

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2012.00835

植物 AP2/ERF 类转录因子研究进展

张计育¹, 王庆菊², 郭忠仁¹

1. 江苏省中国科学院植物研究所, 南京 210014;
2. 辽宁农业职业技术学院园林系, 营口 115009;

摘要: 植物 AP2/ERF 是一个庞大的转录因子基因家族, 含有由 60~70 个氨基酸组成的 AP2/ERF 结构域而得名, 存在于所有的植物中。AP2/ERF 转录因子参与多种生物学过程, 包括植物生长、花发育、果实发育、种子发育、损伤、病菌防御、高盐、干旱等环境胁迫响应等。AP2/ERF 类转录因子参与水杨酸、茉莉酸、乙烯、脱落酸等多种信号转导途径, 而且是逆境信号交叉途径中的连接因子。文章对国内外近年来有关植物 AP2/ERF 类转录因子的分类、生物学功能、基因调控等方面的研究进行了综述。

关键词: AP2/ERF 转录因子; 生物学功能; 研究进展

Progresses on plant AP2/ERF transcription factors

ZHANG Ji-Yu¹, WANG Qing-Ju², GUO Zhong-Ren¹

1. Institute of Botany, Jiangsu Province and the Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210014, China;
2. Department of Garden, Liaoning Agricultural College, Yingkou 115009, China

Abstract: Plant AP2/ERF transcription factor with AP2/ERF domain containing 60–70 amino acids is a huge gene family present in all plant. AP2/ERF transcriptional factors are involved in various biological functions such as plant development, flower development, fruit and seed maturation, wounding, pathogen defense, high salty, drought, and so on. AP2/ERF transcription factor are involved in salicylic acid, jasmonic acid, ethylene, abscisic acid signal transduction pathways and among them. The transcription factors are cross-talk factor in stress signal pathway. This paper summarizes the most advanced researches on types, biological functions, and gene regulations of plant AP2/ERF transcription factors.

Keywords: AP2/ERF transcription factor; biological functions; progress

1994 年, Jofuku 等^[1]从模式植物拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 中分离了第一个 AP2 基因, 该基因与花发育有关, 含有两个 AP2/ERF (APETALA2/ethylene-responsive factor) 结构域。1995 年, Ohme-

Takagi 和 Shinshi^[2]从烟草 (*Nicotiana tabacum* L.) 中分离了乙烯响应元件结合蛋白 (ERF1、2、3、4), 含有保守的 ERF 结构域。1999 年, Kagaya 等^[3]从拟南芥中分离了 RAV1 和 RAV2 基因的全长 cDNA 序列, 这两个

收稿日期: 2011-12-08; 修回日期: 2012-02-02

基金项目: 辽宁省自然科学基金项目(编号:20102100)资助

作者简介: 张计育, 博士, 助理研究员, 研究方向: 果树遗传育种和分子生物学。Tel: 025-84347024; E-mail: maxzhangjy@163.com; maxzhangjy@cnbg.net

通讯作者: 郭忠仁, 研究员, 硕士生导师, 研究方向: 果树种子资源收集和分子生物学。Tel: 025-84347003; E-mail: zhongrenguo@cnbg.net.

网络出版时间: 2012-6-15 09:34:36

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20120615.0934.005.html>

蛋白含有 1 个 AP2/ERF 结构域和 1 个 B3 结构域。随后, 科研工作者对许多物种中 AP2/ERF 基因家族进行了深入研究。AP2/ERF 是一个超大的基因家族, 含有由 60~70 个氨基酸组成的 AP2/ERF 结构域而得名, 存在于所有的植物中。不同的植物含有的 AP2/ERF 类转录因子基因家族成员数量不同^[4]。这个家族中的成员参与多种生物学过程, 包括植物生长、花发育、果实发育、种子发育、损伤、病菌防御、高盐、干旱等环境胁迫响应等。另外, AP2/ERF 类转录因子参与水杨酸、茉莉酸、乙烯、脱落酸等多种信号传导途径, 而且某些家族成员是逆境信号交叉途径中的连接因子。本文针对 AP2/ERF 类转录因子, 对其结构、分类、以及各种生物学功能等方面的研究进行了系统综述, 以期对科研工作者对其基因新功能的挖掘以及基因功能的应用奠定基础。

1 植物 AP2/ERF 类转录因子的分布及其数量

目前, 人类已经完成了拟南芥、大豆(*Glycine max* L.)、玉米(*Zea mays* L.)、杨树(*Populus trichocarpa*)、高粱(*Sorghum bicolor* L.)、水稻 (*Oryza sativa* L.)、葡萄(*Vitis vinifera* L.)、苹果(*Malus domestica*) 等许多物种的全基因组测序^[4], 并对基因组中的序列进行了预测和分析。AP2/ERF 作为一种重要的转录因子, 存在于所有的植物中, 在转录因子总数上占有较大的比重(表 1), 并且不同的物种所含有的 AP2/ERF 转录因子基因家族成员不同^[4]。植物在进化过程中, 由于全基因组、片段加倍、以及染色体交换, AP2/ERF 基因家族的成员迅速增加, 一个新基因的出现, 必将赋予其新的功能^[5]。Nakano 等^[5]分析认为在双子叶植物和单子叶植物出现之前, ERF 家族功能发生了分化。由此可见, 研究植物

表 1 植物中转录因子情况^[4]

植物种类	基因数量	转录因子	AP2/ERF 类转录因子
拟南芥	27228	2437	166
大豆	46430	5671	381
杨树	45654	2758	211
苹果	57386	4021	274
葡萄	33514	2080	145
水稻	40577	2798	188
玉米	32540	5246	330
高粱	34496	2312	161

AP2/ERF 转录因子基因家族对于弄清楚物种的起源、进化和发展具有非常重要的意义。

2 植物 AP2/ERF 类转录因子的分类

AP2/ERF 是一个庞大的基因家族, 根据其序列相似性和 AP2/ERF 结构域的数量, 将其分为 3 类, 分别为 AP2、ERF、和 RAV 亚家族^[5]。AP2 蛋白含有 2 个 AP2/ERF 结构域, 在调节植物生长发育过程中起着非常重要的作用^[6-8]。RAV 家族蛋白含有 1 个 AP2/ERF 结构域和 1 个 B3 结构域, 在乙烯响应^[9]、油菜素内酯响应^[10]、生物和非生物胁迫响应^[11]过程中发挥重要的作用。ERF 家族包含 1 个 AP2/ERF 结构域, 可以分为 2 个大的亚家族, CBF/DREB 亚家族和 ERF 亚家族^[12]。CBF/DREB 亚家族成员可以识别干旱和冷诱导响应元件(DRE/CRT, A/GCCGAC), 在植物抵抗非生物胁迫过程中起着非常重要的作用^[13,14]。ERF 亚家族成员可以识别 GCC 盒(AGCCGCC), 在植物抵抗生物胁迫过程中发挥重要的作用^[15]。DREB 亚家族和 ERF 亚家族的主要区别在 AP2/ERF 结构域的第 14 位和第 19 位氨基酸残基, DREB 第 14 位和第 19 位氨基酸分别是缬氨酸和谷氨酸, 而 ERF 是丙氨酸和天冬氨酸^[12]。Sakuma 等^[12]根据 AP2/ERF 结构域将拟南芥基因组中的 145 个 AP2/ERF 类蛋白分为 5 组, 分别为 AP2 亚家族(17 个成员)、RAV 亚家族(6 个成员)、CBF/DREB 亚家族(56 个成员)、ERF 亚家族(65 个成员)、一个特异蛋白 AL079349。拟南芥 AtERFs 可以分为 4 个亚类。AtERF1 和 AtERF2 属于第一类, 共同拥有基本的氨基酸残基(P/L-K-K/ R-R-R)^[16]。AtERF3 和 AtERF4 属于第二类, ERF 结构域位于蛋白的 N 端, 由 58 个氨基酸组成。AtERF5 和 AtERF6 属于第三类, 该类蛋白的 C-端含有丝裂原活化蛋白(MAP) 激酶的磷酸化(Mitogen-activated protein, MAP) 激酶的磷酸化位点(PXXSPXSP)^[17,18]。第四类 ERF 蛋白含有保守的 N-端元件(MCGGAIL/L)^[19]。

植物 AP2/ERF 转录因子基因家族的结构在物种间具有双重特性。一方面是保守性, Nakano 等^[5]报道在拟南芥和水稻中分别含有 147 和 157 个 AP2/ERF 基因家族成员, 其中, 拟南芥中有 122 基因属于 DREB 亚家族和 ERF 亚家族^[12], 水稻中有 139 个基因属于 ERF 家族^[5]。Zhang 等^[20]报道了大豆 148 个 AP2/ERF 转录因子基因家族成员, 其中 120 个是 ERF

类。虽然大豆基因组大小为 1 115 Mb, 而拟南芥和水稻基因组大小仅分别为 145 Mb和 420 Mb, 但是, AP2/ERF转录因子基因家族的结构和进化在拟南芥、水稻和大豆中是相对保守的^[21]。许多亚家族和亚类存在于这 3 个物种中, 表明绝大多数的 AP2/ERF亚家族成员存在于物种分化之前。Zhuang等对大麦(*Hordeum vulgare*)^[21]、苹果^[22]、小麦(*Triticum aestivum*)^[23]、玉米^[24]中的AP2类转录因子进行了分析(表 2), 可以看出AP2/ERF转录因子基因家族的结构和进化在物种间是相对保守的。另一方面是特异性, 某一个亚类或者亚家族仅存在于一个物种中, 说明种间具有差异性。Zhang等^[20]研究认为水稻ERF基因家族含有XI-XIV亚组, 而拟南芥和水稻不含有该些亚组, 表明这些亚组在物种进化过程中可能演化或者丢失。

3 植物 AP2/ERF 类转录因子与信号转导通路

植物在自然生长环境中会面临各种不利的环境胁迫, 包括生物胁迫(真菌、细菌、病毒侵染以及虫害等)和非生物胁迫(高盐、干旱、涝害、热、冷、伤害等)。为了克服这些不利的环境条件, 植物已经形

成了系统的防御机制, 涉及多种信号途径, 这些信号途径有的是独立的, 有的是相互交叉的。这些信号交叉途径发生在植物抵抗生物胁迫^[25]、非生物胁迫^[26]或者两者之间^[27]。植物激素脱落酸(Abscisic acid, ABA)、水杨酸(Salicylic acid, SA)、茉莉酸(Jasmonate, JA)、乙烯(Ethylene, ET)信号通路以及它们之间的交叉互作在植物抵抗生物和非生物胁迫过程中起着非常重要的作用。ABA作为一种植物激素, 广泛参与非生物胁迫反应中, 包括干旱、低温、渗透胁迫等。也有研究表明, ABA在植物抵抗病原菌的过程中也起到非常重要的作用, 对胼胝质沉积起着积极的作用^[28, 29]。这些信号分子通过协同或拮抗作用, 调控植物的防御反应。

ERF亚家族成员参与胁迫信号交叉途径中, 并且是逆境信号交叉途径中的连接因子。Zhang等^[20]对大豆 9 个来自不同ERF亚家族成员的表达特性进行了分析, SA、ET、JA、ABA均可以诱导这 9 个基因的表达。生物胁迫SMV诱导 6 个大豆ERF家族成员基因的表达, 干旱、低温和高盐可以诱导其中的 9 个、5 个和 9 个基因的表达。这些结果表明这 9 个 ERF类家族成员参与SA、ET、JA、ABA信号转

表 2 不同物种间AP2/ERF转录因子的分类情况^[21-24]

植物		数量							
分类	组	拟南芥	水稻	玉米	杨树	葡萄	小麦	大麦	苹果
DREB 亚家族	A1	6	10	10	6	7	39	9	1
	A2	8	4	4	18	4	5	3	0
	A3	1	1	1	2	0	0	2	0
	A4	16	15	11	26	13	1	1	9
	A5	16	13	13	14	7	4	1	4
	A6	10	9	10	11	5	8	2	4
	共计	57	52	49	77	36	57	18	18
ERF 亚家族	B1	15	16	24	19	7	7	5	8
	B2	5	16	17	6	3	19	12	5
	B3	18	18	11	35	37	8	1	9
	B4	7	9	8	7	4	4	1	2
	B5	8	6	9	8	4	0	0	2
	B6	12	14	15	16	18	9	3	7
	共计	65	79	84	91	73	47	22	33
AP2 亚家族		18	26	31	26	18	9	8	5
RAV 亚家族		6	7	2	5	4	3	4	2
单(Solosist)		1	0	1	1	1	1	1	0
总计		147	164	167	200	132	117	53	58

导通路中,并且在生物和非生物胁迫响应中存在交叉。大豆*GmERF057*属于B-2亚类,受盐、干旱、ET、SA、JA、ABA和烟草花叶病毒(Tobacco mosaic virus, SMV)诱导表达,该基因在烟草中过量表达可以增强植物对盐和病原菌的抗性^[20]。*GmERF089*属于B-5亚类,受盐、干旱、ET、SA、JA、ABA诱导表达^[20]。生物胁迫(SMV侵染)、非生物胁迫(高盐和干旱)或者植物激素(JA、SA、ET和ABA)都可以诱导大豆*GmERF3*基因的表达,可以说明*GmERF3*可能是不同信号途径之间的连接因子,调节生物和非生物胁迫反应^[30]。Fujita等^[27]研究认为生物胁迫和非生物胁迫诱导大量重叠基因的表达。AP2/ERF类转录因子可以受生物胁迫、非生物胁迫以及植物激素诱导表达,表明这些基因在响应生物胁迫和非生物胁迫信号通路中交叉互作。

长春花(*Catharanthus roseus* L.)异胡豆萜合酶(Strictosidine synthase, STR)基因的上游启动子区域含有JA响应元件(Jasmonate- and elicitor-responsive element, JERE)^[31]。长春花*ORCA2*和*ORCA3*基因受MeJA诱导表达,并且ORCA蛋白可以与STR启动子中的JERE元件相互作用^[32-33]。拟南芥*ORA59*受JA、ET以及这两种激素协同诱导表达,并且过量表达*ORA59*诱导大量JA-、ET-防御反应相关基因的表达,如植物防御素基因*PDF1.2*^[34]。JA和ET协同诱导拟南芥*ERF1*基因的表达,并且过量表达*ERF1*基因可以诱导*PDF1.2*基因的表达,增强植物对灰霉病(*Botrytis cinerea*)的抗性。这些结果表明拟南芥*ORA59*和*ERF1*基因的功能存在冗余。*ORA59*是JA和ET信号途径中的调节因子。在*ORA59*基因沉默的植物中,JA、ET以及这两种激素协同作用、以及*Botrytis cinerea*都不能诱导*PDF1.2*和其它防御基因的表达,并且植物对*B. cinerea*更加敏感。这些实验结果说明*ORA59*基因整合JA-、ET-信号途径,协调防御基因的表达,从而抵抗病原菌的侵害^[35]。

4 植物 AP2/ERF 类转录因子的生物学功能

4.1 参与植物的生长发育过程

4.1.1 花发育

科研工作者通过对拟南芥花同源异型突变体及其相关基因的研究表明,花器官的形成受多个基因

的控制,而且它们之间又是彼此关联的,在此基础上提出了花发育的ABC模型。其中A功能基因大多是AP2类转录因子基因。关于AP2亚家族成员基因在花发育方面的功能已经在拟南芥等模式植物中进行了深入的研究,(1)AP2与AP1、LFY和CAL等基因相互作用参与花分生组织的建立^[36-38];(2)花器官的识别如花瓣和萼片^[38-42]。但是,AP2在不同物种中功能存在差异,拟南芥中,A功能基因*APETALA2*(AP2)抑制C功能基因*AGAMOUS*(AG)在外轮花器官中的表达,对萼片和花瓣的器官特征起决定作用^[42]。强*ap2*突变体的萼片和花瓣分别被心皮和雄蕊所代替。萼片缺失,雄蕊的数目也减少^[42]。矮牵牛中的A功能基因也有2个,分别是*phAp2A*和*phAp2B*,转基因拟南芥可以使*ap2-1*突变体的表型恢复,表明矮牵牛中的这两个基因可以分别承担A基因的功能^[43]。Keck等^[44]研究认为金鱼草(*Antirrhinum majus*)的A功能基因也有两个,分别为*LIP1*和*LIP2*,且在萼片、花瓣和胚珠发育中都起重要作用。与拟南芥AP2不同,它们不是抑制C功能基因在外轮花器官中表达所必需的^[44]。裸子植物云杉(*Piceaabies*)具有3个A功能基因,*PaAP2L1*(*Piceaabies APETALA2 LIKE1*)、*PaAP2L2*和*PaAP2L3*。在拟南芥*ap1*突变体中过量表达*PaAP2L2*,可以促进花瓣器官特征的决定,表明*PaAP2L2*在拟南芥中具有替代A功能基因的作用^[45]。

4.1.2 果实发育

AP2类转录因子参与果实的发育过程。在番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill.)中,AP2转录因子在成熟的绿色果实、转色期、红色果实中均有表达,但是在转色期表达量最高,表明AP2转录因子可能参与果实发育过程^[46]。Alba等^[47]利用微阵列表达谱,同时结合番茄功能基因组数据库(<http://www.ted.bti.cornell.edu>)分析表明AP2转录因子的表达与果实成熟启动有关。Chung等^[48]研究表明番茄*SIAP2a*基因在果实发育和成熟过程中表达,而在花和叶中没有表达,说明*SIAP2a*在果实发育过程中发挥重要的作用,而在花的发育过程中不起作用。并利用RNAi技术抑制*SIAP2a*基因的表达,导致乙烯含量增加,成熟提前,通过改变类胡萝卜素合成途径影响类胡萝卜素的积累。这些结果表明番茄*SIAP2a*是果实成熟

过程中的负调节因子。

4.1.3 种子发育

Niu等^[49]研究结果表明大豆AP2类转录因子*GmSGR*在根、茎、叶、花、子房中没有表达,而在花后14~22 d有表达,说明该基因可能参与种子的发育过程。AP2转录因子通过对胚、胚乳和种皮发育的影响控制种子的大小。在种子发育早期,AP2转录因子通过限制胚乳液泡的生长,控制胚乳细胞化时期,或限制种皮体壁细胞伸长,抑制胚乳生长。胚乳生长和体壁细胞伸长决定受精后胚囊的大小。AP2转录因子控制种子的大小^[50, 51]。AP2转录因子在花器官和分生组织识别、胚珠和种皮发育过程中是必须的^[37, 41, 52-55]。*ap2*突变体的种子重量增加,而且种子重量的增加与花器官变异的程度具相关性,表明AP2的活动直接影响了种子的重量^[50, 51]。这种作用与AP2转录因子对胚性细胞数目和大小的影响有关。在种子发育过程中,*ap2*突变体还引起了己糖相对蔗糖比例的变化,暗示AP2通过影响糖代谢而影响种子的重量^[50, 51]。

4.1.4 种子发芽

环境因子包括光照、水分、温度以及种子的成熟度影响种子的发芽。另外,植物激素在种子的发芽过程中同样起着非常重要的作用,尤其是ABA和GA这两种激素。ABA调控种子休眠,GA调控种子发芽^[56, 57]。在种子发育过程中,ABA含量增加,调控休眠的发生和维持。当种子吸水后,大麦种子胚中ABA的含量迅速降低,并在前30 h保持较低的水平,而在这时大约90%的种子已经发芽了^[58]。科研工作者利用拟南芥ABA不敏感突变体研究ABA信号转导途径中的分子机制,在一定的ABA浓度条件下,野生型未能发芽,而突变体可以正常发芽^[59, 60]。*abi3*和*abi4*是ABA不敏感突变体,*ABI3*基因与玉米的*VP1*基因同源,编码一个B3结构域的转录因子^[61]。*ABI4*编码AP2转录因子^[62]。*gin6*、*sun6*、*sis5*、和*isi3*4个独立的蔗糖不敏感突变体与*abi4*是等位的,表明*ABI4*在ABA和蔗糖信号中发挥作用^[63-66]。*AtABI4*是种子特异基因,玉米*ZmABI4*和*AtABI4*在AP2结构域区同源性很高,玉米*ZmABI4*可以与CE1类似序列结合,调控ABA相关基因的表达,在拟南芥和玉米

的多个蔗糖响应基因的启动子区域含有类似的作用元件^[49]。*AtABI4*在植物根中的表达量最高,在其他组织中表达量非常低。玉米*ZmABI4*在叶、根、雄穗中没有表达,而在授粉后10~20 d的籽粒中表达。大豆*GmSGR*与拟南芥*AtABI4*和*ZmABI4*的同源性分别为36%和37%^[67]。在种子发芽的初级阶段,转大豆*GmSGR*基因拟南芥对高浓度盐的敏感性降低,但是在苗期与野生型的没有明显差异^[67]。拟南芥*abi4*突变体植株在5 μmol/L的ABA浓度下可以发芽,过量表达*AtABI4*使植株对ABA超度敏感,限制根的生长,甚至在ABA不存在的条件下,如果转基因植株中*AtABI4*表达量过高,同样可以抑制根的生长^[59],说明*AtABI4*是ABA响应中的正调控因子。在高浓度ABA处理条件下,转大豆*GmSGS*拟南芥种子的发芽率显著高于非转基因植株,说明*GmSGR*是ABA响应中的负调控因子^[67]。

葡萄糖在种子发芽过程中发挥着重要的作用。外源葡萄糖处理可以延缓种子发芽。中等浓度的葡萄糖含量可以延缓拟南芥种子的发芽,而类似浓度的山梨醇和甘露醇并没有明显的效果,表明葡萄糖的作用并非是简单的渗透作用^[68, 69]。Prices等^[69]研究认为中浓度和高浓度的葡萄糖通过减缓内源ABA下降的速率,从而延缓种子发芽。在高浓度葡萄糖处理条件下,转大豆*GmSGS*拟南芥种子的发芽率显著高于非转基因植株,*GmSGR*以负调控方式参与种子发育过程中的葡萄糖信号转导途径,但是没有参与渗透感应过程中^[67]。而*AtABI4*在葡萄糖信号转导途径中不是必需的,但是参与渗透感应过程中。所以,AP2类转录因子调控种子发芽过程,但在物种间存在差异。

4.1.5 其他方面的作用

过量表达AP2类转录因子可以抑制植物的生长。Zhao等^[70]从大豆中分离了一个RAV同源基因*GmRAV*,该蛋白包括一个AP2/ERF和一个B3结构域。在短日照植物中,ABA处理可以加强该基因的表达,但是用油菜素内酯(*Brassinosteroid*)处理抑制该基因的表达。转基因烟草过量表达导致形态和生理改变,减缓植物生长(矮化)、减少根的延伸、延迟开花、减少光合速率、减少叶片中叶绿素的含量^[70]。*GmRAV*转录因子在大豆光合和生长中是负调控因

子, 黑暗和ABA处理后, 转基因植株表现出加速衰老的现象。转基因植物中过量表达含有EAR结构域的基因影响植物的生长发育。转基因拟南芥中过量 *AtERF7* 和 *DEAR1* 基因植株生长变矮^[71-72]。转基因拟南芥中组成型表达 *Zat7* 或 *Zat10* 基因抑制植株生长^[73-74]。

4.2 抵抗非生物胁迫

DREB类转录因子在响应非生物胁迫的过程中发挥非常重要的作用, 受多种胁迫因子诱导表达。该类转录因子家族中的有些成员可能不受某种胁迫因子诱导表达, 但是该转录因子在植物中的过量表达同样可能提高植物对这种胁迫的抗性。*DREB1A/CBF3* (A-1)基因受低温诱导, 但是不受干旱和高盐诱导^[75]。过量表达 *DREB1A/CBF3* 基因可以增强植物对干旱、高盐和低温的抗性^[75-77]。*DREB2A*(A-2)基因受干旱和高盐诱导, 而不受低温诱导^[76]。在转基因拟南芥中, 过量表达 *DREB2A* 可以显著的提高对干旱的抗性, 稍微提高对冷害的抗性^[78]。其他的DREB类蛋白 *TINY2* (A-4)、*GhDBP1* (A-5)、*GmDREB2* (A-5)和 *ZmDBF1* (A-6)也是胁迫诱导类蛋白^[79-82]。在逆境胁迫条件下, 羊草 (*Leymus chinensis*) *LcDREB3a* 参与ABA和非ABA信号转导途径, 转基因拟南芥过量表达羊草 *LcDREB3a* 提高植物的抗旱和抗盐能力^[83]。在转基因菊花中过量表达拟南芥 *AtDREB1A* 可以提高其抗热能力, 在热胁迫条件下, 与非转基因株系相比, 转基因株系仍保持较高的光合能力^[84]。

ERF类转录因子在抵抗非生物胁迫的抗性中起着非常重要的作用。大豆 *GmERF057* 受盐、干旱和SMV诱导表达, 而不受冷诱导, 该基因在烟草中过量表达可以增强植物对盐和病原菌的抗性^[20]。*GmERF089* 受盐、干旱、ET、SA、JA、ABA诱导表达, 但是不受SMV和冷诱导, 该基因过量表达可以增强植物对盐和干旱的抗性, 但是不能增强植物对病原菌的抗性^[20]。Zhang等^[30]研究表明转基因烟草中过量表达 *GmERF3* 可以提高植物对高盐和干旱的抗性, 在干旱条件下, 转基因植株中游离脯氨酸和可溶性碳水化合物含量显著高于非转基因株系。Dong等^[85]从华北驼绒藜 (*Ceratoides arborescens* (Losina-Losinskaja) Czerepanov.) 中分离了一个ERF转录因子, 该基因编码一个AP2 结构域, 可以与

GCC作用元件相结合, 在正常生长条件下, 该基因在叶片中的表达量最高, 在根中的表达量最低。受ABA、JA、PEG、高盐诱导表达。该基因在烟草中过量表达可以提高植株对非生物胁迫的抗性^[85]。Abogadallah等^[86]将拟南芥 *HARDY* 基因转入埃及车轴草 (*Trifolium alexandrinum* Linn.), 干旱胁迫条件下, 转基因植物重增加 42%和 55%, 在盐害胁迫条件下, 转基因植物鲜重增加 38%和 95%。在干旱条件下, 转基因植物通过减少蒸腾来增加水的利用率。在盐害条件下, 通过增加光合、减少叶片中Na离子的量、减少蒸腾来提高水的有效利用率。转基因拟南芥 *HARDY* 基因埃及车轴草通过减少蒸腾和钠吸收来提高植物对盐和干旱的抗性^[86]。Karaba等^[87]研究认为转基因 *HARDY* 基因水稻通过减少蒸腾和增加光合, 促进水的利用率, 来提高植株的抗旱性。在水稻^[88-90]、番茄、烟草^[30,91]和苜蓿 (*Medicago sativa* Linn.)^[92, 93]中过量表达 *ERF* 基因可以提高植物对干旱和/或盐的抗性。然而, 也有反面的例子, 转基因植物过量表达一些ERF基因使植株对胁迫更加敏感^[71,94]。转基因拟南芥过量表达 *AtERF7* 使植株对干旱更加敏感^[71], 转基因拟南芥中过量表达 *AtERF4* 降低植物对NaCl的抗性^[94]。

4.3 抵抗生物胁迫

植物AP2 类转录因子可以提高植物对病原菌的抗性。转基因拟南芥和烟草中过量表达 *ERF* 基因可以诱导 *PR* 基因的表达, 提高植物对真菌、细菌、和病毒的抗性^[95-100]。胡椒 (*Capsicum annuum* cv. Bukang) *CaPF1* 基因受ET、JA和冷胁迫诱导表达, 该基因在拟南芥中过量表达不仅可以提高植物对低温的抗性, 而且可以提高植物对细菌 *Pseudomonas syringae* pv. tomato DC3000 的抗性^[98]。转基因 *CaPF1* 基因松树 (*Pinus virginiana* Mill.) 提高植物对病原菌 (*Bacillus thuringiensis* 和 *Staphylococcus epidermidis*) 的抗性^[101]。转基因烟草中过量表达 *GmERF3* 基因可以诱导 *PR* 基因的表达, 提高植物对 *Ralstonia solanacearum*、*Alternaria alternata* 和 TMV 等病害的抗性^[30]。Sohn等^[11]从 *Xanthomonas campestris* pv. Vesicatoria 侵染的胡椒叶片中分离了一个新的RAV基因 *CARAV1*, 该基因定位于细胞核中, *CARAV1* 蛋白的N端与GAL4 DNA结合域相互作用诱导相关基

因的表达。CARAV1 蛋白还可以识别CAACA和CACCTG作用基元诱导相应下游基因的表达。病原菌、非生物和环境因子显著的诱导CARAV1 基因的表达。病原菌侵染、乙烯处理后, 该基因的表达主要位于叶片的韧皮部细胞中。转基因拟南芥中过量表达该基因可以诱导PR基因(PR1、PR2 和PR5)的表达, 增强对*P. syringae* pv. tomato DC3000 的抗性, 同时增强了植株对高盐和干旱引起的渗透胁迫的抗性。

5 植物 AP2/ERF 类转录因子与基因互作

同一个家族或者亚家族中含有相同的结构基元, 其功能可能相似。ERF类转录因子可以正面或负面调控防御基因的表达。烟草*NtERF3*、拟南芥*AtERF3* 和*AtERF4* 含有保守的EAR结构基元, 抑制含有GCC-box基因的表达^[17,94,102,103]。EAR结构域的突变导致其抑制作用被取消^[97]。Pan等^[104]从番茄中克隆了第二类ERF转录因子*SIERF3*, 冷、盐、干旱、细菌*Ralstonia solanacearum*、植物激素(SA、JA、ET)可以诱导该基因的表达。将EAR结构域去掉后形成*SIERF3DRD*, *SIERF3DRD*蛋白具有转录因子的活性, 并且具有GCC介导的转录活性。番茄中组成型表达*SIERF3* 基因使植株生长严重受阻, 导致没有获得转基因株系。而转*SIERF3DRD*蛋白对植物的生长和发育没有影响, 并且转基因番茄中过量表达*SIERF3DRD*蛋白可以诱导PR1、PR2、和PR5 基因的表达, 并且增强对*Ralstonia solanacearum*的抗性。转基因拟南芥和番茄组成型表达*SIERF3DRD*基因减少膜脂过氧化水平, 增强了对盐胁迫的抗性。转*SIERF3DRD*基因番茄的花、果、种子的量多于非转基因株系。*SIERF3* 基因去掉EAR结构域, 转*SIERF3DRD*植物可以提高生物和非生物胁迫的抗性。转基因拟南芥中, 过量表达ERF2 可以诱导PDF1.2 基因的表达, 但是ERF4 过量表达抑制PDF1.2 基因的表达^[105,106]。由此可见含有EAR结构域的ERF类转录因子通常起抑制作用^[103,106], 但是不含有EAR结构域的转录因子通常起激活活性。烟草*NtERF2/4*、拟南芥*AtERF1/2/5*、长春花ORCA2/3、番茄Pti4 起转录激活作用^[17,31, 32, 97,107]。ERF1 和ORA59 可以诱导植物防御素基因PDF1.2 的表达^[34,35]。

大豆*GmERF3* 包含两个碱性的氨基酸延伸区(K32KRK和R94KRK) 和一个保守的N-端MCGGAI/L

L序列。*GmERF3* 蛋白位于细胞核中, 与GCC盒和DRE/CRT序列结合。N-端MCGGAI/L 基元的功能虽然还不清楚, 也不是*GmERF3* 蛋白核定位信号或者与GCC盒结合所必须的^[108]。这个N-端基元仅在ERF类蛋白中存在, *GmERF3*、CaERFLP1^[109]、TaERF1^[110]、Tsi1^[95]和CaPF1^[98]都具有N-端信号序列, 属于第四类ERF亚家族, 可以特异的与GCC盒和DRE/CRT元件结合。拟南芥CBF1 蛋白的AP2/ERE BP结构域不仅和DRE/CRT基元, 而且和GCC元件相互作用^[111]。这种双重的结合活性可能是由于上游的两个不同的作用元件都含有核心序列-CCGNC-。ERF和DREB类转录因子的功能之间具有交叉性。GCC盒主要位于乙烯诱导基因的上游启动子区域(包括PR基因), 以及干旱、盐、冷相关基因的上游启动子区域, *GmERF3* 可以特异的与GCC盒结合。在正常的非胁迫条件下, 转基因烟草中过量表达*GmERF3* 基因可以诱导PR1、PR2、PR4, *Osmotin*, 和*SAR8.2* 基因的表达。

已有研究表明, AP2/ERF亚家族成员通过与CC、CRT/DRE、JERE或VWRE等作用元件相互作用诱导下游基因的表达^[2,33,112,113]。烟草过氧化物酶*tpoxN1* 基因在维管系统特异表达, 受伤害诱导, 但对植物激素JA、ET等不敏感^[114]。该基因的上游启动子区域含有维管特异和伤害诱导 cis 元件(Vascular system-specific and woundresponsive cis-element, VWRE; GAAAAGAAAATTTTC)^[115]。Sasaki等^[113]从烟草中分离了两个AP2/ERF类蛋白, WRAF1 和WRAF2, 这两个蛋白在AP2 结构域有相似的结构。WRAF1 和WRAF2 在根、茎、老叶、新叶、花、叶柄没有表达。伤害诱导后, 这两个基因的表达速度明显高于*tpoxN1* 基因。转基因烟草中过量表达这两个基因可以使*tpoxN1* 基因组成型表达。所以WRAF1 和WRAF2 通过AP2 结构域与VWRE基元结合, 正向调控*tpoxN1* 基因的表达。Sasaki等^[113]研究认为T₀转基因烟草中过量表达WRAF1 或WRAF2 基因, 表型正常, 而在T₁代植物中, 表现出矮化的表型, 并且转基因植株不能开花, 表明WRAF1 或WRAF2 基因的过量表达对烟草植株的生长和发育是不利的。

6 结语

AP2/ERF是一个庞大的基因家族, 从目前已经

测序的物种中可以看出,单一物种含有 100 多个成员^[4],并且家族各个成员之间的功能存在冗余^[35],给研究工作的展开带来了一定困难。为了更加清楚的了解该基因家族的全部特征,需要通过基因工程技术手段,获得所有基因更多的转基因株系,进而系统研究该基因家族中各个基因的功能。同时,也可以通过获得各个基因的突变体来研究基因的功能。AP2/ERF类转录因子在植物生长、发育、和抵抗生物和非生物胁迫等逆境过程中起着非常重要的作用,可见伴随着物种的进化过程,AP2/ERF转录因子经过了复杂的功能分化过程。研究AP2/ERF转录因子的进化过程将有助于研究植物界的进化史。目前,关于AP2/ERF转录因子的功能已经在模式植物中进行了研究,如拟南芥、水稻、大豆等。但是据某一物种而言,其全部基因家族成员的功能还未研究透彻。AP2/ERF转录因子在各物种中含有的家族成员数量不等。关于该基因家族成员的功能分析在木本植物中研究甚少,这些个别的基因是否赋予其新的功能,是否有更加广泛的功能?这就要求更多物种的基因家族成员进行功能鉴定。另外,AP2/ERF转录因子是如何介导下游基因的表达,AP2/ERF转录因子家族成员之间的关系又是怎样的?AP2/ERF转录因子是如何参与SA-、JA/ET-、ABA-介导的信号转导以及交叉信号转导通路的?这些都将是我们研究的热点问题。相信随着分子生物学技术的迅猛发展,研究的方法和思路将会更加新颖,AP2/ERF转录因子将会研究更加透彻。

参考文献(References):

- [1] Jofuku KD, den Boer BG, van Montagu M, Okamoto JK. Control of *Arabidopsis* flower and seed development by the homeotic gene *APETALA2*. *Plant Cell*, 1994, 6(9): 1211–1225. [DOI](#)
- [2] Ohme-Takagi M, Shinshi H. Ethylene-inducible DNA binding proteins that interact with an ethylene-responsive element. *Plant Cell*, 1995, 7(2): 173–182. [DOI](#)
- [3] 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. *Nucleic Acids Res*, 1999, 27(2): 470–478. [DOI](#)
- [4] Velasco R, Zharkikh A, Affourtit J, Dhingra A, Cestaro A, Kalyanaraman A, Fontana P, Bhatnagar SK, Troggio M, Pruss D, Salvi S, Pindo M, Baldi P, Castelletti S, Cavaiuolo M, Coppola G, Costa F, Cova V, Ri AD, Goremykin V, Komjanc M, Longhi S, Magnago P, Malacarne G, Malnoy M, Micheletti D, Moretto M, Perazzolli M, Si-Ammouri A, Vezzulli S, Zini E, Eldredge G, Fitzgerald LM, Gutin N, Lanchbury J, Macalma T, Mitchell JT, Reid J, Wardell B, Kodira C, Chen Z, Desany B, Niazi F, Palmer M, Koepke T, Jiwan D, Schaeffer S, Krishnan V, Wu C, Chu VT, King ST, Vick J, Tao Q, Mraz A, Stormo A, Stormo K, Bogden R, Ederle D, Stella A, Vecchiotti A, Kater MM, Masiero S, Lasserre P, Lespinasse Y, Allan AC, Bus V, Chagné D, Crowhurst RN, Gleave AP, Lavezzo E, Fawcett JA, Proost S, Rouzé P, Sterck L, Toppo S, Lazzari B, Hellens RP, Durel C, Gutin A, Bumgarner RE, Gardiner SE, Skolnick M, Egholm M, de Peer YV, Salamini F, Viola R. The genome of the domesticated apple (*Malus × domestica* Borkh.). *Nature Genet*, 2010, 42: 833–839. [DOI](#)
- [5] Nakano T, Suzuki K, Fujimura T, Shinshi H. Genome wide analysis of the ERF gene family in *Arabidopsis* and rice. *Plant Physiol*, 2006, 140(2): 411–432. [DOI](#)
- [6] Elliott RC, Betzner AS, Huttner E, Oakes MP, Tucker WQ, Gerentes D, Perez P, Smyth DR. *AINTEGUMENTA*, an *APETALA2*-like gene of *Arabidopsis* with pleiotropic roles in ovule development and floral organ growth. *Plant Cell*, 1996, 8(2): 155–168. [DOI](#)
- [7] Chuck G, Meeley RB, Hake S. The control of maize spikelet meristem fate by the *APETALA2*-like gene indeterminate spikelet. *Genes Dev*, 1998, 12(8): 1145–1154. [DOI](#)
- [8] Boutilier K, Offringa R, Sharma VK, Kieft H, Ouellet T, Zhang L, Hattori J, Liu CM, van Lammeren AA, Miki BL, Custers JB, van Lookeren Campagne MM. Ectopic expression of *BABY BOOM* triggers a conversion from vegetative to embryonic growth. *Plant Cell*, 2002, 14(8): 1737–1749. [DOI](#)
- [9] Alonso JM, Stepanova AN, Leisse TJ, Kim CJ, Chen H, Shinn P, Stevenson DK, Zimmerman J, Barajas P, Cheuk R, Gadrinab C, Heller C, Jeske A, Koesema E, Meyers CC, Parker H, Prednis L, Ansari Y, Choy N, Deen H, Geralt M, Hazari N, Hom E, Karnes M, Mulholland C, Ndubaku R, Schmidt I, Guzman P, Aguilar-Henonin L, Schmid M, Weigel D, Carter DE, Marchand T, Risseuw E, Brogden D, Zeko A, Crosby WL, Berry CC, Ecker JR. Genome-wide insertional mutagenesis of *Arabidopsis thaliana*. *Science*, 2003, 301(5633): 653–657. [DOI](#)
- [10] Hu YX, Wang YX, Liu XF, Li JY. *Arabidopsis* RAV1 is

- down-regulated by brassinosteroid and may act as a negative regulator during plant development. *Cell Res*, 2004, 14(1): 8–15. [DOI](#)
- [11] Sohn KH, Sung Chul Lee SC, Jung HW, Hong JK, Kook Hwang BK. Expression and functional roles of the pepper pathogen-induced transcription factor RAV1 in bacterial disease resistance, and drought and salt stress tolerance. *Plant Mol Biol*, 2006, 61(6): 897–915. [DOI](#)
- [12] Sakuma Y, Liu Q, Dubouzet JG, 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. *Biochem Biophys Res Commun*, 2002, 290(3): 998–1009. [DOI](#)
- [13] 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. *Plant Cell*, 1994, 6(2): 251–264. [DOI](#)
- [14] Thomashow MF. PLANT COLD ACCLIMATION: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1999, 50: 571–599. [DOI](#)
- [15] 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 plants. *J Biol Chem*. 1998, 273(41): 26857–26861. [DOI](#)
- [16] Raikhel NV. Nuclear targeting in plants. *Plant Physiol*, 1992, 100(4): 1627–1632. [DOI](#)
- [17] Fujimoto SY, Ohta M, Usui A, Shinshi H, Ohme-Takagi M. *Arabidopsis* ethylene-responsive element binding factors act as transcriptional activators or repressors of GCC box-mediated gene expression. *Plant Cell*, 2000, 12(3): 393–404. [DOI](#)
- [18] Pearson RB, Kemp BE. Protein kinase phosphorylation site sequences and consensus specificity motifs: tabulations. *Methods Enzymol*, 1991, 200: 62–81. [DOI](#)
- [19] Sanchez-Ballesta MT, Lluch Y, Gosalbes MJ. A survey of genes differentially expressed during long-term heat-induced chilling tolerance in citrus fruit. *Planta*, 2003, 218(1): 65–70. [DOI](#)
- [20] Zhang G, Chen M, Chen X, Xu Z, Guan S, Li LC, Li A, Guo J, Mao L, Ma Y. Phylogeny, gene structures, and expression patterns of the ERF gene family in soybean (*Glycine max* L.). *J Exp Bot*, 2008, 59(15): 4095–4107. [DOI](#)
- [21] Zhuang J, Anyia A, Vidmar J, Xiong A S, Zhang J. Discovery and expression assessment of the AP2-like genes in *Hordeum vulgare*. *Acta Physiol Plant*, 2011, 33(5): 1639–1649. [DOI](#)
- [22] Zhuang J, Yao QH, Xiong AS, Zhang J. Isolation, phylogeny and expression patterns of AP2-like genes in Apple (*Malus × domestica* Borkh). *Plant Mol Biol Rep*, 2011, 29(1): 209–216. [DOI](#)
- [23] Zhuang J, Chen JM, Yao QH, Xiong F, Sun CC, Zhou XR, Zhang J, Xiong AS. Discovery and expression profile analysis of AP2/ERF family genes from *Triticum aestivum*. *Mol Biol Rep*, 2011, 38(2): 745–753. [DOI](#)
- [24] Zhuang J, Deng DX, Yao QH, Zhang J, Xiong F, Chen JM, Xiong AS. Discovery, phylogeny and expression patterns of AP2-like genes in maize. *Plant Growth Regul*, 2010, 62(1): 51–58. [DOI](#)
- [25] Kunkel BN, Brooks DM. Cross talk between signaling pathways in pathogen defense. *Curr Opin Plant Biol*, 2002, 5(4): 325–331. [DOI](#)
- [26] Chinnusamy V, Schumaker K, Zhu JK. Molecular genetic perspectives on cross-talk and specificity in abiotic stress signalling in plants. *J Exp Bot*, 2004, 55(395): 225–236. [DOI](#)
- [27] Fujita M, Fujita Y, Noutoshi Y, Takahashi F, Narusaka Y, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. Crosstalk between abiotic and biotic stress responses: a current view from the points of convergence in the stress signaling networks. *Curr Opin Plant Biol*, 2006, 9(4): 436–442. [DOI](#)
- [28] Ton J, Jakab G, Toquin V, Flors V, Iavicoli A, Maeder MN, Métraux JP, Mauch-Mani B. Dissecting the β -aminobutyric acid-induced priming phenomenon in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2005, 17(3): 987–999. [DOI](#)
- [29] Ton J, Mauch-Mani B. β -amino-butyric acid-induced resistance against necrotrophic pathogens is based on ABA-dependent riming for callose. *Plant J*, 2004, 38(1): 119–130. [DOI](#)
- [30] Zhang G, Chen M, Li LC, Xu Z, Chen X, Guo J, Ma Y. Overexpression of the soybean *GmERF3* gene, an AP2/ERF type transcription factor for increased tolerances to salt, drought, and diseases in transgenic tobacco. *J Exp Bot*, 2009, 60(13): 3781–3796. [DOI](#)
- [31] Menke FL, Champion A, Kijne JW, Memelink J. A novel jasmonate-and elicitor-responsive element in the periwinkle secondary metabolite biosynthetic gene *Str* interacts with a jasmonate-and elicitor-inducible AP2-domain transcription factor, ORCA2. *EMBO J*, 1999, 18(16): 4455–4463. [DOI](#)
- [32] van der Fits L, Memelink J. ORCA3, a jasmonate responsive transcriptional regulator of plant primary and secondary metabolism. *Science*, 2000, 289(5477): 295–297.

- [DOI](#)
- [33] van der Fits L, Memelink J. The jasmonate-inducible AP2/ERF-domain transcription factor ORCA3 activates gene expression via interaction with a jasmonate-responsive promoter element. *Plant J*, 2001, 25(1): 43–53. [DOI](#)
- [34] Pré M, Atallah M, Champion A, de Vos M, Pieterse CMJ, Memelink J. The AP2/ERF domain transcription factor ORA59 integrates jasmonic acid and ethylene signals in plant defense. *Plant Physiol*, 2008, 147(3): 1347–1357. [DOI](#)
- [35] Memelink J. Regulation of gene expression by jasmonate hormones. *Phytochemistry*, 2009, 70(13–14): 1560–1570. [DOI](#)
- [36] Bowman JL, Sakai H, Jack T, Weigel D, Mayer U, Meyerowitz EM. Superman, a regulator of floral homeotic genes in *Arabidopsis*. *Development*, 1992, 114(3): 599–615. [DOI](#)
- [37] Irish VF, Sussex IM. Function of the Apetala-1 gene during *Arabidopsis* floral development. *Plant Cell*, 1990, 2(8): 741–753. [DOI](#)
- [38] Huala E, Sussex IM. Leafy interacts with floral homeotic genes to regulate *Arabidopsis* floral development. *Plant Cell*, 1992, 4(8): 901–913. [DOI](#)
- [39] Haughn GW, Somerville CR. Genetic control of morphogenesis in *Arabidopsis*. *Dev Genet*, 1988, 9(2): 73–89. [DOI](#)
- [40] Bowman JL, Smyth DR, Meyerowitz EM. Genes directing flower development in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 1989, 1(1): 37–52. [DOI](#)
- [41] Bowman JL, Drews GN, Meyerowitz EM. Expression of the *Arabidopsis* floral homeotic gene *agamous* is restricted to specific cell types late in flower development. *Plant Cell*, 1991, 3(8): 749–758. [DOI](#)
- [42] Kunst L, Klenz JE, Martinezzapater J, Haughn GW. *Ap2* gene determines the identity of perianth organs in flowers of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 1989, 1(12): 1195–1208. [DOI](#)
- [43] Maes T, van de Steene N, Zethof J, Karimi M, D’Hauw M, Mares G, van Montagu M, Gerats T. *Petunia* AP2-like genes and their role in flower and seed development. *Plant Cell*, 2001, 13(2): 229–244. [DOI](#)
- [44] Keck E, McSteen P, Carpenter R, Coen E. Separation of genetic functions controlling organ identity in flowers. *EMBO J*, 2003, 22(5): 1058–1066. [DOI](#)
- [45] Nilsson L, Carlsbecker A, Sundas-Larsson A, Vahala T. *APETALA2* like genes from *Picea abies* show functional similarities to their *Arabidopsis* homologues. *Planta*, 2007, 225(3): 589–602. [DOI](#)
- [46] Bartley GE, Ishida BK. Digital fruit ripening: data mining in the TIGR tomato gene index. *Plant Mol Biol Rep*, 2002, 20(2): 115–130. [DOI](#)
- [47] Alba R, Payton P, Fei ZJ, McQuinn R, Debbie P, Martin GB, Tanksley SD, Giovannoni JJ. Transcriptome and selected metabolite analyses reveal multiple points of ethylene control during tomato fruit development. *Plant Cell*, 2005, 17(11): 2954–2965. [DOI](#)
- [48] Chung MY, Vrebalov J, Alba R, Lee J, McQuinn R, Chung JD, Klein P, Giovannoni J. A tomato (*Solanum lycopersicum*) *APETALA2/ERF* gene, *SlAP2a*, is a negative regulator of fruit ripening. *Plant J*, 2010, 64(6): 936–947. [DOI](#)
- [49] Niu X, Helentjaris T, Bate NJ. Maize *ABI4* binds coupling element1 in abscisic acid and sugar response genes. *Plant Cell*, 2002, 14(10): 2565–2575. [DOI](#)
- [50] Jofuku KD, Omidyar PK, Gee Z, Okamoto JK. Control of seed mass and seed yield by the floral homeotic gene *APETALA2*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102(8): 3117–3122. [DOI](#)
- [51] Ohto MA, Fischer RL, Goldberg RB, Nakamura K, Harada JJ. Control of seed mass by *APETALA2*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102(8): 3123–3128. [DOI](#)
- [52] Kunst L, Klenz JE, Martinez-Zapater J, Haughn GW. *AP2* gene determines the identity of perianth organs in flowers of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 1989, 1(12): 1195–1208. [DOI](#)
- [53] Bowman JL, Alvarez J, Weigel D, Meyerowitz EM, Smyth DR. Control of flower development in *Arabidopsis thaliana* by *APETALA1* and interacting genes. *Development*, 1993, 119(1): 721–743. [DOI](#)
- [54] Schultz EA, Haughn GW. Genetic analysis of the floral initiation process (FLIP) in *Arabidopsis*. *Development*, 1993, 119(1): 745–765. [DOI](#)
- [55] Okamoto JK, den Boer BGW, Jofuku KD. Regulation of *Arabidopsis* flower development. *Plant Cell*, 1993, 5(10): 1183–1193. [DOI](#)
- [56] Koornneef M, Bentsink L, Hilhorst H. Seed dormancy and germination. *Curr Opin Plant Biol*, 2002, 5(1): 33–36. [DOI](#)
- [57] Kucera B, Cohn MA, Leubner-Metzger G. Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination. *Seed Sci Res*, 2005, 15(4): 281–307. [DOI](#)
- [58] Jacobsen JV, Pearce DW, Poole AT, Pharis RP, Mander LN. Abscisic acid, phaseic acid and gibberellin contents associated with dormancy and germination in barley.

- Physiol Plant*, 2002, 115(3): 428–441. [DOI](#)
- [59] Finkelstein RR. Mutations at two new *Arabidopsis* ABA response loci are similar to the *abi3* mutations. *Plant J*, 1994, 5(6): 765–771. [DOI](#)
- [60] Nambara E, Naito S, McCourt P. A mutant of *Arabidopsis* which is defective in seed development and storage protein accumulation is a new *abi3* allele. *Plant J*, 1992, 2(4): 435–441. [DOI](#)
- [61] Giraudat J, Hauge BM, Valon C, Smalle J, Parcy F, Goodman M. Isolation of the *Arabidopsis* ABI3 gene by positional cloning. *Plant Cell*, 1992, 4(10): 1251–1261. [DOI](#)
- [62] Finkelstein RR, Wang ML, Lynch TJ, Rao S, Goodman HM. The *Arabidopsis* abscisic acid response locus ABI4 encodes an APETALA2 domain protein. *Plant Cell*, 1998, 10(6): 1043–1054. [DOI](#)
- [63] Arenas-Huertero F, Arroyo A, Zhou L, Sheen J, León P. Analysis of *Arabidopsis* glucose insensitive mutants, *gin5* and *gin6*, reveals a central role of the plant hormone ABA in the regulation of plant vegetative development by sugar. *Genes Dev*, 2000, 14(16): 2085–2096. [DOI](#)
- [64] Huijser C, Kortstee A, Pego J, Weisbeek P, Wisman E, Smeekens S. The *Arabidopsis* SUCROSE UNCOUPLED-6 gene is identical to *ABSCISIC ACID INSENSITIVE-4*: Involvement of abscisic acid in sugar responses. *Plant J*, 2000, 23(5): 577–585. [DOI](#)
- [65] Laby RJ, Kincaid MS, Kim D, Gibson SI. The *Arabidopsis* sugar-insensitive mutants *sis4* and *sis5* are defective in abscisic acid synthesis and response. *Plant J*, 2000, 23(5): 587–596. [DOI](#)
- [66] Rook F, Corke F, Card R, Munz G, Smith C, Bevan MW. Impaired sucrose-induction mutants reveal the modulation of sugar-induced starch biosynthetic gene expression by abscisic acid signalling. *Plant J*, 2001, 26(4): 421–433. [DOI](#)
- [67] Wang C, Wang H, Zhang J, Chen S. A seed-specific AP2-domain transcription factor from soybean plays a certain role in regulation of seed germination. *Sci China Ser C-Life Sci*, 2008, 51(4): 336–345. [DOI](#)
- [68] Dekkers BJ, Schuurmans JA, Smeekens SC. Glucose delays seed germination in *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 2004, 218(4): 579–588. [DOI](#)
- [69] Price J, Li TC, Kang SG, Na JK, Jang J. Mechanisms of glucose signaling during germination of *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2003, 132(3): 1424–1438. [DOI](#)
- [70] Zhao L, Luo Q, Yang C, Han Y, Li W. A RAV-like transcription factor controls photosynthesis and senescence in soybean. *Planta*, 2008, 227(6): 1389–1399. [DOI](#)
- [71] Song CP, Agarwal M, Ohta M, Guo Y, Halfter U, Wang P, Zhu JK. Role of an *Arabidopsis* AP2/EREBP-type transcriptional repressor in abscisic acid and drought stress responses. *Plant Cell*, 2005, 17(8): 2384–2396. [DOI](#)
- [72] Tsutsui T, Kato W, Asada Y, Sako K, Sato T, Sonoda Y, Kidokoro S, Yamaguchi-Shinozaki K, Tamaoki M, Arakawa K, Ichikawa T, Nakazawa M, Seki M, Shinozaki K, Matsui M, Ikeda A, Yamaguchi J. DEAR1, a transcriptional repressor of DREB protein that mediates plant defense and freezing stress responses in *Arabidopsis*. *J Plant Res*, 2009, 122(6): 633–643. [DOI](#)
- [73] Mittler R, Kim Y, Song L, Coutu J, Coutu A, Ciftci-Yilmaz S, Lee H, Stevenson B, Zhu JK. Gain-and loss-of-function mutations in *Zat10* enhance the tolerance of plants to abiotic stress. *FEBS Lett*, 2006, 580(28–29): 6537–6542. [DOI](#)
- [74] Ciftci-Yilmaz S, Morsy MR, Song L, Coutu A, Krizek BA, Lewis MW, Warren D, Cushman J, Connolly EL, Mittler R. The EAR-motif of the Cys2/His2-type zinc finger protein *Zat7* plays a key role in the defense response of *Arabidopsis* to salinity stress. *J Biol Chem*, 2007, 282(12): 9260–9268. [DOI](#)
- [75] Kasuga M, Liu Q, Miura S, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. Improving plant drought, salt, and freezing tolerance by gene transfer of a single stress-inducible transcription factor. *Nat Biotech*, 1999, 17(3): 287–291. [DOI](#)
- [76] Liu Q, Kasuga M, Sakuma Y, Abe H, Miura S, Yamaguchi-Shinozaki K, 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*. *Plant Cell*, 1998, 10(8), 1391–1406. [DOI](#)
- [77] Gilmour SJ, Sebolt AM, Salazar MP, Everard JD, Thomashow MF. Overexpression of the *Arabidopsis* CBF3 transcriptional activator mimics multiple biochemical changes associated with cold acclimation. *Plant Physiol*, 2000, 124(4): 1854–1865. [DOI](#)
- [78] Sakuma Y, Maruyama K, Osakabe Y, Qin F, Seki M, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Functional analysis of an *Arabidopsis* transcription factor, DREB2A, involved in drought-responsive gene expression. *Plant Cell*, 2006, 18(5): 1292–1309. [DOI](#)
- [79] Kizis D, Pages M. Maize DRE-binding proteins DBF1 and DBF2 are involved in *rab17* regulation through the drought responsive element in an ABA-dependent pathway. *Plant J*, 2002, 30(6): 679–689. [DOI](#)

- [80] Wei G, Pan Y, Lei J, Zhu YX. Molecular cloning, phylogenetic analysis, expressional profiling and in vitro studies of TINY2 from *Arabidopsis thaliana*. *J Biochem Mol Biol*, 2005, 38(4): 440–446. [DOI](#)
- [81] Huang B, Liu JY. A cotton dehydration responsive element binding protein functions as a transcriptional repressor of DRE mediated gene expression. *Biochem Biophys Res Commun*, 2006, 343(4): 1023–1031. [DOI](#)
- [82] Chen M, Wang QY, Cheng XG, Xu ZS, Li LC, Ye XG, Xia LQ, Ma YZ. GmDREB2, a soybean DRE-binding transcription factor, conferred drought and high-salt tolerance in transgenic plants. *Biochem Biophys Res Commun*, 2007, 353(2): 299–305. [DOI](#)
- [83] Peng X, Ma X, Fan W, Su M, Cheng L, Iftekhar A, Lee B, Qi D, Shen S, Liu G. Improved drought and salt tolerance of *Arabidopsis thaliana* by transgenic expression of a novel DREB gene from *Leymus chinensis*. *Plant Cell Rep*, 2011, 30(8): 1493–1502. [DOI](#)
- [84] Hong B, Ma C, Yang Y, Wang T, Yamaguchi-Shinozaki K, Gao J. Over-expression of *AtDREB1A* in chrysanthemum enhances tolerance to heat stress. *Plant Mol Biol*, 70(3): 231–240. [DOI](#)
- [85] Dong J, Wang X, Wang K, Wang Z, Gao H. Isolation and characterization of a gene encoding an ethylene responsive factor protein from *Ceratoides arborescens*. *Mol Biol Rep*, 2012, 39(2): 1349–1357. [DOI](#)
- [86] Abogadallah GM, Nada RM, Malinowski R, Quick P. Overexpression of *HARDY*, an AP2/ERF gene from *Arabidopsis*, improves drought and salt tolerance by reducing transpiration and sodium uptake in transgenic *Trifolium alexandrinum* L. *Planta*, 2011, 233(6): 1265–1276. [DOI](#)
- [87] Karaba A, Dixit S, Greco R, Aharoni A, Trijatmiko K R, Marsch-Martinez N, Krishnan A, Nataraja KN, Udayakumar M, Pereira A. Improvement of water use efficiency in rice by expression of *HARDY*, an *Arabidopsis* drought and salt tolerance gene. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(39): 5270–15275. [DOI](#)
- [88] Gao S, Zhang H, Tian Y, Li F, Zhang Z, Lu X, Chen X, Huang R. Expression of *TERF1* in rice regulates expression of stress-responsive genes and enhances tolerance to drought and high-salinity. *Plant Cell Rep*, 2008, 27(11): 1787–1795. [DOI](#)
- [89] Zhang H, Liu W, Wan L, Li F, Dai L, Li D, Zhang Z, Huang R. Functional analyses of ethylene response factor *JERF3* with the aim of improving tolerance to drought and osmotic stress in transgenic rice. *Transgenic Res*, 2010, 19(5): 809–818. [DOI](#)
- [90] Zhang Z, Li F, Li D, Zhang H, Huang R. Expression of ethylene response factor *JERF1* in rice improves tolerance to drought. *Planta*, 2010, 232(3): 765–774. [DOI](#)
- [91] Zhang Z, Huang R. Enhanced tolerance to freezing in tobacco and tomato overexpressing transcription factor *TERF2/LeERF2* is modulated by ethylene biosynthesis. *Plant Mol Biol*, 2010, 73(3): 241–249. [DOI](#)
- [92] Chen JR, Lu JJ, Liu R, Xiong ZY, Wang TX, Chen SY, Guo LB, Wang HF. *DREB1C* from *Medicago truncatula* enhances freezing tolerance in transgenic *M. truncatula* and China Rose (*Rosa chinensis* Jacq.). *Plant Growth Regul*, 2010, 60(3): 199–211. [DOI](#)
- [93] Jin T, Chang Q, Li W, Yin D, Li Z, Wang D, Liu B, Liu L. Stress-inducible expression of *GmDREB1* conferred salt tolerance in transgenic alfalfa. *Plant Cell Tissue Organ Cult*, 2010, 100(2): 219–227. [DOI](#)
- [94] Yang Z, Tian L, Latoszek-Green M, Brown D, Wu K. *Arabidopsis* ERF4 is a transcriptional repressor capable of modulating ethylene and abscisic acid responses. *Plant Mol Biol*, 2005, 58(4): 585–596. [DOI](#)
- [95] Park JM, Park CJ, Lee SB, Ham BK, Shin R, Paek KH. Overexpression of the tobacco *Tsi1* gene encoding an EREBP/AP2-type transcription factor enhances resistance against pathogen attack and osmotic stress in tobacco. *Plant Cell*, 2001, 13(5): 1035–1046. [DOI](#)
- [96] Shin R, Park JM, An JM, Paek KH. Ectopic expression of *Tsi1* in transgenic hot pepper plants enhances host resistance to viral, bacterial, and oomycete pathogens. *Mol Plant Microbe Interact*, 2002, 15(10): 983–989. [DOI](#)
- [97] Gutterson N, Reuber TL. Regulation of disease resistance pathways by AP2/ERF transcription factors. *Curr Opin Plant Biol*, 2007, 7(4): 465–471. [DOI](#)
- [98] Yi SY, Kim JH, Joung YH, Lee S, Kim WT, Yu SH, Choi D. The pepper transcription factor CaPF1 confers pathogen and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2004, 136(1): 2862–2874. [DOI](#)
- [99] Zuo KJ, Qin J, Zhao JY, Ling H, Zhang LD, Cao YF, Tang KX. Over-expression GbERF2 transcription factor in tobacco enhances brown spots disease resistance by activating expression of downstream genes. *Gene*, 2007, 391 (1–2): 80–90. [DOI](#)
- [100] Fischer U, Dröge-Laser W. Overexpression of *NtERF5*, a new member of the tobacco ethylene response transcription factor family enhances resistance to tobacco mosaic virus. *Mol Plant Microbe Interact*, 2004, 17(10): 1162–1171. [DOI](#)
- [101] Tang W, Charles TM, Newton RJ. Overexpression of the pepper transcription factor CaPF1 in transgenic Virginia

- pine (*Pinus virginiana* Mill.) confers multiple stress tolerance and enhances organ growth. *Plant Mol Biol*, 2005, 59(4): 603–617. [DOI](#)
- [102] Ohta M, Matsui K, Hiratsu K, Shinshi H, Ohme-Takagi M. Repression domains of class II ERF transcriptional repressors share an essential motif for active repression. *Plant Cell*, 2001, 13(8): 1959–1968. [DOI](#)
- [103] Ohta M, Ohme-Takagi M, Shinshi H. Three ethylene responsive transcription factors in tobacco with distinct transactivation functions. *Plant J*, 2000, 22(1): 29–38. [DOI](#)
- [104] Pan I, Li CW, Su RC, Cheng CP, Lin CS, Chan MT. Ectopic expression of an EAR motif deletion mutant of *SIERF3* enhances tolerance to salt stress and *Ralstonia solanacearum* in tomato. *Planta*, 2010, 232(5): 1075–1086. [DOI](#)
- [105] Brown RL, Kazan K, McGrath KC, Maclean DJ, Manners JM. A role for the GCC-box in jasmonate-mediated activation of the *PDF1.2* gene of *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2003, 132(2): 1020–1032. [DOI](#)
- [106] McGrath KC, Dombrecht B, Manners JM, Schenk PM, Edgar CI, Maclean DJ, Scheible WR, Udvardi MK, Kazan K. Repressor-and activator-type ethylene response factors functioning in jasmonate signaling and disease resistance identified via a genome-wide screen of *Arabidopsis* transcription factor gene expression. *Plant Physiol*, 2005, 139(2): 949–959. [DOI](#)
- [107] Zhou J, Tang X, Martin GB. The Pto kinase conferring resistance to tomato bacterial speck disease interacts with proteins that bind a *cis*-element of pathogenesis-related genes. *EMBO J*, 1997, 16(11): 3207–3218. [DOI](#)
- [108] Tournier B, Sanchez-Ballesta MT, Jones B, Pesquet E, Regad F, Latché A, Pech JC, Bouzayen M. New members of the tomato ERF family show specific expression pattern and diverse DNA-binding capacity to the GCC box element. *FEBS Lett*, 2003, 550(1–3): 149–154. [DOI](#)
- [109] Lee JH, Hong JP, Oh SK, Lee S, Choi D, Kim WT. The ethylene-responsive factor like protein 1 (CaERFLP1) of hot pepper (*Capsicum annuum* L.) interacts *in vitro* with both GCC and DRE/CRT sequences with different binding affinities: possible biological roles of CaERFLP1 in response to pathogen infection and high salinity conditions in transgenic tobacco plants. *Plant Mol Biol*, 2004, 55(1): 61–81. [DOI](#)
- [110] Xu ZS, Xia LQ, Chen M, Cheng XG, Zhang RY, Li LC, Zhao YX, Lu Y, Ni ZY, Liu L, Qiu ZG, Ma YZ. Isolation and molecular characterization of the *Triticum aestivum* L. ethylene-responsive factor 1 (TaERF1) that increases multiple stress tolerance. *Plant Mol Biol*, 2007, 65(6): 719–732. [DOI](#)
- [111] Hao D, Yamasaki K, Sarai A, Ohme-Takagi M. Determinants in the sequence specific binding of two plant transcription factors, CBF1 and NtERF2, to the DRE and GCC motifs. *Biochemistry*, 2002, 41(13): 4202–4208. [DOI](#)
- [112] Gu YQ, Wildermuth MC, Chakravarthy S, Loh YT, Yang C, He X, Han Y, Martin GB. Tomato transcription factors *pti4*, *pti5*, and *pti6* activate defense responses when expressed in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2002, 14(4): 817–831. [DOI](#)
- [113] Sasaki K, Mitsuhara I, Seo S, Ito H, Matsui H, Ohashi Y. Two novel AP2/ERF domain proteins interact with *cis*-element VWRE for wound-induced expression of the Tobacco *tpoxN1* gene. *Plant J*, 2007, 50(6): 1079–1092. [DOI](#)
- [114] Sasaki K, Hiraga S, Ito H, Seo S, Matsui H, Ohashi Y. A wound-inducible tobacco peroxidase gene expresses preferentially in the vascular system. *Plant Cell Physiol*, 2002, 43(1): 108–117. [DOI](#)
- [115] Sasaki K, Ito H, Mitsuhara I, Hiraga S, Seo S, Matsui H, Ohashi Y. A novel wound-responsive *cis*-element, VWRE, of the vascular system-specific expression of a tobacco peroxidase gene, *tpoxN1*. *Plant Mol Biol*, 2006, 62(4–5): 753–768. [DOI](#)

•综合信息•

植物发育生物学

ISBN: 978-7-03-034141-9

研究生创新教育系列丛书

编著者: 黄学林 定价: 78 装帧: 平装

读者对象: 本书可供生物科学和农林及医药相关专业的高年级本科生、研究生、教师和科技工作者参考。

内容提要 :植物发育包括完成生命周期的个体发育和体现进化的系统发育,后者在最近十多年来已形成了一个新的研究领域“进化发育生物学”(evolutionary developmental biology)。

本书将侧重被子植物个体发育及其调控机制的内容,并根据植物的个体发育既是一个连续不断的生命周期,又可分成若干相对较独立的阶段的特点而划分章节,将全书分为 8 章:第 1 章为绪论,概要介绍被子植物发育过程及有关植物发育生物学的重要概念和学术理论;第 2 章介绍被子植物胚胎发生和种子的形成,包括体细胞胚胎发生相关内容;第 3 章介绍苗端分生组织及其侧生器官的发育;第 4 章介绍根(包括侧根、根毛)的发育及其调控;第 5 章介绍被子植物的性别决定;第 6 章介绍配子发生和配子体的发育;第 7 章介绍花的发育及其调控;第 8 章介绍果实的发育及其调控。

联系人:科学出版社科学销售中心 周文宇

电话:010-64017301 E-mail:zhouwenyu@mail.sciencep.com