007). Two novel AP2/ERF domain proteins interact with *cis*-element VWRE for wound-induced expression of the tobacco *tpoxN1*

- gene. *Plant J*, 50 (6): 1079~1092
- Solano R, Stepanova A, Chao Q, Ecker JR (1998). Nuclear events in ethylene signaling: a transcriptional cascade mediated by ETHYLENEINSENSITIVE3 and ETHYLENE-RESPONSE-FACTOR1. *Genes Dev*, 12 (23): 3703~3714
- Song CP, Agarwal M, Ohta M, Guo Y, Halfter U, Wang P, Zhu JK (2005). Role of an *Arabidopsis* AP2/EREBP-type transcriptional repressor in abscisic acid and drought stress responses. *Plant Cell*, 17 (8): 2384~2396
- Song CP, Galbraith DW (2006). AtSAP18, an orthologue of human SAP18, is involved in the regulation of salt stress and mediates transcriptional repression in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 60 (2): 241~257
- Thara VK, Tang X, Gu YQ, Martin GB, Zhou JM (1999). *Pseudomonas syringae* pv *tomato* induces the expression of tomato EREBP-like genes *Pti4* and *Pti5* independent of ethylene, salicylate and jasmonate. *Plant J*, 20 (4): 475~483
- Tian Y, Zhang H, Pan X, Chen X, Zhang Z, Lu X, Huang R (2011). Overexpression of ethylene response factor TERF2 confers cold tolerance in rice seedlings. *Transgenic Res*, 20 (4): 857~866
- Tournier B, Sanchez-Ballesta MT, Jones B, Pesquet E, Regad F, Latche A, Pech JC, Bouzayen M (2003). New members of the tomato ERF family show specific expression pattern and diverse DNA-binding capacity to the GCC box element. *FEBS Lett*, 550 (1~3): 149~154
- Wang H, Huang Z, Chen Q, Zhang Z, Zhang H, Wu Y, Huang D, Huang R (2004). Ectopic overexpression of tomato *JERF3* in tobacco activates downstream gene expression and enhances salt tolerance. *Plant Mol Biol*, 55 (2): 183~192
- Wang S, Yang S, Yin Y, Xi J, Li S, Hao D (2009). Molecular dynamics simulations reveal the disparity in specific recognition of GCC-box by AtERFs transcription factors super family in *Arabidopsis*. *J Mol Recognit*, 22 (6): 474~479
- Wu L, Chen X, Ren H, Zhang Z, Zhang H, Wang J, Wang XC, Huang R (2007). ERF protein JERF1 that transcriptionally modulates the expression of abscisic acid biosynthesis-related gene enhances the tolerance under salinity and cold in tobacco. *Planta*, 226 (4): 815~825
- Wu L, Zhang Z, Zhang H, Wang XC, Huang R (2008). Transcriptional modulation of ethylene response factor protein JERF3 in the oxidative stress response enhances tolerance of tobacco seedlings to salt, drought, and freezing. *Plant Physiol*, 148 (4): 1953~1963
- Xu K, Xu X, Fukao T, Canlas P, Maghirang-Rodriguez R, Heuer S, Ismail AM, Bailey-Serres J, Ronald PC, Mackill DJ (2006). *Sub1A* is an ethylene-response-factor-like gene that confers submergence tolerance to rice. *Nature*, 442 (7103): 705~708
- Xu ZS, Xia LQ, Chen M, Cheng XG, Zhang RY, Li LC, Zhao YX, Lu Y, Ni ZY, Liu L et al (2007). Isolation and molecular characterization of the *Triticum aestivum* L. ethylene-responsive factor 1 (*TaERF1*) that increases multiple stress tolerance. *Plant Mol Biol*, 65 (6): 719~732
- Yang CY, Hsu FC, Li JP, Wang NN, Shih MC (2011). The AP2/ERF transcription factor AtERF73/HRE1 modulates ethylene responses during hypoxia in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 156 (1): 202~212
- Zarei A, Korbes AP, Younessi P, Montiel G, Champion A, Memelink J (2011). Two GCC boxes and AP2/ERF-domain transcription factor ORA59 in jasmonate/ethylene-mediated activation of the *PDF1.2* promoter in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 75 (4~5): 321~331
- Zhang G, Chen M, Li L, Xu Z, Chen X, Guo J, Ma Y (2009a). Overexpression of the soybean *GmERF3* gene, an AP2/ERF type transcription factor for increased tolerances to salt, drought, and diseases in transgenic tobacco. *J Exp Bot*, 60 (13): 3781~3796
- Zhang H, Huang Z, Xie B, Chen Q, Tian X, Zhang X, Lu X, Huang D, Huang R (2004a). The ethylene-, jasmonate-, abscisic acid- and NaCl-responsive tomato transcription factor JERF1 modulates expression of GCC box-containing genes and salt tolerance in tobacco. *Planta*, 220 (2): 262~270
- Zhang H, Liu W, Wan L, Li F, Dai L, Li D, Zhang Z, Huang R (2010). Functional analyses of ethylene response factor JERF3 with the aim of improving tolerance to drought and osmotic stress in transgenic rice. *Transgenic Res*, 19 (5): 809~818
- Zhang H, Zhang D, Chen J, Yang Y, Huang Z, Huang D, Wang XC, Huang R (2004b). Tomato stress-responsive factor TSRF1 interacts with ethylene responsive element GCC box and regulates pathogen resistance to *Ralstonia solanacearum*. *Plant Mol Biol*, 55 (6): 825~834
- Zhang X, Zhang Z, Chen J, Chen Q, Wang XC, Huang R (2005). Expressing *TERF1* in tobacco enhances drought tolerance and abscisic acid sensitivity during seedling development. *Planta*, 222 (3): 494~501
- Zhang Z, Huang R (2010). Enhanced tolerance to freezing in tobacco and tomato overexpressing transcription factor *TERF2/LeERF2* is modulated by ethylene biosynthesis. *Plant Mol Biol*, 73 (3): 241~249
- Zhang Z, Zhang H, Quan R, Wang XC, Huang R (2009b). Transcriptional regulation of the ethylene response factor LeERF2 in the expression of ethylene biosynthesis genes controls ethylene production in tomato and tobacco. *Plant Physiol*, 150 (1): 365~377
- Zhou J, Zhang H, Yang Y, Zhang Z, Hu X, Chen J, Wang XC, Huang R (2008). Abscisic acid regulates TSRF1-mediated resistance to *Ralstonia solanacearum* by modifying the expression of GCC box-containing genes in tobacco. *J Exp Bot*, 59 (3): 645~652
- Zhu Q, Zhang J, Gao X, Tong J, Xiao L, Li W, Zhang H (2010). The *Arabidopsis* AP2/ERF transcription factor *RAP2.6* participates in ABA, salt and osmotic stress responses. *Gene*, 457 (1~2): 1~12
- Zhu Y, Cai XL, Wang ZY, Hong MM (2003). An interaction between a MYC protein and an EREBP protein is involved in transcriptional regulation of the rice *Wx* gene. *J Biol Chem*, 278 (48): 47803~47811
- Zuo KJ, Qin J, Zhao JY, Ling H, Zhang LD, Cao YF, Tang KX (2007). Over-expression *GbERF2* transcription factor in tobacco enhances brown spots disease resistance by activating expression of downstream genes. *Gene*, 391 (1~2): 80~90