

植物转录因子 AP2/ERF 家族蛋白结构和功能的研究进展

悦曼芳^{1, 2} 张春¹ 吴忠义¹

(1. 北京市农林科学院生物技术研究所, 北京 100097; 2. 长江大学农学院, 荆州 434025)

摘要: AP2/ERF (APETALA2/ethylene responsive factor) 转录因子家族均含有 1-2 个由 60 个左右的氨基酸所构成的 AP2/ERF 结构域。按照 AP2/ERF 结构域的个数以及是否含有其他结构域, 将其分为 AP2 (APETALA2)、乙烯响应因子 (ERF)、脱水响应元件结合蛋白 (DREB)、RAV 和 Soloist 五个亚家族。该家族在植物生长发育以及响应生物胁迫和非生物胁迫等方面起重要作用。概括了 AP2/ERF 转录因子的结构功能特点, 以及近年来 AP2/ERF 家族蛋白参与植物生长发育以及对逆境响应等方面的进展, 为该家族转录因子今后的研究提供帮助。

关键词: AP2/ERF; 转录因子; 激素; 生长发育; 逆境胁迫

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2022-0432

Research Progress in the Structural and Functional Analysis of Plant Transcription Factor AP2/ERF Protein Family

YUE Man-fang^{1, 2} ZHANG Chun¹ WU Zhong-yi¹

(1. Institute of Biotechnology, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097; 2. College of Agriculture, Yangtze University, Jingzhou 434025)

Abstract: The AP2/ERF transcription factor family contains 1-2 AP2/ERF domain (s) consisting of about 60 amino acids. It is divided into 5 subfamilies: AP2 (APETALA2), ethylene response factor (ERF), dehydration response element-binding protein (DREB), RAV, and Soloist, according to the number of AP2/ERF domains and whether they contain other domains. The family plays an important role in plant growth and development, and in response to biotic and abiotic stress. This paper briefly summarizes the structural function characteristics of AP2/ERF transcription factors and the research progress of AP2/ERF family proteins in plant growth and development and response to adversity in recent years. It is expected to help with future research on such transcription factors.

Key words: AP2/ERF; transcription factor; hormone; growth and development; adversity stress

转录因子又称为反式作用因子, 是能够与真核基因启动子区域中顺式作用元件发生特异性结合的蛋白质分子, 转录因子和下游靶基因顺式作用元件相互作用, 进而调控靶基因的表达^[1], 对植物生长发育以及响应胁迫具有重要作用。植物中越来越多

的转录因子被鉴定出来, 例如 MYB、NAC、bHLH 和 AP2/ERF 等。AP2/ERF 家族是植物界中最大的转录因子家族之一, 曾经被认为是植物所特有的一类转录因子, 但后来在蓝藻、线虫和病毒中也发现了具有 AP2 结构域的蛋白^[2]。该家族与植物生长发育、

收稿日期: 2022-05-23

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32001430), 北京市农林科学院科技创新能力建设专项 (KJ CX20200407, KJ CX20200205)

作者简介: 悦曼芳, 女, 硕士研究生, 研究方向: 作物逆境生理; E-mail: 2278874241@qq.com

通讯作者: 张春, 男, 博士, 副研究员, 研究方向: 玉米分子生物学; E-mail: spring2007318@163.com;

吴忠义, 男, 博士, 研究员, 研究方向: 玉米分子生物学; E-mail: zwu22@126.com

生物与非生物胁迫应答以及生物合成等过程密切相关^[3]。AP2/ERF 家族已在多种植物中进行了研究。Jofuku 等^[4]于 1994 年首次从模式植物拟南芥中分离出 APETALA2 (AP2) 转录因子, 该转录因子参与调控拟南芥花和种子的发育。随后 Ohme-Takagi 等^[5]于 1995 年从烟草中得到第一个 EREBPs (ERF) 转录因子, 该转录因子具有 GCC-box 特异性结合活性。Kagaya 等^[6]于 1999 年首次报道了拟南芥中的 RAV 亚家族成员 RAV1 和 RAV2, 该亚家族包含一个 B3-like 结构域和一个 AP2 DNA 结合结构域。目前, 已从多种植物中鉴定出 AP2/ERF 转录因子, 如玉米 (*Zea mays* L.)、水稻 (*Oryza sativa* L.) 和小麦 (*Triticum aestivum* L.) 等作物。本文主要对 AP2/ERF 家族的结构特点、分布、调控植物生长发育、响应胁迫以及生物合成等方面的研究进展进行论述, 以期对今后该类家族转录因子研究有所帮助。

1 AP2/ERF 转录因子的结构特征和分类

转录因子一般由 DNA 结合域 (DNA-binding-domain, DBD)、转录调控域 (transcription-regulation-domain, TRD)、寡聚化位点 (oligomerization site, OS) 和核定位信号区 (nuclear localization signal, NLS) 等功能域组成^[7]。AP2/ERF 转录因子均含有 AP2/ERF 结构域, 该结构域含有 2 段保守的氨基酸序列, 分别命名为 YRG 元件和 RAYD 元件。YRG 元件由 19–22 个氨基酸碱性和亲水区域组成, 并包含保守的 YRG 氨基酸基序, 对识别各类顺式作用元件非常重要。RAYD 元件长度为 42–43 个氨基酸, 包含 1 个高度保守的 18 个氨基酸核心区域, 该区域可形成双亲性 α - 双螺旋, 可能参与介导蛋白质相互作用。在 RAYD 元件中, 第 40 位甘氨酸残基是保守的, 对该蛋白质结构和功能有很大作用^[8]。

根据 AP2/ERF 结构域的数量以及是否含有其他结构域, 将其分为 AP2、乙烯响应因子 (ERF)、脱水响应元件结合蛋白 (DREB)、RAV 和 Soloist 五个亚家族 (图 1)^[9–10]。其中, AP2 亚家族含有 2 个重复的 AP2/ERF 结构域; ERF 和 DREB 亚家族均只含有 1 个 AP2/ERF 结构域; RAV 家族除了含有 1 个 AP2/ERF 结构域以外, 还有 1 个 B3 结构域; Soloist 家族也含有 1 个 AP2/ERF 结构域, 但其结构与其

他亚家族有很大的差别, 且核苷酸序列在多数植物中高度保守^[11–12]。所有的 AP2/ERF 结构域序列都含有 1 个 α - 螺旋和 3 个 β - 折叠区域^[13]。AP2 亚家族由于 2 个 AP2 结构域的氨基酸序列和核定位序列的差异, 可以再被细分为 AP2 和 ANT 组^[14]。Nole-Wilson 等^[15]提出, ANT 第一个结构域与 5' 端的 gCAC (A/G) 结合, 而第二个结构域则是与偏 3' 端的 cCC(a/g)A 结合。AP2 家族成员主要参与植物开花、侧根形成等过程的调控。在之前研究中, ERF 与 DREB 亚家族统称为 ERF 亚家族, 后来根据 ERF 转录因子结合的顺式作用元件, 将它们分为 ERF 亚家族和 CBF/DREB 亚家族^[16]。其中, ERF 亚家族可以与乙烯响应元件 GCC-box 结合, 参与调控乙烯应答和非生物胁迫响应^[17]。CBF/DREB 亚家族可以与干旱、低温响应元件 DRE/CRT 结合, 进而诱导相关基因的表达, 对植物应对非生物胁迫有很大的帮助^[18–19]。另外 ERF 亚家族和 CBF/DREB 亚家族的主要区别是其 AP2/ERF 结构域中第 14 位和第 19 位氨基酸残基不同。ERF 亚家族第 14 位和第 19 位分别是丙氨酸和天冬氨酸, 而 DREB 第 14 位和第 19 位氨基酸分别是缬氨酸和谷氨酸^[16]。正是这两个氨基酸残基的差异决定这类转录因子与不同的顺式作用元件的特异结合^[20]。RAV 家族中的 AP2/ERF 结构域位于 N 端, 可以结合 GCC-box 元件, B3 结构域位于 C 端, 可以特异结合 CACCTG 序列^[21–22]。

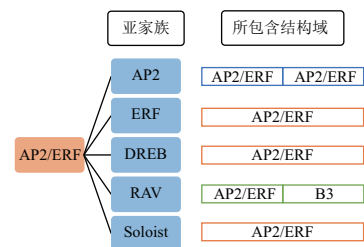


图 1 AP2/ERF 蛋白家族分类及结构特征

Fig. 1 AP2/ERF protein family classification and structural characteristics

2 AP2/ERF 家族蛋白在植物中的分布

AP2/ERF 家族蛋白在植物中的分布非常广泛。2002 年, Sakuma^[23]等在拟南芥中鉴定出 145 个 AP2/ERF 转录因子。Nakano 等^[24]于 2006 年通过对

拟南芥进行全基因组分析，鉴定出 147 个 AP2/ERF 转录因子，其中，AP2 亚家族基因 18 个，DREB 与 ERF 亚家族基因 122 个，RAV 家族基因 6 个。Zhang 等^[25]于 2022 年通过全基因组鉴定，鉴定出 214 个 AP2/ERF 转录因子，其中，AP2 亚家族基因有 44 个，ERF 亚家族基因有 105 个，DREB 亚家族基因有 61 个，RAV 亚家族基因有 4 个，并通过表达谱分析揭示了其在非生物胁迫耐受性中的重要作用。Rashid 等^[26]于 2012 年通过对水稻进行全基因组分析，鉴定出水稻中 AP2/ERF 基因共 170 个，其中，AP2 亚家族基因有 23 个，DREB 与 ERF 亚家族基因共 141 个，RAV 家族基因 4 个。Zhao 等^[27]于 2019 年通过对小麦进行全基因组分析，鉴定出 565 个 AP2/ERF 转录因子，其中，62 个为 AP2 亚家族基因。此外，在一些其他植物中，如大豆（*Glycine max* (Linn.) Merr.)^[28]、胡萝卜（*Daucus carota* L. var. sativa Hoffm.）^[29]、甘蓝（*Brassica oleracea*）^[30]、菠萝（*Ananas comosus* L. Merr）^[31]、烟草（*Nicotiana tabacum* L.）^[32]、玫瑰（*Rosa rugosa*）^[33]、油菜（*Brassica napus* L.）^[34]、毛果杨（*Populus trichocarpa*）^[35]、谷子（*Setaria italica* L.）^[36]、辣椒（*Capsicum annuum* L.）^[37]、甜橙（*Citrus sinensis*）^[38]、雷蒙德氏棉（*G. raimondii* (D5) cotton）^[39]、茄子（*Solanum melongena* L.）^[40]、莲花（*Nelumbo nucifera* Gaertn.）^[41]、柳树（*Salix matsudana*）^[42]和油棕（*Elaeis guineensis* Jacq.）^[43]，分别鉴定出 148、267、226、97、375、135、531、200、171、175、108、269、178、121、364 和 172 个 AP2/ERF 转录因子（表 1）。

3 AP2/ERF 家族参与植物生长发育中的作用

3.1 AP2/ERF在植物根系生长发育中的作用

CRL5 编码一个大的 AP2/ERF 转录因子家族蛋白，其在 AUX/IAA 和 ARF 介导的生长素信号通路下游发挥作用，通过抑制细胞分裂素信号传导的 type-A 型反应调节因子 OsRR1 而作为冠根形成的正向调节因子^[44]。WOX11 是生长素和细胞分裂素信号的整合者，是冠根发育的关键调节因子，AP2/ERF 家族转录因子成员 OsERF3，可以直接结合 WOX11 调控水稻冠根的伸长，并能直接与细胞分裂素应答基因蛋白 OsRR2 结合，正向调控 OsRR2

表 1 植物 AP2/ERF 转录因子的分布

Table 1 Distribution of plant AP2/ERF transcription factor

物种 Species	AP2	ERF	DREB	RAV	Soloist	总计 Total
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	18	65	57	6	1	147 ^[24]
玉米 <i>Zea mays</i>	44	105	61	4	0	214 ^[25]
水稻 <i>Oryza sativa</i>	23	118	23	4	2	170 ^[26]
大豆 <i>G. max</i>	26	84	36	2	0	148 ^[28]
胡萝卜 <i>D. carota</i>	39	144	71	10	3	267 ^[29]
甘蓝 <i>B. oleracea</i>	32	88	91	13	2	226 ^[30]
菠萝 <i>A. omosus</i>	24	48	22	2	1	97 ^[31]
烟草 <i>N. tabacum</i>	29	341		5	0	375 ^[32]
玫瑰 <i>R. rugosa</i>	17	68	44	0	6	135 ^[33]
油菜 <i>B. napus</i>	58	250	194	26	3	531 ^[34]
毛果杨 <i>P. trichocarpa</i>	26	91	77	5	1	200 ^[35]
谷子 <i>S. italica</i>	28	90	48	5	0	171 ^[36]
辣椒 <i>C. annuum</i>	29	144		1	1	175 ^[37]
甜橙 <i>C. sinensis</i>	13	91		4		108 ^[38]
雷蒙德氏棉 <i>G. raimondii</i>	32	142	80	11	4	269 ^[39]
茄子 <i>S. melongena</i>	21	49	104	3	1	178 ^[40]
莲花 <i>N. nucifera</i>	18	55	42	5	1	121 ^[41]
柳树 <i>S. matsudana</i>	55	166	135	6	2	364 ^[42]
油棕 <i>E. guineensis</i>	34	131		5	2	172 ^[43]

的表达，控制冠状根的发生^[45]。在干旱条件下，过表达 OsERF71 改变了水稻根的结构，包括更大的通气组织和径向根生长，此外，OsAP2/ERF-40 促进水稻不定根发育^[46-47]。杨树 PtaERF003 对不定根和侧根增殖都有积极作用^[48]。菊花（*Chrysanthemum morifolium*）AP2/ERF 转录因子基因 CmERF053 在调节植物的枝条、侧根和干旱胁迫中起着关键作用。与野生型相比，CmERF053 在转基因拟南芥的侧根器官中表现出具有更多的分枝和侧根，并且该基因增强了转基因拟南芥的耐旱性^[49]。年龄和创伤是再生的 2 个主要决定因素，有研究表明，创伤可以快速诱导 ABSCISIC ACID REPRESSOR1 和 ERF109 充当创伤信号的代理，以诱导生长素生物合成的中枢^[50]。JcERF035 的表达受磷饥饿胁迫的调节，在缺磷条件下，该基因在根和叶组织中均下调。在低磷胁迫下，JcERF035 的下调可能有助于调节植物

根系结构^[51]。拟南芥 *ERF109* 在侧根形成过程中介导茉莉酸和生长素生物合成之间的相互作用^[52]。拟南芥 *ERF13* 抑制 *KCS16* 的表达, *KCS16* 编码一种参与超长脂肪酸 (VLCFAs) 生物合成的脂肪酸延伸酶, 过表达 *KCS16* 和外源施加 VLCFAs 弥补了 *ERF* 过表达株系中侧根出现的缺陷。这表明 *ERF13* 在侧根发育中具有负调控作用^[53]。生长素调节的 AP2/EREBP 基因 *PUCHI* 是拟南芥早期侧根原基形态发生所必需的, *PUCHI* 在生长素信号传导的下游发挥作用, 并且该基因通过影响原基发育早期的细胞分裂模式进而参与侧根形态发生^[54]。拟南芥 AP2/ERF 转录因子基因 *ERF II-1* 和 *ERF II-2* 参与植物侧根生长发育, 过表达 *ERF II-1* 和 *ERF II-2* 会使侧根的萌发密度显著减少^[55]。异源表达 *IbRAP2.4* 显著促进拟南芥侧根的形成, 但抑制转基因甘薯贮藏根的形成^[56]。

3.2 AP2/ERF在植物其他器官生长发育中的作用

拟南芥 AP2 基因决定拟南芥花被器官的特性^[57]。Zhang 等^[58]报道一个新的油菜雌蕊状花突变体 (SCM 突变体) 花的 4 个萼片被合并成一个心皮, 包裹着一些异常的雄蕊和雌蕊, 与拟南芥 *APETALA2* 基因同源的油菜 *BrAP2a* 与 *BrAP2b* 修复了拟南芥 *ap2-5* 突变体的花冠缺陷表型, 在萼片修饰中起着关键作用。此外, 利用 CRISPR/Cas9 介导的基因组编辑系统对油菜相应的 *BnAP2* 进行敲除, 获得类似 SCM 的表型。结果表明, *BrAP2* 在花冠修饰中起关键作用。*PeERF1* 只在蝴蝶兰 (*Phalaenopsis equestris*) 花朵开放时的第 5 阶段表达, 这与蝴蝶兰唇瓣角质层增厚和纳米脊状突起的形成相吻合, 在蝴蝶兰的唇瓣表皮发育过程中, *PeERF1* 对纳米脊的形成起着重要的作用^[59]。过表达 AP2/ERF 家族转录因子基因 *OsRPH1* 导致水稻株高、节间和叶鞘长度降低, 以及其他异常性状, 该转录因子通过调控水稻赤霉素代谢基因的表达负调控株高和活性赤霉素含量^[60]。另外, *OsRPH2* 通过赤霉素合成代谢相关基因的转录调控, 降低水稻内源赤霉素含量 (尤其是活性 GA4), 从而负调控水稻株高, 导致矮化^[61]。拟南芥 AP2/ERF 转录因子基因 *BOLITA*, 通过调控细胞大小和数量参与调节拟南芥叶片大小^[62]。玉

米 AP2 基因 *sid1* 和 *ids1* 可以调控花序分生组织的起始和控制小穗分生组织确定性^[63]。乙烯是豆科植物体细胞胚胎发生所必需的, *ERF* 亚家族的转录因子基因 *MtSERF1* 被乙烯诱导, 并在胚性愈伤组织中表达。干扰该基因的表达抑制了植物胚胎发生, 表明该基因是蒺藜苜蓿体细胞胚胎发生所必需的^[64]。敲除 *CmERF12* 显著促进胚胎发育, 提高杂交结实率。此外, *CmERF12* 直接与影响花发育和胚胎发生的 *CmSUF4* 相互作用, 并显著降低其激活靶基因 *CmEC1* 的能力, 表明 *CmERF12* 负调控菊花胚胎发育^[65]。RAV 亚家族转录因子基因 *TEM1* 可以与成花素基因 (Flowering locus T, *FT*) 5' 端非翻译区位点结合, 抑制植物开花^[66]。*PpIAA1* 和 *PpERF4* 通过整合生长素和乙烯信号形成正反馈环路调节桃果实成熟^[67]。番茄 (*Lycopersicon esculentum*) 转录因子基因 *LeERF2* 被乙烯诱导, 促进番茄果实成熟, 而且 *LeERF2* 还能调控异源表达烟草中乙烯的产生^[68]。早在 2004 年就有研究表明, AP2 对控制种子质量有显著作用, AP2 基因突变的功能丧失增加了拟南芥种子质量^[69], 已有研究表明莴苣 *LsAP2* 参与调节莴苣种子形状, 与野生型相比, *LsAP2* 突变体植株的种子更长、更窄, 并且在种子顶部形成一个延伸的尖端^[70]。*euAP2* 最初有助于孢子和孢子囊的发育, 随后被募集用于胚珠、果实和花器官的发育^[71]。*DgERF056* 属于 *ERF* 亚家族, 在花组织中表达量较高, 可能参与鸭茅的开花和发育过程^[72]。AP2 转录因子还与花芽分化有关^[73]。因此, AP2/ERF 转录因子在植物发育过程中发挥巨大的作用 (表 2)。

4 AP2/ERF 家族响应逆境胁迫的作用

4.1 AP2/ERF家族在生物胁迫中的作用

OsBIERF3 抗真菌和细菌病害的免疫具有积极作用, *OsBIERF3* 过表达植物表现出对稻瘟病菌和水稻细菌性条斑病菌的抗性增加, 而 *OsBIERF3* 抑制植物表现出对稻瘟病菌和水稻细菌性条斑病菌的抗性降低^[74]。过表达玉米转录因子基因 *ZmERF105* 可以提高玉米对大斑病菌的抗性, 而 *ZmERF105* 的突变系增加了对大斑病菌的敏感性。过表达 *ZmERF105* 株系在感染大斑病菌前后的超氧化物歧化酶和过氧化物酶活性均高于野生型玉米品系。这些均表明

表 2 参与生长发育的 AP2/ERF 转录因子

Table 2 AP2/ERF transcription factor participating in growth and development			
物种 Species	基因 Gene	功能 Function	参考文献 Reference
水稻 <i>O. sativa</i>	<i>CRL5</i>	参与水稻冠根的形成 Participate in the formation of rice crown roots	[44]
水稻 <i>O. sativa</i>	<i>OsERF3</i>	调控水稻冠根的伸长 Regulate the extension of rice crown roots	[45]
水稻 <i>O. sativa</i>	<i>OsERF71</i>	改变根的结构 Change the structure of the root	[46]
水稻 <i>O. sativa</i>	<i>OsAP2/ERF-40</i>	促进水稻不定根发育 Promote the development of rice adventitious root	[47]
杨树 <i>Populus</i>	<i>PtaERF003</i>	正调控不定根和侧根增殖 Positive regulation of adventitieu roots and side root proliferation	[48]
菊花 <i>C. morifolium</i>	<i>CmERF053</i>	调节植物枝条和侧根 Adjust plant branches and side roots	[49]
拟南芥 <i>A. thaliana</i>	<i>ERF13</i>	调节侧根发育 Adjust the lateral root development	[53]
拟南芥 <i>A. thaliana</i>	<i>ERF II-1/ERF II-2</i>	调节侧根发育 Adjust the lateral root development	[55]
拟南芥 <i>A. thaliana</i>	<i>BrAP2</i>	参与萼片修饰 Participate in sepal modification	[58]
蝴蝶兰 <i>P. equestris</i>	<i>PeERF1</i>	唇瓣表皮发育 Nanoridge development on lip epidermis	[59]
水稻 <i>O. sativa</i>	<i>OsRPH1</i>	负调控株高 Negative regulatory strain height	[60]
水稻 <i>O. sativa</i>	<i>OsRPH2</i>	负调控株高 Negative regulatory strain height	[61]
拟南芥 <i>A. thaliana</i>	<i>BOLITA</i>	调节叶片大小 Adjust the sizes of the leaves	[62]
玉米 <i>Z. Mays</i>	<i>sid1/ids1</i>	调控花序分生与小穗分生组织 Regulating inflorescence and spikelet meristem	[63]
菊花 <i>C. morifolium</i>	<i>CmERF12</i>	负调控菊花胚胎发育 Negative regulation of chrysanthemum embryonic development	[65]
番茄 <i>L. esculentum</i>	<i>LeERF2</i>	促进果实成熟 Promote fruit ripening	[68]
莴苣 <i>Lactuca sativa</i>	<i>LsAP2</i>	调节莴苣种子形状 Adjust the shape of lettuce seeds	[70]
鸭茅 <i>Dactylis glomerata</i>	<i>DgERF056</i>	调控鸭茅的开花和发育 Regulating the flowering and development of orchard grass	[72]

ZmERF105 正向调节玉米对大斑病菌的抗性^[75]。小麦转录因子基因 *TaAP2-15* 的沉默增加了小麦条锈菌的易感性，同时促进了病原体的生长^[76]。甘蓝 AP2/ERF 转录因子通过植物防御途径的错误调节促进了植物对黄单胞菌的易感性^[77]。对月季（*Rosa chinensis*）AP2/ERF 进行全基因分析与基因表达分析发现，有 23 个 RCERF 基因被真菌灰霉菌诱导，其中，*RcERF099* 参与调控玫瑰花瓣对灰霉病的抗性^[78]。*ZmEREB58* 可以调控玉米萜类合成酶基因 *TPS10* 的表达，进而增强玉米的抗性^[79]。拟南芥

AT4g13040 是 AP2/ERF 家族中的一个独特的成员，在病原菌、外源水杨酸（SA）以及在能够激活 SA 信号的突变体中上调，并且该基因在拟南芥 PAD4 下游发挥作用，能够促进病原菌诱导的 SA 积累，是水杨酸积累和对细菌病原体基础防御的正调控因子，作用于 SA 积累的上游^[80]。AP2/ERF 家族转录因子 *APD1* 功能是光介导的针对细菌病原体的防御和系统获得性抗性所必需的，该基因正向调节 SA 的生物合成和对致病细菌的防御^[81]。因此，AP2/ERF 转录因子在植物应对生物胁迫方面发挥重要作用（表 3）。

表 3 参与生物胁迫的 AP2/ERF 转录因子

Table 3 AP2/ERF transcription factors involved in biological stress			
物种 Species	基因 Gene	功能 Function	参考文献 Reference
水稻 <i>O. sativa</i>	<i>OsBIERF3</i>	正调控水稻对真菌和细菌的抗性 Positive regulation of rice resistance to fungi and bacteria	[74]
玉米 <i>Z. Mays</i>	<i>ZmERF105</i>	正调控玉米对大斑病菌的抗性 Positive regulation of maize resistance to leaf spot pathogen	[75]
小麦 <i>T. aestivum</i>	<i>TaAP2-15</i>	负调控小麦对条锈菌的抗性 Negative regulation of wheat resistance to stripe rust	[76]
月季 <i>R.chinensis</i>	<i>RcERF099</i>	正调控月季对葡萄孢菌的抗性 Positive regulation of rose resistance to Botrytis	[78]
玉米 <i>Z. Mays</i>	<i>ZmEREB58</i>	正调控玉米抗虫性 Positive regulation of maize resistance to insect	[79]
拟南芥 <i>A. thaliana</i>	<i>AT4g13040</i>	正调控拟南芥对细菌病原体的抗性 Positive regulation of Arabidopsis resistance to bacterial pathogens	[80]

4.2 AP2/ERF家族在非生物胁迫中的作用

非生物胁迫会改变植物激素的产生和分布, 进而通过激素信号成分和 AP2/ERF 家族应对胁迫反应 (图 2) [82]。AP2/ERF 转录因子在各种非生物胁迫中均发挥重要作用。

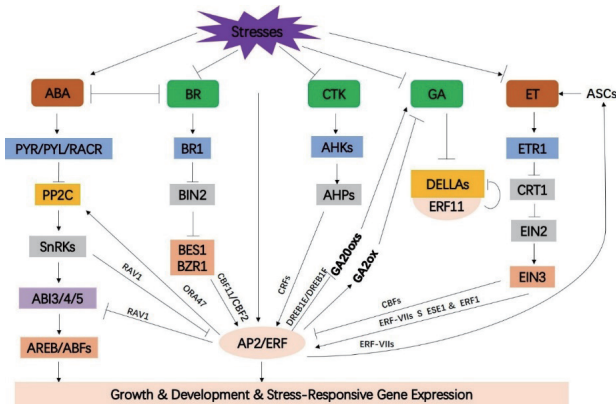


图 2 AP2/ERFs 在激素途径中的作用

Fig. 2 Role of AP2/ERFS in hormone pathway

4.2.1 AP2/ERF 家族在抵抗水分胁迫中的作用 水分胁迫会严重限制植物生长, 影响植物产量。AP2/ERF 家族转录因子应对水分胁迫时具有多种调节方式, 但主要通过激素调节, 如 *ZmEREB180* 可以被乙烯诱导表达, 通过增强不定根 (ARs) 的形成和调节抗氧化剂的水平提高长期淹水胁迫玉米的存活率 [83]。Submergence-1 (Sub1) 是影响水稻耐淹水能力的一个主要数量性状位点, 包含 2 个或 3 个 ERF-like 基因, 其转录物受淹水胁迫调节。水稻耐淹性是由 *Sub1A* 的特定等位基因变异体赋予的, 该变异体抑制乙烯产生和 GA 响应 [84]。在深水条件下, 乙烯在植物中积累并诱导 *SNORKEL1* 和 *SNORKEL2* 表达, 通过赤霉素引发显著的水稻节间伸长去应对水淹 [85]。*OeAP2-101*、*OeAP2-28*、*OeAP2-42* 受水胁迫诱导显著上调, 推测这些基因对水分胁迫具有重要作用 [86]。异源表达中间锦鸡儿 (*Caragana intermedia*) 基因 *CiDREB3* 改变转基因拟南芥的形态, 并提高转基因拟南芥在幼苗发育期间的耐旱性 [87]。油菜素类固醇信号负调控拟南芥 AP2/ERF 转录因子基因 *TINY*, 通过激活干旱反应基因和促进脱落酸介导的气孔关闭正调控干旱反应 [88]。*OsERF83* 可以调

控干旱相应基因表达, 过表达 *OsERF83* 显著提高水稻的耐旱性, 并具有更高的光化学效率 [89]。过表达 *ZmERF21* 显著增加叶绿素含量和抗氧化酶的活性, 并调节激素信号和胁迫应答基因的表达, 从而增强玉米幼苗的耐旱性 [90]。胁迫诱导转录因子基因 *TaERF-6-3A* 的表达, 该转录因子增加了转基因拟南芥对干旱胁迫的敏感性 [91]。ERF 家族转录因子基因 *OsERF101* 调节水稻生殖组织的干旱应激反应 [92]。*ZmDREB2A* 的组成型表达或胁迫诱导表达提高植物的抗旱性 [93]。在水稻中异源表达番茄 *TSRF1*, 诱导水稻脱落酸 (ABA) 合成相关基因 *SDR* 以及脯氨酸合成和光合作用相关基因的表达, 从而增强转基因水稻对渗透胁迫和干旱胁迫的抗性 [94]。小麦 *TaERF1* 受干旱诱导, 该基因在拟南芥中异源表达能够提高转基因拟南芥的抗旱性 [95]。在干旱处理后, 与野生型相比, 过表达 *AtRAP2.4* 拟南芥叶片的角质层蒸腾和叶绿素流失较慢, 该基因通过激活拟南芥表皮蜡质的生物合成来应对干旱胁迫 [96]。

4.2.2 AP2/ERF 家族在抵抗温度胁迫中的作用 高低温对植物的生长发育有很大的不利影响, 限制了植物的生物量和产量, 高等植物发展出各种复杂而独特的防御机制来响应外界的逆境胁迫。*PtrERF9* 作用于乙烯信号的下游, 该基因通过调节 *PtrGSTU17* 的转录维持植物体内 ROS 平衡进而在植物耐寒性中发挥积极作用 [97]。AP2/ERF 转录因子 *HcTOE3* 正调控拟南芥的抗冻性, 转基因株系表现出较低的丙二醛含量、电解质外渗量和较少的活性氧积累, 并且存活率、抗氧化酶活性和渗透调节物质脯氨酸的含量都有所提高 [98]。对籼稻 (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*) 的 AP2 转录因子进行全基因组研究和表达分析, 揭示了 AP2 转录因子可以应对热胁迫 [99]。*OsERF115/AP2EREBP110* 受高温和干旱胁迫强烈诱导, 过表达 *OsERF115/AP2EREBP110* 提高种子和营养生长期植株的耐热性 [100]。*CaERF109* 受低温诱导, 不受高温和植物外源激素生长素、赤霉素和茉莉酸甲酯诱导, 该基因可能参与辣椒低温胁迫应答 [101]。DREB 是 AP2/ERF 家族中的一类重要的与非生物胁迫密切相关的转录因子, DREB 能够特异性结合 DRE/CRT 顺式作用元件, 激活下游多种抗逆功能基因的表达, 且不依赖 ABA 信号转导途

径,从而提高植株对非生物胁迫的抗性^[102-103]。过表达 *CmDREB6* 激活热相关基因的转录,从而提高菊花对热应激的耐受性^[104]。Chen 等^[105]克隆了一个 AP2/EREBP 基因 *OsDREBL*,其可以被冷应激快速诱导。杨雪^[106]研究表明 AP2/ERF 转录因子基因 *OsSub1C* 可能通过抑制冷敏感基因的表达来响应低温胁迫。结缕草 DREB 亚家族基因 *ZjDREB1.4* 在不抑制生长的情况下,提高转基因拟南芥对高温和冷冻胁迫的耐受性^[107]。利用酵母单杂交技术,从拟南芥中克隆 *DREB1A* 和 *DREB2A*,其中, *DREB1A* 受低温诱导,而 *DREB2A* 受干旱、高盐和高温诱导^[108]。Dubouzet 等^[109]从水稻中分离了 5 个 DREB 同源基因, *OsDREB1A*、*OsDREB1B*、*OsDREB1C*、*OsDREB1D* 和 *OsDREB2A*,其中, *OsDREB1A* 和 *OsDREB1B* 被寒冷诱导表达,而 *OsDREB2A* 的表达受干旱和高盐的诱导,过表达 *OsDREB1A* 提高转基因植物对干旱、高盐和冷冻胁迫更高的耐受性。枸橼 *PI-B05* 和 *PI-C10* 是被冷胁迫诱导的 2 个 AP2/ERF 家族转录因子,对冷胁迫具有重要作用^[110]。

4.2.3 AP2/ERF 家族在抵抗盐胁迫中的作用 盐分会对植物造成离子渗透,AP2/ERF 是盐胁迫信号响应通路中的一个重要调节因子^[111]。异源表达 *GhERF13.12* 拟南芥表现出更高的盐胁迫耐受性。该基因参与 ABA 信号转导、并使脯氨酸生物合成和 ROS 清除基因的表达增强,此外,沉默 *GhERF13.12* 导致棉花对盐胁迫的敏感性增加^[112]。在拟南芥中,异源表达一个含有 AP2 结构域的大豆转录因子基因 *GmSGR* 发现,在较高的 ABA 和葡萄糖浓度下,转基因拟南芥种子的发芽率明显高于野生型种子。在盐胁迫下,转基因拟南芥种子的发芽率低于对照。而且转基因拟南芥的幼苗中, *AtEm6* 和 *AtRD29B* 的表达高于野生型幼苗,表明 *GmSGR* 可通过调节 *AtEm6* 和 *AtRD29B* 的表达而降低转基因种子的 ABA 敏感性,并增强盐敏感性^[113]。*JcERF* 被盐分、干旱、乙烯和机械伤害处理诱导,但不被 ABA 胁迫诱导,拟南芥中异源表达 *JcERF* 增强了植物对盐和寒冷的耐受性^[114]。在逆境胁迫条件下,羊草 (*Leymus chinensis*) *LcDREB3a* 参与 ABA 和非 ABA 依赖的信号转导途径,拟南芥中异源表达该基因可以提高转基因拟南芥的抗旱和抗盐能力^[115]。Zhang 等^[116]研

究表明烟草中异源表达 *GmERF3* 可以提高植物对高盐和干旱的耐受性。*GmERF4* 和 *GmERF7* 受到盐、干旱和茉莉酸等多种胁迫处理的诱导,异源表达 *GmERF4* 或 *GmERF7* 转基因烟草也表现出对盐胁迫更高的耐受性^[117-118]。*GmDREB1* 可以通过与 ERF-like 转录因子形成异二聚体来调节下游胁迫相关基因的表达,从而提高转基因大豆的抗旱性^[119]。火龙果 (*Hylocereus undatus*) *HuERF1* 被乙烯和高盐诱导,在拟南芥中,异源表达 *HuERF1* 增强转基因拟南芥对盐胁迫的耐受性,减少超氧化物和过氧化氢的积累,并且提高抗氧化酶的活性。表明 *HuERF1* 参与调控乙烯介导的盐胁迫耐受性^[120]。水稻盐敏感性 ERF 基因 *SERF1* 在盐胁迫的初始阶段放大了活性氧激活的 MAPK 级联信号,并将盐诱导的信号转化为适当的表达反应,从而产生耐盐性^[121]。大麦 *HvDREB1* 在转基因拟南芥中的异源表达增强了转基因拟南芥对高盐胁迫的耐受性^[122]。*IbRAP2-12* 是从甘薯的耐盐品种中克隆出来的一个 AP2/ERF 转录因子,Li 等^[123]研究表明 *IbRAP2-12* 赋予转基因植物对盐胁迫更高的耐受性。*ZmEREB102* 参与了玉米抗旱耐盐的响应,并且通过参与 ABA 生物合成途径负调节植物在胁迫下的萌发^[124]。*JcDREB2* 主要在叶片中表达,可被脱落酸诱导,但被赤霉素 (GA) 和盐胁迫抑制。异源表达 *JcDREB2* 的水稻植株表现出矮化和 GA 缺乏表型,转基因水稻中 GA 生物合成基因的表达水平也显著降低,此外,异源表达 *JcDREB2* 增加水稻对盐胁迫的敏感性^[125]。在水稻中,异源表达 *JcERF011* 增加了其对盐胁迫的敏感性^[126]。在拟南芥中,异源表达 *LcERF054* 增强了转基因拟南芥对盐胁迫的耐受性,转基因拟南芥表现出更高的种子萌发率,并且在胁迫条件下具有更高水平的相对含水量、可溶性糖含量、脯氨酸含量和更低水平的丙二醛^[127]。在拟南芥中,异源表达甜橙 *CsERF36* 可以提高拟南芥的耐盐性,在盐胁迫下,异源表达 *CsERF36* 的拟南芥表现出比野生型更强的生命力^[128]。

4.2.4 AP2/ERF 家族在抵抗其他非生物胁迫中的作用 拟南芥 *RAP2.2* 是一个对缺氧存活至关重要的乙烯反应转录因子基因,过表达 *RAP2.2* 在低氧胁迫下提高了植物的存活率,而含有该基因 T-DNA 敲除株

系的存活率低于野生型^[129]。2个拟南芥缺氧响应基因 *HRE1* 和 *HRE2* 对拟南芥缺氧反应具有重要作用, 过表达 *HRE1* 的转基因拟南芥植株表现出更好的耐缺氧性, 且单基因敲除突变体与野生型无显著差异, 而双敲除突变体 *hre1hre2* 比野生型更易受影响^[130] (表4)。

4.3 AP2/ERF家族在生物合成中的作用

AP2/ERF 转录因子在生物合成方面也发挥着

重要作用。丹参 (*Salvia miltiorrhiza*) 是一种中药材, 对治疗心血管、肿瘤等疾病具有很高的药用价值。有研究表明丹参的 2 个 AP2/ERF 转录因子基因 *Smoo8* 和 *Sm082* 对丹酚酸及丹参酮生物合成具有调控作用。过表达 *Smoo8* 和 *Sm082* 株系中丹酚酸 B、二氢丹参酮 I 和隐丹参酮的含量明显上升, 抑制表达 *Smoo8* 和 *Sm082* 株系中二氢丹参酮 I、隐丹参酮、丹参酮 I、丹参酮 II A、丹酚酸 B 等含量明显下

表 4 参与非生物胁迫的 AP2/ERF 转录因子

物种	基因	功能	参考文献
Species	Gene	Function	Reference
玉米 <i>Z. Mays</i>	<i>ZmERE180</i>	正调控玉米耐涝性 Positive regulation of waterlogging tolerance in maize	[83]
中间锦鸡儿 <i>C. intermedia</i>	<i>CiDREB3</i>	正调控拟南芥耐旱性 Positive regulation of drought tolerance in <i>Arabidopsis</i>	[87]
拟南芥 <i>A. thaliana</i>	<i>TINY</i>	正调控拟南芥耐旱性 Positive regulation of drought tolerance in <i>Arabidopsis</i>	[88]
水稻 <i>O. sativa</i>	<i>OsERF83</i>	正调控水稻的耐旱性 Positive regulation of drought tolerance in rice	[89]
玉米 <i>Z. Mays</i>	<i>ZmERF21</i>	正调控玉米的耐旱性 Positive regulation of drought tolerance in maize	[90]
水稻 <i>O. sativa</i>	<i>OsERF101</i>	正调控水稻耐旱性 Positive regulation of drought tolerance in rice	[92]
玉米 <i>Z. Mays</i>	<i>ZmDREB2A</i>	正调控玉米耐旱性与耐热性 Positive regulation of drought and heat tolerance in maize	[93]
小麦 <i>T. aestivum</i>	<i>TaERF1</i>	正调控拟南芥抗旱性 Positive regulation of drought resistance in <i>Arabidopsis</i>	[95]
拟南芥 <i>A. thaliana</i>	<i>AtRAP2.4</i>	正调控拟南芥耐旱性 Positive regulation of drought tolerance in <i>Arabidopsis</i>	[96]
辣椒 <i>C. annuum</i>	<i>CaERF109</i>	受低温诱导 Induced by low temperature	[101]
菊花 <i>C. morifolium</i>	<i>CmDREB6</i>	正调控菊花耐热性 Positive regulation of heat resistance in chrysanthemum	[104]
水稻 <i>O. sativa</i>	<i>OsDREBL</i>	正调控水稻耐冷性 Positive regulation of cold tolerance in rice	[105]
水稻 <i>O. sativa</i>	<i>OsSub1C</i>	正调控水稻耐冷性 Positive regulation of cold tolerance in rice	[106]
结缕草 <i>Zoysia japonica</i>	<i>ZjDREB1.4</i>	正调控拟南芥对高温和冷冻胁迫的耐受性 Positive regulation of <i>Arabidopsis</i> tolerance to high temperature and frozen stress	[107]
拟南芥 <i>A. thaliana</i>	<i>DREB1A</i>	受低温诱导 Induced by low temperature	[108]
拟南芥 <i>A. thaliana</i>	<i>DREB2A</i>	受干旱、高盐 and 高温诱导 Induced by drought, high salt and high temperature	[108]
水稻 <i>O. sativa</i>	<i>OsDREB1A/</i> <i>OsDREB1B</i>	正调控水稻对冷、干旱、高盐的耐受性 Positive regulation the tolerance of rice to cold, drought, and high salt	[109]
陆地棉 <i>Gossypium hirsutum</i>	<i>GhERF13.12</i>	正调控棉花耐盐性 Positive regulation of cotton salt tolerance	[112]
大豆 <i>G. max</i>	<i>GmSGR</i>	正调控拟南芥耐盐性 Positive regulation of salt tolerance in <i>Arabidopsis</i>	[113]
麻疯树 <i>Jatropha curcas</i>	<i>JcERF</i>	正调控拟南芥对盐的耐性 Positive regulation of salt tolerance in <i>Arabidopsis</i>	[114]
羊草 <i>L. chinensis</i>	<i>LcDREB3a</i>	正调控拟南芥抗旱和抗盐性 Positive regulation of drought and salt resistance in <i>Arabidopsis</i>	[115]
大豆 <i>G. max</i>	<i>GmERF3</i>	正调控烟草对抗盐和抗旱性 Positive regulation of drought and salt resistance in tobacco	[116]
大豆 <i>G. max</i>	<i>GmERF4</i>	正调控烟草的耐盐性 Positive regulation of salt tolerance in tobacco	[117]
大豆 <i>G. max</i>	<i>GmERF7</i>	正调控烟草的耐盐性 Positive regulation of salt tolerance in tobacco	[118]
火龙果 <i>H. undatus</i>	<i>HuERF1</i>	正调控拟南芥的耐盐性 Positive regulation of salt tolerance in <i>Arabidopsis</i>	[120]
大麦 <i>Hordeum vulgare</i>	<i>HvDREB1</i>	正调控拟南芥的耐盐性 Positive regulation of salt tolerance in <i>Arabidopsis</i>	[122]
玉米 <i>Z. Mays</i>	<i>ZmERE102</i>	正调控玉米的耐盐性 Positive regulation of salt tolerance in maize	[124]
麻疯树 <i>J. curcas</i>	<i>JcDREB2</i>	负调控水稻耐盐性 Negative regulation of salt tolerance in rice	[125]
百脉根 <i>Lotus corniculatus</i>	<i>LcERF054</i>	正调控拟南芥的耐盐性 Positive regulation of salt tolerance in <i>Arabidopsis</i>	[127]
甜橙 <i>C. sinensis</i>	<i>CsERF36</i>	正调控拟南芥的耐盐性 Positive regulation of salt tolerance in <i>Arabidopsis</i>	[128]

降^[131]。2021 年, Yu 等^[132] 研究表明 *SmAPI*、*SmAP2* 和 *SmERF2* 对盐胁迫下丹参根部丹参酮的生物合成具有正向调节作用, 其相对表达水平的升高与丹参酮含量呈正相关。Zheng 等^[133] 研究表明 *SmERF73* 调节丹参酮生物合成基因的表达。该基因在丹参中的过表达协同上调了 7 个丹参酮生物合成基因的转录, 其中 4 个位于丹参酮基因簇中, 从而增加了丹参酮的积累, 而 *SmERF73* 的沉默降低了相应基因的转录和丹参酮的积累。呋喃酮是草莓果实香气的主要贡献者, 其生物合成的最后一步由草莓醌氧化还原酶 (FaQR) 催化, *FaERF#9-FaMYB98* 转录复合物通过激活醌氧化还原酶在草莓中的表达来调节呋喃酮的生物合成, 乙烯反应因子 *FaERF#9* 是 FaQR 启动子的正调节因子^[134]。双呋喃生物碱

长春花碱和长春新碱是公认的具有抗肿瘤作用的生物碱, 有研究表明 AP2/ERF 转录因子 *CrERF5* 正调控长春花双呋喃生物碱及其前体的生物合成, 在过表达 *CrERF5* 花瓣中, 双呋喃生物碱、长春花碱以及单呋喃生物碱等含量显著增加, 而在沉默 *CrERF5* 植物中, 它们的含量下降^[135]。Xu 等^[136] 通过转录组分析与 qPCR 鉴定出 2 个 *GpAP2/ERF* 与绞股蓝皂苷生物合成基因表达水平以及对茉莉酸响应模式一致, 推测它们是中草药绞股蓝皂甙生物合成的潜在调控基因。通过差异转录组分析等方法挖掘与三七皂苷生物合成相关的基因发现, *PnERF2* 和 *PnERF3* 的表达模式与三七皂苷生物合成的关键基因表达模式呈正相关, 证明这两个转录因子可能参与了三七皂苷的生物合成^[137] (表 5)。

表 5 参与生物合成的 AP2/ERF 转录因子
Table 5 AP2/ERF transcription factors involved in biosynthesis

物种 Species	基因 Gene	功能 Function	参考文献 Reference
丹参 <i>S. miltiorrhiza</i>	<i>Smoo8/Sm082</i>	调控丹酚酸及丹参酮生物合成 Regulation of salvianolic acid and tanshinone biosynthesis	[131]
丹参 <i>S. miltiorrhiza</i>	<i>SmAPI/SmAP2/SmERF2</i>	调控丹参酮生物合成 Regulation of tanshinone biosynthesis	[132]
丹参 <i>S. miltiorrhiza</i>	<i>SmERF73</i>	调控丹参酮生物合成 Regulation of tanshinone biosynthesis	[133]
草莓 <i>Fragaria × ananassa</i>	<i>FaERF#9</i>	调节呋喃酮的生物合成 Regulation of furanone biosynthesis	[134]
长春花 <i>Catharanthus roseus</i>	<i>CrERF5</i>	正调控长春花双呋喃生物碱生物合成 Positively regulates the biosynthesis of bisindole alkaloids	[135]
三七 <i>Panax notoginseng</i>	<i>PnERF2/PnERF3</i>	参与三七皂苷的生物合成 Participate in the biosynthesis of notoginsenosides	[137]

5 展望

植物容易受到外界环境的干扰, 为了应对这些干扰, 植物已经进化出多种复杂的信号网络, 转录因子在植物生长发育和适应环境胁迫的信号通路以及网络调节中起着至关重要的作用。AP2/ERF 转录因子是最重要的植物转录因子家族之一, AP2/ERF 家族蛋白在植物生长发育、生物与非生物胁迫以及生物合成方面均有重要作用。AP2/ERF 家族转录因子功能复杂, 能够参与多种通路、调控多个基因, 但目前研究大多只是功能验证以及下游调控相关研究, 对其被调控的内在机制了解不够深入。因此, 有必要对该家族转录因子进行更深入的研究, 将该家族转录因子应用起来, 为今后培育优良的作物品

种奠定基础, 并加强其在实际生产中的应用研究。

参考文献

[1] Mao HD, Yu LJ, Han R, et al. ZmNAC55, a maize stress-responsive NAC transcription factor, confers drought resistance in transgenic *Arabidopsis* [J] . Plant Physiol Biochem, 2016, 105 ((9)) : 55-66.

[2] 付春, 刘晓伟, 王玲, 等. 阿拉伯岩芥 AP2 基因家族的生物信息学分析 [J] . 安徽农业科学, 2020, 48 (8) : 114-123.

Fu C, Liu XW, Wang L, et al. Bioinformatics analysis of AP2 gene family in *Aethionema arabicum* [J] . J Anhui Agric Sci, 2020, 48 (8) : 114-123.

[3] 魏海超, 刘媛, 豆明珠, 等. 大豆 AP2/ERF 基因家族的分子进

- 化分析 [J]. 植物生理学报, 2015, 51 (10): 1706-1718.
- Wei HC, Liu Y, Dou MZ, et al. Molecular evolution of *AP2/ERF* gene family in *Glycine max* [J]. Plant Physiol J, 2015, 51 (10): 1706-1718.
- [4] Jofuku KD, den Boer BG, van Montagu M, et al. Control of *Arabidopsis* flower and seed development by the homeotic gene *APETALA2* [J]. Plant Cell, 1994, 6 (9): 1211-1225.
- [5] Ohme-Takagi M, Shinshi H. Ethylene-inducible DNA binding proteins that interact with an ethylene-responsive element [J]. Plant Cell, 1995, 7 (2): 173-182.
- [6] Kagaya Y, Ohmiya K, Hattori T. RAV1, a novel DNA-binding protein, binds to bipartite recognition sequence through two distinct DNA-binding domains uniquely found in higher plants [J]. Nucleic Acids Res, 1999, 27 (2): 470-478.
- [7] 洪林, 杨蕾, 杨海健, 等. AP2/ERF 转录因子调控植物非生物胁迫响应研究进展 [J]. 植物学报, 2020, 55 (4): 481-496.
- Hong L, Yang L, Yang HJ, et al. Research advances in AP2/ERF transcription factors in regulating plant responses to abiotic stress [J]. Chin Bull Bot, 2020, 55 (4): 481-496.
- [8] 赵利锋, 柴团耀. AP2/EREBP 转录因子在植物发育和胁迫应答中的作用 [J]. 植物学通报, 2008, 43 (1): 89-101.
- Zhao LF, Chai TY. Roles of AP2/EREBP family of transcription factors in development and stress response of plants [J]. Chin Bull Bot, 2008, 43 (1): 89-101.
- [9] Licausi F, Ohme-Takagi M, Perata P. APETALA2/Ethylene Responsive Factor (AP2/ERF) transcription factors: mediators of stress responses and developmental programs [J]. New Phytol, 2013, 199 (3): 639-649.
- [10] Nakano T, Suzuki K, Fujimura T, et al. Genome-wide analysis of the *ERF* gene family in *Arabidopsis* and rice [J]. Plant Physiol, 2006, 140 (2): 411-432.
- [11] Moose SP, Sisco PH. Glossy15, an *APETALA2*-like gene from maize that regulates leaf epidermal cell identity [J]. Genes Dev, 1996, 10 (23): 3018-3027.
- [12] Klucher KM, Chow H, Reiser L, et al. The *AINTEGUMENTA* gene of *Arabidopsis* required for ovule and female gametophyte development is related to the floral homeotic gene *APETALA2* [J]. Plant Cell, 1996, 8 (2): 137-153.
- [13] Allen MD, Yamasaki K, Ohme-Takagi M, et al. A novel mode of DNA recognition by a β -sheet revealed by the solution structure of the GCC-box binding domain in complex with DNA [J]. EMBO J, 1998, 17 (18): 5484-5496.
- [14] Shigyo M, Ito M. Analysis of gymnosperm two-AP2-domain-containing genes [J]. Dev Genes Evol, 2004, 214 (3): 105-114.
- [15] Nole-Wilson S, Krizek BA. DNA binding properties of the *Arabidopsis* floral development protein *AINTEGUMENTA* [J]. Nucleic Acids Res, 2000, 28 (21): 4076-4082.
- [16] 邵文靖, 敖特根白音, 郎明林. AP2/ERF 转录因子对植物非生物胁迫的应答机制研究进展 [J]. 分子植物育种, 2020, 18 (15): 4981-4988.
- Shao WJ, Ao TGBY, Lang ML. Research Advances on the Mechanism of AP2/ERF Transcriptional Factors in Response to Abiotic Stresses in Plants [J]. Molecular Plant Breeding, 2020, 18 (15): 4981-4988.
- [17] Hao DY, Ohme-Takagi M, Sarai A. Unique mode of GCC box recognition by the DNA-binding domain of ethylene-responsive element-binding factor (ERF domain) in plant [J]. J Biol Chem, 1998, 273 (41): 26857-26861.
- [18] Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. A novel cis-acting element in an *Arabidopsis* gene is involved in responsiveness to drought, low-temperature, or high-salt stress [J]. Plant Cell, 1994, 6 (2): 251-264.
- [19] Thomashow MF. PLANT COLD ACCLIMATION: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms [J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1999, 50: 571-599.
- [20] 邵文靖, 石洁, 张普, 等. ERF 转录因子调控生物胁迫反应的研究进展 [J]. 生物技术通报, 2021, 37 (3): 136-143.
- Shao WJ, Shi J, Zhang P, et al. Research progress of ERF transcription factors in regulating biological stress responses [J]. Biotechnol Bull, 2021, 37 (3): 136-143.
- [21] Giraudat J, Hauge BM, Valon C, et al. Isolation of the *Arabidopsis* *ABI3* gene by positional cloning [J]. Plant Cell, 1992, 4 (10): 1251-1261.
- [22] Riechmann JL, Heard J, Martin G, et al. *Arabidopsis* transcription factors: genome-wide comparative analysis among eukaryotes [J]. Science, 2000, 290 (5499): 2105-2110.
- [23] Sakuma Y, Liu Q, Dubouzet JG, et al. DNA-binding specificity of the *ERF/AP2* domain of *Arabidopsis* DREBs, transcription factors involved in dehydration- and cold-inducible gene expression [J].

- Biochem Biophys Res Commun, 2002, 290 (3) : 998-1009.
- [24] Nakano T, Suzuki K, Fujimura T, et al. Genome-wide analysis of the *ERF* gene family in *Arabidopsis* and rice [J] . Plant Physiol, 2006, 140 (2) : 411-432.
- [25] Zhang J, Liao JY, Ling QQ, et al. Genome-wide identification and expression profiling analysis of maize AP2/ERF superfamily genes reveal essential roles in abiotic stress tolerance [J] . BMC Genomics, 2022, 23 (1) : 125.
- [26] Rashid M, He GY, Yang GX, et al. AP2/ERF transcription factor in rice : genome-wide canvas and syntenic relationships between monocots and eudicots [J] . Evol Bioinform Online, 2012, 8 : 321-355.
- [27] Zhao Y, Ma RY, Xu DL, et al. Genome-wide identification and analysis of the AP2 transcription factor gene family in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J] . Front Plant Sci, 2019, 10 : 1286.
- [28] Zhang GY, Chen M, Chen XP, et al. Phylogeny, gene structures, and expression patterns of the *ERF* gene family in soybean (*Glycine max* L.) [J] . J Exp Bot, 2008, 59 (15) : 4095-4107.
- [29] Li MY, Xu ZS, Huang Y, et al. Genome-wide analysis of AP2/ERF transcription factors in carrot (*Daucus carota* L.) reveals evolution and expression profiles under abiotic stress [J] . Mol Genet Genomics, 2015, 290 (6) : 2049-2061.
- [30] Thamilarasan SK, Park JI, Jung HJ, et al. Genome-wide analysis of the distribution of AP2/ERF transcription factors reveals duplication and *CBFs* genes elucidate their potential function in *Brassica oleracea* [J] . BMC Genomics, 2014, 15 : 422.
- [31] Zhang HN, Pan XL, Liu SH, et al. Genome-wide analysis of AP2/ERF transcription factors in pineapple reveals functional divergence during flowering induction mediated by ethylene and floral organ development [J] . Genomics, 2021, 113 (2) : 474-489.
- [32] Gao Y, Han D, Jia W, et al. Molecular characterization and systematic analysis of NtAP2/ERF in tobacco and functional determination of NtRAV-4 under drought stress [J] . Plant Physiol Biochem, 2020, 156 : 420-435.
- [33] Li W, Geng ZW, Zhang CP, et al. Whole-genome characterization of *Rosa chinensis* AP2/ERF transcription factors and analysis of negative regulator ReDREB2B in *Arabidopsis* [J] . BMC Genomics, 2021, 22 (1) : 90.
- [34] Ghorbani R, Zakipour Z, Alemzadeh A, et al. Genome-wide analysis of AP2/ERF transcription factors family in *Brassica napus* [J] . Physiol Mol Biol Plants, 2020, 26 (7) : 1463-1476.
- [35] Dietz KJ, Vogel MO, Viehhauser A. AP2/EREBP transcription factors are part of gene regulatory networks and integrate metabolic, hormonal and environmental signals in stress acclimation and retrograde signalling [J] . Protoplasma, 2010, 245 (1/2/3/4) : 3-14.
- [36] Lata CR, Mishra AK, Muthamilarasan M, et al. Genome-wide investigation and expression profiling of AP2/ERF transcription factor superfamily in foxtail millet (*Setaria italica* L.) [J] . PLoS One, 2014, 9 (11) : e113092.
- [37] Jin JH, Wang M, Zhang HX, et al. Genome-wide identification of the AP2/ERF transcription factor family in pepper (*Capsicum annuum* L.) [J] . Genome, 2018, 61 (9) : 663-674.
- [38] Ito TM, Polido PB, Rampim MC, et al. Genome-wide identification and phylogenetic analysis of the AP2/ERF gene superfamily in sweet orange (*Citrus sinensis*) [J] . Genet Mol Res, 2014, 13 (3) : 7839-7851.
- [39] Liu CX, Zhang TZ. Expansion and stress responses of the AP2/EREBP superfamily in cotton [J] . BMC Genomics, 2017, 18 (1) : 118.
- [40] Li DL, He YJ, Li SH, et al. Genome-wide characterization and expression analysis of AP2/ERF genes in eggplant (*Solanum melongena* L.) [J] . Plant Physiol Biochem, 2021, 167 : 492-503.
- [41] Cao DD, Lin ZY, Huang LY, et al. Genome-wide analysis of AP2/ERF superfamily in *Lotus* (*Nelumbo nucifera*) and the association between NnADAP and rhizome morphology [J] . BMC Genomics, 2021, 22 (1) : 171.
- [42] Zhang J, Shi SZ, Jiang YN, et al. Genome-wide investigation of the AP2/ERF superfamily and their expression under salt stress in Chinese willow (*Salix matsudana*) [J] . PeerJ, 2021, 9 : e11076.
- [43] Zhou LX, Yarra R. Genome-wide identification and characterization of AP2/ERF transcription factor family genes in oil palm under abiotic stress conditions [J] . Int J Mol Sci, 2021, 22 (6) : 2821.
- [44] Kitomi Y, Ito H, Hobo T, et al. The auxin responsive AP2/ERF transcription factor CROWN ROOTLESS5 is involved in crown root initiation in rice through the induction of OsRR1, a type-A response regulator of cytokinin signaling [J] . Plant J, 2011, 67 (3) : 472-484.

- [45] Zhao Y, Cheng SF, Song YL, et al. The interaction between rice ERF3 and WOX11 promotes crown root development by regulating gene expression involved in cytokinin signaling [J] . *Plant Cell*, 2015, 27 (9) : 2469-2483.
- [46] Lee DK, Yoon S, Kim YS, et al. Rice OsERF71-mediated root modification affects shoot drought tolerance [J] . *Plant Signal Behav*, 2017, 12 (1) : e1268311.
- [47] Neogy A, Garg T, Kumar A, et al. Genome-wide transcript profiling reveals an auxin-responsive transcription factor, OsAP2/ERF-40, promoting rice adventitious root development [J] . *Plant Cell Physiol*, 2019, 60 (10) : 2343-2355.
- [48] Trupiano D, Yordanov Y, Regan S, et al. Identification, characterization of an AP2/ERF transcription factor that promotes adventitious, lateral root formation in *Populus* [J] . *Planta*, 2013, 238 (2) : 271-282.
- [49] Nie J, Wen C, Xi L, et al. The AP2/ERF transcription factor CmERF053 of chrysanthemum positively regulates shoot branching, lateral root, and drought tolerance [J] . *Plant Cell Rep*, 2018, 37 (7) : 1049-1060.
- [50] Ye BB, Shang GD, Pan Y, et al. AP2/ERF transcription factors integrate age and wound signals for root regeneration [J] . *Plant Cell*, 2020, 32 (1) : 226-241.
- [51] Chen YB, Wu PZ, Zhao QQ, et al. Overexpression of a phosphate starvation response *AP2/ERF* gene from physic nut in *Arabidopsis* alters root morphological traits and phosphate starvation-induced anthocyanin accumulation [J] . *Front Plant Sci*, 2018, 9 : 1186.
- [52] Cai XT, Xu P, Zhao PX, et al. *Arabidopsis* ERF109 mediates cross-talk between jasmonic acid and auxin biosynthesis during lateral root formation [J] . *Nat Commun*, 2014, 5 : 5833.
- [53] Lv BS, Wei KJ, Hu KQ, et al. MPK14-mediated auxin signaling controls lateral root development via ERF13-regulated very-long-chain fatty acid biosynthesis [J] . *Mol Plant*, 2021, 14 (2) : 285-297.
- [54] Hirota A, Kato T, Fukaki H, et al. The auxin-regulated *AP2/EREBP* gene PUCHI is required for morphogenesis in the early lateral root primordium of *Arabidopsis* [J] . *Plant Cell*, 2007, 19 (7) : 2156-2168.
- [55] 田特. 拟南芥 AP2/ERF 转录因子 ERF II -1 和 ERF II -2 调控植物侧根生长发育的研究 [D] . 济南 : 山东大学, 2019.
- Tian T. AP2/ERF transcription factors ERF II -1 and ERF II -2 of *Arabidopsis* regulate plant lateral roots growth and development [D] . Jinan : Shandong University, 2019.
- [56] Bian XF, Kim HS, Kwak SS, et al. Different functions of IbRAP2.4, a drought-responsive AP2/ERF transcription factor, in regulating root development between *Arabidopsis* and sweetpotato [J] . *Front Plant Sci*, 2022, 13 : 820450.
- [57] Kunst L, Klenz JE, Martinez-Zapater J, et al. *AP2* gene determines the identity of perianth organs in flowers of *Arabidopsis thaliana* [J] . *Plant Cell*, 1989, 1 (12) : 1195-1208.
- [58] Zhang YF, Huang SH, Wang XF, et al. Defective *APETALA2* genes lead to sepal modification in *Brassica* crops [J] . *Front Plant Sci*, 2018, 9 : 367.
- [59] Lai PH, Huang LM, Pan ZJ, et al. PeERF1, a SHINE-like transcription factor, is involved in nanoridge development on lip epidermis of *Phalaenopsis* flowers [J] . *Front Plant Sci*, 2020, 10 : 1709.
- [60] Ma ZM, Wu T, Huang K, et al. A novel AP2/ERF transcription factor, OsRPH1, negatively regulates plant height in rice [J] . *Front Plant Sci*, 2020, 11 : 709.
- [61] 杜琳. 水稻株高相关 AP2 家族转录因子 OsRPH2 的功能研究 [D] . 长春 : 吉林大学, 2021.
- Du L. Study on the function of rice plant height-related AP2 family transcription factor OsRPH2 [D] . Changchun : Jilin University, 2021.
- [62] Marsch-Martinez N, Greco R, Becker JD, et al. BOLITA, an *Arabidopsis* AP2/ERF-like transcription factor that affects cell expansion and proliferation/differentiation pathways [J] . *Plant Mol Biol*, 2006, 62 (6) : 825-843.
- [63] Chuck G, Meeley R, Hake S. Floral meristem initiation and meristem cell fate are regulated by the maize AP2 genes *ids1* and *sid1* [J] . *Development*, 2008, 135 (18) : 3013-3019.
- [64] Mantiri FR, Kurdyukov S, Lohar DP, et al. The transcription factor MtSERF1 of the ERF subfamily identified by transcriptional profiling is required for somatic embryogenesis induced by auxin plus cytokinin in *Medicago truncatula* [J] . *Plant Physiol*, 2008, 146 (4) : 1622-1636.
- [65] Xu SJ, Hou HZ, Wu Z, et al. *Chrysanthemum* embryo development is negatively affected by a novel ERF transcription factor, CmERF12 [J] . *J Exp Bot*, 2022, 73 (1) : 197-212.
- [66] Castillejo C, Pelaz S. The balance between CONSTANS and

- TEMPRANILLO activities determines FT expression to trigger flowering [J]. *Curr Biol*, 2008, 18 (17) : 1338-1343.
- [67] Wang XB, Pan L, Wang Y, et al. PpIAA1 and PpERF4 form a positive feedback loop to regulate peach fruit ripening by integrating auxin and ethylene signals [J]. *Plant Sci*, 2021, 313 : 111084.
- [68] Zhang ZJ, Zhang HW, Quan RD, et al. Transcriptional regulation of the ethylene response factor LeERF2 in the expression of ethylene biosynthesis genes controls ethylene production in tomato and tobacco [J]. *Plant Physiol*, 2009, 150 (1) : 365-377.
- [69] Ohto MA, Fischer RL, Goldberg RB, et al. Control of seed mass by APETALA2 [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102 (8) : 3123-3128.
- [70] Luo C, Wang SL, Ning K, et al. The APETALA2 transcription factor LsAP2 regulates seed shape in lettuce [J]. *J Exp Bot*, 2021, 72 (7) : 2463-2476.
- [71] Zumajo-Cardona C, Pabón-Mora N, Ambrose BA. The evolution of euAPETALA2 genes in vascular plants : from plesiomorphic roles in sporangia to acquired functions in ovules and fruits [J]. *Mol Biol Evol*, 2021, 38 (6) : 2319-2336.
- [72] Xu L, Feng GY, Yang ZF, et al. Genome-wide AP2/ERF gene family analysis reveals the classification, structure, expression profiles and potential function in orchardgrass (*Dactylis glomerata*) [J]. *Mol Biol Rep*, 2020, 47 (7) : 5225-5241.
- [73] Jing DL, Chen WW, Hu RQ, et al. An integrative analysis of transcriptome, proteome and hormones reveals key differentially expressed genes and metabolic pathways involved in flower development in loquat [J]. *Int J Mol Sci*, 2020, 21 (14) : 5107.
- [74] Hong YB, Wang H, Gao YZ, et al. ERF transcription factor OsBIERF3 positively contributes to immunity against fungal and bacterial diseases but negatively regulates cold tolerance in rice [J]. *Int J Mol Sci*, 2022, 23 (2) : 606.
- [75] Zang ZY, Lv Y, Liu S, et al. A novel ERF transcription factor, *ZmERF105*, positively regulates maize resistance to *Exserohilum turcicum* [J]. *Front Plant Sci*, 2020, 11 : 850.
- [76] Hawku MD, Goher F, Islam MA, et al. TaAP2-15, an AP2/ERF transcription factor, is positively involved in wheat resistance to *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* [J]. *Int J Mol Sci*, 2021, 22 (4) : 2080.
- [77] Zlobin N, Lebedeva M, Monakhova Y, et al. An ERF121 transcription factor from *Brassica oleracea* is a target for the conserved TAL-effectors from different *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* strains [J]. *Mol Plant Pathol*, 2021, 22 (5) : 618-624.
- [78] Li DD, Liu XT, Shu LZ, et al. Global analysis of the AP2/ERF gene family in rose (*Rosa chinensis*) genome unveils the role of RcERF099 in *Botrytis* resistance [J]. *BMC Plant Biol*, 2020, 20 (1) : 533.
- [79] 陈忠良. 玉米转录因子 EREB58 在虫害应答中的功能分析 [D]. 北京 : 中国农业科学院, 2016.
- Chen ZL. Functional analysis of transcription factor EREB58 in response to herbivore in *Zea mays* [D]. Beijing : Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2016.
- [80] Giri MK, Swain S, Gautam JK, et al. The *Arabidopsis thaliana* At4g13040 gene, a unique member of the AP2/EREBP family, is a positive regulator for salicylic acid accumulation and basal defense against bacterial pathogens [J]. *J Plant Physiol*, 2014, 171 (10) : 860-867.
- [81] Gautam JK, Nandi AK. APD1, the unique member of *Arabidopsis* AP2 family influences systemic acquired resistance and ethylene-jasmonic acid signaling [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2018, 133 : 92-99.
- [82] Xie ZL, Nolan TM, Jiang H, et al. AP2/ERF transcription factor regulatory networks in hormone and abiotic stress responses in *Arabidopsis* [J]. *Front Plant Sci*, 2019, 10 : 228.
- [83] Yu F, Liang K, Fang T, et al. A group VII ethylene response factor gene, *ZmEREB180*, coordinates waterlogging tolerance in maize seedlings [J]. *Plant Biotechnol J*, 2019, 17 (12) : 2286-2298.
- [84] Fukao T, Xu KN, Ronald PC, et al. A variable cluster of ethylene response factor-like genes regulates metabolic and developmental acclimation responses to submergence in rice [J]. *Plant Cell*, 2006, 18 (8) : 2021-2034.
- [85] Hattori Y, Nagai K, Furukawa S, et al. The ethylene response factors SNORKEL1 and SNORKEL2 allow rice to adapt to deep water [J]. *Nature*, 2009, 460 (7258) : 1026-1030.
- [86] 王丽娟, 王毅, 陆斌, 等. 油橄榄 AP2/ERF 转录因子鉴定及水胁迫表达分析 [J]. 广西植物, 2021. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.Q.20210818.1342.004.html>
- Wang LJ, Wang Y, Lu B, et al. Identification and expression analysis of AP2/ERF transcription factor under water stress in *Olea*

- europaea [J]. Guihaia, 2021. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.Q.20210818.1342.004.html>
- [87] Liu K, Yang Q, Yang TR, et al. Transcriptome-based identification and expression profiling of AP2/ERF members in *Caragana intermedia* and functional analysis of CiDREB3 [J]. Mol Biol Rep, 2021, 48 (12) : 7953-7965.
- [88] Xie ZL, Nolan T, Jiang H, et al. The AP2/ERF transcription factor TINY modulates brassinosteroid-regulated plant growth and drought responses in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2019, 31 (8) : 1788-1806.
- [89] Jung SE, Bang SW, Kim SH, et al. Overexpression of *OsERF83*, a vascular tissue-specific transcription factor gene, confers drought tolerance in rice [J]. Int J Mol Sci, 2021, 22 (14) : 7656.
- [90] Wang ZY, Zhao X, Ren ZZ, et al. ZmERF21 directly regulates hormone signaling and stress-responsive gene expression to influence drought tolerance in maize seedlings [J]. Plant Cell Environ, 2022, 45 (2) : 312-328.
- [91] Yu Y, Yu M, Zhang SX, et al. Transcriptomic identification of wheat AP2/ERF transcription factors and functional characterization of TaERF-6-3A in response to drought and salinity stresses [J]. Int J Mol Sci, 2022, 23 (6) : 3272.
- [92] Jin Y, Pan WY, Zheng XF, et al. OsERF101, an ERF family transcription factor, regulates drought stress response in reproductive tissues [J]. Plant Mol Biol, 2018, 98 (1/2) : 51-65.
- [93] Qin F, Kakimoto M, Sakuma Y, et al. Regulation and functional analysis of ZmDREB2A in response to drought and heat stresses in *Zea mays* L [J]. Plant J, 2007, 50 (1) : 54-69.
- [94] Quan RD, Hu SJ, Zhang ZL, et al. Overexpression of an ERF transcription factor TSRF1 improves rice drought tolerance [J]. Plant Biotechnol J, 2010, 8 (4) : 476-488.
- [95] Xu ZS, Xia LQ, Chen M, et al. Isolation and molecular characterization of the *Triticum aestivum* L. ethylene-responsive factor 1 (TaERF1) that increases multiple stress tolerance [J]. Plant Mol Biol, 2007, 65 (6) : 719-732.
- [96] Yang SU, Kim H, Kim RJ, et al. AP2/DREB transcription factor RAP2. 4 activates cuticular wax biosynthesis in *Arabidopsis* leaves under drought [J]. Front Plant Sci, 2020, 11 : 895.
- [97] Zhang Y, Ming RH, Khan M, et al. ERF9 of *Poncirus trifoliata* (L.) Raf. undergoes feedback regulation by ethylene and modulates cold tolerance via regulating a glutathione S-transferase U17 gene [J]. Plant Biotechnol J, 2022, 20 (1) : 183-200.
- [98] Yin FL, Zeng YL, Ji JY, et al. The halophyte *Halostachys caspica* AP2/ERF transcription factor HcTOE3 positively regulates freezing tolerance in *Arabidopsis* [J]. Front Plant Sci, 2021, 12 : 638788.
- [99] Ahmed S, Rashid MAR, Zafar SA, et al. Genome-wide investigation and expression analysis of APETALA-2 transcription factor subfamily reveals its evolution, expansion and regulatory role in abiotic stress responses in Indica Rice (*Oryza sativa* L. ssp. indica) [J]. Genomics, 2021, 113 (1 Pt 2) : 1029-1043.
- [100] Park SI, Kwon HJ, Cho MH, et al. The *OsERF115/AP2EREBP110* transcription factor is involved in the multiple stress tolerance to heat and drought in rice plants [J]. Int J Mol Sci, 2021, 22 (13) : 7181.
- [101] 高升华, 李宁, 王飞, 等. 辣椒 AP2/ERF 家族转录因子 CaERF109 的克隆和表达分析 [J]. 分子植物育种, 2019, 17 (19) : 6256-6262.
- Gao SH, Li N, Wang F, et al. Cloning and expression analysis of AP2/ERF transcription factor gene CaERF109 in pepper [J]. Mol Plant Breed, 2019, 17 (19) : 6256-6262.
- [102] 王平荣, 邓晓建, 高晓玲, 等. DREB 转录因子研究进展 [J]. 遗传, 2006, 28 (3) : 369-374.
- Wang PR, Deng XJ, Gao XL, et al. Progress in the study on DREB transcription factor [J]. Hereditas, 2006, 28 (3) : 369-374.
- [103] Agarwal PK, Agarwal P, Reddy MK, et al. Role of DREB transcription factors in abiotic and biotic stress tolerance in plants [J]. Plant Cell Rep, 2006, 25 (12) : 1263-1274.
- [104] Du XP, Li WY, Sheng LP, et al. Over-expression of chrysanthemum *CmDREB6* enhanced tolerance of chrysanthemum to heat stress [J]. BMC Plant Biol, 2018, 18 (1) : 178.
- [105] Chen JQ, Dong Y, Wang YJ, et al. An AP2/EREBP-type transcription-factor gene from rice is cold-inducible and encodes a nuclear-localized protein [J]. Theor Appl Genet, 2003, 107 (6) : 972-979.
- [106] 杨雪. 水稻 AP2/EREBP 型转录因子 OsSub1C 在低温胁迫中的功能研究 [D]. 长春: 吉林大学, 2019.
- Yang X. Functional analysis of AP2/EREBP transcription factor OsSub1C in rice (*Oryza sativa* L.) under low temperature stress [D]. Changchun: Jilin University, 2019.

- [107] Feng WQ, Li J, Long SX, et al. A *DREB1* gene from zoysiagrass enhances *Arabidopsis* tolerance to temperature stresses without growth inhibition [J] . *Plant Sci*, 2019, 278 : 20-31.
- [108] Liu Q, Kasuga M, Sakuma Y, et al. 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* [J] . *Plant Cell*, 1998, 10 (8) : 1391-1406.
- [109] Dubouzet JG, Sakuma Y, Ito Y, et al. OsDREB genes in rice, *Oryza sativa* L. , encode transcription activators that function in drought-, high-salt- and cold-responsive gene expression [J] . *Plant J*, 2003, 33 (4) : 751-763.
- [110] Şahin-Çevik M, Moore GA. Two AP2 domain containing genes isolated from the cold-hardy citrus relative *Poncirus trifoliata* are induced in response to cold [J] . *Funct Plant Biol*, 2006, 33 (9) : 863-875.
- [111] Feng K, Hou XL, Xing GM, et al. Advances in AP2/ERF super-family transcription factors in plant [J] . *Crit Rev Biotechnol*, 2020, 40 (6) : 750-776.
- [112] Lu LL, Qanmber G, Li J, et al. Identification and characterization of the ERF subfamily B3 group revealed *GhERF13. 12* improves salt tolerance in upland cotton [J] . *Front Plant Sci*, 2021, 12 : 705883.
- [113] Wang CM, Wang HW, Zhang JS, et al. A seed-specific AP2-domain transcription factor from soybean plays a certain role in regulation of seed germination [J] . *Sci China C Life Sci*, 2008, 51 (4) : 336-345.
- [114] Tang MJ, Sun JW, Liu Y, et al. Isolation and functional characterization of the *JcERF* gene, a putative AP2/EREBP domain-containing transcription factor, in the woody oil plant *Jatropha curcas* [J] . *Plant Mol Biol*, 2007, 63 (3) : 419-428.
- [115] Peng XJ, Ma XY, Fan WH, et al. Improved drought and salt tolerance of *Arabidopsis thaliana* by transgenic expression of a novel *DREB* gene from *Leymus chinensis* [J] . *Plant Cell Rep*, 2011, 30 (8) : 1493-1502.
- [116] Zhang GY, Chen M, Li LC, et al. Overexpression of the soybean *GmERF3* gene, an AP2/ERF type transcription factor for increased tolerances to salt, drought, and diseases in transgenic tobacco [J] . *J Exp Bot*, 2009, 60 (13) : 3781-3796.
- [117] Zhang GY, Chen M, Chen XP, et al. Isolation and characterization of a novel EAR-motif-containing gene GmERF4 from soybean (*Glycine max* L.) [J] . *Mol Biol Rep*, 2010, 37 (2) : 809-818.
- [118] Zhai Y, Wang Y, Li YJ, et al. Isolation and molecular characterization of GmERF7, a soybean ethylene-response factor that increases salt stress tolerance in tobacco [J] . *Gene*, 2013, 513 (1) : 174-183.
- [119] Chen K, Tang WS, Zhou YB, et al. AP2/ERF transcription factor GmDREB1 confers drought tolerance in transgenic soybean by interacting with GmERFs [J] . *Plant Physiol Biochem*, 2022, 170 : 287-295.
- [120] Qu YJ, Nong QD, Jian SG, et al. An *AP2/ERF* gene, HuERF1, from pitaya (*Hylocereus undatus*) positively regulates salt tolerance [J] . *Int J Mol Sci*, 2020, 21 (13) : 4586.
- [121] Schmidt R, Mieulet D, Hubberten HM, et al. Salt-responsive ERF1 regulates reactive oxygen species-dependent signaling during the initial response to salt stress in rice [J] . *Plant Cell*, 2013, 25 (6) : 2115-2131.
- [122] Xu ZS, Ni ZY, Li ZY, et al. Isolation and functional characterization of HvDREB1-a gene encoding a dehydration-responsive element binding protein in *Hordeum vulgare* [J] . *J Plant Res*, 2009, 122 (1) : 121-130.
- [123] Li Y, Zhang H, Zhang Q, et al. An *AP2/ERF* gene, IbRAP2-12, from sweetpotato is involved in salt and drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J] . *Plant Sci*, 2019, 281 : 19-30.
- [124] 杨攀攀, 刘丽君, 傅亮也, 等. 玉米逆境响应转录因子 ZmEREB102 的基因克隆及功能鉴定 [J] . *分子植物育种*, 2019, 17 (17) : 5545-5553.
- Yang PP, Liu LJ, Fu JY, et al. Gene cloning and functional characterization of a stress-responsive transcription factor ZmEREB102 in maize [J] . *Mol Plant Breed*, 2019, 17 (17) : 5545-5553.
- [125] Tang YH, Liu K, Zhang J, et al. *JcDREB2*, a physic nut *AP2/ERF* gene, alters plant growth and salinity stress responses in transgenic rice [J] . *Front Plant Sci*, 2017, 8 : 306.
- [126] Tang YH, Qin SS, Guo YL, et al. Genome-wide analysis of the *AP2/ERF* gene family in physic nut and overexpression of the JcERF011 gene in rice increased its sensitivity to salinity stress [J] . *PLoS One*, 2016, 11 (3) : e0150879.
- [127] Sun ZM, Zhou ML, Xiao XG, et al. Genome-wide analysis of AP2/ERF family genes from *Lotus corniculatus* shows LcERF054

- enhances salt tolerance [J]. *Funct Integr Genomics*, 2014, 14 (3): 453-466.
- [128] 王敏. 甜橙 *CsERF36* 和 *CsERF43* 的基因克隆与功能初步分析 [D]. 重庆: 西南大学, 2021.
- Wang M. Gene cloning and primary functional analysis of *CsERF36* and *CsERF43* in *Citrus sinensis* osbeck [D]. Chongqing: Southwest University, 2021.
- [129] Hinz M, Wilson IW, Yang J, et al. *Arabidopsis* RAP2. 2: an ethylene response transcription factor that is important for hypoxia survival [J]. *Plant Physiol*, 2010, 153 (2): 757-772.
- [130] Licausi F, van Dongen JT, Giuntoli B, et al. HRE1 and HRE2, two hypoxia-inducible ethylene response factors, affect anaerobic responses in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant J*, 2010, 62 (2): 302-315.
- [131] 吕海舟. AP2/ERF 转录因子调控丹参活性成分生物合成的功能研究 [D]. 北京: 北京协和医学院, 2017.
- Lv HZ. Functional identification of AP2/ERF transcription factor involved in the regulation of bioactive compound biosynthesis in *Salvia miltiorrhiza* [D]. Beijing: Peking Union Medical College, 2017.
- [132] Yu WC, Yu Y, Wang C, et al. Mechanism by which salt stress induces physiological responses and regulates tanshinone synthesis [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2021, 164: 10-20.
- [133] Zheng H, Jing L, Jiang XH, et al. The ERF-VII transcription factor SmERF73 coordinately regulates tanshinone biosynthesis in response to stress elicitors in *Salvia miltiorrhiza* [J]. *New Phytol*, 2021, 231 (5): 1940-1955.
- [134] Zhang YY, Yin XR, Xiao YW, et al. An ethylene response factor-myb transcription complex regulates furaneol biosynthesis by activating quinone oxidoreductase expression in strawberry [J]. *Plant Physiol*, 2018, 178 (1): 189-201.
- [135] Pan QF, Wang CY, Xiong ZW, et al. CrERF5, an AP2/ERF transcription factor, positively regulates the biosynthesis of bisindole alkaloids and their precursors in *Catharanthus roseus* [J]. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 931.
- [136] Xu SQ, Yao SC, Huang RS, et al. Transcriptome-wide analysis of the AP2/ERF transcription factor gene family involved in the regulation of gypenoside biosynthesis in *Gynostemma pentaphyllum* [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2020, 154: 238-247.
- [137] Lin TW, Du JF, Zheng XY, et al. Comparative transcriptome analysis of MeJA-responsive AP2/ERF transcription factors involved in notoginsenosides biosynthesis [J]. *3 Biotech*, 2020, 10 (7): 290.

(责任编辑 李楠)