

DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2019-0440

苟艳丽, 张乐, 郭欢, 马红萍, 包爱科. 植物 AP2/ERF 类转录因子研究进展. 草业科学, 2020, 37(6): 1150-1159.

GOU Y L, ZHANG L, GUO H, MA H P, BAO A K. Research progress on the AP2/ERF transcription factor in plants. Pratacultural Science, 2020, 37(6): 1150-1159.

植物 AP2/ERF 类转录因子研究进展

苟艳丽, 张乐, 郭欢, 马红萍, 包爱科

(兰州大学草地农业科技学院 / 兰州大学农业农村部草业创新重点实验室, 甘肃 兰州 730020)

摘要: AP2/ERF (APETALA2/ethylene-responsive factor) 是植物中广泛存在的一类超大家族转录因子, 含有 1~2 个由 60 个氨基酸组成 AP2/ERF 结构域, 根据 AP2/ERF 结构域的数量及结合序列可以将其分为 5 个亚家族: AP2 (APETALA2)、ERF (ethylene-responsive factor)、DREB (dehydration-responsive element-binding protein)、RAV (related to ABI3/VP1) 和 Soloist。该家族转录因子在调控植物生长发育及响应逆境胁迫过程中发挥重要作用, 本文重点介绍了近年来 AP2/ERF 类转录因子参与植物花发育、果实发育、种子发育等生长发育过程以及调控植物对病原体、干旱和高盐等逆境胁迫的响应过程等方面的研究进展, 可为今后挖掘和利用该类转录因子基因提供参考。

关键词: AP2/ERF 转录因子; 生长发育; 胁迫响应; 生物学功能

文献标志码: A **文章编号:** 1001-0629(2020)06-1150-10

Research progress on the AP2/ERF transcription factor in plants

GOU Yanli, ZHANG Le, GUO Huan, MA Hongping, BAO Aike

(Key Laboratory of Grassland Livestock Industry Innovation, Ministry of Agriculture and Rural Affairs / College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, Gansu, China)

Abstract: AP2/ERF (APETALA2/ethylene-responsive factor), a transcription factor superfamily, is widely presented in plants, which contain 1-2 AP2/ERF domains consisting of approximately 60 amino acids. According to the number of AP2/ERF domains and the binding sequence, AP2/ERF can be divided into five subfamilies: AP2 (APETALA2), ERF (ethylene-responsive factor), DREB (dehydration-responsive element-binding protein), RAV (related to ABI3/VP1), and Soloist. This transcription factor family plays important roles in the regulation of plant growth and development as well as the response of plants to stress, including floral development, fruit and seed maturation, pathogen defense, drought and salinity responses, and so on. This review summarizes the recent research progress concerning the structure, classification, and biological function of the AP2/ERF transcription factor.

Keywords: AP2/ERF transcription factor; growth and development; stress response; biological function

Corresponding author: BAO Aike E-mail: baoaik@lzu.edu.cn

转录因子 (transcription factor) 是能与真核基因启动子区域中的顺式作用元件发生特异性结合, 从而调控目的基因表达的蛋白质分子^[1]。植物的生

长发育过程及对外界环境变化的响应过程一般由多个基因调控, 通过一系列信号传导激活转录因子, 使其与相应的顺式作用元件结合, 激活 RNA

收稿日期: 2019-08-27 接受日期: 2019-10-15

基金项目: 国家重点研发计划 (2017YFC0504804); 国家自然科学基金 (31670405); 兰州大学中央高校基本科研业务费专项 (lzujbky-2018-k01)

第一作者: 苟艳丽 (1992-), 女, 甘肃通渭人, 在读硕士生, 主要从事植物逆境生理与分子生物学研究。E-mail: gouyl16@lzu.edu.cn

通信作者: 包爱科 (1980-), 男, 甘肃岷县人, 教授, 博士, 主要从事植物逆境生理与分子生物学研究。E-mail: baoaik@lzu.edu.cn

聚合酶 II 转录复合物，从而启动相应功能基因的转录表达，调节植物的生长发育过程及免疫防御应答^[2]。转录因子一般由 DNA 结合域 (DNA-binding domain)、转录调控域 (transcription-regulation domain)、寡聚化位点 (oligomerization site) 和核定位信号区 (nuclear localization signal) 等功能域组成。根据其保守 DNA 结合域的特点，转录因子可分为 AP2/ERF、bHLH、bZIP、MYB、WRKY 和 NAC 等家族^[3]。

AP2/ERF 是植物中广泛存在的一类转录因子超家族，该家族蛋白含有 AP2/ERF 结构域，具有 DNA 结合功能，与植物的生长发育及逆境胁迫响应密切相关^[4]。20 世纪 90 年代，Jofuku 等^[5]从模式植物拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 中分离出首个 AP2 转录因子，其含有两个与 DNA 结合的 AP2/ERF 结构域，与花发育密切相关。随后 Ohme-takagi 和 Shinshi^[6]从烟草 (*Nicotiana tabacum*) 中分离出了含有保守 ERF 结构域的乙烯响应元件结合蛋白 (ERF)，它可以与乙烯响应元件 GCC-box 结合。此后，从玉米 (*Zea mays*)^[7]、水稻 (*Oryza sativa*)^[8] 等植物中相继发现大量具有相同 AP2/ERF 结构域的同源蛋白。总之，AP2/ERF 类转录因子在调控高等植物生长发育和响应逆境胁迫过程中的功能不断被发现，其已成为研究者关注的热点。本文将从结构、分类、生长发育调控及胁迫应答等多方面对近年来有关 AP2/ERF 类转录因子的最新研究进展进行概述，以期对相关研究提供参考。

1 植物 AP2/ERF 类转录因子概述

1.1 AP2/ERF 类转录因子的结构特点

AP2/ERF 转录因子由 DNA 结合域、转录调控域、寡聚化位点和核定位信号区 4 个主要的功能域构成，区别于其他转录因子的是该家族成员均含有一个或多个 AP2/ERF 结构域^[4]。该结构域由约含 60 个氨基酸的高度保守氨基酸序列组成，能够识别并结合 DNA，每个 AP2/ERF 结合域含有两段保守的氨基酸序列，分别为 YRG 元件和 RADY 元件，YRG 是由 19~22 个氨基酸残基组成的极碱性元件，含有保守的 YRG 氨基酸基序，该区域含有 3 个 β -折叠，对识别各类顺式作用元件起着很重要

的作用，其中位于第 2 个 β -折叠中的第 14 位和第 19 位的两个氨基酸残基的差异，决定这类转录因子与不同顺式作用元件的特异结合；RAYD 元件含有 42~43 个氨基酸残基，其中包含 18 个氨基酸残基组成的高度保守的核心序列，可形成 1 个两亲性 α -螺旋，参与 AP2/ERF 转录因子与其他转录因子或 DNA 的相互作用^[9]。

1.2 AP2/ERF 类转录因子的分类

根据 AP2/ERF 类转录因子结构域的数量及结合序列，可以将 AP2/ERF 类转录因子分为 5 个亚家族：AP2、ERF、DREB、RAV 和 Soloist^[10]。AP2 亚家族含有两个相似度很高且串联重复出现的 AP2/ERF 结构域，根据重复的 AP2/ERF 结构域及核定位序列可将该亚家族进一步分为 AP2 和 ANT；ERF 及 DREB 亚家族仅含有 1 个 AP2/ERF 结构域，其区别在于该结构域保守序列的氨基酸残基不同，ERF 亚家族第 14 位和第 19 位分别是丙氨酸和天冬氨酸，DREB 亚家族第 14 位和第 19 位分别是缬氨酸和谷氨酸，ERF 和 DREB 亚家族分别又可继续细分为 6 个亚组 B1-B6 和 A1-A6；RAV 亚家族含有 1 个 AP2/ERF 结构域和 1 个 B3 结构域，AP2 结构域位于 C 末端，B3 结构域位于 N 末端；Soloist 亚家族也包含 1 个 AP2/ERF 结构域，但它的氨基酸基序和基因结构与其他亚家族的转录因子存在很大差异，且该类转录因子数量较少，目前对 Soloist 亚家族转录因子的研究很少^[9-11]。不同植物中 AP2/ERF 转录因子各亚族成员个数不同，根据目前已完成的对拟南芥、水稻、玉米等植物的全基因组测序，可汇总出以下植物 AP2/ERF 转录因子各亚族的转录因子数量 (表 1)。

2 AP2/ERF 类转录因子在植物生长发育中的作用

2.1 AP2/ERF 类转录因子参与植物花发育

AP2/ERF 家族中的 AP2 亚家族基因是植物花发育中的一类重要参与因子 (表 2)，在拟南芥中，AP2 同源基因在植物花发育过程中起着关键的调控作用：促进花分生组织的建立，调节花器官的发育，调控花发育相关基因的表达^[25]。AP2 在花发育初期能够促进花分生组织的建立，与 3 个花分生组

表1 不同物种中 AP2/ERF 转录因子的分类及数量
Table 1 Classification and quantity of AP2/ERF transcription factors in different species

物种 Species	AP2	ERF	DREB	RAV	Soloist	总计 Sum
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	18	65	57	6	1	147
水稻 <i>Oryza sativa</i>	26	79	52	7	0	164
玉米 <i>Zea mays</i>	31	84	49	2	1	167
小麦 <i>Triticum aestivum</i>	9	47	57	3	1	117
大麦 <i>Hordeum vulgare</i>	8	22	18	4	1	53
杨树 <i>Populus alba</i>	26	91	77	5	1	200
葡萄 <i>Vitis vinifera</i>	18	73	36	4	1	132
苹果 <i>Malus pumila</i>	5	33	18	2	0	58
马铃薯 <i>Solanum tuberosum</i>	49	136	58	2	1	246
番茄 <i>Solanum lycopersicum</i>	42	100	44	3	1	190
小立碗藓 <i>Physcomitrella patens</i>	22	81	76	2	2	183

表2 不同物种中 AP2/ERF 转录因子在植物生长发育中的作用
Table 2 Function of AP2/ERF transcription factors regarding the growth and development of different plant species

基因名称 Gene name	基因来源 Gene source	作用 Function	参考文献 Reference
AP2	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	直接参与花发育并调控其他与花发育相关基因表达 Directly participates in floral development and regulates the expression of genes related to floral development	[12-13]
TEM1	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	负调控花发育 Negatively regulates floral development	[14]
DRNL	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	参与雌蕊发育 Participates in pistil development	[15]
SLAP2a	番茄 <i>Solanum lycopersicum</i>	负调控番茄果实成熟 Negatively regulates the ripening of tomato fruit	[16]
LeERF2	番茄 <i>Lycopersicon esculentum</i>	诱导乙烯合成, 促进番茄果实成熟 Induces ethylene synthesis and promotes tomato ripening	[17]
DkERF	柿 <i>Diospyros kaki</i>	参与柿果实脱涩 Participates in persimmon fruit destringency	[18]
EjAP2-1	枇杷 <i>Eriobotrya japonica</i>	负调控枇杷冷害木质化 Negatively regulates loquat lignification induced by chilling injury	[19]
AP2	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	参与种子发育, 影响种子质量 Participates in seed development and affects seed quality	[20-21]
ABI4	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	参与种子萌发 Participates in seed germination	[22]
GmSGR	大豆 <i>Glycine max</i>	参与种子萌发 Participates in seed germination	[23]
LkAP2L2	日本落叶松 <i>Larix kaempferi</i>	影响种子产量 Affects seed yield	[24]

织决定基因 *APETALA1* (*API*)、*CAULIFLOWER* (*CAL*) 和 *LEAFY* (*LFY*) 共同作用来决定花分生组织属性, 进而启动花的分化^[26-28]。AP2 还能调节花器官的发

育, Coen 等^[29] 基于对拟南芥的研究, 首次提出调控拟南芥花发育的 ABC 模型, 随后对矮牵牛 (*Petunia hybrida*) 及拟南芥的研究将该模型补充完

善为 ABCDE 模型。该模型认为花器官的发育由 A、B、C、D、E 五类同源异性基因协同调控, 花器官自外至内由四轮结构组成: 萼片、花瓣、雄蕊和心皮, 其中 A 和 E 调控萼片的发育, A、B 和 E 调控花瓣的发育, B、C 和 E 调控雄蕊的发育, C 和 E 调控心皮的发育, D 和 E 调控胚珠的发育; 在这 5 类基因中, AP2 属于 A 类基因, 参与调控萼片及花瓣的发育^[12-13]。近期研究表明, AP2/ERF 类转录因子能够参与雌蕊的发育, ERF 亚家族转录因子 *DRNL* 功能丧失影响拟南芥雌蕊的发育, 导致雌蕊形态发生改变, 且绝大多数受精卵无法正常发育成果实^[15]。此外, AP2 还直接或间接调控花发育过程中其他基因的表达, 成花素基因 (*Flowering locus T*, *FT*) 是通过光周期途径决定植物开花时间的关键基因, *FT* 基因的表达可促进植物提前开花, RAV 类转录因子 *TEM1* 在拟南芥叶中表达, 该基因能够通过直接与 *FT* 基因 5' 端非翻译区基因位点结合来抑制植物开花^[14]。研究表明, 拟南芥 AP2 基因具有双重功能, 除促进花器官发育外, 还可作为开花时间的负调控因子, 通过抑制成花关键基因 *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO 1* (*SOCI*) 和 *AGAMOUS* (*AG*) 的表达并与 *miR172* 基因结合来抑制开花^[30]。

2.2 AP2/ERF 类转录因子参与果实的成熟

AP2/ERF 类转录因子参与植物果实发育, 与果实的颜色、风味和成熟均密切相关 (表 2)。*SlAP2a* 是调控番茄 (*Solanum lycopersicum*) 果实成熟的一个负调控因子, 通过 RNAi 抑制 *SlAP2a* 的表达, 促进了乙烯 (ethylene, ETH) 的合成, 使番茄提前成熟, 该基因还会影响番茄类胡萝卜素的积累, 使果实成熟后呈现橙红色^[16]。此外, AP2/ERF 类转录因子中的 ERF 亚家族是乙烯响应因子, 位于乙烯信号转导途径的下游, 能够调节乙烯合成, 促进果实成熟^[31]。Zhang 等^[17] 研究表明, 乙烯能够诱导番茄 (*Lycopersicon esculentum*) *LeERF2* 基因的表达, 过表达 *LeERF2* 的转基因番茄植株的乙烯合成量显著增加, 而导入反义 *LeERF2* 基因的转基因番茄植株乙烯合成量显著降低, 说明 ERF 基因参与番茄乙烯合成的反馈调节。AP2/ERF 类转录因子还参与柿 (*Diospyros kaki*) 的果实脱涩, 成熟的柿果实

由于可溶性单宁含量较高, 涩味重口感不好, 需进行人工脱涩, 而 *DkERF* 转录因子可激活脱涩关键基因 *DkADH* 和 *DkPDC* 的表达, 促进乙醛的合成, 进而使可溶性单宁与乙醛结合形成不溶性单宁, 实现果实脱涩^[18]。枇杷 (*Eriobotrya japonica*) 果实采后冷藏过程中极易发生木质化, 严重影响果实品质, 枇杷 *EjAP2-1* 可抑制木质素合成结构基因 *Ej4CL1* 启动子活性, 并通过与 *EjMYB1/2* 互作, 抑制 *EjMYB1* 对木质素合成的激活效应, 增强 *EjMYB2* 的抑制效应, 从而负调控枇杷冷害木质化现象^[19]。

2.3 AP2/ERF 类转录因子参与调控植物种子发育及萌发

种子大小与质量是决定其萌发与幼苗存活的关键因素, AP2/ERF 类转录因子同样参与植物种子发育 (表 2)。Jofuku 等^[20] 发现缺失 AP2 基因的拟南芥突变体种子由于缺少一种特殊的表皮细胞, 导致突变体种皮不规则, 此外突变体还表现出种子大小、重量、蛋白质总含量及含油量显著高于野生型, 推测 AP2 基因可能通过影响胚乳及孢子母细胞从而影响种子质量。Ohto 等^[21] 研究发现, 拟南芥 *ap2* 突变体在种子变大的同时, 种子内己糖与蔗糖的比例也发生改变, 因此 AP2 基因也可能通过参与调控糖代谢进而影响种子发育。脱落酸 (abscisic acid, ABA) 是植物体内一种多功能激素, 能够促进种子休眠, 从而对种子萌发起抑制作用, 用一定浓度 ABA 平板对拟南芥突变体进行筛选, 得到 ABA 不敏感突变体 *abi4*, 该突变体缺少 1 个 AP2 类转录因子基因 *ABI4*, 在野生型无法正常萌发的 ABA 浓度下, 该突变体能够正常萌发^[22, 32]; 从大豆 (*Glycine max*) 中鉴定出 1 个参与种子萌发的 AP2 类转录因子 *GmSGR*, 将该基因在拟南芥中超表达, 发现在高浓度的 ABA 条件下, 转基因种子的萌发率均高于对照组^[23], 说明 *ABI4* 和 *GmSGR* 能够通过响应 ABA 浓度从而调控拟南芥种子的萌发过程。AP2/ERF 同样能够调控木本植物的种子发育, 将日本落叶松 (*Larix kaempferi*) *LkAP2L2* 在拟南芥中过表达, 转基因植株角果长度减少一半, 每个角果中种子数量不超过 4 粒, 还表现出雄蕊变短的现象, 推测 *LkAP2L2* 可能通过影响植物花发育进而影响种子产量^[24]。

3 AP2/ERF类转录因子在植物响应逆境胁迫中的作用

植物在生长发育过程中会遭受多种生物或非生物胁迫,在应对各种逆境胁迫的过程中,植物已进化出一系列较为系统的防御机制,这些防御机制涉及多种信号途径,包括脱落酸、茉莉酸(jasmonate, JA)、乙烯、水杨酸(salicylic acid, SA)等信号通路,转录因子在这些信号途径中起着激活或抑制防御基因表达的关键作用,此外转录因子还能够调节不同信号通路间的相互作用,使植物更好地适应逆境环境,提高植物抗性,部分AP2/ERF类转录因子家族成员便在其中发挥重要作用^[33](表3)。

3.1 AP2/ERF类转录因子对生物胁迫的响应

植物AP2/ERF类转录因子通常能够激活一些下游响应生物胁迫的抗逆相关功能基因的表达,从而在植物抵御细菌、真菌、病毒等各种生物胁迫中发挥作用,提高植株抗病性^[11, 50]。过表达烟草ERF亚家族转录因子*OPBP1*,能够提高烟草对丁香假单胞菌及寄生疫霉菌的抗性^[34];将该基因在水稻中外源表达,同样能够提高水稻对稻瘟病菌和纹枯病菌的抗性,且该基因通过诱导烟草与水稻中一些抗病相关基因的表达来提高其抗病性^[51]。AP2/ERF类转录因子也与植物抗病信号传导有关,茉莉酸和乙烯信号传导途径能够在植物对病原体的防御反应中激活特定的防御基因表达,拟南芥ERF亚家族转录因子*ORA59*在茉莉酸和乙烯信号转导途径中发挥作用,*ORA59*基因受茉莉酸和乙烯的协同诱导,过表达*ORA59*使转基因拟南芥对灰霉病的抗性提高,而其RNAi植株则表现出抗性下降的特征;*PDF1.2*为茉莉酸或乙烯特异性诱导的防御标记基因,*ORA59*能够正向调控*PDF1.2*在拟南芥中的表达,表明*ORA59*可能在茉莉酸与乙烯信号转导途径的交叉处起正调控作用^[35]。水稻*OsERF922*受ABA及稻瘟病菌诱导,通过RNAi抑制该基因表达能够增强水稻对稻瘟病菌的抗性,同时*PR*、*PAL*等与水稻抗病相关基因的表达量显著增加,且植株体内ABA含量降低;而过表达该基因使水稻表现出对该病的易感性,组织中ABA含量也相应升高,表明*OsERF922*能够通过调节

ABA含量对水稻抗病性进行负调节^[36]。CRFs同样属于ERF亚族,是一类重要的细胞分裂素响应因子,同时也参与对多种胁迫过程的响应,拟南芥*CRF5*在被丁香假单胞菌番茄变种(Pst DC3000)感染1h后诱导表达,酵母单杂交结果显示,*CRF5*C端的酸性区域起转录激活作用,该基因在转基因拟南芥中过表达增强了拟南芥对病原体的抗性,并激活大量含GCC-box的病程相关蛋白*PR*(pathogenesis-related protein)基因表达,这表明*CRF5*可能作为转录激活因子参与植物的抗病过程^[37]。Soloist亚家族基因是AP2/ERF家族的孤儿基因,在大部分植物中只有1个,水杨酸作为信号分子在植物抗病反应中起重要作用,能够诱导植物对病原体产生抗性反应,拟南芥Soloist亚家族基因*APD1*(AT4G13040)在水杨酸防御信号途径中的*PAD4*基因下游发挥功能,正调控水杨酸的生物合成从而提高拟南芥抗病性^[38]。

3.2 AP2/ERF类转录因子对非生物胁迫的响应

植物在生长发育过程中,经常会受到干旱、高盐、低温等各种非生物环境胁迫,研究表明,AP2/ERF类转录因子在植物抵御非生物胁迫过程中发挥重要作用^[52-53]。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,激活下游许多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^[54-55]。该亚家族中的大多数转录因子都受多种非生物胁迫诱导,拟南芥*DREB1A*的表达受低温诱导,而*DREB2A*受干旱、高盐和高盐诱导^[39],此外,小麦(*Triticum aestivum*)*TaDREB*^[40]、水稻*OsDREB1A*^[41]、棉花(*Gossypium herbaceum*)*GhDBP33*^[42]、大豆*GmDREB2*^[43]和菊花(*Dendranthema vestitum*)*DvDREB2A*^[44]基因均受干旱、高盐和低温诱导,水稻*OsDREB1A*和大豆*GmDREB2*基因在拟南芥中过表达均提高了转基因拟南芥对干旱和高盐胁迫的抗性;此外,发现在烟草中过表达二色补血草(*Limonium bicolor*)*LbDREB*基因,在CuSO₄胁迫下,转基因植株的丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量低于野生型,其相对生长速率、可溶性蛋白、脯氨酸、K⁺/Na⁺均高于野生型,且铜锌超氧化物歧化酶(Cu/Zn superoxide dismutase, Cu/Zn SOD)、

表 3 不同物种中 AP2/ERF 转录因子在响应非生物胁迫中的作用
 Table 3 Function of AP2/ERF transcription factors regarding the abiotic stress responses of different species

胁迫类型 Stress type	基因名称 Gene name	基因来源 Gene source	作用 Function	参考文献 Reference
生物胁迫 Biotic stress	<i>OPBP1</i>	烟草 <i>Nicotiana tabacum</i>	过表达提高烟草对稻瘟病菌及寄生疫霉菌的抗性 Overexpression improves the resistance of tobacco to <i>Magnaporthe oryzae</i> and <i>Rhizoctonia solani</i> pathogens	[34]
	<i>ORA59</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	过表达提高拟南芥对灰霉病的抗性 Overexpression improves the resistance of <i>Arabidopsis</i> to <i>Botrytis cinerea</i>	[35]
	<i>OsERF922</i>	水稻 <i>Oryza sativa</i>	负调控水稻对稻瘟病菌的抗性 Negatively regulates the resistance of rice to <i>Magnaporthe oryzae</i>	[36]
	<i>CRFs</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	过表达增强拟南芥对病原体的抗性 Overexpression enhances the resistance of <i>Arabidopsis thaliana</i> to pathogens	[37]
	<i>APD1</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	正调控水杨酸的生物合成从而提高拟南芥抗病性 Improves the disease resistance of <i>Arabidopsis</i> by positively regulating the biosynthesis of salicylic acid	[38]
非生物胁迫 Abiotic stress	<i>DREB1A</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	过表达提高拟南芥对低温的耐受能力 Overexpression improves the tolerance of <i>Arabidopsis thaliana</i> to low temperatures	[39]
	<i>DREB2A</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	过表达提高拟南芥对干旱和低温的耐受能力 Overexpression improves the tolerance of <i>Arabidopsis thaliana</i> to drought and low temperatures	[39]
	<i>TaDREB</i>	小麦 <i>Triticum aestivum</i>	受低温、高盐、干旱诱导 Induced by low temperatures, salinity, and drought	[40]
	<i>OsDREB1A</i>	水稻 <i>Oryza sativa</i>	过表达提高拟南芥的耐盐、抗旱性 Overexpression improves the salt tolerance and drought resistance of <i>Arabidopsis thaliana</i>	[41]
	<i>GhDBP33</i>	棉花 <i>Gossypium herbaceum</i>	受低温、高盐、干旱诱导 Induced by low temperatures, salinity, and drought	[42]
	<i>GmDREB2</i>	大豆 <i>Glycine max</i>	过表达提高拟南芥的耐盐、抗旱性 Overexpression improves the resistance of <i>Arabidopsis thaliana</i> to salt tolerance and drought	[43]
	<i>DvDREB2A</i>	菊花 <i>Dendranthema vestitum</i>	受高温、低温、高盐、干旱诱导 Induced by high and low temperatures, salinity, and drought	[44]
	<i>LbDREB</i>	二色补血草 <i>Limonium bicolor</i>	提高转基因烟草对铜胁迫的耐受性 Improves the tolerance of transgenic tobacco to copper stress	[45]
	<i>AcDREB</i>	四翅滨藜 <i>Atriplex canescens</i>	过表达提高拟南芥的耐盐、抗旱性 Overexpression improves the resistance of <i>Arabidopsis thaliana</i> to salt tolerance and drought	未发表数据 Unpublished data
	<i>ERF1</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	过表达提高拟南芥对干旱、高盐和高温的抗性 Overexpression improves the resistance of <i>Arabidopsis thaliana</i> to drought, salinity, and high temperatures	[46]
	<i>TSRF1</i>	番茄 <i>Solanum lycopersicum</i>	提高转基因水稻对渗透胁迫及干旱胁迫的抗性 Improves the resistance of transgenic rice to osmotic and drought stress	[47]
<i>TaERF1</i>	小麦 <i>Triticum aestivum</i>	过表达提高拟南芥对高温、低温、干旱耐受性 Overexpression improves the tolerance of <i>Arabidopsis thaliana</i> to high temperatures, low temperatures, and drought	[48]	
<i>CaPF1</i>	辣椒 <i>Capsicum annuum</i>	提高转基因弗吉尼亚松对重金属胁迫及高温的耐受性 Improves the tolerance of transgenic <i>Virginia pine</i> to heavy metal stress and high temperatures	[49]	

过氧化物酶 (peroxidases, PODs)、晚期胚胎富集蛋白 (lipid transfer proteins, LTP) 等应激相关蛋白的编码基因在胁迫下较野生型表达上调, 表明 *LbDREB* 可提高转基因植株对铜胁迫的耐受性^[45]。笔者近期的研究也表明, 盐生植物四翅滨藜 (*Atriplex canescens*) 的 *AcDREB* 转录因子编码基因受盐和干旱处理的强烈诱导, 且其超表达显著提升了拟南芥的耐盐性和抗旱性。ERF 亚族是另一类与非生物胁迫相关的转录因子, 研究表明, 拟南芥 *ERF1* 基因能够参与 JA、ET、ABA 信号传导途径, 激活抗逆功能基因表达, 与对照植株相比, 过表达 *ERF1* 转基因拟南芥对干旱、高盐和高温的抗性均显著提高, 且转基因植株能够通过减小气孔孔径降低叶片水分流失^[46]。将番茄 *TSRF1* 基因转入水稻, 该基因能够诱导水稻 ABA 合成相关基因 *SDR* 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及干旱胁迫的抗性^[47]。小麦 *TaERF1* 基因受干旱诱导, 该基因在拟南芥中过表达, 不但能够提高转基因植株的抗旱性, 还提高了转基因植株对高盐和低温的耐受性^[48]。将辣椒 (*Capsicum annuum*) *CaPF1* 基因转入弗吉尼亚松 (*Pinus virginiana*) 发现, 与对照相比, 转基因植株对重金属镉、铜、锌及高温的耐受性均显著增强, 且转基因植株中抗氧化酶抗坏血酸过氧化物酶 (ascorbate peroxidase, APOX), 谷胱甘肽还原酶 (glutathione reductase, GR) 和 SOD 的活性也增强,

说明该基因在胁迫条件下能够通过调节抗氧化酶活性来提高植物对逆境的耐受性^[49]。

4 展望

AP2/ERF 类转录因子在植物中分布广泛, 在植物生长发育和抵抗生物与非生物胁迫等过程中起关键作用, 目前对该家族基因已有较为深入的研究, 但还有许多问题亟待解决。该家族基因成员较多, 不同物种中功能不同, 在模式植物及作物中研究较为深入, 但在其他具有优异抗逆性的荒漠植物中研究较少, 今后可加强对这类植物的研究; 此外, AP2/ERF 家族转录因子功能复杂, 能够同时调控多个抗逆功能基因的表达, 参与不同的信号转导途径, 对于该家族基因具体如何调控下游基因表达, 如何参与各种信号通路, 还需进一步研究。培育高产兼具优良抗性的作物和牧草是当今社会亟待解决的问题, 植物的抗性由多基因控制, AP2/ERF 家族转录因子尤其是 DREB 与 ERF 亚族, 能够同时参与植物对多种逆境胁迫的响应, 研究表明, 将这两个家族的基因在植物中过表达, 可以同时提高转基因植株对低温、干旱和高盐等逆境胁迫的耐受性, 这为通过基因工程培育优良抗逆作物和牧草品种提供了新思路, 但是该类研究目前大多集中于拟南芥和水稻等模式植物中, 因此有必要深入挖掘荒漠野生物种中该类基因的功能研究, 为今后培育抗逆性强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 References:

- [1] 杨致荣, 王兴春, 李西明, 杨长登. 高等植物转录因子的研究进展. *遗传*, 2004, 26(3): 403-408.
YANG Z R, WANG X C, LI X M, YANG C D. Advance on the study of transcription factors in higher plant. *Hereditas*, 2004, 26(3): 403-408.
- [2] SINGH K B, FOLEY R C, LUIS OÑATE-SÁNCHEZ. Transcription factors in plant defense and stress responses. *Current Opinion in Plant Biology*, 2002, 5(5): 430-436.
- [3] 靳进朴, 郭安源, 何坤, 张禾, 朱其慧, 陈新, 高歌, 罗静初. 植物转录因子分类、预测和数据库构建. *生物技术通报*, 2015, 31(11): 68-77.
JIN J P, GUO A Y, HE K, ZHANG H, ZHU Q H, CHEN X, GAO G, LUO J C. Classification, prediction and database construction of plant transcription factors. *Biotechnology Bulletin*, 2015, 31(11): 68-77.
- [4] 张麒, 陈静, 李俐, 赵明珠, 张美萍, 王义. 植物 AP2/ERF 转录因子家族的研究进展. *生物技术通报*, 2018, 34(8): 7-13.
ZHANG Q, CHEN J, LI L, ZHAO M Z, ZHANG M P, WANG Y. Research progress on plant AP2/ERF transcription factor family. *Biotechnology Bulletin*, 2018, 34(8): 7-13.
- [5] JOFUKU K D, BOER B G W D, OKAMURO M J K. Control of *Arabidopsis* flower and seed development by the homeotic gene

- APETALA2*. *The Plant Cell*, 1994, 6(9): 1211-1225.
- [6] OHME-TAKAGI M, SHINSHI O T. Ethylene-inducible DNA binding proteins that interact with an ethylene-responsive element. *The Plant Cell*, 1995, 7(2): 173-182.
- [7] ZHUANG J, DENG D X, YAO Q H, ZHANG J, XIONG F, CHEN J M, XIONG A S. Discovery, phylogeny and expression patterns of AP2-like genes in maize. *Plant Growth Regulation*, 2010, 62(1): 51-58.
- [8] SHARONI A M, NURUZZAMAN M, SATOH K, SHIMIZU T, KONDOH H, SASAYA T, CHOI I R, OMURA T, KIKUCHI S. Gene structures, classification and expression models of the AP2/EREBP transcription factor family in rice. *Plant & Cell Physiology*, 2011, 52(2): 344-360.
- [9] 韩志萍, 安利佳, 侯和胜. AP2/EREBP 转录因子的结构与功能. *中国农学通报*, 2006, 22(2): 33-38.
HAN Z P, AN L J, HOU H S. The structure and function of AP2/EREBP transcription factors. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2006, 22(2): 33-38.
- [10] SAKUMA Y, LIU Q, DUBOUZET J G, ABE H, SHINOZAKI K, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K. DNA-binding specificity of the ERF/AP2 domain of *Arabidopsis* DREBs, transcription factors involved in dehydration- and cold-inducible gene expression. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2002, 290(3): 998-1009.
- [11] 张计育, 王庆菊, 郭忠仁. 植物 AP2/ERF 类转录因子研究进展. *遗传*, 2012, 34(7): 835-847.
ZHANG J Y, WANG Q J, GUO Z R. Progresses on plant AP2/ERF transcription factors. *Hereditas*, 2012, 34(7): 835-847.
- [12] 丛楠, 程治军, 万建民. 控制花器官发育的 ABCDE 模型. *中国农学通报*, 2007, 23(7): 124-128.
CONG N, CHENG Z J, WAN J M. The ABCDE model of floral organ development. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2007, 23(7): 124-128.
- [13] KIM S, KOH J, MA H, ENDRESS P K, HAUSER B A, BUZGO M, SOLTIS P S, SOLTIS D E. Sequence and expression studies of A-, B-, and E-Class MADS-Box homologues in *Eupomatia* (Eupomatiaceae): Support for the bracteate origin of the calyptra. *International Journal of Plant Sciences*, 2005, 166(2): 185-198.
- [14] CASTILLEJO C, PELAZ S. The Balance between CONSTANS and TEMPRANILLO activities determines *FT* expression to trigger flowering. *Current Biology*, 2008, 18(17): 1338-1343.
- [15] DURÁN-MEDINA Y, SERWATOWSKA J, REYES-OLALDE J I, FOLTER S D, MARSCH-MARTÍNEZ N. The AP2/ERF transcription factor DRNL modulates gynoecium development and affects its response to cytokinin. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1841.
- [16] CHUNG M Y, VREBALOV J, ALBA R, LEE J, MCQUINN R, CHUNG J D, KLEIN P, GIOVANNONI J. A tomato (*Solanum lycopersicum*) APETALA2/ERF gene, *SLAP2a*, is a negative regulator of fruit ripening. *The Plant Journal*, 2010, 64(6): 936-947.
- [17] ZHANG Z, ZHANG H, QUAN R, HUANG W R. Transcriptional regulation of the ethylene response factor *LeERF2* in the expression of ethylene biosynthesis genes controls ethylene production in tomato and tobacco. *Plant Physiology*, 2009, 150(1): 365-377.
- [18] MIN T, FANG F, GE H, SHI Y N, LUO Z R, YAO Y C, GRIERSON D, YIN X R, CHEN K S. Two novel anoxia-induced ethylene response factors that interact with promoters of deastringency-related genes from persimmon. *PLoS One*, 2014, 9(5): e97043.
- [19] ZENG J K, LI X, XU Q, CHEN J Y, YIN X R, FERGUSON I B, CHEN K S. *EjAP2 - 1*, an AP2/ERF gene, is a novel regulator of fruit lignification induced by chilling injury, via interaction with *EjMYB* transcription factor. *Plant Biotechnology Journal*, 2015, 13(9): 1325-1334.
- [20] JOFUKU K D, OMIDYAR P K, GEE Z, OKAMURO J K. Control of seed mass and seed yield by the floral homeotic gene *APETALA2*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 2005, 102(8): 3117-3122.
- [21] OHTO M A, FISCHER R L, GOLDBERG R B, NAKAMURA K, HARADA J J. Control of seed mass by *APETALA2*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 2005, 102(8): 3123-3128.
- [22] FINKELSTEIN R R. Mutations at two new *Arabidopsis* ABA response loci are similar to the *abi3* mutations. *The Plant Journal*, 1994, 5(6): 765-771.
- [23] WANG C M, WANG W H, ZHANG J S, CHEN S Y. A seed-specific AP2-domain transcription factor from soybean plays a certain role in regulation of seed germination. *Science in China (Series C): Life Science*, 2008, 51(4): 336-345.

- [24] LI A, YU X, CAO B B, PENG L X, GAO Y, FENG T, LI H, REN Z Y. *LkAP2L2*, an AP2/ERF transcription factor gene of *Larix kaempferi*, with pleiotropic roles in plant branch and seed development. *Russian Journal of Genetics*, 2017, 53(12): 1335-1342.
- [25] 闻可心, 刘雪梅. AP2 功能基因在植物花发育中的重要作用. *生物技术通报*, 2010(2): 1-7.
WEN K X, LIU X M. The important role of AP2 functional genes in plant floral development. *Biotechnology Bulletin*, 2010(2): 1-7.
- [26] HUALA E, SUSSEX I M. *LEAFY* interacts with floral homeotic genes to regulate Arabidopsis floral development. *The Plant Cell*, 1992, 4(8): 901-913.
- [27] PINEIRO M, COUPLAND G. The control of flowering time and floral identity in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 1998, 117(1): 1-8.
- [28] OKAMURO J K, SZETO W, LOTYS-PRASE C, JOFUKU L P D. Photo and hormonal control of meristem identity in the Arabidopsis flower mutants *apetala2* and *apetala1*. *The Plant Cell*, 1997, 9(1): 37-47.
- [29] COEN E S, MEYEROWITZ E M. The war of the whorls: Genetic interactions controlling flower development. *Nature*, 1991, 353: 31-37.
- [30] YANT L, MATHIEU J, DINH T, OTT F, LANZ C, WOLLMANN H, CHEN X, SCHMID M. Orchestration of the floral transition and floral development in *Arabidopsis* by the bifunctional transcription factor APETALA. *The Plant Cell*, 2010, 22(7): 2156-2170.
- [31] 马勇, 陈秀莉, 张红霞, 图雅. 乙烯应答因子在果实发育方面的作用. *北方园艺*, 2017(8): 195-200.
MA Y, CHEN X L, ZHANG H X, TU Y. Roles of ethylene response factors in fruit development. *Northern Horticulture*, 2017(8): 195-200.
- [32] 刘维仲, 李林艳, 胡勇. ABA 信号通路的起源与进化. *中国生物化学与分子生物学报*, 2016, 32(8): 856-863.
LIU W Z, LI L Y, HU Y. The origin and evolution of ABA signaling pathway. *Chinese Journal of Biochemistry and Molecular Biology*, 2016, 32(8): 856-863.
- [33] 王春阳. 七种主要植物激素信号通路的起源与进化. 泰安: 山东农业大学硕士学位论文, 2013.
WANG C Y. The Origin and evolution of seven major plant hormone signaling pathways. Master Thesis. Taian: Shandong Agricultural University, 2013.
- [34] GUO Z J, CHEN X J, WU X L, LING J Q, XU P. Overexpression of the AP2/EREBP transcription factor *OPBP1* enhances disease resistance and salt tolerance in tobacco. *Plant Molecular Biology*, 2004, 55(4): 607-618.
- [35] PRE M, ATALLAH M, CHAMPION A, DE VOS M, PIETERSE C M J, MEMELINK J. The AP2/ERF domain transcription factor *ORA59* integrates jasmonic acid and ethylene signals in plant defense. *Plant Physiology*, 2008, 147(3): 1347-1357.
- [36] LIU D, CHEN X, LIU J, YE J, GUO Z. The rice ERF transcription factor *OsERF922* negatively regulates resistance to *Magnaporthe oryzae* and salt tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(10): 3899-3911.
- [37] LIANG Y S, ERMAWATI N, CHA J Y, JUNG M H, SU'UDI M, KIM M G, SA S H, PARK C G, SON D. Overexpression of an AP2/ERF-type transcription factor *CRF5* confers pathogen resistance to *Arabidopsis* plant. *Journal of the Korean Society for Applied Biological Chemistry*, 2010, 53(2): 142-148.
- [38] GIRI M K, SWAIN S, GAUTAM J K, SINGH S, SINGH N, BHATTACHARJEE L, NANDI A K. 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. *Journal of Plant Physiology*, 2014, 171(10): 860-867.
- [39] LIU Q, KASUGA M, SAKUMA Y, ABE H, MIURA S, SHINOZAKI K Y, SHINOZAKI K. 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*. *The Plant Cell*, 1998, 10(8): 1391-406.
- [40] SHEN Y G, ZHANG W K, HE S J, ZHANG J S, LIU Q, SHEN S Y. An EREBP/AP2-type protein in *Triticum aestivum* was a DRE-binding transcription factor induced by cold, dehydration and ABA stress. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 106(5): 923-930.
- [41] DUBOUZET J G, SAKUMA Y, ITO Y, KASUGA M, DUBOUZET E G, MIURA S, SEKI M, SHINOZAKI K, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K. *OsDREB* genes in rice, *Oryza sativa* L. encode transcription activators that function in drought-, high-salt- and cold-responsive gene expression. *The Plant Journal*, 2003, 33(4): 751-763.
- [42] HUANG B, LIU J Y. Cloning and functional analysis of the novel gene *GhDBP3* encoding a DRE-binding transcription factor from *Gossypium hirsutum*. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2006, 1759(6): 263-269.

- [43] CHEN M, WANG Q Y, CHENG X G, XU Z S, LI L C, YE X G, XIA L Q, MA Y Z. *GmDREB2*, a soybean DRE-binding transcription factor, conferred drought and high-salt tolerance in transgenic plants. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2007, 353(2): 299-305.
- [44] LIU L Q, ZHU K, YANG Y F, WU J, CHEN F D, YU D Y. Molecular cloning, expression profiling and trans-activation property studies of a DREB2-like gene from chrysanthemum (*Dendranthema vestitum*). *Journal of Plant Research*, 2008, 121(2): 215-226.
- [45] BAN Q Y, LIU G F, WANG Y C. A *DREB* gene from *Limonium bicolor* mediates molecular and physiological responses to copper stress in transgenic tobacco. *Journal of Plant Physiology*, 2011, 168(5): 449-458.
- [46] CHENG M C, LIAO P M, KUO W W, LIN T P. The *Arabidopsis ETHYLENE RESPONSE FACTOR1* regulates abiotic stress-responsive gene expression by binding to different cis-acting elements in response to different stress signals. *Plant Physiology*, 2013, 162(3): 1566-1582.
- [47] QUAN R D, HU S J, ZHANG Z L, ZHANG H W, ZHANG Z J, HUANG R F. Overexpression of an ERF transcription factor *TSRF1* improves rice drought tolerance. *Plant Biotechnology Journal*, 2010, 8(4): 476-488.
- [48] XU Z S, XIA L Q, CHEN M, CHENG X G, ZHANG R Y, LI X C, ZHAO Y X, LU Y, NI Z Y, LIU L, QIU Z G, MA Y Z. Isolation and molecular characterization of the *Triticum aestivum* L. *ethylene-responsive factor 1 (TaERF1)* that increases multiple stress tolerance. *Plant Molecular Biology*, 2007, 65(6): 719-732.
- [49] TANG W, CHARLES T M, NEWTON R J. Overexpression of the pepper transcription factor *CaPFI* in transgenic virginia pine (*Pinus virginiana* Mill.) confers multiple stress tolerance and enhances organ growth. *Plant Molecular Biology*, 2005, 59(4): 603-617.
- [50] 刘建光, 王永强, 张寒霜, 赵俊丽, 郭娴, 孟宪鹏. ERF 转录因子在植物抗逆境胁迫的研究进展. *华北农学报*, 2013, 28(S1): 214-218.
- LIU J G, WANG Y Q, ZHANG H S, ZHAO J L, GUO X, MENG X P. Research progress of ERF transcription factors in plant biotic and abiotic stress responses. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2013, 28(S1): 214-218.
- [51] CHEN X J, GUO Z J. Tobacco *OPBP1* enhances salt tolerance and disease resistance of transgenic rice. *International Journal of Molecular Sciences*, 2008, 9(12): 2601-2613.
- [52] 杨德鑫, 周时荣, 权瑞党, 黄荣峰. AP2/ERF 蛋白调控植物的非生物胁迫应答机制. *中国农业科技导报*, 2012, 14(6): 23-29.
- YANG D X, ZHOU S R, QUAN R D, HUANG R F. Mechanism of plant response to abiotic stresses regulated by AP2/ERF proteins. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2012, 14(6): 23-29.
- [53] MIZOI J, SHINOZAKI K, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K. AP2/ERF family transcription factors in plant abiotic stress responses. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2012, 1819(2): 86-96.
- [54] 王平荣, 邓晓建, 高晓玲, 陈静, 万佳, 姜华, 徐正君. DREB 转录因子研究进展. *遗传*, 2006, 28(3): 369-374.
- WANG P R, DENG X J, GAO X L, CHEN J, WANG J, JIANG H, XU Z J. Progress in the study on DREB transcription factor. *Hereditas*, 2006, 28(3): 369-374.
- [55] REHMAN S, MAHMOOD T. Functional role of DREB and ERF transcription factors: Regulating stress-responsive network in plants. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2015, 37(9): 178.

(责任编辑 武艳培)

如有印装质量问题, 请将原杂志寄回本刊编辑部, 由本部负责调换。