

植物乙烯响应因子 (ERF) 的结构、功能及表达调控研究进展

许世达, 耿兴敏, 王露露

(南京林业大学 风景园林学院, 江苏 南京 210037)

摘要: 乙烯响应因子 (ERF) 是植物中 AP2/ERF 转录因子超家族中的一部分, 其结构特征为含有 1 个 AP2 结构域, 在 AP2 域外还含有功能各异的基序。ERF 在胁迫下通常正向调控植物的抗性, 但也会因为一些原因负调控植物的抗性。ERF 通过调节果实的色素变化及软化等调控果实成熟过程, 通过调控衰老和脱落进程以控制花叶的寿命。ERF 受信号分子调控启动转录, 之后受其他机制调控完成表达。ERF 可以通过调控信号分子对下游基因进行大范围的调控。多种 ERF 与蛋白质之间互作的机制丰富了 ERF 调控下游基因的方式。本研究综述了 ERF 的结构特征、生物学功能及表达调控机制。图 1 表 1 参 77

关键词: 植物学; 乙烯响应因子 (ERF); 胁迫抗性; 果实成熟; 花叶衰老与脱落; 信号转导; 表达调控

中图分类号: S718.3

文献标志码: A

文章编号: 2095-0756(2021)03-0624-10

A review of the structure, function and expression regulation of ethylene response factors (ERF) in plant

XU Shida, GENG Xingmin, WANG Lulu

(College of Landscape Architecture, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, Jiangsu, China)

Abstract: As part of the AP2/ERF superfamily, ethylene response factors (ERF) enjoys a structure featured with an AP2 domain and conserved motifs with different functions outside the AP2 domain. With previous reseaches, ERF positively regulates plant resistance under stress, but it can also negatively regulate plant resistance for certain reasons. ERF regulates fruit ripening by regulating the changes of pigment and softening and controls the longevity of flowers and leaves by regulating the process of senescence and abscission. ERF is regulated by signal molecules to start transcription, and then regulated by other mechanisms to complete the expression. ERF can achieve a wide-range regulation of the downstream genes by regulating signal molecules. The interaction between ERF and protein enriches the way in which ERF regulates downstream genes. And this study, based on what has been previously researched, is aimed to conduct a review of the structural characteristics, biological functions and expression regulation mechanism of ERF so as to provide a reference for future studies on ERF. [Ch, 1 fig. 1 tab. 77 ref.]

Key words: botany; ethylene response factor (ERF); stress resistance; fruit ripening; senescence and abscission of flower/leaf; signal transduction; expression regulation

收稿日期: 2020-05-22; 修回日期: 2021-01-18

基金项目: 江苏高校品牌专业建设工程项目 (PPZY2015A063)

作者简介: 许世达 (ORCID: 0000-0001-9918-111X), 从事园林植物应用。E-mail: zelxtar@qq.com。通信作者: 耿兴敏 (ORCID: 0000-0002-0509-382X), 教授, 博士, 从事园林植物种质创新与生理生化的研究。E-mail: xmgeng76@163.com

乙烯响应因子 (ERF) 是 AP2/ERF(apetala2/ethylene response factor) 大家族中的 1 个亚族, 最早从烟草 *Nicotiana tabacum* 中分离发现, 都含有 1 个 AP2 结构域。ERF 受乙烯诱导表达, 并且具有与生物胁迫抗性基因启动子结合的能力^[1]。随着研究深入, ERF 结构中各类基序的作用被广泛关注, 其中 AP2 结构域作为 DNA 结合域更是受到深入研究。在各类植物生长代谢与非生物胁迫响应等方面, ERF 也受到农林研究者的重视。除乙烯外, 其他信号分子及表达调控机制也影响着 ERF 的行使功能。本研究以 ERF 的结构特征、生物学功能以及有关的调控机制为主题, 对近年有关 ERF 的研究进行综述, 以期 ERF 表达调控和功能研究提供思路。

1 ERF 的结构特征

1.1 ERF 结构概述

ERF 含有 1 个 AP2 结构域, AP2 结构域是 ERF 的 DNA 结合域, 是其行使转录调控的关键。NAKANO 等^[2]根据系统发育关系、外显子-内含子结构和蛋白质基序分别将拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 和水稻 *Oryza sativa* 中的 ERF 分为 12 组和 15 组。这种分类方式适用多种植物, 如苜蓿 *Medicago sativa*^[3]、二穗短柄草 *Brachypodium distachyon*^[4]、人参 *Panax ginseng*^[5] 等。同组的 ERF 因为有着相似的结构和保守基序, 通常具有相似的性质^[2]。

AP2 结构域最早发现于拟南芥 AP2 基因中, 由大约 60 个氨基酸组成^[1, 6]。AP2 结构域的 N 端存在 1 个碱性亲水区, 含有 3 个反平行的 β -折叠, 这 3 个 β -折叠在识别顺式作用元件中具有重要作用, C 端有 1 个两亲性的 α -螺旋, 可能参与其他转录因子或 DNA 的相互作用^[7]。ERF 根据 AP2 结构域上特定位置的不同, 氨基酸残基可分为 ERF 与 DREB, 由于残基的不同, ERF 和 DREB 对启动子的亲和性和识别特异性会有差异^[8]。ERF 和 DREB 通常结合的顺式元件分别是 GCC(核心序列为 GCCGCC) 和 DRE/CRT(dehydration-responsive element/C-repeat, 核心序列为 CCGAC)^[9]。除这两者外, ERF 还可以结合其他的基序, 例如刚毛柃柳 *Tamarix hispida* 的 ThCRF1 可与 GCC、DRE、TTG1 和 TTG2 基序结合^[10]。ERF 与基序结合的特异性似乎受到某种机制的调控, 根据接收到的信号改变对基序的结合倾向, 例如拟南芥中 ERF1 在茉莉酸诱导下与茉莉酸响应基因启动子上的 GCC 基序结合, 但受到非生物胁迫时, ERF1 优先与胁迫抗性基因启动子上的 DRE 基序结合^[11]。

1.2 功能基序

ERF 在 AP2 域外含有一些保守的氨基酸基序。有些基序在 ERF 参与转录调控时起到重要作用, 当基序缺失或突变时会导致功能的改变或缺失。比如 EAR(ERF-associated amphiphilic repression) 类基序, 这类基序有 2 种保守序列, 分别为 LxLxLx 和 DLNxxP^[12]。EAR 基序可直接影响 ERF 转录调控的功能, 例如拟南芥中 ERF4 有 2 种亚型, 其中 ERF4-R(含有 EAR 基序) 能抑制基因表达, 而 ERF4-A(不含 EAR 基序) 能上调基因表达^[13]。有的基序具有激活结构域的功能, 比如 EDLL 基序具有激活转录的功能, 因保守的谷氨酸 (E)、天冬氨酸 (D) 和亮氨酸 (L) 残基而得名, 属于酸性的激活结构域^[14]。基序还有其他功能, 如拟南芥 ESR1 中的 ESR 基序是激活结构域, 当用 VP16 替换 ESR 基序时, ESR1 丧失了促进芽再生的能力^[15]。ERF 功能基序可以通过基因编辑的方式添加至目标 ERF 基因中, 修饰后 ERF 的功能根据基序的类别发生改变, 例如将以 EAR 基序为基础改造的 SRDX 序列添加至 ERF 中, 使修饰后的 ERF 具有转录抑制的功能^[16]。

2 ERF 的功能

ERF 的生物学功能涉及范围非常广, 胁迫和生长发育都有它的参与。ERF 的功能主要由直接调控目标基因实现, 也有一些是通过调控其他转录因子实现 (表 1)。

2.1 ERF 在胁迫响应时的功能

ERF 在植物受到胁迫时通过调控胁迫响应的相关基因以应对各种胁迫。生物胁迫中, ERF 抵御真菌病原体最直接的方式是上调有关防卫基因, 如拟南芥中 ERF96 上调 PDF 和 PR 这类病理相关基因^[17]; 拟南芥中 IXb 组 ERF 可以上调 CYP81F2 促进杀菌剂吡啶类硫苷合成^[19]。还有通过促进程序性死亡以防止病原体的扩散, 如番茄 *Solanum lycopersicum* 中 ERF68 可以上调有关细胞程序性死亡的基因促进细胞

表1 ERF的功能

Table 1 Function of ERF

植物	ERFs	目的基因及调控方式	目的基因说明	效果
拟南芥	<i>ERF4</i>	<i>CAT3</i>	过氧化氢酶, ROS清除酶系统之一	根据ERF4形态不同, 调控的效果不同 ^[13]
拟南芥	<i>ERF96</i>	上调 <i>PDF1.2a</i> 、 <i>PR-3/4</i> 和 <i>ORA59</i>	生物胁迫抵御基因, <i>ORA59</i> 为转录因子	增强植物对病原体抗性 ^[17]
拟南芥	<i>ERF74</i>	上调 <i>RbohD</i>	呼吸暴发氧化酶, 增加活性氧的产量	启动胁迫初期活性氧暴发, 增强信号传导 ^[18]
拟南芥	IXb组ERF	上调 <i>CYP81F2</i>	杀菌剂吡啶类硫苷合成关键酶	增加吡啶类硫苷合成, 减少植物间真菌传播 ^[19]
拟南芥	<i>WRI4</i>	上调 <i>LACS1</i> 、 <i>KCR1</i> 、 <i>PAS2</i> 、 <i>ECR</i> 和 <i>WSD</i>	参与表皮蜡质合成	增加蜡质合成, 保护植物受逆境伤害 ^[20]
拟南芥	<i>RAP2.2</i> 和 <i>RAP2.12</i>	上调 <i>LBD41</i> 和 <i>PCO1</i>	低氧响应蛋白质	受低氧胁迫诱导, 保持低氧应答基因在低氧环境下的稳定 ^[21]
拟南芥	<i>AtERF72</i>	下调 <i>IRT1</i> 、 <i>HA2</i> 和上调 <i>CLH1</i>	<i>IRT1</i> 、 <i>HA2</i> 铁吸收, <i>CLH1</i> 叶绿素降解	受缺铁环境诱导, 起到负调控效果 ^[22]
苹果	<i>MdERF2</i>	上调 <i>MdACS3a</i>	果实成熟过程中乙烯合成关键酶基因	进一步促进乙烯生成 ^[23]
苹果	<i>MdERF4</i>	下调 <i>MdERF3</i>	转录因子, 响应盐胁迫并提高盐胁迫抗性	削弱植物对盐胁迫抗性 ^[24]
水稻	<i>OsERF71</i>	上调 <i>OsXIP</i>	抑制微生物来源的木聚糖酶	增强植物抗性 ^[25]
芜菁	<i>BrERF72</i>	上调 <i>BrLOX4</i> 、 <i>BrAOC3</i> 和 <i>BrOPR3</i>	参与茉莉酸合成	加速叶片衰老 ^[26]
番茄	<i>JRE4</i>	上调 <i>DWF5</i> 和 <i>GAME4</i>	甾醇还原酶和配糖生物碱代谢相关	促进糖苷生物碱的合成 ^[27]
番茄	<i>ERF68</i>	上调 <i>COPA</i> 、 <i>Sw-5a</i> 、 <i>AOS</i> 和 下调 <i>CAB</i>	参与细胞程序性死亡	促进细胞程序性死亡, 防止病原体扩散 ^[28]
月季	<i>RhERF1</i> 和 <i>RhERF4</i>	下调 <i>RhBGLA1</i>	β -半乳糖苷酶, 加速花瓣脱落	防止花瓣脱落 ^[29]
罂粟	<i>PsAP2</i>	上调 <i>AOX1a</i>	抗氧化酶之一	增强植株的ROS清除能力 ^[30]
碧冬茄	<i>PhERF2</i>	上调 <i>ADH1-2</i>	乙醇脱氢酶	提高植物对水淹抗性 ^[31]
山葡萄	<i>VaERF092</i>	上调 <i>VaWRKY33</i>	转录因子, 调控胁迫相关基因	增强植物对低温的抗性 ^[32]
小果野蕉	<i>MaERF10</i>	下调 <i>MaLOX7/8</i> 、 <i>MaAOC3</i> 和 <i>MaOPR4</i>	参与茉莉酸合成	抑制茉莉酸信号, 增强冷害 ^[33]
小果野蕉	<i>MaDEAR1</i>	下调 <i>MaEXP1/3</i> 、 <i>MaPG1</i> 、 <i>MaXTH10</i> 、 <i>MaPL3</i> 和 <i>MaPME3</i>	修饰细胞壁, 与果实软化有关的基因	防止果实过早软化 ^[34]
甜橙	<i>CitERF13</i>	上调 <i>CitPPH</i> 和 <i>CitNYC</i>	参与叶绿素降解	加速果实褪绿 ^[35]
甜橙和椪柑	<i>CitERF6</i>	上调 <i>CitPPH</i>	参与叶绿素降解	加速果实褪绿 ^[35]
桃子	<i>PpeERF2</i>	下调 <i>PpeNCED2/3</i> 和 <i>PpePG1</i>	ABA合成与细胞壁降解	防止果实过快软化 ^[36]
番木瓜	<i>CpERF9</i>	下调 <i>CpPME1/2</i> 和 <i>CpPG5</i>	细胞壁降解	防止果实过早软化 ^[37]
枇杷	<i>EjERF39</i>	<i>Ej4CL1</i>	木质素合成基因	促进果实木质化 ^[38]

说明: 苹果*Malus domestica*、芜菁*Brassica rapa*、月季*Rosa chinensis*、罂粟*Papaver somniferum*、碧冬茄*Petunia×hybrida*、山葡萄*Vitis amurensis*、小果野蕉*Musa acuminata*、甜橙*Citrus sinensis*、椪柑*Citrus reticulata*、桃*Amygdalus persica*、番木瓜*Carica papaya*、枇杷*Eriobotrya japonica*

死亡^[28]。非生物胁迫下 ERF 通过调控各种非生物胁迫抗性相关基因表达, 提高植物抗逆性。碧冬茄中 *PhERF2* 在植株受水淹的情况下上调 *ADH1-2* 乙醇脱氢酶的表达, 提高植株对水淹的抗性^[31]。枇杷的 *EjERF39* 受低温诱导, 上调木质素合成基因 *Ej4CL1*, 促进果实木质化, 减轻冷害^[38]。ERF 可以通过调控转录因子来增强植物抗性, 例如山葡萄中 *VaERF092* 受低温胁迫诱导并通过增强 *VaWRKY33* 表达, 从而间接增强植株对低温的抗性^[32]。ERF 还可以通过调控渗透调节物质以增强植物的抗性, 例如小豆 *Vigna angularis* 中 *VaERF3* 在盐碱胁迫中及水稻 *OsERF71* 在干旱胁迫中都可以诱导脯氨酸的积累, 分别提高相应的胁迫抗性^[39-40]。

ERF 可能在逆境条件下负调控植物抗性, 这会加剧植物所受的伤害。ERF 可以通过直接抑制相关抗性基因的表达降低植物的抗性。拟南芥 *AtERF72* 会受缺铁环境诱导并抑制参与铁吸收的 *IRT1* 和 *HA2* 的表达, 进一步抑制铁吸收^[22]。白桦 *Betula platyphylla* 中 *BpERF11* 受盐胁迫和干旱胁迫诱导表达, 抑制

LEA 和脱水蛋白基因的表达, 并加剧干旱胁迫导致的伤害^[41]。ERF 还能通过抑制相关转录因子的表达以起到间接负调控。苹果中 *MdERF4* 抑制具有盐胁迫抗性的 *MdERF3* 表达, 从而削弱了植物对盐胁迫的抗性^[24]。还有 ERF 通过抑制植物激素或信号分子以负调控胁迫的响应基因。小果野蕉中 *MaERF10* 受低温胁迫诱导, 与 TIFY 蛋白 *MaJAZ3* 互作通过抑制茉莉酸合成基因的表达以抑制茉莉酸信号途径, 从而使果实表现出明显的冷害^[33]。*CaDRAT1* 在辣椒 *Capsicum annuum* 受到干旱胁迫时, 通过抑制脱落酸 (abscisic acid, ABA) 合成基因的表达从而抑制了依靠 ABA 信号的干旱响应基因的表达^[42]。

ERF 负调控胁迫下的植物抗性或许是为维持其他系统的稳定。番茄 *SlERF84* 可以增强干旱和盐胁迫抗性, 但会削弱生物胁迫抗性, 原因可能是 *SlERF84* 通过增强活性氧 (reactive oxygen species, ROS) 清除能力以减缓细胞死亡, 从而削弱植物对病原体的抗性^[43]。苹果中 *MdERF4* 对 *MdERF3* 的调控可能是盐胁迫下维持乙烯在植物体内稳态的反馈调节机制^[24]。番薯 *Ipomoea batatas* 中 *IbERF4* 抑制非生物胁迫响应基因表达, 这或许是因为 *IbERF4* 主要参与调控开花和叶片衰老而导致的^[44]。

2.2 ERF 在果实成熟中的功能

果实成熟的标志包括褪绿和变软。ERF 可以通过调控相关基因促进叶绿素的降解, 比如甜橙和椪柑中 *CitERF6* 上调果实中参与叶绿素降解的 *CitPPH*, 从而促进果实褪绿^[45]; 甜橙 *CitERF13* 可以直接上调 *CitPPH* 和 *CitNYC* 加速果实褪绿^[35]。一般果实在成熟后会发生软化的现象, 软化会影响果实的货架期寿命以及运输, ERF 能通过调控相关基因调节软化的过程, 比如桃子中 *PpeERF2* 通过抑制 *PpeNCED2*、*PpeNCED3* (参与 ABA 合成) 和 *PpePG1* (参与细胞壁降解) 的表达, 以防止果实过早软化^[36]; 同样还有番木瓜中 *CpERF9* 和小果野蕉 *MaDEAR1*, 都是通过抑制相关细胞壁降解的基因表达, 防止果实过早软化^[34, 37]。

2.3 ERF 在花叶衰老与脱落中的功能

花或叶的衰老和脱落是植物的生理现象, 但衰老和脱落并非为一种过程。衰老背后的本质是细胞的程序式死亡。以拟南芥为例, 拟南芥 *WRKY53* 被视为叶片衰老的核心转录因子, *ESP/ESR* 负调控 *WRKY53*, *AtERF4* 和 *AtERF8* 可以直接抑制 *ESP/ESR* 的表达从而间接加速叶的衰老^[46]。拟南芥中过氧化氢 (H_2O_2) 正向增强 *WRKY53* 的表达, *ERF4* 的 2 种亚型直接调控 *CAT3* 的表达以控制 H_2O_2 的量从而间接调控衰老进程^[13]。ERF 还可以通过调节其他信号分子及其信号转导来调节花或叶的衰老。芜菁中 *BrERF72* 由茉莉酮酸甲酯诱导并上调茉莉酸合成基因表达从而通过茉莉酸信号途径加速叶片衰老^[26]。KHASKHELI 等^[47] 在月季花中筛选出可以上调细胞分裂素含量的基因 *RhERF113*, 在沉默其表达后, 花加速衰老, 而在补充外源细胞分裂素后可以使衰老速度恢复到正常水平。脱落是另一种过程, 脱落器官在基部的离区细胞受乙烯等激素信号的诱导完成脱落。在乙烯信号传导过程中有一类名为 EDF (ethylene response DNA-binding factors) 的蛋白质位于 EIN3 的下游^[48], EDF 在植物开花期间促进花的衰老和脱落。一种名为 *FUF1* 的 ERF 可抑制 EDF 的表达从而达到延长花期的效果^[49]。此外, 月季的 β -半乳糖苷酶基因 *RhBGLA1* 会加速花瓣的脱落, 而 *RhERF1* 和 *RhERF4* 可以抑制此基因的表达, 防止花瓣脱落^[29]。

3 ERF 的表达调控

3.1 植物对 ERF 的调控机制

3.1.1 信号分子对 ERF 的调控 ERF 受各类信号分子的诱导从而表达并行使相应的功能 (图 1), 这些信号分子通过在植物体内的信号转导, 逐级将体内和体外的环境信息传递, 最终完成对 ERF 的表达调控。

作为 ERF 的命名来源, 乙烯对 ERF 的调控关系最先被发现^[1]。乙烯经过信号转导, 诱导 ERF 在植物体内调控胁迫防御及生长发育等生理过程。以拟南芥为例, 乙烯与位于内质网膜上的各类乙烯受体结合, 使与受体关联的激酶 CTR1 失活, 无法磷酸化 EIN2 的 C 端^[50]。未被磷酸化的 EIN2 从而进入细胞核, 使转录因子 EIN3 能稳定存在并发挥作用^[51], 随即 EIN3 激活包括 *ERF1* 等转录因子的转录, 这些转录因子调控其他的乙烯响应基因以完成乙烯信号响应。除 *ERF1* 外还有许多受乙烯信号诱导的 ERF, 如枸杞 *Lycium chinense* 中的 *LchERF* 受乙烯诱导增强植株盐胁迫抗性^[52], 拟南芥中 *AtERF4* 受乙烯诱导降低了对乙烯的敏感性^[53]。

ABA 在植物对抗非生物胁迫时能通过诱导相关的 ERF 增强抗性。比如番茄 *ERF5* 基因的转录受外源 ABA 诱导并能增强植物对干旱和盐胁迫的抗性^[54]。ABA 与乙烯 2 种信号在部分情况下也存在拮抗作

用,例如拟南芥中 ABA 信号能激活下游 ERF 基因 *ABI4*,而乙烯信号通过 EIN3 能够抑制 *ABI4* 的表达,两者的拮抗作用影响抗坏血酸与 ROS 的含量^[55]。ERF 也可以反过来调控 ABA 信号传导。拟南芥 *AtERF4* 受 ABA 诱导并抑制 ABA 的信号传导,ABA 响应基因明显下调^[53]。

ERF 和其他植物激素也有调控关系,这其中发现较多的是茉莉酸信号与 ERF 之间的调控,茉莉酸信号对 ERF 的调控主要表现在抗逆性和生长代谢等方面。例如在抵御胁迫时水稻 *OsERF71* 和拟南芥 *ERF96* 都可由茉莉酸信号诱导表达,提高植物对生物胁迫的抗性^[17,25]。在植物生长代谢方面,茉莉酸信号可由 ERF 进一步促进茉莉酸的信号传导,如茺菁 *BrERF72* 可由茉莉酮酸甲酯诱导并上调参与茉莉酸合成相关基因从而加速叶片衰老^[26]。茉莉酸信号通过 ERF 还能调控其他代谢相关的产物生成,例如番茄 *JRE4* 受茉莉酸诱导上调,*JRE4* 直接上调甾醇还原酶和配糖生物碱代谢相关基因促进糖苷生物碱的合成^[27]。生长素信号诱导 ERF 参与了脱落有关的调控,月季花瓣离层 *RhERF4* 受生长素诱导且抑制下游 *RhBGLA1* 的转录,从而抑制了离层果胶的降解,延缓花瓣脱落^[29]。水杨酸是重要的植物防御激素,它本身能诱导 ERF 的表达,例如水稻的 *OsERF96* 和山海关杨 *Populus deltoides* ‘Shanhaiguan’ 的 *PdERF-18*^[56-57]。

ROS 在 ERF 接收胁迫信号过程中具有重要作用。胁迫初期位于细胞膜上的蛋白质感应到胁迫信息,需要次级信使将胁迫信息传至内部。ROS 作为次级信使之一能够将细胞内的信号快速传递至细胞核,激活一系列蛋白激酶 (protein kinases, PKs) 或蛋白磷酸酶 (protein phosphatases, PPs),而 PKs 和 PPs 可以触发对转录因子磷酸化或脱磷酸化级联反应^[58-59]。例如拟南芥中 ROS 会触发 MPK6,随后 MPK6 磷酸化 ERF6,最后 ERF6 调控下游相关 ROS 响应基因^[60]。除此之外,还有水稻中受 ROS 诱导的 *SERF1*,通过 MAPK5 磷酸化后激活,提高水稻的盐胁迫抗性^[61]。

3.1.2 其他因子对 ERF 的调控 在 ERF 基因转录后,目前有选择性剪接和 miRNA 为主的 2 种调控方式。选择性剪接在参与非生物胁迫的 DREB 中较为常见,如水稻的 *OsDREB2A/2B*^[62] 和玉米 *Zea mays* 的 *ZmDREB2A*^[63],只有在胁迫下才会产生具有功能的有效转录本。选择性剪接还可导致功能转变,例如拟南芥中,ERF4-A 和 ERF4-R 的存在比率由 RNA 结合蛋白 FPA 控制,当叶片开始衰老时,ERF4-R 的存在比率比未衰老时高,从而抑制抗氧化酶的表达以促进叶片的衰老^[13]。miRNA 作为一类非编码 RNA,主要通过降解 mRNA 或是沉默目标基因的翻译以抑制目标基因的表达。如 miRNA172 通过抑制 AP2/ERF 蛋白的翻译从而对调控生殖器官的发育以及抑制干细胞增殖起到了关键的作用^[64]。选择性剪接和 miRNA 都是针对 mRNA 的修饰方式,选择性剪接使 ERF 可以产生多种转录本,丰富了 ERF 功能的多样性。miRNA 对 mRNA 进行直接修饰可以特异性负调控 ERF,明晰 miRNA 对 ERF 的表达调控机制可以促进 miRNA 技术在 ERF 功能上的应用。

有一些调控机制可以降解或激活已翻译成蛋白质的 ERF。泛素化是降解 ERF 的调控方式之一,例如拟南芥中,响应干旱胁迫的 *AtERF53* 在非胁迫情况下会被带有 RING 结构域的 E3 泛素连接酶 RGLG2 泛素化,使其被 26S 蛋白酶分解^[65]。Ⅶ组的 ERF 被独特的 N 端规则所调节,这些 ERF 的 N 端在正常生长环境下会被植物半胱氨酸氧化酶 Pco1/2 修饰,随后被 N 端识别蛋白 ATE1/2 和 PRT6 识别并降解。其中半胱氨酸受氧气 (O₂) 与一氧化氮 (NO) 氧化,而非生物胁迫能抑制 NO 的积累。在植物处于缺氧状态或是胁迫的情况下,Ⅶ组的 ERF 才得以稳定存在,从而激活胁迫相关的应答基因^[66-67]。不同于前

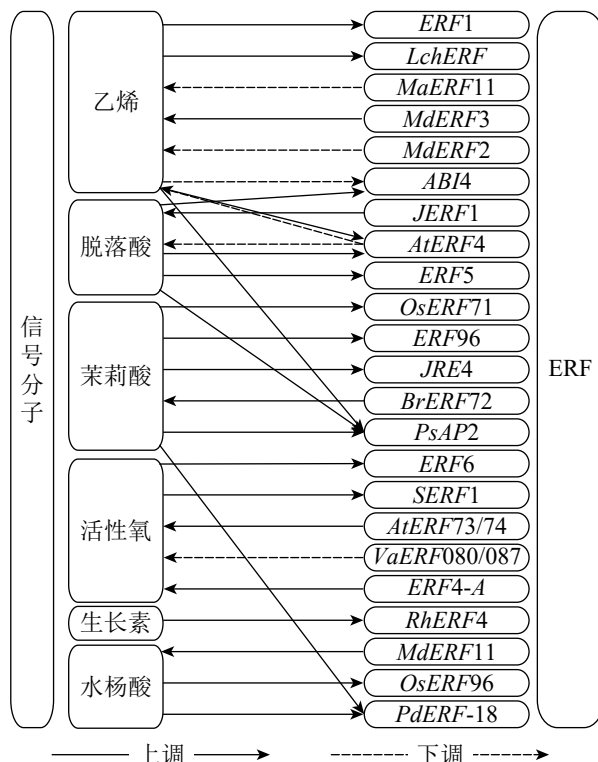


图1 ERF与信号分子的调控关系

Figure 1 Regulatory relationship between ERF and signal molecules

两者, 磷酸化是一种激活 ERF 的机制, 对 ERF 是重要的调控途径。不同激酶磷酸化通常会导致 ERF 的功能发生变化, 包括活性的变化和细胞器的定位等。WANG 等^[60]研究发现: 拟南芥 ERF6 上的磷酸化位点可以被 MPK6 特异性识别并进行磷酸化, 磷酸化后的 ERF6 转录因子对其下游基因具有更强的激活活性。尽管野大豆 *Glycine soja* 的 GsERF7 本身含有核定位信号基序, 但只有被 GsSnRK1 磷酸化之后才会从细胞质被重新定位至细胞核, 从而发挥转录调控功能^[68]。

3.2 ERF 对下游基因的调控机制

3.2.1 ERF 对信号分子的调控 ERF 有些功能是通过调控植物中的信号分子完成的, 比如 ERF 通过调控植物激素合成途径中的关键酶基因以控制植物激素信号通路。ERF 通过调控乙烯合成关键基因的表达, 从而调节乙烯的生物合成和信号传导, 例如苹果果实中的 *MdERF3* 受乙烯诱导且能上调 *MdACS1* 的表达, 从而加速乙烯的合成^[23]。ERF 还可以抑制乙烯合成关键酶基因的表达, 以控制乙烯的生成, 例如 HAN 等^[69] 在小果野蕉果实中发现 MaERF11 能够有效抑制 *MaACO1* 的转录从而抑制乙烯的合成。除此之外, ERF 也可以参与果实成熟过程中乙烯合成模式的转换。例如苹果果实成熟初期, *MdERF2* 通过抑制酶活性较高的 *MdACS1* 的表达, 并上调酶活性较低 *MdACS3a* 的表达, 来限制乙烯在果实中的积累以放慢苹果的成熟速度^[23, 70]。

ERF 也可以通过调控 ABA 合成相关基因从源头调控 ABA 的信号, 例如烟草中 JERF1 直接上调 ABA 合成相关基因 *NtSDR* 以增加 ABA 的含量, 增强烟草对盐胁迫和低温胁迫的抗性^[71]。ERF 还可抑制 ABA 信号, 例如拟南芥 *AtERF4* 过表达株系的种子经 ABA 处理后, 相比于野生型种子, ABA 信号转导下游基因表达量明显下降^[53], 这说明 *AtERF4* 是通过抑制 ABA 的信号传导调控了 ABA 的信号。桃子 *PpeERF2* 可以直接抑制 ABA 合成相关基因 *PpeNCED2*、*PpeNCED3* 的表达以抑制 ABA 的合成^[72]。其他植物激素如茉莉酸和水杨酸等也受到 ERF 的调控, 例如芜菁 *BrERF72* 上调参与茉莉酸合成相关基因从而加速叶片衰老^[26], 苹果 *MdERF11* 通过促进水杨酸的合成以增强植株对生物胁迫的抗性^[73]。

ERF 可以通过调控呼吸爆发氧化酶同系物 (respiratory burst oxidase homolog, *Rboh*) 家族基因, 加速 ROS 生成, 从而促进胁迫信号传递, 完成早期胁迫响应。比如拟南芥中的 *AtERF73/74* 在胁迫初期能调控 *Rboh* 家族基因, *Rboh* 催化 H_2O_2 生成, H_2O_2 将胁迫信号继续传递^[18, 74]。信号传递后过量的 ROS 会对植物产生氧化伤害, ERF 通过加强 ROS 清除系统以清除过量的 ROS。例如 SUN 等^[75] 将山葡萄中受低温胁迫诱导的 *VaERF080/087* 转入拟南芥, 转基因植株较野生型在低温胁迫下活性氧清除酶具有更高活性, 也表现出更好的低温抗性。拟南芥 *ERF4-A* 可以上调 *CAT3* 的表达从而减缓细胞死亡^[13]。植物激素可以通过 ERF 调节抗氧化系统以控制 ROS, 例如罂粟中 *PsAP2* 可由乙烯、茉莉酸和 ABA 诱导并通过上调 *AOX1a* 增强植株的抗氧化能力^[30]。

3.2.2 蛋白质互作 ERF 与蛋白质协作互作可以介入到多种反应。通过与相应的蛋白质协作能大幅提高转录激活能力。比如 GmERF5 与 GmbHLH、GmEIF 互作, 可提高大豆 *Glycine max* 对病原体的抗性^[76], OsERF3 和 WOX11 互作调控细胞分裂素响应基因 *RR2* 以调节水稻的根冠发育^[77], EjERF39 和 EjMYB8 互作调控木质素合成基因以增强枇杷果实低温抗性^[38]。具有转录抑制功能的 ERF 通过招募辅抑制因子以起到加强抑制的作用, 例如在小果野蕉果实中, MaERF11 可以抑制果实成熟相关基因的表达并可招募组蛋白去乙酰化酶 MaHDA1 增强抑制效果^[69]。ERF 通过与其他转录因子之间发生互作以竞争与目标启动子结合的机会, 例如苹果 *MdERF2* 通过其 N 端与 *MdERF3* 的 DNA 结合域结合, 从而使 *MdERF3* 无法与目标基因启动子结合^[23]。

4 展望

ERF 是植物特有的转录因子, 其 AP2 结构域作为 DNA 结合域受到大量关注, 但在 AP2 结构域外尚有很多基序是未知的, 且这些基序能否应用在基因工程中也需进一步研究。ERF 的功能受到很多农林领域研究者的关注, 但对于 ERF 这个大家族来说, 得到明确功能注释的仅有少数, 且主要出自少数模式作物, 后期研究应对其他植物中 ERF 进行大量的功能验证。园艺领域研究者对 ERF 调控果实成熟和花叶的衰老与脱落的关注较多, 未来可以对园艺植物在切花或果实保鲜和花果期调控等课题深入研究。ERF 既受信号分子调控, 又调控信号分子的生成和传导。目前有大量关于 ERF 与各类信号分子之间调

控的研究,但大多数并未涉及到信号交叉或完整的调控网络,或许未来研究者可以关注在信号调控网络中ERF所发挥的节点作用。植物中一些因子对ERF调控使ERF适宜地发挥作用,这些调控机制有助于理解ERF发挥功能的过程,但很少得到具体应用。目前来看,应用miRNA具有一定的可行性,或许未来应更深入miRNA调控ERF的研究。ERF与蛋白质相互作用类型广泛,具有结构域的特异性,但这方面的机理研究还有很多空缺,未来有关ERF-蛋白质特异性结合的机理应该得到深入研究。

5 参考文献

- [1] 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.
- [2] 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.
- [3] JIN Xiaoyu, YIN Xiaofan, NDAYAMBAZA B, *et al.* Genome-wide identification and expression profiling of the ERF gene family in *Medicago sativa* L. under various abiotic stresses [J]. *DNA Cell Biol*, 2019, 38(10): 1056 – 1068.
- [4] CUI Licao, FENG Kewei, WANG Mengxing, *et al.* Genome-wide identification, phylogeny and expression analysis of AP2/ERF transcription factors family in *Brachypodium distachyon* [J]. *BMC Genomics*, 2016, 17(1): 1 – 19.
- [5] CHEN Jing, ZHOU Yuanhang, ZHANG Qi, *et al.* Structural variation, functional differentiation and expression characteristics of the AP2/ERF gene family and its response to cold stress and methyl jasmonate in *Panax ginseng* C. A. Meyer [J]. *PLoS One*, 2019, 15(3): e0226055. doi: 10.1371/journal.pone.0226055.
- [6] JOFUKU K D, DEN BOER B G, 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.
- [7] LIU Qiang, ZHANG Guiyou, CHEN Shouyi, *et al.* Structure and regulatory function of plant transcription factors [J]. *Sci Bull*, 2001, 46(4): 271 – 278.
- [8] SAKUMA Y, LIU Q, DUBOUZET J G, *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.
- [9] HAO Dongyun, YAMASAKI K, SARAI A, *et al.* Determinants in the sequence specific binding of two plant transcription factors, CBF1 and NtERF2, to the DRE and GCC motifs [J]. *Biochemistry*, 2002, 41(13): 4202 – 4208.
- [10] 覃利萍. 刚毛柃柳 AP2/ERF 转录因子 ThCRF1 响应盐胁迫的调控机理研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2018.
QIN Liping. *Study on the Regulatory Mechanism of an AP2/ERF Transcription Factor, ThCRF1, in Response to Salt Stress in Tamarix hispida* [D]. Urumqi: Xinjiang University, 2018.
- [11] CHENG Meichun, LIAO Poming, KUO Weiwen, *et al.* The *Arabidopsis* ETHYLENE RESPONSE FACTOR1 regulates abiotic stress-responsive gene expression by binding to different cis-acting elements in response to different stress signals [J]. *Plant Physiol*, 2013, 162(3): 1566 – 1582.
- [12] KAGALE S, LINKS M G, ROZWADOWSKI K, *et al.* Genome-wide analysis of ethylene-responsive element binding factor-associated amphiphilic repression motif-containing transcriptional regulators in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2010, 152(3): 1109 – 1134.
- [13] RIESTER L, KOSTERHOFMANN S, DOLL J, *et al.* Impact of alternatively polyadenylated isoforms of ETHYLENE RESPONSE FACTOR4 with activator and repressor function on senescence in *Arabidopsis thaliana* L. [J]. *Genes*, 2019, 10(2): 91. doi: 10.3390/genes10020091.
- [14] TIWARI S B, BELACHEW A, MA S F, *et al.* The EDLL motif: a potent plant transcriptional activation domain from AP2/ERF transcription factors [J]. *Plant J*, 2012, 70(5): 855 – 865.
- [15] NOMURA Y, MATSUO N, BANNO H, *et al.* A domain containing the ESR motif in ENHANCER OF SHOOT REGENERATION 1 functions as a transactivation domain [J]. *Plant Biotechnol*, 2009, 26(4): 395 – 401.
- [16] HUANG Pinyao, ZHANG Jingsong, JIANG Beier, *et al.* NINJA-associated ERF19 negatively regulates *Arabidopsis* pattern triggered immunity [J]. *J Exp Bot*, 2019, 70(3): 1033 – 1047.
- [17] CATINOT J, HUANG Jingbo, HUANG Pinyao, *et al.* ETHYLENE RESPONSE FACTOR 96 positively regulates *Arabidopsis* resistance to necrotrophic pathogens by direct binding to GCC elements of jasmonate- and ethylene-responsive

- defence genes [J]. *Plant Cell Environ*, 2015, **38**(12): 2721 – 2734.
- [18] YAO Yuan, HE Runjun, XIE Qiaoli, *et al.* ETHYLENE RESPONSE FACTOR 74 (ERF74) plays an essential role in controlling a respiratory burst oxidase homolog D (RbohD)-dependent mechanism in response to different stresses in *Arabidopsis* [J]. *New Phytol*, 2017, **213**(4): 1667 – 1681.
- [19] FROSCHER C, IVEN T, WALPER E, *et al.* A gain-of-function screen reveals redundant ERF transcription factors providing opportunities for resistance breeding toward the vascular fungal pathogen *Verticillium longisporum* [J]. *Mol Plant-microbe Interactions*, 2019, **32**(9): 1095 – 1109.
- [20] PARK C, GO Y, SUH M, *et al.* Cuticular wax biosynthesis is positively regulated by WRINKLED4, an AP2/ERF-type transcription factor, in *Arabidopsis* stems [J]. *Plant J*, 2016, **88**(2): 257 – 270.
- [21] GASCH P, FUNDINGER M, MULLER J T, *et al.* Redundant ERF-VII transcription factors bind to an evolutionarily conserved cis-Motif to regulate hypoxia-responsive gene expression in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2015, **28**(1): 160 – 180.
- [22] LIU Wei, LI Qiwei, WANG Yi, *et al.* Ethylene response factor AtERF72 negatively regulates *Arabidopsis thaliana* response to iron deficiency [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 2017, **491**(3): 862 – 868.
- [23] LI Tong, JIANG Zhongyu, ZHANG Lichao, *et al.* Apple (*Malus domestica*) MdERF2 negatively affects ethylene biosynthesis during fruit ripening by suppressing MdACS1 transcription [J]. *Plant J*, 2016, **88**(5): 735 – 748.
- [24] AN Jianping, ZHANG Xiaowei, XU Ruirui, *et al.* Apple MdERF4 negatively regulates salt tolerance by inhibiting MdERF3 transcription [J]. *Plant Sci*, 2018, **276**: 181 – 188.
- [25] ZHAN Yihua, SUN Xiangyu, RONG Guozeng, *et al.* Identification of two transcription factors activating the expression of OsXIP in rice defence response [J]. *BMC Biotechnol*, 2017, **17**: 26. doi: [10.1186/s12896-017-0344-7](https://doi.org/10.1186/s12896-017-0344-7).
- [26] TAN Xiaoli, FAN Zhongqi, SHAN Wei, *et al.* Association of BrERF72 with methyl jasmonate-induced leaf senescence of Chinese flowering cabbage through activating JA biosynthesis-related genes [J]. *Hortic Res*, 2018, **5**: 22. doi: [10.1038/s41438-018-0028-z](https://doi.org/10.1038/s41438-018-0028-z).
- [27] THAGUN C, IMANISHI S, KUDO T, *et al.* Jasmonate-Responsive ERF transcription factors regulate steroidal glycoalkaloid biosynthesis in tomato [J]. *Plant Cell Physiol*, 2016, **57**(5): 961 – 975.
- [28] LIU Anchi, CHENG Chiuping. Pathogen-induced ERF68 regulates hypersensitive cell death in tomato [J]. *Mol Plant Pathol*, 2017, **18**(8): 1062 – 1074.
- [29] GAO Yuerong, LIU Yang, LIANG Yue, *et al.* Rosa hybrida RhERF1 and RhERF4 mediate ethylene- and auxin-regulated petal abscission by influencing pectin degradation [J]. *Plant J*, 2019, **99**(6): 1159 – 1171.
- [30] MISHRA S, PHUKAN U J, TRIPATHI V, *et al.* PsAP2 an AP2/ERF family transcription factor from *Papaver somniferum* enhances abiotic and biotic stress tolerance in transgenic tobacco [J]. *Plant Mol Biol*, 2015, **89**(1): 173 – 186.
- [31] YIN Dongmei, SUN Daoyang, HAN Zhuping, *et al.* PhERF2, an ethylene-responsive element binding factor, plays an essential role in waterlogging tolerance of petunia [J]. *Hortic Res*, 2019, **6**: 83. doi: [10.1038/s41438-019-0165-z](https://doi.org/10.1038/s41438-019-0165-z).
- [32] SUN Xiaoming, ZHANG Langlang, WONG D C J, *et al.* The ethylene response factor VaERF092 from Amur grape regulates the transcription factor VaWRKY33, improving cold tolerance [J]. *Plant J*, 2019, **99**(5): 988 – 1002.
- [33] QI Xinna, XIAO Yunyi, FAN Zhongqi, *et al.* A banana fruit transcriptional repressor MaERF10 interacts with MaJAZ3 to strengthen the repression of JA biosynthetic genes involved in MeJA-mediated cold tolerance [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2016, **120**: 222 – 231.
- [34] FAN Zhongqi, KUANG Jianfei, FU Changchun, *et al.* The banana transcriptional repressor MaDEAR1 negatively regulates cell wall-modifying genes involved in fruit ripening [J]. *Front Plant Sci*, 2016, **7**: 1021. doi: [10.3389/fpls.2016.01021](https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01021).
- [35] YIN Xueren, XIE Xiulan, XIA Xiaojian, *et al.* Involvement of an ethylene response factor in chlorophyll degradation during citrus fruit degreening [J]. *Plant J*, 2016, **86**(5): 403 – 412.
- [36] WANG Xiaobei, ZENG Wanfang, DING Yifeng, *et al.* Peach ethylene response factor PpeERF2 represses the expression of ABA biosynthesis and cell wall degradation genes during fruit ripening [J]. *Plant Sci*, 2019, **283**: 116 – 126.
- [37] FU Changchun, HAN Yanchao, QI Xiuye, *et al.* Papaya CpERF9 acts as a transcriptional repressor of cell-wall-modifying genes CpPME1/2 and CpPG5 involved in fruit ripening [J]. *Plant Cell Rep*, 2016, **35**(11): 2341 – 2352.
- [38] ZHANG Jing, YIN Xueren, LI Heng, *et al.* ETHYLENE RESPONSE FACTOR39-MYB8 complex regulates low-

- temperature-induced lignification of loquat fruit [J]. *J Exp Bot*, 2020, **71**(10): 3172 – 3184.
- [39] LI Weiyu, WANG Cheng, SHI Henghua, *et al.* Genome-wide analysis of ethylene-response factor family in adzuki bean and functional determination of VaERF3 under saline-alkaline stress [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2020, **147**: 215 – 222.
- [40] LI Jinjie, GUO Xiao, ZHANG Minghui, *et al.* OsERF71 confers drought tolerance via modulating ABA signaling and proline biosynthesis [J]. *Plant Sci*, 2018, **270**: 131 – 139.
- [41] ZHANG Wenhui, YANG Guiyan, MU Dan, *et al.* An ethylene-responsive factor BpERF11 negatively modulates salt and osmotic tolerance in *Betula platyphylla* [J]. *Sci Rep*, 2016, **6**: 23085. doi: 10.1038/srep23085.
- [42] LIM C, LIM J, LEE S, *et al.* The pepper AP2 domain-containing transcription factor CaDRAT1 plays a negative role in response to dehydration stress [J]. *Environ Exp Bot*, 2019, **164**: 170 – 180.
- [43] LI Zhenjun, TIAN Yongsheng, XU Jing, *et al.* A tomato ERF transcription factor, SlERF84, confers enhanced tolerance to drought and salt stress but negatively regulates immunity against *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2018, **132**: 683 – 695.
- [44] YU Yang, KIM H S, MA Peiyong, *et al.* A novel ethylene-responsive factor IbERF4 from sweetpotato negatively regulates abiotic stress [J]. *Plant Biotechnol Rep*, 2020, **14**(4): 397 – 406.
- [45] LI Shaojia, XIE Xiulan, LIU Shengchao, *et al.* Auto- and mutual-regulation between two *CitERFs* contribute to ethylene-induced citrus fruit degreening [J]. *Food Chem*, 2019, **299**: UNSP 125163. doi: 10.1016/j.foodchem.2019.125163.
- [46] KOYAMA T, NII H, MITSUDA N, *et al.* A regulatory cascade involving class II ETHYLENE RESPONSE FACTOR transcriptional repressors operates in the progression of leaf senescence [J]. *Plant Physiol*, 2013, **162**(2): 991 – 1005.
- [47] KHASKHELI A J, AHMED W, MA C, *et al.* RhERF113 functions in ethylene-induced petal senescence by modulating cytokinin content in rose [J]. *Plant Cell Physiol*, 2018, **59**(12): 2442 – 2451.
- [48] STEPANOVA A, ALONSO J M. *Arabidopsis* ethylene signaling pathway [J]. *Sci STKE*, 2005, **276**: cm4. doi: 10.1126/stke.2762005cm4.
- [49] CHEN Weihang, LI Peifang, CHEN Mingkun, *et al.* FOREVER YOUNG FLOWER negatively regulates ethylene response DNA-binding factors by activating an ethylene-responsive factor to control *Arabidopsis* floral organ senescence and abscission [J]. *Plant Physiol*, 2015, **168**(4): 1666 – 1683.
- [50] JU C, YOON G, SHEMANSKY J, *et al.* CTR1 phosphorylates the central regulator EIN2 to control ethylene hormone signaling from the ER membrane to the nucleus in *Arabidopsis* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, **109**(47): 19486 – 19491.
- [51] AN Fengying, ZHAO Qiong, JI Yusi, *et al.* Ethylene-induced stabilization of ETHYLENE INSENSITIVE3 and EIN3-LIKE1 is mediated by proteasomal degradation of EIN3 binding F-Box 1 and 2 that requires EIN2 in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2010, **22**(7): 2384 – 2401.
- [52] WU Dianyun, JI Jing, WANG Gang, *et al.* LchERF, a novel ethylene-responsive transcription factor from *Lycium chinense*, confers salt tolerance in transgenic tobacco [J]. *Plant Cell Rep*, 2014, **33**(12): 2033 – 2045.
- [53] YANG Zhen, TIAN Lining, LATOSZEKGREEN M, *et al.* *Arabidopsis* ERF4 is a transcriptional repressor capable of modulating ethylene and abscisic acid responses [J]. *Plant Mol Biol*, 2005, **58**(4): 585 – 596.
- [54] PAN Yu, SEYMOUR G, LU Chungui, *et al.* An ethylene response factor (ERF5) promoting adaptation to drought and salt tolerance in tomato [J]. *Plant Cell Rep*, 2012, **31**(2): 349 – 360.
- [55] YU Yanwen, WANG Juan, LI Shenghui, *et al.* Ascorbic acid integrates the antagonistic modulation of ethylene and abscisic acid in the accumulation of reactive oxygen species [J]. *Plant Physiol*, 2019, **179**(4): 1861 – 1875.
- [56] 牟少亮, 申磊, 石星辰, 等. 水稻 OsERF96 应答病原菌的表达及启动子的功能分析[J]. 植物遗传资源学报, 2017, **18**(1): 133 – 138.
- MOU Shaoliang, SHEN Lei, SHI Xingchen, *et al.* Expression of OsERF96 response to pathogen and functional analysis of its promoter [J]. *J Plant Genet Resour*, 2017, **18**(1): 133 – 138.
- [57] 王庆灵, 刘文鑫, 赵嘉平. 山海关杨 PdERF-18 转录因子的表达特征分析[J]. 浙江农林大学学报, 2014, **31**(5): 716 – 723.
- WANG Qingling, LIU Wenxin, ZHAO Jiaping. Expression patterns for a PdERF-18 response to different stresses in *Populus deltoides* ‘Shanhaiguan’ [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2014, **31**(5): 716 – 723.

- [58] ASAI T, TENA G, PLOTNIKOVA J, *et al.* MAP kinase signalling cascade in *Arabidopsis* innate immunity [J]. *Nature*, 2002, **415**(6875): 977 – 983.
- [59] DAUTREAUX B, TOLEDANO M. ROS as signalling molecules: mechanisms that generate specificity in ROS homeostasis [J]. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2007, **8**(10): 813 – 824.
- [60] WANG Pengcheng, DU Yanyan, ZHAO Xiaoliang, *et al.* The MPK6-ERF6-ROS-responsive cis-acting element7/GCC box complex modulates oxidative gene transcription and the oxidative response in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2013, **161**(3): 1392 – 1408.
- [61] SCHMIDT R, MIEULET D, HUBBERTEN H, *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.
- [62] MATSUKURA S, MIZOI J, YOSHIDA T, *et al.* Comprehensive analysis of rice *DREB2*-type genes that encode transcription factors involved in the expression of abiotic stress-responsive genes [J]. *Mol Genet Genomics*, 2010, **283**(2): 185 – 196.
- [63] QIN Feng, 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.
- [64] CHEN Xuemei. A microRNA as a translational repressor of *APETALA2* in *Arabidopsis* flower development [J]. *Science*, 2004, **303**(5666): 2022 – 2025.
- [65] CHENG Meichun, HSIEH Enjung, CHEN Junhung, *et al.* *Arabidopsis* RGLG2, functioning as a RING E3 ligase, interacts with AtERF53 and negatively regulates the plant drought stress response [J]. *Plant Physiol*, 2012, **158**(1): 363 – 375.
- [66] PUCCIARIELLO C, PERATA P. New insights into reactive oxygen species and nitric oxide signalling under low oxygen in plants [J]. *Plant Cell Environ*, 2017, **40**(4): 473 – 482.
- [67] VICENTE J, MENDIONDO G M, MOVAHEDI M, *et al.* The Cys-Arg/N-end rule pathway is a general sensor of abiotic stress in flowering plants [J]. *Curr Biol*, 2017, **27**(20): 3183 – 3190.
- [68] FENG Xu, FENG Peng, YU Huilin, *et al.* GsSnRK1 interplays with transcription factor GsERF7 from wild soybean to regulate soybean stress resistance [J]. *Plant Cell Environ*, 2020, **43**(5): 1192 – 1211.
- [69] HAN Yanchao, KUANG Jianfei, CHEN Jianye, *et al.* Banana transcription factor MaERF11 recruits histone deacetylase MaHDA1 and represses the expression of *MaACO1* and *Expansins* during fruit ripening [J]. *Plant Physiol*, 2016, **171**(2): 1070 – 1084.
- [70] LI Tong, TAN Dongmei, LIU Zhi, *et al.* Apple *MdACS6* regulates ethylene biosynthesis during fruit development involving ethylene-responsive factor [J]. *Plant Cell Physiol*, 2015, **56**(10): 1909 – 1917.
- [71] WU Lijun, CHEN Xiaoliang, REN Haiyun, *et al.* ERF protein JERF1 that transcriptionally modulates the expression of abscisic acid biosynthesis-related gene enhances the tolerance under salinity and cold in tobacco [J]. *Planta*, 2007, **226**(4): 815 – 825.
- [72] ZHOU Ming, GUO Shaogui, TIAN Shouwei, *et al.* Overexpression of the watermelon ethylene response factor *ClERF069* in transgenic tomato resulted in delayed fruit ripening [J]. *Hortic Plant J*, 2020, **6**(4): 247 – 256.
- [73] WANG Jiahui, GU Kaidi, HAN Pengliang, *et al.* Apple ethylene response factor MdERF11 confers resistance to fungal pathogen *Botryosphaeria dothidea* [J]. *Plant Sci*, 2020, **291**: 110351. doi: 10.1016/j.plantsci.2019.110351.
- [74] YANG Chinying, HUANG Yichun, OU Shangling, *et al.* ERF73/HRE1 is involved in H₂O₂ production via hypoxia-inducible *Rboh* gene expression in hypoxia signaling [J]. *Protoplasma*, 2017, **254**(4): 1705 – 1714.
- [75] SUN Xiaoming, ZHU Zhenfei, ZHANG Langlang, *et al.* Overexpression of ethylene response factors *VaERF080* and *VaERF087* from *Vitis amurensis* enhances cold tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Sci Hortic*, 2019, **243**: 320 – 326.
- [76] DONG Lidong, CHENG Yingxin, WU Junjiang, *et al.* Overexpression of *GmERF5*, a new member of the soybean EAR motif-containing ERF transcription factor, enhances resistance to *Phytophthora sojae* in soybean [J]. *J Exp Bot*, 2015, **66**(9): 2635 – 2647.
- [77] ZHAO Yu, CHENG Saifeng, SONG Yaling, *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.