

# 乙烯应答因子在果实发育方面的作用

马 勇, 陈秀莉, 张红霞, 图 雅

(包头师范学院 生物科学与技术学院, 内蒙古 包头 014030)

**摘 要:** 乙烯应答因子 ERF(ethylene response factor) 转录因子属于 AP2/ERF 超家族的一个家族, 在果实发育过程中起重要的作用。该研究对 ERF 转录因子的发现历史、结构特点和分离进行了综述, 并对跃变型和非跃变型果实发育过程中 ERF 的作用以及在果实发育过程中多种植物激素对 ERF 基因表达的影响进行综述, 以期可以通过多种手段作用于 ERF 基因涉及的信号通路, 用以改良作物的果实品质, 增加果实产量。

**关键词:** ERF; 转录因子; 果实发育; 信号转导

**中图分类号:** S 482.8<sup>+</sup>8 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2017)08-0195-06

植物果实在人们日常生活中起到很重要的作用。很多果实既可以作为食物被人们食用, 又可以作为很多生物活性物质的提取原料, 也可以加工成为多种食品、调味品、饮品等。因此, 对于植物果实发育方面的研究越来越多。植物中存在一种数

量较多的转录因子 ERF, 它们可以调节多种植物生理活动包括果实发育过程, 而且越来越多的研究表明该转录因子在果实发育方面具有重要的作用。因此, 现针对 ERF 转录因子在果实发育过程中的作用进行综述和展望。

## 1 ERF 转录因子简介

ERF(ethylene response factor) 蛋白, 即乙烯应答因子, 作为一类转录因子调控基因的表达。编码该蛋白的基因是 AP2/ERF 基因超家族成员—ERF 家族。

### 1.1 ERFs 的发现历史

1995 年 OHME-TAKAGI 等<sup>[1]</sup> 利用乙烯应答元件(抗病相关 PR 基因启动子顺式作用元件 GCC-box) 为探针, 从烟草中首次分离得到乙烯反应元件

**第一作者简介:** 马勇(1980-), 男, 辽宁鞍山人, 博士, 高级实验师, 现主要从事植物分子生物学及基因工程等研究工作。E-mail: besbandon@126.com

**责任作者:** 图雅(1974-), 女, 内蒙古科右前旗人, 硕士, 副教授, 现主要从事细胞生物学及基因工程等研究工作。E-mail: zhangwg508@126.com

**基金项目:** 内蒙古自然科学基金资助项目(2015MS0320); 内蒙古自治区高等学校科学研究资助项目(NJZC14251); 包头师范学院博士配套科研启动基金资助项目(2016)。

**收稿日期:** 2016-12-12

price of vegetables was released, and then using asymmetric error correction model (APT-ECM), the asymmetric conduction of price of vegetables was verified, the markets price fluctuations of these 5 kinds of vegetables were studied from the perspective of industry chain price transmission. Results showed that the national 36 large and medium-sized urban residents of fresh vegetables in the consumer price index showed an upward trend in 2009—2014, from 95.6 to 134.8 with an annual increase of 7.1%; vegetable supply was at least in fall and winter seasons, vegetable price was the highest; from the industry chain price transmission point of view, between the national wholesale vegetable market prices and bazaars price transfer with non symmetry, the wholesale market price fluctuations would lead to downstream markets more significant price volatility; seasonal vegetable production cost push, vegetable production, the government's macro-control were the main factors affecting the characteristics of city vegetable price fluctuation in China.

**Keywords:** vegetable prices; fluctuation; consumer price index of fresh vegetables; asymmetric transmission; industry chain price transmission

结合蛋白(ethylene response element binding proteins, EREBPs), 即 EREBP1、2、3、4 (而后更名为 ERF1、2、3、4), 对其编码的蛋白序列分析发现, 它们都具有一个含有 58 或 59 个氨基酸的高度保守区域, 且序列与以往的 DNA 结合蛋白或转录因子无同源性, 推断这类蛋白不具有亮氨酸拉链或锌指结构。因此, 该蛋白被归类为 ERFs<sup>[2]</sup>, 随后, HAO 等<sup>[3]</sup>将该保守区域称为 ERF 结构域。

2000 年, RIECHMANN 等<sup>[4]</sup>对拟南芥转录因子进行分析后, 将 AP2/ERF 超家族分成 3 个家族, 即 AP2 家族、RAV 家族和 ERF 家族。有时, ERF 家族会被进一步分成 2 个主要的亚家族, 即 ERF 亚家族和 CBF/DREB 亚家族<sup>[5]</sup>。

自 ERF 蛋白在烟草中被首次鉴定后, ERF 家族中的许多蛋白相继被识别, 并且表现出多种不同的生理功能, 如激素信号转导、多种生物和非生物胁迫以及调控代谢和发育等<sup>[6-7]</sup>。

## 1.2 ERFs 的结构特点及分类

1.2.1 ERFs 的结构特点 ERFs 家族广泛存在于植物中, 该家族仅含 1 个 AP2/EREBP 结构域<sup>[8]</sup>。ERFs 家族转录因子主要由 DNA 结合域、核定位信号及转录调控 3 个功能域组成<sup>[6]</sup>。ERF 蛋白有一段约 60 个氨基酸的区域, 即 GCC-box 结合域, 蛋白质三维结构分析表明, 该区域含有 3 个反向平行的  $\beta$ -折叠和一个  $\alpha$ -螺旋。 $\beta$ -折叠与 DNA 识别有关, 其中精氨酸和色氨酸参与 DNA 大沟处碱基的识别<sup>[9]</sup>。保守的 Val14 和 Glu19 存在于 DREBs 的 AP2/ERF 结构域的  $\beta$ -折叠中, 其对于结合到 DRE 元件上是不可缺少的, 而且缬氨酸残基更为重要<sup>[5,10]</sup>, 也有报道显示保守的 Ala37 对于 AP2/ERF 结构域结合到 DRE 元件或 GCC-box 是必不可少的<sup>[11]</sup>。对 AP2/ERF 超家族蛋白的 AP2/ERF 结构域分析见图 1<sup>[11]</sup>。①比对 BnDREBIII 和其它来自拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、油菜(*Brassica napus*)、玉米(*Zea mays*)、长春花(*Catharanthus roseus*)、烟草(*Nicotiana tabacum*)、番茄(*Lycopersicon esculentum*)和水稻(*Oryza sativa*)的 AP2/EREBP 蛋白的 AP2/ERF 结构域。星号标记的氨基酸代表与 GCC-box 相互作用的残基; 三角标记的氨基酸代表与 DRE 特异结合的重要的氨基酸, 圆形标记表示 BnDREBIII-1 和 BnDREBIII-4 的不同。②通过 DNAMAN 7.0 构建的 AP2/ERF 家族蛋白的 AP2/ERF 结构域的系统发育树。大部分 ERF 基因属于转录激活因子, 但有些 ERF 转录因子则是转录抑制因子, 如在拟南芥

中, 含有 EAR(ERF-associated amphiphilic repression) 结构域的 ERF 蛋白表现转录抑制作用, 但去除 EAR 结构域, 这些 ERF 蛋白却表现转录激活作用<sup>[12-13]</sup>, 这类 ERF 蛋白在拟南芥中至少存在 14 个<sup>[8]</sup>。

1.2.2 ERFs 的分类 根据与不同顺式作用元件的结合方式, 可将 ERFs 家族成员主要分为 2 类亚家族<sup>[5]</sup>。第 1 类可与 GCC 盒结合, GCC 盒的保守序列为 AGCCGCC, 该序列主要存在于许多 PR 基因启动子区, 然而一些非生物胁迫应答基因的启动子中也含有 GCC 盒<sup>[14]</sup>。第 2 类可与 DRE/CRT (DRE: dehydration-responsive element, CRT: C-repeat; 保守序列为 CCGAC) 结合, DRE 盒核心序列为 TACCGA-CAT, 该序列主要参与低温、干旱、高盐等非生物胁迫应答相关基因的表达<sup>[15]</sup>; CRT 的核心保守区序列为 A/GCCGAC, 主要存在低温诱导的基因启动子中<sup>[16]</sup>。研究表明 ERF 蛋白也能与一些其它顺式元件结合<sup>[17]</sup>。根据各 ERFs 的特点不同, SAKUMA 等<sup>[5]</sup>将 ERF 亚家族分为 B1、B2、B3、B4、B5 和 B6 等 6 个亚族; NAKANO 等<sup>[8]</sup>将 ERF 家族重新分成 I~IV、V~X、VI-L 和 Xb-L, 其中, V~X 与 ERF 亚家族相对应。由于在不同物种中 ERFs 的数量和种类有所差别, 因此, 在后续的很多研究中, 其它物种的 ERF 蛋白也逐渐被分类鉴定<sup>[18]</sup>。

## 2 ERFs 在果实发育方面的功能

ERF 转录因子是乙烯信号通路的下游组分, 该信号转导的线性模型已初步建立: 乙烯→ETR 家族→CTR 家族→EIN3/EILs→ERF→乙烯响应基因<sup>[19-20]</sup>, 而乙烯在果实发育方面, 尤其是呼吸跃变型果实成熟方面有重要的作用<sup>[21-22]</sup>。

### 2.1 呼吸跃变型果实

呼吸跃变(respiratory climacteric)指某些肉质果实从生长停止到开始进入衰老时期的呼吸速率的突然升高。苹果、木瓜、番茄、香蕉、柿子、李、猕猴桃、甜瓜等均具有呼吸跃变, 故称跃变型果实。跃变型果实在发生跃变时会产生大量内源性的乙烯(系统 I 和系统 II 合成), 促进果实的成熟和衰老。因此, ERFs 在跃变型果实中的作用往往被人们更为关注。

WANG 等<sup>[23]</sup>从苹果(*Malus × domestica* Borkh. cv. Golden Delicious)中分离出 2 个 MdERFs (MdERF1 和 MdERF2), MdERF1 主要在成熟的果实中表达, MdERF2 只在成熟的果实中表达, 使用 1-MCP 处理则表达受到抑制。这 2 个基因表达量与乙烯含量呈正相关, 但是乙烯含量与该基因表达量的关系并不规律, 这说明乙烯信号通路并不是 MdERFs

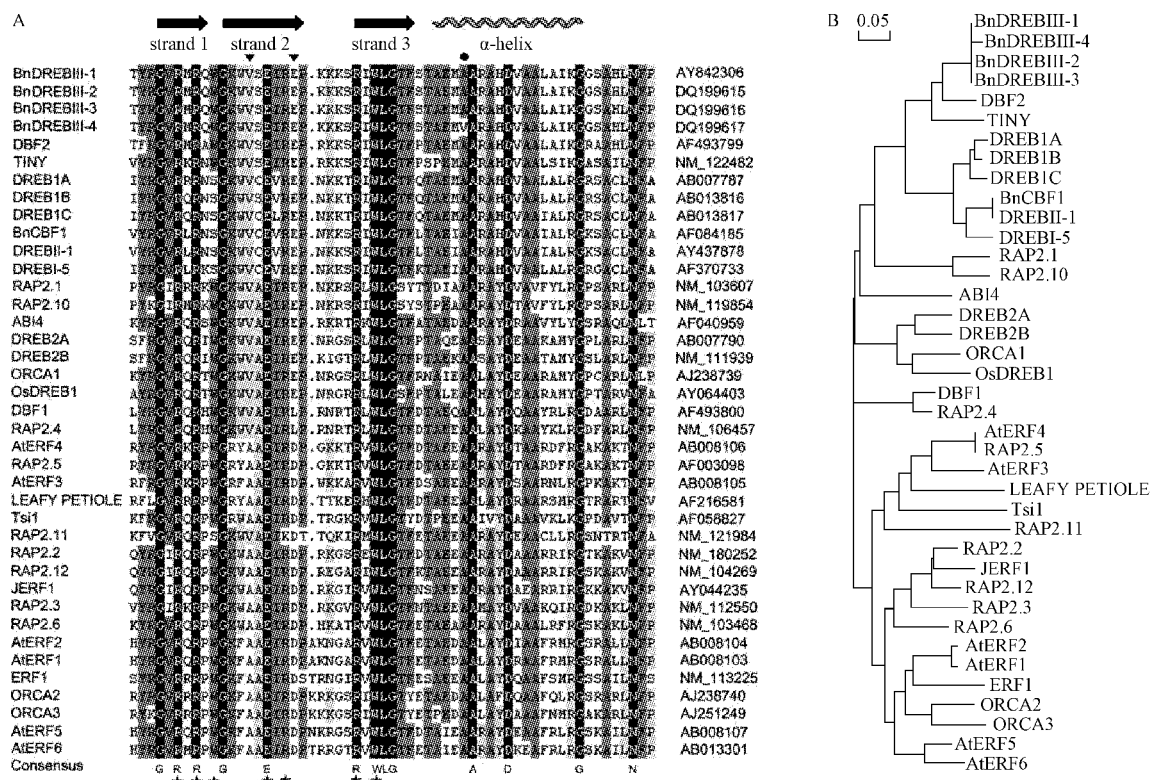


图1 AP2/ERF 超家族蛋白的 AP2/ERF 结构域比对及系统发育分析

Fig.1 AP2/ERF domain alignment and phylogenetic analysis of AP2/ERF superfamily proteins

唯一的调节者。

JOÃO 等<sup>[24]</sup>通过 XSpecies 芯片对开花后约 15 d 的木瓜 (*Carica papaya* L. cv. 'Golden') 果实进行转录组分析,发现 414 个成熟相关基因的表达发生变化,其中 *ERF* 基因亚家族中的 *ERF2* 在果实成熟过程中出现上调。

ZHANG 等<sup>[25]</sup>通过构建过表达和反义 *LeERF2*/*TERF2* 的番茄 (*Solanum lycopersicum* f. sp. *Lycopersicon esculentum*),发现其在乙烯诱导循环中起到一个正反馈作用,而后的生物信息学分析认为 *LeERF2*/*TERF2* 可以与 *NtACS3* 的启动子 (GCC-box) 和 *LeACO3* 的启动子 (DRE 元件) 相互作用,调节乙烯合成。

XIAO 等<sup>[26]</sup>对香蕉 (*M. acuminata* AAA group, cv. Cavendish) 使用 4 种方法进行成熟处理 (自然成熟、乙烯介导成熟、1-MCP 延迟成熟、乙烯和 1-MCP 的联合处理),而后克隆得到 15 个 *ERF* 基因,即 *MaERF1*~15,随后的序列分析发现 *MaERF10*~15 有 EAR 结构域, *MaERF7* 和 *MaERF9* 的表达,显示与呼吸跃变相关的乙烯产生有很强的正相关性, *MaERF8*、*MaERF11* 和 *MaERF15* 的表达则在乙烯处

理后降低,特别是 *MaERF11*。其它 *ERF* 基因在使用不同方式处理香蕉的皮和果肉中或多或少存在差异表达现象。 *MaERF9* 和 *MaERF11* 可以结合 *MaACS1* 的启动子, *MaERF11* 还可以结合到 *MaACO1* 的启动子上,说明该基因可以通过调节乙烯生物合成基因参与果实成熟过程。

MIN 等<sup>[27]</sup>通过瞬时表达分析发现在柿子 (*Diospyros kaki*) 中, *ERF* 转录因子 *DkERF9*、*DkERF10* 分别与 *DkPDC2* 和 *DkADH1* 的启动子相互作用,使柿子发生脱涩过程。

YIN 等<sup>[28]</sup>对猕猴桃 (*Actinidia deliciosa*) 的 14 个 *ERF* 基因进行克隆和组织特异性分析后发现 *AdERF4*、*AdERF6*、*AdERF7*、*AdERF8*、*AdERF10*、*AdERF12* 和 *AdERF14* 在果实发育的早期阶段表达量 (开花后 20 d) 较高, *AdERF9* 和 *AdERF13* 的表达在 97 d 最高, *AdERF3* 表达量处于较低水平,但在果实发育时上调, *AdERF5* 表达量一直处于较低水平, *AdERF1* 的表达呈现 3 个峰值 (20、97、159 d),不同 *ERFs* 的表达模式不同,但均参与果实发育和成熟的过程,其中 *AdERF9* 的表达抑制了 *AdXET5* 启动子的活性。

BETZENHAUSER 等<sup>[29]</sup>分离得到李子(*Prunus salicina* L.)中 7 个 ERF 基因(*Ps-ERF1a*、*-1b*、*-2a*、*-2b*、*-3a*、*-3b* 和 *-12*),并在不同发育时期对其进行检测,得到了 7 个基因不同的表达模式,并且发现在果实发育过程中其它植物激素对 ERF 基因同样有影响。

高峰等<sup>[30]</sup>对不同时期的甜瓜(*Cucumis melo* L.)果实进行实时定量 PCR 检测和气相色谱分析显示,授粉后 38 d 以内甜瓜果实内源乙烯含量较少且变化不大,*CMe-ERF1* 和 *CMe-ERF2* 基因在转录水平上均没有显著变化;授粉后 40 d,甜瓜果实内源乙烯含量达到峰值,*CMe-ERF1* 和 *CMe-ERF2* 基因的转录也显著增加并达到峰值,随后甜瓜果实内源乙烯含量急剧下降,此时 *CMe-ERF1* 基因的表达与内源乙烯同步性显著降低,*CMe-ERF2* 基因的表达随内源乙烯含量的减少而逐渐下降,即 *CMe-ERF1*、*CMe-ERF2* 基因表达与甜瓜果实成熟及乙烯生成量显著相关,表明该基因可能在果实成熟过程中起重要作用。

## 2.2 非呼吸跃变型果实

柑橘、葡萄、枇杷等均属于非呼吸跃变型果实,它们在果实成熟过程中,乙烯表达水平较低(仅有系统 D),因此在这类植物的果实发育分子机制上,ERFs 则相对较少的被关注和研究,但是非跃变型果实和跃变型果实的某些分子调控途径非常相似,许多果实品质变化也直接受乙烯调控<sup>[31-32]</sup>。因此,近年来关于这些果实在这方面的研究也被更多的报道。

XIE 等<sup>[33]</sup>发现柑橘(*Citrus sinensis* cv. 'Newhall')果实发育伴随着 *Cit-ERF5*、*CitERF24*、*CitERF41*、*CitERF53* 和 *CitERF95* 表达量的增加,推测上述基因可能参与果实发育过程。

PILATI 等<sup>[34]</sup>利用基因芯片研究葡萄(*Vitis vinifera* Linn.)始熟期前后基因表达的变化情况,发现 3 个乙烯合成相关基因和 4 个乙烯响应转录因子 ERFs 可能参与了葡萄的成熟衰老进程。

WANG 等<sup>[35]</sup>对枇杷(*Eriobotrya japonica* Lindl)果实进行处理,发现在不同贮藏条件下的果实中呈现出完全不同的表达模式:在 20 °C 贮藏'LYQ'枇杷果实中,乙烯处理 12 h 能显著诱导 *EjETR1* 基因表达,而相同处理对 *EjEIL1* 基因表达影响很小;而在 0 °C 贮藏'LYQ'枇杷果实中,*EjETR1*、*EjCTR1* 和 *EjEIL1* 表达增强,尤其 *EjETR1* 和 *EjEIL1* 能被低温显著诱导;而 1-MCP 处理可抑制 *EjETR1* 表达,表明乙烯信号转导参与了不同贮藏条件下枇杷

果实的品质变化。

## 2.3 在果实发育过程中多种植物激素对 ERFs 表达的影响

一般认为 ERF 即乙烯应答因子,作为乙烯信号转导通路的下游组分,在果实发育过程中受到乙烯含量的调节而作用于成熟相关基因的表达。事实上,在果实成熟过程中,并非只有一种植物激素的含量发生变化,而往往是多种激素同时变化,并且对于非跃变型果实而言,仅有较低水平的乙烯表达;而且很多研究指出,ERF 不只受乙烯调节,也参与到生长素、细胞分裂素、赤霉素、脱落酸、茉莉酸甲酯等植物激素介导的信号通路中,调节生理代谢以对抗逆境胁迫或调控植物的发育过程<sup>[36-40]</sup>。

在果实发育过程中,乙烯和参与该过程 ERF 的表达量有时相关性并不严谨,暗示该过程存在其它因素的影响,即其它植物激素也参与调节 ERF 的表达,WANG 等<sup>[23]</sup>在苹果发育过程中已发现该现象。

在果实发育的不同时期,涉及到细胞的分裂和伸长,该过程有生长素和细胞分裂素的参与,而此时 ERF 的表达出现变化,说明该过程存在其它植物激素的作用,BETZENHAUSER 等<sup>[29]</sup>在李子发育过程中发现 ERF 受多种激素调节现象。

ALVARO 等<sup>[41]</sup>用茉莉酸甲酯(MJ)处理桃子(*Prunus persica laevis* L. Batsch),Real-time PCR 分析显示 MJ 响应的第一阶段(2、7 d)乙烯相关基因和生长素相关基因出现很强的瞬时下调,并在下一个阶段恢复(11 和/或 14 d),该过程中在 7 d 时 ERF2 则开始上升(对照第 11 天),而在 14 d 则下降(对照为下降),变化呈下降—升高—下降的趋势,并且 ERF2 的转录物积累在 2、7、11 d 均高于对照组。说明 MJ 通过干扰乙烯和生长素相关基因表达从而调节果实成熟。

ALVARO 等<sup>[42]</sup>又用 ABA 处理桃子(*Prunus persica laevis* L. Batsch),Real-time PCR 分析显示 mid-S3 期的果实出现 ERF2 的下调,该研究发现 ABA 在桃子果实发育的不同时期干扰乙烯和生长素相关基因表达从而调节果实成熟。

虽然 ERF 受多种激素条件的影响,在果实发育过程中已经发现了多种激素调节 ERF 的表达,但是多种激素对 ERF 表达的影响所占份额,以及不同激素相互间作用是协同、拮抗还是冗余仍不是很清楚。而 ERF 虽然受多种激素调节,但是同时它也可以反过来调节多种激素,如在跃变型果实中正反馈方式调节乙烯合成途径<sup>[26]</sup>,而其对多种激素生物合成的

调节以及其中可能存在的反馈机制仍不很清楚;其在非跃变型果实中的作用虽然和跃变型果实有类似,但还是存在一定不同,非跃变型果实成熟时并没有大量乙烯产生,可能没有足够强的信号,使得 ERF 表达发生改变,可能说明该过程存在多种激素协同或者非跃变型果实的 ERF 可能更适应于低浓度的乙烯信号。

### 3 结语

ERF 转录因子作为一类广泛存在于植物中的具有重要作用的转录因子,可以广泛的调节植物的生理活动。虽然 ERF 最初发现是作为调节抗病相关基因的转录因子,但是随后的研究发现其在果实发育,尤其是跃变型果实发育中有重要作用。现在对于 ERF 在果实发育过程中的研究越来越多,随着各种植物的全基因组测序的陆续完成,对 ERF 基因的生物信息学分析也越来越多。目前,对果实发育的研究主要集中在构建超表达和/或干扰载体进行恒定表达或瞬时表达分析、转录组测定分析等方法,以逐步解析涉及果实发育过程的 ERF 家族成员及其在果实发育中的作用。而之后的研究可能会进一步完善相关信号通路,揭示 ERF 调节的下游基因对于果实发育的影响以及多种激素调节 ERF 表达所涉及的信号通路及其相互作用,并且可以更好的解释跃变型果实和非跃变型果实的一些机理性问题。从而可以通过多种手段作用于该信号通路,用以改良作物的果实品质,增加果实产量。

### 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): 173-182.
- [2] ECKER J R. The ethylene signal transduction pathway in plants[J]. Science, 1995, 268: 667-675.
- [3] HAO D, OHME-TAKAGI M, SARAI A. Unique mode of GCC box recognition by the DNA-binding domain of ethylene-responsive element-binding factor (ERF domain) in plant[J]. J Biol Chem, 1998, 273(41): 26857-26861.
- [4] RIECHMANN J L, HEARD J, MARTIN G, et al. *Arabidopsis* transcription factors: Genome-wide comparative analysis among eukaryotes[J]. Science, 2000, 290: 2105-2110.
- [5] 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: 998-1009.
- [6] 刘建光,王永强,张寒霜,等. ERF 转录因子在植物抗逆境胁迫的研究进展[J]. 华北农学报, 2013, 28(增刊): 214-218.
- [7] 莫纪波,李大勇,张慧娟,等. ERF 转录因子在植物对生物和非生物胁迫反应中的作用[J]. 植物生理学报, 2011, 47(12): 1145-1154.
- [8] NAKANO T, SUZUKI K, FUJIMURA T, et al. Genome-wide analysis of the ERF gene family in *Arabidopsis* and rice[J]. Plant Physiology, 2006, 140(2): 411-432.
- [9] ALLEN M D, YAMASAKI K, OHME-TAKAGI M, et al. A novel mode of DNA recognition by a  $\beta$ -sheet revealed by the solution structure of the GCC box binding domain in complex with DNA[J]. EMBO J, 1998, 17: 5484-5496.
- [10] CAO Z F, LI J, CHEN F, et al. Effect of two conserved amino acid residues on DREB1A function[J]. Biochemistry (Mosc), 2001, 66: 623-627.
- [11] LIU Y, ZHAO T J, LIU J M, et al. The conserved Ala37 in the ERF/AP2 domain is essential for binding with the DRE element and the GCC box[J]. FEBS Letters, 2006, 580: 1303-1308.
- [12] MCGRATH K C, DOMBRECHT B, MANNERS J M, et al. 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[J]. Plant Physiology, 2005, 139: 949-959.
- [13] KAZAN K. Negative regulation of defence and stress genes by EAR-motif-containing repressors[J]. Trends Plant Sci, 2006, 11(3): 109-112.
- [14] FUJIMOTO S Y, OHTA M, USUI A, et al. *Arabidopsis* ethylene responsive element binding factors act as transcriptional activators or repressors of GCC box mediated gene expression[J]. Plant Cell, 2000, 12: 393-404.
- [15] STOCKINGER E J, GILMOUR S J, THOMASHOW M F. *Arabidopsis thaliana* CBF1 enhances an AP2 domain-containing transcriptional activator that binds to the C-repeat/DRE, a cis-acting DNA regulatory element that stimulates transcription in response to low temperature and water deficit[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1997, 94: 1035-1040.
- [16] KIZIS D, LUMBRERAS V, PAGES M. Role of AP2/EREBP transcription factors in gene regulation during abiotic stress[J]. FEBS Letters, 2001, 498: 187-189.
- [17] CHAKRAVARTHY S, TUORI R P, D'ASCENZO M D, et al. The tomato transcription factor Pti4 regulates defense-related gene expression via GCC box and non-GCC box cis elements[J]. Plant Cell, 2003, 15(12): 3033-3050.
- [18] LICAUSI F, GIORGI F M, ZENONI S, et al. Genomic and transcriptomic analysis of the AP2/ERF superfamily in *Vitis vinifera* [J]. BMC Genomics, 2010, 11: 276-284.
- [19] GUO H W, ECKER J R. The ethylene signaling pathway: New insights[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2004, 7: 40-49.
- [20] GIOVANNONI J J. Fruit ripening mutants yield insights into ripening control[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2007, 10: 283-289.
- [21] ALEXANDER L, GRIERSON D. Ethylene biosynthesis and action in tomato: A model for climacteric fruit ripening[J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 53: 2039-2055.
- [22] PECH J C, BOUZAYEN M, LATCHÉ A. Climacteric fruit ripening: Ethylene-dependent and independent regulation of ripening pathways in melon fruit[J]. Plant Science, 2008, 175: 114-120.
- [23] WANG A D, TAN D M, TAKAHASHI A, et al. MdERFs, two ethylene-response factors involved in apple fruit ripening[J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58(13): 3743-3748.

- [24] JOÃO P F, GRAHAM B S, NEIL S G, et al. Analysis of ripening-related gene expression in papaya using an *Arabidopsis*-based microarray[J]. BMC Plant Biology, 2012, 12: 242-253.
- [25] ZHANG Z J, ZHANG H W, QUAN R D, et al. Transcriptional regulation of ethylene response factor *LeERF2* in the expression of ethylene biosynthesis genes controls ethylene production in tomato and tobacco[J]. Plant Physiology, 2009, 150: 365-377.
- [26] XIAO Y Y, CHEN J Y, KUANG J F, et al. Banana ethylene response factors are involved in fruit ripening through their interactions with ethylene biosynthesis genes[J]. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(8): 2499-2510.
- [27] MIN T, YIN X R, SHI Y N, et al. Ethylene-responsive transcription factors interact with promoters of *ADH* and *PDC* involved in persimmon (*Diospyros kaki*) fruit de-astringency[J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(18): 6393-6405.
- [28] YIN X R, ANDREW C A, CHEN K S, et al. Kiwifruit *EIL* and *ERF* genes involved in regulating fruit ripening[J]. Plant Physiology, 2010, 153: 1280-1292.
- [29] BETZENHAUSER M J, SICOURI S, ROACH V, et al. Molecular characterization of seven genes encoding ethylene-responsive transcriptional factors during plum fruit development and ripening[J]. Journal of Experimental Botany, 2009, 60(3): 907-922.
- [30] 高峰, 怡荣, 郝金凤, 等. 甜瓜乙烯应答因子基因在果实发育成熟过程中的表达特性[J]. 西北植物学报, 2012, 32(5): 886-889.
- [31] GIOVANNONI J J. Molecular biology of fruit maturation and ripening[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 2001; 52: 725-749.
- [32] WHITE P J. Recent advances in fruit development and ripening: An overview[J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 53: 1995-2000.
- [33] XIE X L, SHEN S L, YIN X R, et al. Isolation, classification and transcription profiles of the AP2/ERF transcription factor superfamily in citrus[J/OL]. Mol Biol Rep, 2014, DOI: 10. 1007/s11033-014-3297-0.
- [34] PILATI S, PERAZZOLLI M, MALOSSINI A, et al. Genome-wide transcriptional analysis of grapevine berry ripening reveals a set of genes similarly modulated during three seasons and the occurrence of an oxidative burst at véraison[J]. BMC Genomics, 2007, 8: 428-440.
- [35] WANG P, ZHANG B, LI X, et al. Ethylene signal transduction elements involved in chilling injury in non-climacteric loquat fruit[J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 61: 179-190.
- [36] YASUNARI F, MIKI F, KAZUO S, et al. ABA-mediated transcriptional regulation in response to osmotic stress in plants[J]. J Plant Res, 2011, 124: 509-525.
- [37] MOFAT C S, INGLE R A, WATHUGALA D L, et al. ERF5 and ERF6 play redundant roles as positive regulators of JA/Et-mediated defense against *Botrytis cinerea* in *Arabidopsis*[J]. PLoS One, 2012, 7(4): e35995.
- [38] GU Y Q, YANG C, THARA V K, et al. *Pti4* is induced by ethylene and salicylic acid and its product is phosphorylated by the *Pto* kinase[J]. Plant Cell, 2000, 12: 771-785.
- [39] PRE M, ATALLAH M, CHAMPION A, et al. The AP2/ERF domain transcription factor ORA59 integrates jasmonic acid and ethylene signals in plant defense[J]. Plant Physiology, 2008, 147(3): 1347-1357.
- [40] FEKY R, MANTIRI S K, DASHARATH P L, et al. The transcription factor MtSERF1 of the ERF subfamily identified by transcriptional profiling is required for somatic embryogenesis induced by auxin plus cytokinin in *Medicago truncatula* [J]. Plant Physiology, 2008, 146: 1622-1636.
- [41] ALVARO S, KARINA B R, VANINA Z, et al. Ethylene and auxin biosynthesis and signaling are impaired by methyl jasmonate leading to a transient slowing down of ripening in peach fruit[J]. Journal of Plant Physiology, 2012, 169: 1858-1865.
- [42] ALVARO S, KARINA B R, DANIELA R, et al. ABA may promote or delay peach fruit ripening through modulation of ripening-and hormone-related gene expression depending on the developmental stage [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2013, 64: 11-24.

## Roles of Ethylene Response Factors in Fruit Development

MA Yong, CHEN Xiuli, ZHANG Hongxia, Tuya

(Department of Biological Science and Technology, Baotou Teacher's College, Baotou, Inner Mongolia 014030)

**Abstract:** The ethylene responsive factors (ERF) belong to a family of the AP2/ERF superfamily in plants. The transcription factors played an important role in fruit development. In this study, the discovery of the history of ERF transcription factors, structural characteristics and separation conducted a brief description, and summarized the function of ERF during fruit development in a climacteric fruit and a non-climacteric fruit as well as the expression of ERF in responses to a variety of plant hormones during fruit development, in order to be able to act on a variety of means *ERF* gene involved in the signal pathway, to improve the fruit quality of crops and increase fruit yield.

**Keywords:** ERF(ethylene responsive factors); transcription factors; fruit development; signal transduction