

香蕉抗逆相关基因 *MaERF* 的克隆与表达分析

张俊芳^{1,2,3}, 黄俊生³, 丛汉卿², 李志英², 徐立^{2,*}

(¹海南大学农学院, 海口 570228; ²中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所, 农业部华南作物基因资源与种质创制重点实验室, 海南儋州 571737; ³中国热带农业科学院环境与植物保护研究所, 海口 571101)

摘要: 根据已获得的 AP2/ERF 基因片段, 通过 RACE 方法获得一个香蕉 ERF 基因完整编码区序列, 命名为 *MaERF*。该基因 cDNA 全长 1 611 bp, 其中开放阅读框 1 128 bp, 编码 376 个氨基酸, 包含一个保守的 AP2/ERF 结构域, 基因组序列全长 2 881 bp, 含有一个内含子, 剪切位点符合“GT-AG”规则; 系统进化树表明该基因属于植物 ERF 转录因子家族的 B2 亚群。半定量 RT-PCR 分析表明, 该基因在香蕉各个器官中均有表达, 其中在根和叶中的表达量较低, 而在果实和花中的表达较高; 实时荧光定量 Real-time PCR 检测表明, 受尖孢镰刀菌侵染及低温胁迫后, 香蕉中该基因表达明显上调, 推测其在香蕉胁迫反应中可能发挥重要作用。

关键词: 香蕉; ERF 基因; 克隆; 表达分析

中图分类号: S 668.1

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2013) 08-1567-07

Cloning and Expression Analysis of a New Stress-resistant ERF Gene from Banana

ZHANG Jun-fang^{1,2,3}, HUANG Jun-sheng³, CONG Han-qing², LI Zhi-ying², and XU Li^{2,*}

(¹ College of Agriculture, Hainan University, Haikou 570228, China; ² Institute of Tropical Crop Genetic Resources, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Ministry of Agriculture Key Laboratory of Crop Gene Resources and Germplasm Enhancement in Southern China, Danzhou, Hainan 571737, China; ³ Environment and Plant Protection Institution, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou 571101, China)

Abstract: A full length cDNA named *MaERF* which was cloned from banana on the basis of a AP2/ERF fragment combined with RACE technology. The full cDNA of this gene was 1 611 bp, the open reading frame was 1 128 bp and coded a polypeptide of 376 amino acids. This gene had one typical AP2/ERF domain. The genome sequence full-length of this gene was 2 881 bp, and contained one intron splice site according to the rules of the “GT-AG”. The phylogenetic tree shows that the gene belongs to B2 subsets of ERF genes, and they are more involved in plant stress reactions. Semi-quantitative RT-PCR analysis showed that the gene was expressed in various organs of the banana, with lower the amount of expression in the roots and leaves, while high expression in fruit and flowers; Fluorescence quantitative real-time PCR detection showed this gene had high expression with *Fusarium oxysporum* and low temperature stress, so this gene may play an important role in bananas stress reaction.

Key words: banana; ERF gene; clone; expression analysis

收稿日期: 2013 - 03 - 07; 修回日期: 2013 - 06 - 05

基金项目: 国家自然科学基金项目 (NSFC 30160148)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: xlzy@263.net)

植物在长期进化过程中形成了复杂有效的防卫系统,当植物受到胁迫后,产生的应激信号会传递给转录因子,转录因子与相应的顺式作用元件相结合,从而启动相关下游防卫基因的表达(莫纪波等,2011)。乙烯应答因子结合蛋白(ethylene responsive factor binding protein, ERF)是 AP2/ERF 转录因子超家族的一个主要亚家族,是植物特有的一类转录因子,特征是其蛋白序列中含有一个高度保守由 58 或 59 个氨基酸组成的 ERF 结构域(Ohme-Takagi & Shinshi, 1995)。近年来的研究表明,ERF 转录因子在调节植物生物及非生物胁迫反应中发挥重要作用(Gutterson & Reuber, 2004; Marsch-Martinez et al., 2006)。拟南芥 *AtERFs* 的表达受乙烯、病原体、低温和干旱等条件的诱导并参与逆境胁迫应答反应(Kizis et al., 2001);过量表达 *AtERF1* 可以提高拟南芥对腐生性真菌如灰霉菌的抗性(Brrocal-Lobo et al., 2002)。辣椒 *CaJERF1* 可能通过多种信号途径,在高盐、低温等逆境胁迫应答中发挥作用(张秋平等,2012)。烟草 *TERF2* 通过乙烯信号途径调节植株对低温的抗性(Zhang & Huang, 2010)。番茄 *JERF3* 在百合中超表达,可以提高转化植株抗盐害的能力(杨宇红等,2007)。

香蕉栽培品种多为三倍体,不能通过常规杂交育种的方法进行品种改良,运用转基因手段进行香蕉育种成为一种有效方法,因此挖掘香蕉自身抗性相关基因,并研究其机理成为首先要做好的工作之一。本研究在香蕉抑制差减杂交库中获得 AP2/ERF 片段基础上,通过 RACE 技术获得一个 ERF 亚族 B2 组基因,对其进行生物信息学分析,同时监测其在香蕉枯萎病原菌和低温胁迫下的表达情况,为了解该基因功能提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

2012 年初于中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所采集‘巴西’蕉的根、叶、果皮、苞片、花蕾,清洗后液氮中速冻, - 80 °C 保存备用。大肠杆菌 DH5 α 由中国热带农业科学院品种资源研究所快繁中心提供;PCR 克隆载体为 pMD-18T 购于 TaKaRa 公司。

1.2 目的基因的克隆及序列分析

采用 CTAB 法提取香蕉果皮总 RNA,用 Promega 公司的反转录试剂盒合成 cDNA,操作均按试剂盒说明进行。根据已获得的香蕉 AP2/ERF 片段,设计 RACE 引物,5'RACE 外侧引物 GSP5: 5'TCAGAGGACCACCATTTTC3';5'RACE 内侧引物 NGSP5: 5'ACCTCATGTTCCCAACCAAA3';3'RACE 外侧引物 GSP3: 5'GCAAGAAAGCCAAGGTGAAC3';3'RACE 内侧引物 NGSP3: 5'AAAAGC GCCTCACGAAATTA3',以香蕉果皮 cDNA 为模板进行 PCR 扩增。PCR 产物经 1% 琼脂糖凝胶电泳分析,回收,连接到 pMD-18T 载体上进行测序。根据拼接的 *MaERF* 基因序列设计引物 5'AGCAG TGGTATCAACGCAGAG3'和 5'GCTTAAGCACATTAATCATT3',分别以香蕉 cDNA 和 DNA 为模板,扩增 *MaERF* 基因全长序列,所得结果在 NCBI 上进行 BLAST 比对,利用 DNAMAN 等软件进行序列分析。

1.3 *MaERF* 在不同器官中的表达分析

分别提取香蕉根、叶、果皮、苞片、花蕾总 RNA,反转录第一链,设计基因特异引物 5'CCCAC CAAACAACCTATGAG3'和 5'CACAGGTCCACTCCACTTTC3',以反转录产物为模板进行半定量 RT-PCR,以香蕉 *Actin* 基因为内标,引物为 5'ACAGTGTCTGGATTGGAGGC3'和 5'GCACTTCATGTG GACAATGG3'。

1.4 *MaERF* 在逆境胁迫下的表达分析

病原菌胁迫: 香蕉组培袋装苗注入孢子浓度为 $10^6 \cdot \text{mL}^{-1}$ 尖胞镰刀菌 4 号小种孢子液 1 mL, 分别在处理 6、12、24、48、72 和 96 h 时, 剪取根并用液氮迅速冷冻, -80°C 保存备用。

低温胁迫: 将香蕉组培袋装苗放入 4°C 条件下分别在处理 1、3、6、12、24、48 和 72 h 时, 剪取根和叶并用液氮迅速冷冻, -80°C 保存备用。

利用 Thermo Fisher PIKO-REAL 96 实时定量 PCR 仪对各胁迫取样点的 cDNA 模板进荧光相对定量 Real-time PCR 分析。引物为 5'CGATCATTTCCGACCTCATT3' 和 5'CCGCTCCTCTCTTCTT3'。

2 结果与分析

2.1 *MaERF* 基因 cDNA 和 DNA 全长的克隆

根据已获得的 EST 片段设计 RACE 引物扩增香蕉 *MaERF* 基因全长, 5'-RACE 和 3'-RACE 分别得到大约 800 bp 和 750 bp 的条带, 将扩增产物连接、测序, 拼接得到 1 728 bp 的全长 cDNA 序列, 为进一步确定拼接的正确性, 根据拼接全长设计特异性引物, PCR 扩增, 得符合大小的片段连接、测序, 与拼接全长进行比对, 最终得到一个正确的 1 611 bp 的全长 cDNA 序列。该基因含有一个 1 128 bp 的开放阅读框, 5'非编码区长 146 bp, 3'非编码区长 302 bp (图 1)。

```

AAGCAG TGG TATCAA OGCAG AGT AOC GCGGGAG AAGAAG GTT TGGCTGCTACTG TGC TOCC TGTG T TC TCAAAAAAAGGAGC
TCC TTT TTTGGAG TGC TCGTCGAAAAAGGGAAG AAGAG TOGAGGGGAG TG TGAGGATCGAAG
ATG TGGCGGAGGAGGATCATT TCCGACCTCATTCCG GCAAAG AGG TOGGCGCGCGGG TCACOGCGGACTACCTGTGGCCG
M C G A I I S D L I P A T R S A R R V T A D Y L W P
GATCTG AAG AAGGGGGGAGOCAGTGGGGG AAG AAG AAG AGG AGG AGCGGCAATCGCCGGGCTG TGGAGG TGACOG AGGAT
D L K K G G A S G A K K K R R S G N R R A V E V T E D
GATTTCGAGGCGGACTTCC TGGAAATTCGACTACGAG TTCATG GAT TOCGAAG TGGAGGAOGAGG TGGAGGATAAGCCGCTC
D F E A D F L E F D Y E F M D S E V E D E V E D K P L
GCTTTCGCCCTOCAAAGCAG TCACCTG TGAATCTG TAGAAT TCAATGGACCTGCAGCTAGGCTACTAAAAGGAAGAGAAAG
A F A S K A V T L K S V E F N G P A A R S T K R K R K
AATCAATACAGGGGAA TCCGGCAGCGTCCCTTGGGAAAAA TGGGACAGCTG AAG TTAGAGATCC TCG TAAGGGGG TCGCGTC
N Q Y R G I R Q R P W G K W A A E V R D P R K G V R V
TGGCTTGGAACTT TCAACACTGCTG AAG AAGCTGCAAGAGCCTATGATACAGAGGCCCG TCGTATCCG TGGCAAGAAAGCC
W L G T F N T A E E A A R A Y D T E A R R I R G K K A
AAGGTGAAC TCCCTGAGGAAGCACCCACCGGCTTCAA AAGCGCTCAOGAAATTAAC TGCACCAAAAGCACCAACATCG
K V N C F P E E A P T G L Q K R L T K L T A P K A P T S
GACCGCCAC AAGAAAGTCTCAACTTCAACCAG TCTTTCGGTTCCTG AACGATATGATCATGATATCTACTCGACTTTT
D R P Q E S L N F N Q S F G C L N D I D H D I Y S T F
GATCTGT TTAGGAAAAGG TGCCOACCAACCAACCTATGAGTCAGAAC TOCACOGAGATAGAACCCAGCTCCACC TAC TGAG
D L F E E K V P T K Q P M S Q N S T E I E P A P P T E
AGACC TGGGATGATG TACTCTGATCAGGGAAGCAACTOCTTTG TCTATCTGAAAT TGG TGGGAACATGAGG TAAAAACT
R P G M M Y S D Q G S N S F V Y S E F G W E H E V K T
CCGGAGATCAOGACAATCTTGATCCAAOCATAOCCGAAG TTCAAAAATTTACATG TCTGGAAAAATGG TGG TCC TCTGAAG
P E I T T I L D P T I T E V Q N F T C L E N G G P L K
AAATGGAAGAACAATGOCGGAGAG AOGG TGCCGGCTGAGGAAAATGATGGTG TCAAAT TCTCTGAAGATTATCTACTTTT
K L K N N A G E T V P A E E N D G V K F S E D L S T F
GAGTCAC TCA TGAAG TTTCTGACACACCTTATCTGGATGGTGGTTCAGATGATTCAATOGATAGCTTCC TCAATTA TGAC
E S L M K F L Q T P Y L D G G S D D S I D S F L N Y D
ATGACTCAGGATGAAAGTGGAG TGGACCTG TGGAGCTTTGATGACCTGCCACCGG TAGCTAGCAGCG TTTAC TGA
M T Q D E S G V D L W S F D D L P P V A S S V Y *
TGC TGAACCAGGGATTTCCTTTATCATGATTTAGTAAACCTTCTGAG TTAGCTACTATG TATAGG TAT TATCATCGG TAGTC
TCTATCTG TTAGCATG TGAAGTG TTTCTG TCTAGAGCTTGGGTG TCTATG TCGGGCATG TTAGGGTATG AOGAAATCTAT
TGAAATAC TGG TTTGGCTCTATG T TCAOCTG TTTGCCATAGAAGATGCCCTG TACATAATGATTAAATG TGC TTAAGCAAAA
AAAAA

```

图 1 *MaERF* 核苷酸序列和推测的氨基酸序列

方框中 ATG 表示起始密码子, TGA 表示终止密码子。

Fig. 1 cDNA sequence and deduced amino acid sequence of *MaERF*

ATG in the box means initiator codon, TGA in the box means terminator codon.

基因组扩增得到约 2 881 bp 的条带, 经测序 *MaERF* 基因存在一个内含子, 长 1 753 bp, 起始密码子 ATG 定义为+1, 内含子则位于+256~+2 008, 内含子的剪切位点符合“GT-AG”规则 (图 2)。

图2 *MaERF* 基因 DNA 结构示意图Fig. 2 The DNA structure analysis of *MaERF*

2.2 *MaERF* 基因同源性比较

根据 *MaERF* 的 cDNA 序列推测该基因编码的蛋白由 376 个氨基酸组成, 分子量 42 149.5 D, 等电点 4.65。在 NCBI 上进行保守结构域分析表明: 该基因存在 1 个 ERF 转录因子家族特有的 AP2/ERF 结构域, 推断该基因为植物 ERF 转录因子家族成员。*MaERF* 氨基酸序列与 NCBI 登录的其他物种的 ERF 氨基酸序列对比分析表明: *MaERF* 的 AP2/ERF 保守域序列与其他 ERF 转录因子的 AP2/ERF 保守域序列具有较高的一致性 (图 3), 但是全长氨基酸序列的一致性有限。

	AP2	
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i> AtRAP2-12	DPEKSANRERKKNQYRGIRCRPWGKWAAEIRDEREGRIWLGTFKTFEEAARAYDAEARRI	171
大豆 <i>Glycine max</i> GmERF1	CPKCAKRRKKNQYRGIRCRPWGKWAAEIRDFRGGVRYWLGTFSTPEEAARAYDAEARRI	165
香蕉 <i>Musa acuminata</i> MaERF	EAARSTKRRKKNQYRGIRCRPWGKWAAEIRDFRGGVRYWLGTFNTPEEAARAYDEARRI	157
香蕉 <i>Musa acuminata</i> MaERF2	EASRSARRKKNQYRGIRCRPWGKWAAEIRDFRGGVRYWLGTFNTPEEAARAYDAEARRI	80
香蕉 <i>Musa acuminata</i> MaERF3	SPARSARRKKNQYRGIRCRPWGKWAAEIRDFRGGVRYWLGTFNTPEEAARAYDAEARRI	162
玉米 <i>Zea mays</i> ZmERF	EAARLAKRRKKNQYRGIRCRPWGKWAAEIRDFRGGVRYWLGTFNSEPEEAARAYDAEARRI	162
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i> AtRAP2-12	RGSKAKVNFEEENMKANSQKRSVKANLQKPVAKPKN.FSPALVQNSNIS.....FENM	224
大豆 <i>Glycine max</i> GmERF1	RGKAKVNFDEPSGAASSKR.LKANPEAQPMKKNLNSVRFKINQMFNFGDNLEGYYSPI	224
香蕉 <i>Musa acuminata</i> MaERF	RGKAKVNFEEE.APTGLQKRLTKLTAPKAPTSDFRQESLNFNQSFGLNDIDHDYISTF	216
香蕉 <i>Musa acuminata</i> MaERF2	RGKAKVNFEDG.SLFCVQKSLPKLAASRTSKTEPNYNKCFNHLYDP....FQDFCSSF	135
香蕉 <i>Musa acuminata</i> MaERF3	RGKAKVNFDEE.APLSVQCEPLKSNTPKAPKPN.FQEMLVNVPYL.....DFCSVF	212
玉米 <i>Zea mays</i> ZmERF	RGKAKVNFED..APAVGQKCRSSASAKALKSCVEQKPIVKTDMM.....ILANT	211

图3 *MaERF* 蛋白保守域序列与其他 ERF 蛋白保守域序列对比

AP2/ERF 结构域用黑线表示。

Fig. 3 Comparison of the conserved domains sequence of *MaERF* with others

The conserved region AP2/ERF structure was emphasized with black line.

At: *Arabidopsis thaliana* (AEE33024); Gm: *Glycine max* (NP001236578); Zm: *Zea mays* (NP001148691);

Ma: *Musa acuminata* (AFP25469, ARP25470) .

2.3 系统进化树分析

利用 MEGA5.0 软件最大似然法, 将 *MaERF* 预测蛋白与 GenBank 上登录的不同物种的 ERF 进行系统树分析, 图 4 表明 *MaERF* 与小麦 (*Triticum aestivum*, TaERF, AEV91152.1), 甜椒 (*Capsicum annuum*, CaPF1, AAP72289), 樱桃番茄 (*Solanum lycopersicum*, JERF3, AAQ91334) ERF 蛋白的亲缘关系较近, 属于植物 ERF 转录因子家族的 B2 亚群, 这一亚群的基因多参与植物的逆境胁迫反应, 其在香蕉中的具体功能还需进一步证实。

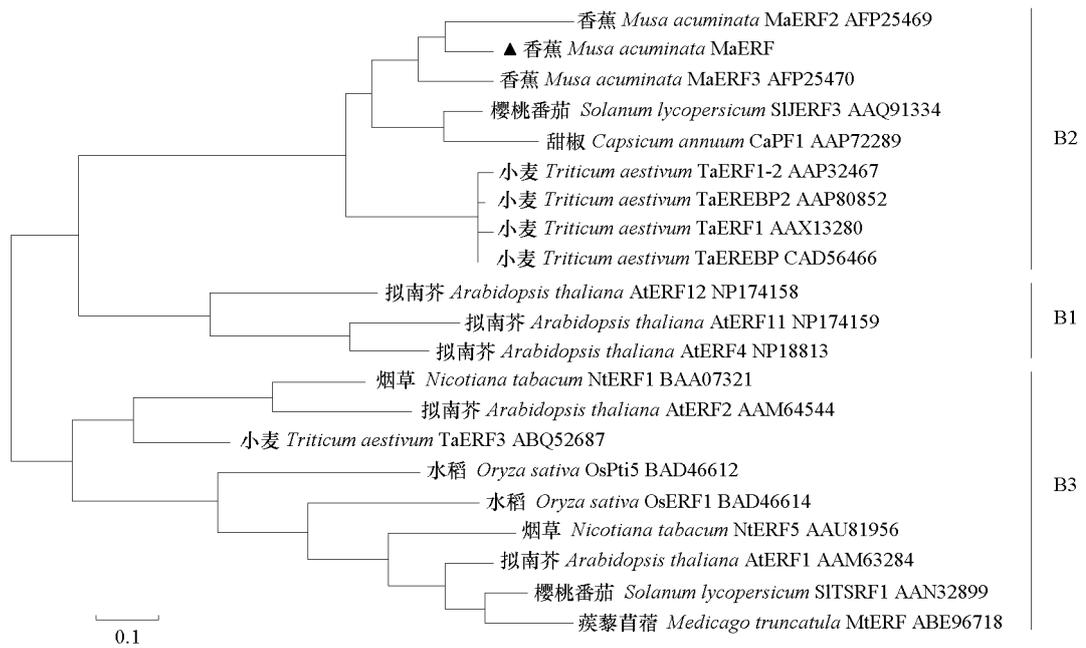


图 4 *MaERF* 与其他物种 ERF 蛋白的系统进化树分析

At: 拟南芥; Mt: 蒺藜苜蓿; Sl: 樱桃番茄; Nt: 烟草; Os: 水稻; Ta: 小麦; Ca: 甜椒; Ma: 香蕉。

Fig. 4 Phylogenetic tree of *MaERF* and previously reported ERF protein

At: *Arabidopsis thaliana*; Mt: *Medicago truncatula*; Sl: *Solanum lycopersicum*; Nt: *Nicotiana tabacum*;

Os: *Oryza sativa*; Ta: *Triticum aestivum*; Ca: *Capsicum annuum*; Ma: *Musa acuminata*.

2.4 半定量 RT-PCR 分析 *MaERF* 在不同器官的表达

半定量 RT-PCR 分析结果显示, *MaERF* 在香蕉不同器官中均有表达, 在生殖器官中的表达量明显高于其在营养器官中的表达 (图 5)。

2.5 *MaERF* 基因在逆境条件下的表达

尖胞镰刀菌 4 号小种侵染香蕉幼苗根部后, *MaERF* 在根部的表达在 72 h 内持续升高, 最高为未处理的约 6.5 倍, 72 h 后又开始下降 (图 6)。

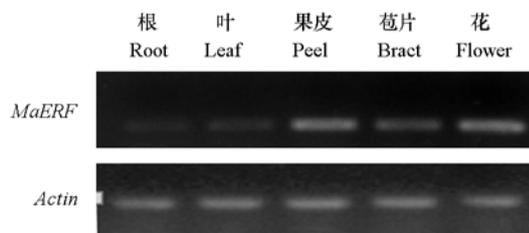


图 5 *MaERF* 基因在不同器官中的表达模式

Fig. 5 Expression pattern of *MaERF* gene in different organs

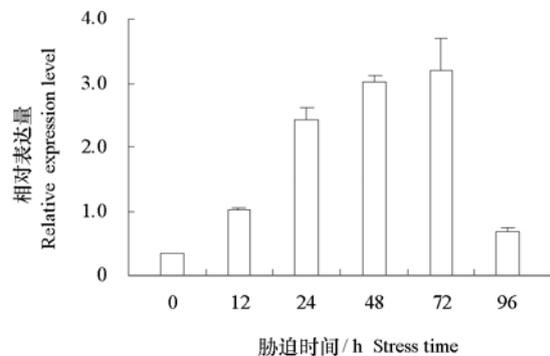


图 6 尖胞镰刀菌 4 号小种侵染不同时间 *MaERF* 基因在根部的表达

Fig. 6 Expression pattern of *MaERF* gene in root with pathogen infection

4 °C 处理香蕉组培苗, *MaERF* 在根部表现为 1 h 的其表达量就有明显升高, 24 h 后开始降低; 叶片表现为 1 h 开始升高, 12 h 达到最大值, 之后开始降低 (图 7)。

上述结果表明 *MaERF* 基因可能参与了香蕉逆境条件下的抗逆反应。

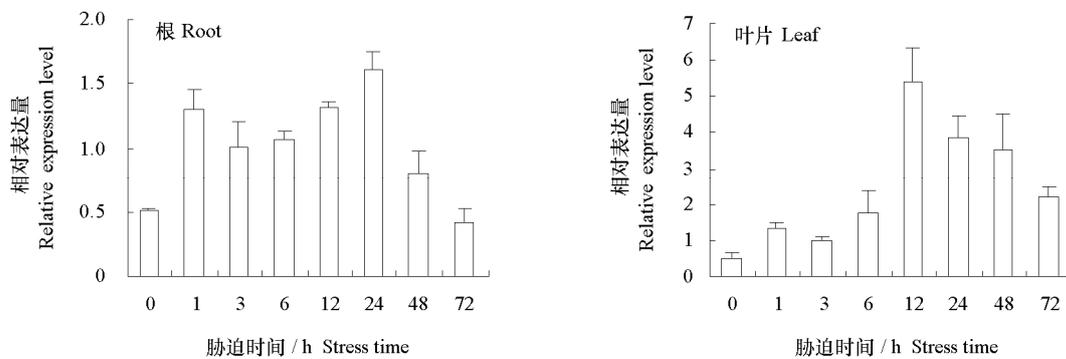


图 7 4 °C 处理不同时间 *MaERF* 基因的表达

Fig. 7 Expression pattern of *MaERF* gene with 4 °C treatment

3 讨论

本试验中通过 RACE 技术从香蕉中获得一个 *ERF* 基因全长, 该基因编码的蛋白质含有一个保守的 AP2/ERF 结构域, 属于 AP2/ERF 家族的 ERF 亚家族转录因子。同源比对发现, 该基因与已知的两个香蕉 *ERF* 基因具有较高的同源性, 系统进化树分析表明, 该基因属于 ERF 亚家族的 B2 亚群, 同时与该亚群均在 AP2/ERF 结构域的 5'端含有一个内含子 (Nakano et al., 2006) 的特征相吻合, 由此可以推断获得的序列为一个新的香蕉 *ERF* 基因。

ERF 转录因子是植物特有的一类转录因子, 大量研究表明, 其参与了植物对病原菌及一些非生物胁迫的应答反应。稻瘟病菌 (*Magnaporthe grisea*) 侵染水稻能诱导 *OsBIERF1*、*OsBIERF3*、*OsBIERF4* 和 *OsEBP2* 等 *ERF* 基因的表达 (Cao et al., 2006a; Lin et al., 2007)。多数 *ERF* 基因过量表达后, 能增强病害的抗性 (Chen & Guo, 2008; Zhang et al., 2009); 烟草中过量表达 *OsBIERF3* 可增强其对野火病 (*Pseudomonas syringae* pv. *tabaci*)、病毒病等病害的抗性 (Cao et al., 2006b); 小麦过量表达近似种种间偃麦草 *TiERF1* 基因, 可以增强对纹枯病菌 (*Rhizoctonia cerealis*) 抗性 (Chen et al., 2008)。烟草中的 *ERF* 转录因子 *Tsi1*, 可以被干旱、水淹和盐胁迫诱导表达; *Tsi1* 的过量表达可以提高植株对高盐和病原菌的抗性 (Park et al., 2001); 茶树 *ERF* 基因受低温、乙烯、脱水、NaCl 等上调表达 (陈林波 等, 2011)。本研究中 *MaERF* 在香蕉各器官中均有表达, 但在根和叶中的表达量较低, 植株在香蕉枯萎病镰刀菌 4 号小种和低温胁迫下, 该基因在根和叶中的表达明显提高, 表明该基因可能参与了香蕉的抗逆应答, 该结果为进一步了解香蕉的抗逆机理, 为香蕉抗逆育种提供了理论依据。水稻 *FZP* 与玉米中的一个 *ERF* 基因高度同源, 其可以促进花分生组织的形成 (Komatsu et al., 2003; Yi et al., 2005)。在本研究中 *MaERF* 在生殖器官中的表达量明显高于营养器官, 其是否与植株生长发育有关, 还有待进一步研究。

References

- Bercolet-Lobo M, Molina A, Solano R. 2002. Constitutive expression of ETHYLENE-RESPONSE-FACTOR1 in *Arabidopsis* confers resistance to several necrotrophic fungi. *The Plant Journal*, 29 (1): 23 - 32.

- Cao Y, Song F, Goodman R M, Zheng Z. 2006a. Molecular characterization of four rice genes encoding ethylene-responsive transcriptional factors and their expressions in response to biotic and abiotic stress. *Plant Physiology*, 163 (11): 1167 - 1178.
- Cao Y, Wu Y, Zheng Z, Song F. 2006b. Overexpression of the rice EREBP-like gene *OsBIERF3* enhances disease resistance and salt tolerance in transgenic tobacco. *Physiological Molecular Plant Pathology*, 67 (3 - 5): 202 - 211.
- Chen L, Zhang Z, Liang H, Liu H, Du L, Xu H, Xin Z. 2008. Over expression of *TIERF1* enhances resistance to sharp eyespot in transgenic wheat. *Experimental Botany*, 59 (15): 4195 - 4204.
- Chen Lin-bo, Fang Chao, Wang Yu, Li Ye-yun, Jiang Chang-jun, Liang Ming-zhi. 2011. Cloning and expression analysis of stress-resistant *ERF* genes from tea plant. *Tea Science*, 31 (1): 53 - 58. (in Chinese)
- 陈林波, 房超, 王郁, 李叶云, 江昌俊, 梁名志. 2011. 茶树抗逆相关基因 *ERF* 的克隆与表达特性分析. *茶叶科学*, 31 (1): 53 - 58.
- Chen X, Guo Z. 2008. Tobacco OPBP1 enhances salt tolerance and disease resistance of transgenic rice. *International Journal of Molecular Sciences*, 9 (12): 2601 - 2613.
- Gutterson N, Reuber T L. 2004. Regulation of disease resistance pathways by AP2/ERF transcription factors. *Current Opinion in Plant Biology*, 7 (4): 465 - 471.
- Kizis D, Lumberras V, Pagès M. 2001. Role of AP2/EREBP transcription factors in gene regulation during abiotic stress. *FEBS Letters*, 498 (2 - 3): 187 - 189.
- Komatsu M, Chujo A, Nagato Y, Shimamoto K, Kyojuka J. 2003. FRIZZY PANICLE is required to prevent the formation of axillary meristems and to establish floral meristem identity in rice spikelets. *Development*, 130: 3841 - 3850.
- Lin R, Zhao W, Meng X, Peng Y. 2007. Molecular cloning and characterization of a rice gene encoding AP2/EREBP-type transcription factor and its expression in response to infection with blast fungus and abiotic stresses. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 70 (1 - 3): 60 - 68.
- Marsch-Martinez N, Greco R, Becker J D, Dixit S, Bergervoel J H, KarabaA, deFolterS, Pereira A. 2006. BOLITA, an *Arabidopsis* AP2/ERF like transcription factor that affects cell expansion and proliferation/differentiation pathways. *Plant Molecular Biology*, 62 (6): 825 - 843.
- Mo Ji-bo, Li Da-yong, Zhang Hui-juan, Song Feng-ming. 2011. Roles of ERF transcription factors in biotic and abiotic stress response in plants. *Plant Physiology Journal*, 47 (12): 1145 - 1154. (in Chinese)
- 莫纪波, 李大勇, 张慧娟, 宋凤鸣. 2011. ERF 转录因子在植物对生物和非生物胁迫反应中的作用. *植物生理学报*, 47 (12): 1145 - 1154.
- Nakano T, Suzuki K, Fujimura T, Shinshi H. 2006. Genome-wide analysis of the ERF gene family in *Arabidopsis* and rice. *Plant Physiology*, 140 (2): 411 - 432.
- Ohme-Takagi M, Shinshi H. 1995. Ethylene-inducible DNA binding proteins that interact with an ethylene-responsive element. *Plant Cell*, 7 (2): 173 - 182.
- Park J M, Park C J, Lee S B, Ham B K, Shin R, Paek K H. 2001. Overexpression of the tobacco *Tsi1* gene encoding an EREBP/AP2-type transcription factor enhances resistance against pathogen attack and osmotic stress in tobacco. *Plant Cell*, 13 (5): 1035 - 1046.
- Yang Yu-hong, Yin Li-rong, Ge Hong, Huang Rong-feng, Xiao Qi-ming, Xie Bing-yan. 2007. Overexpression of a novel member of ERF transcription factor JERF3 in lily enhances the tolerance to salt. *Acta Horticulturae Sinica*, 34 (6): 1485 - 1490. (in Chinese)
- 杨宇红, 尹丽蓉, 葛红, 黄荣峰, 肖启明, 谢丙炎. 2007. ERF 转录因子新成员 JERF3 提高百合的耐盐性. *园艺学报*, 34 (6): 1485 - 1490.
- Yi G, Choi J H, Jeong E G, Chon N S, Jena K K, Ku Y C, Kim D H, Eun M Y, Jeon J S, Nam M H. 2005. Morphological and molecular characterization of a new fizzy panicle mutant, *fzp-9(t)*, in rice (*Oryza sativa* L.). *Hereditas*, 142: 92 - 97.
- Zhang G, Chen M, Li L, Xu Z, Chen X, Guo J, Ma Y. 2009. Overexpression of the soybean *GmERF3* gene, an AP2/ERF type transcription factor for increased tolerances to salt, drought, and diseases in transgenic tobacco. *Experimenta Botany*, 60 (13): 3781 - 3796.
- Zhang Qiu-ping, Yang Yu-hong, Mao Zhen-chuang, Chen Guo-hua, Xie Bing-yan. 2012. Cloning and inducible expression of ethylene response factor *CaJERF1* in hot pepper. *Acta Horticulturae Sinica*, 39 (4): 705 - 712. (in Chinese)
- 张秋平, 杨宇红, 茆振川, 陈国华, 谢丙炎. 2012. 辣椒乙烯反应转录因子基因 *CaJERF1* 的克隆及诱导表达. *园艺学报*, 39 (4): 705 - 712.
- Zhang Z, Huang R. 2010. Enhanced tolerance to freezing in tobacco and tomato overexpressing transcription factor TERF2/LeERF2 is modulated by ethylene biosynthesis. *Plant Molecular Biology*, 73 (3): 241 - 249.