

基于乙烯受体下游转录因子的果实品质调控机制研究进展

徐倩, 殷学仁*, 陈昆松

(浙江大学农业与生物技术学院, 农业部园艺作物生长发育与品质生物学实验室, 杭州 310058)

摘要: 近年来乙烯作用机制的研究已陆续从乙烯受体等上游级别延伸至下游转录因子 (EIN3/EIL 和 AP2/ERF), 其中转录调控机制是研究热点之一。本文综述了基于乙烯受体下游转录因子的果实品质调控研究进展, 讨论了果实品质转录调控存在的问题和研究趋势。

关键词: EIN3/EIL; AP2/ERF; 果实; 品质; 转录调控

中图分类号: S 66

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2014) 09-1913-11

EIN3/EIL and AP2/ERF are Involved in Transcriptional Regulation on Fruit Quality

XU Qian, YIN Xue-ren*, and CHEN Kun-song

(College of Agriculture and Biotechnology, the State Key Laboratory of Horticultural Plant Growth, Development and Biotechnology, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

Abstract: In recent years, researches on ethylene signaling moved beyond the upstream receptor to EIN3/EILs and AP2/ERF transcription factors. In fruit, quality traits were influenced by ethylene and were also regulated by signaling components, such as transcriptional regulation by EIN3/EIL and AP2/ERF components. The present review covered progresses in transcriptional regulatory of EIN3/EIL and AP2/ERF was emphasized. Perspective for further exploration on transcriptional regulatory mechanism on fruit quality was also discussed.

Key words: EIN3/EIL; AP2/ERF; fruit; quality; transcriptional regulation

乙烯的生物合成和作用机制一直为植物学研究的热点 (Abeles et al., 1992)。最早的研究是从调节植物的生长现象开始, 接着延伸到生物合成代谢, 近些年更多的研究关注乙烯感知与信号转导, 特别是信号转导下游转录因子元件的功能解析和转录调控网络的研究。

果实可以分为呼吸跃变型和非呼吸跃变型, 与呼吸变化相对应的是果实乙烯释放的变化 (McMurchie et al., 1972; Alexander & Grierson, 2002; Pathak et al., 2003)。跃变型果实在采后衰老过程中伴随着明显的乙烯释放跃变过程; 乙烯不仅影响跃变型果实, 也影响非跃变型果实的成熟衰老。乙烯在果实中的生物学功效还体现了果实特性, 其参与了果实颜色、风味、质地等品质的形

收稿日期: 2014-05-27; **修回日期:** 2014-08-11

基金项目: 国家高技术研究发展计划 (‘863’计划) 项目 (2012AA101702-3); 国家自然科学基金项目 (31030052; 31101507); 高等学校博士学科点专项科研基金项目 (20110101120083)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: xuerenyin@zju.edu.cn)

成与转变, 近年来越来越多的结果表明乙烯参与调控果实品质相关基因的表达 (Chung et al., 2010; Wang et al., 2010; Yin et al., 2010, 2012a; Karlova et al., 2011; Lee et al., 2012; Min et al., 2012), 但乙烯参与果实品质的转录机制解析还处于起步阶段。

本文中作者着眼于乙烯信号转导途径 EIN3/EIL 和 AP2/ERF 两类转录因子, 以模式果实番茄为主, 结合猕猴桃、苹果、香蕉、柿等多年生果树的最新研究成果, 介绍乙烯调控果实品质的转录机制研究进展, 讨论果实品质转录调控研究领域面临的问题与解决方案, 明确基于 EIN3/EIL 和 AP2/ERF 的果实品质转录调控研究的重点与方向。

1 乙烯转导途径中的 EIN3/EIL 和 AP2/ERF 调控元件

1.1 乙烯信号转导途径

乙烯信号转导途径被认为是实现乙烯生物学功能的内在机制, 由乙烯受体、CTR (CONSTITUTIVE TRIPLE RESPONSE 1)、EIN2 (ETHYLENE INSENSITIVE 2)、EIN3/EIL 和 AP2/ERF (AP2/ETHYLENE RESPONSE FACTOR) 等元件构成, 不同级别元件均由多基因家族编码 (殷学仁 等, 2009)。乙烯受体和 CTR1 均为负调控元件, 而下游的 EIN2、EIN3/EIL 和 AP2/ERF 等都是乙烯信号的正调控元件, 其中 EIN3/EIL 和 AP2/ERF 由两类植物特异的转录因子基因家族编码, 转录调控乙烯响应基因, 是目前乙烯生物学研究领域的重点。

1.2 EIN3/EIL 调控元件

EIN3 是乙烯转导途径的正调控蛋白, 是一类植物特异的转录因子, 其同源的蛋白被称为 EIN3-like (EIL) (Chao et al., 1997)。EIN3/EIL 成员可激活下游的乙烯响应基因, 例如拟南芥 *ERF1* (Solano et al., 1998)、猕猴桃 *ACO1* 和 *XET5* (Yin et al., 2010)。EIN3/EIL 的转录调控效应主要通过识别目标基因启动子顺式元件, 包括 PERE (primary ethylene response element) 元件 (Solano et al., 1998) 和 ECBS (EIL conserved binding sequence), 即 A[A/C]G[A/T]A[A/C]CT (Kosugi & Ohashi, 2000)。

EIN3/EIL 由基因家族编码, 如拟南芥中至少存在 6 个成员, 分别为 *AtEIN3* 和 *AtEIL1* ~ *AtEIL5* (Chao et al., 1997), 而番茄中只报道了 4 个 *EIL* 成员 (Tieman et al., 2001; Yokotani et al., 2003)。研究表明 EIN3/EIL 成员间存在部分功能冗余, 如下调单一番茄 *LeEIL* 基因的转基因植株乙烯反应不明显, 而同时下调多个 *LeEIL* 成员可获得乙烯不敏感植株 (Tieman et al., 2001)。对 EIN3/EIL 的研究也在多种果树中陆续开展, 如香蕉 (Mbéguié-A-Mbéguié et al., 2008)、枇杷 (Wang et al., 2010)、猕猴桃 (Yin et al., 2010) 等。枇杷和猕猴桃的 EIN3/EIL 编码基因参与了果实冷害应答 (Wang et al., 2010; Yin et al., 2010)。对香蕉的研究结果表明, NAC 转录因子 (MaNAC1 和 MaNAC2) 可与 EIN3 (MaEIL5) 蛋白互作, 可能与果实后熟相关 (Shan et al., 2012)。

1.3 AP2/ERF 调控元件

1.3.1 AP2/ERF 的分类

AP2/ERF 是植物中最大的转录因子家族之一, 其特征为 60 ~ 70 个氨基酸组成的 AP2/ERF 结构域, 具有 DNA 结合功能 (Fujimoto et al., 2000; Nakano et al., 2006)。根据结构域, AP2/ERF 可以分为 4 个亚类, 分别为 AP2、RAV、ERF 和 soloist。ERF 蛋白只含有 1 个 AP2/ERF 结构域, 也是成员最多的亚类; AP2 亚类的成员含两个 AP2/ERF 结构域和少数成员包含 1 个 AP2 结构域 (Licausi et al., 2013); RAV 蛋白家族含有 1 个 AP2/ERF 和 1 个 B3 结构域; soloist 与其他成员间的进化关系

最远，成员数较少，如拟南芥中只报道 1 个成员（Riechmann & Meyerowitz, 1998）。ERF 亚类是 AP2/ERF 家族中主要组成部分，ERF 亚类又可分为多个亚家族，目前存在多种不同的分类系统。根据 ERF 识别的结构域不同可进一步分为 CBF/DREB 亚家族和 ERF 亚家族，CBF/DREB 亚家族识别的 DNA 序列为脱水响应元件（DRE）TACCGACAT 或是 A/GCCGAC（Yamaguchi-Shinozaki & Shinozaki, 1994; Jiang et al., 1996），ERF 亚家族可识别结合序列 AGCCGCC（GCC-box）（Ohme-Takagi & Shinshi, 1995; Hao et al., 1998），也有报道认为，部分 ERF 也可以识别不含有 GCC 元件的序列，如 *Pti4*（Chakravarthy et al., 2003）和 *AdERF9*（Yin et al., 2010）。根据 ERF 自身结构域类型和数量，还可分为 12 个亚族，从 I 到 X 亚族以及 VI-L（VI-Like）和 Xb-L（Xb-Like）（Nakano et al., 2006）。

AP2/ERF 成员在不同植物中已被广泛分离，且多个物种已涉及基因组水平，包括拟南芥（Nakano et al., 2006）、水稻（Nakano et al., 2006; Sharoni et al., 2011）、大豆（Zhang et al., 2008）、杨树（Zhuang et al., 2008）、番茄（Sharma et al., 2010; Pirrello et al., 2012）、黄瓜（Hu & Liu, 2011），以及木本果树葡萄（Licausi et al., 2010）、中国李（Du et al., 2012）、苹果（Girardi et al., 2013）、桃（Zhang et al., 2012a）和柑橘（Xie et al., 2014）等（表 1）。

表 1 已报道的全基因组水平上 ERFs 的物种
Table 1 Genomic-wide analysis of ERFs in species

家族	亚族	拟南芥	水稻	大豆	杨树	番茄	黄瓜	葡萄	中国李	苹果	桃子	柑橘
Family	Subgroup	<i>Arabidopsis</i>	Rice	Soybean	Poplar	Tomato	Cucumber	Grapevine	Chinese plum	Apple	Peach	Citru
ERF	I	10	9		5	2	5	5	5	10	6	5
	II	15	16		20	5	10	8	4	13	9	8
	III	23	27		35	13	20	22	20	22	23	17
	IV	9	6		6	5	7	5	6	23	7	5
	V	5	8		10	4	15	11	10	19	11	12
	VI	8	6		11	3	8	5	5	6	3	4
	VII	5	15		6	9	3	3	3	8	6	6
	VIII	15	15		17	7	11	11	10	31	10	11
	IX	17	18		42	18	16	40	18	45	19	23
	X	8	12		9	7	8	10	7	12	6	6
	VI-L	4	3		4	12	0	2	2	4	4	2
	Xb-L	3	10		4		0	0	0	2	0	3
	小计 Sum					93			90			
RAV		6	5	2	6	3	4	6	5	6	5	4
AP2		18	29	26	26	16	20	20	20	51	21	18
Soloist		1	1		1		4	1	1	7	1	2
总计		147	180	148	202	112	131	149	116	259	131	126
Total												

参考文献 References: Nakano et al., 2006; Zhang et al., 2008, 2012a; Zhuang et al., 2008; Sharma et al., 2010; Hu & Liu, 2011; Licausi et al., 2010; Du et al., 2012; Girardi et al., 2013; Xie et al., 2014

1.3.2 AP2/ERF 结构域及功能

作为转录因子，除了 DNA 的结合结构域外，AP2/ERF 还有转录激活、蛋白互作、核定位等结构域，但不同亚族和不同成员含有不同类型和不同数量的结构域（Liu et al., 1999）。Canella 等（2010）的研究表明 CBF（C-repeat binding transcription factor）在 AP2/ERF 结构域前后分别存在特征序列 PKKP/RAGR_xKFxETRHP（缩写为 PKKPAGR）和 DSAWR。删除或突变 PKKPAGR 序列，可使 AtCBF1 结合 CTR/DRE 元件的能力受阻，进而减弱对其下游基因的转录调控。另一类功能比较清晰的结构域称为 EAR（ERF-associated amphiphilic repression）结构域，其氨基酸序列为（L/F）DLN（L/F）

xP 或是 LxLxLx (Ohta et al., 2001; Hiratsu et al., 2003), 含有 EAR 结构域的成员具有转录抑制功能, VIIa 亚族部分 ERF 成员含有这个结构域, 另外, IIa 亚族部分 ERF 成员含有 DLNxxP 的 EAR 结构域。在 B3 DNA 结构域上的 R/KLFGV 序列也被认为是抑制结构域(Ikeda & Ohme-Takagi, 2009)。相反, IX 中的多个成员被确定为激活子, 如 *AtERF1*、*AtERF2*、*AtERF5*、*ERF1*、*AtERF15* 和 *AtERF14* (Fujimoto et al., 2000; Oñate-Sánchez & Singh, 2002)。Tiwari 等 (2012) 发现属于 IXc 亚家族成员的 *AtERF98* 具有一个结构域, 命名为“EDLL”, 由一串酸性氨基酸和疏水性的亮氨酸组成, 具有极强的激活能力。除上述结构域外, AP2/ERF 中还有一些未知功能的结构域需要进一步研究。

与植物激素乙烯广泛的生物学功能对应, AP2/ERF 基因在植物中的功能广泛, 且不同成员具有功能特异性。AP2/ERF 家族成员可调控植物生长发育过程, 如花的发育 (Elliott et al., 1996) 与衰老 (Liu et al., 2011)、叶表皮细胞形成 (Moose & Sisco, 1996)、胚胎发育 (Boutilier et al., 2002) 和细胞分化 (Iwase et al., 2011)。同时也参与响应各种生物和非生物胁迫, 如盐胁迫 (Zhang et al., 2004; Liu et al., 2012)、低钾胁迫 (Kim et al., 2012; Zhang et al., 2012b)、低氧胁迫 (Yang et al., 2011a)、干旱胁迫 (Quan et al., 2010)、低温胁迫 (Zhang & Huang, 2010)、热胁迫 (Yin et al., 2012b) 和病原体侵染 (Chakravarthy et al., 2003) 等。AP2/ERF 还可参与其他植物激素代谢与互作, 如油菜素内酯响应 (Hu et al., 2004)、赤霉素的合成 (Qi et al., 2011) 等。但由于大部分模式植物不具有品质优良的肉质果实, 因此 AP2/ERF 在果实品质性状的转录调控研究方面在模式植物中鲜见报道。

2 基于 EIN3/EIL 和 AP2/ERF 的果实品质调控机制研究进展

2.1 果实色泽

色素的生物合成途径各异, 如花青苷由苯丙氨酸途径合成 (Koes et al., 2005), 番茄红素由类异戊二烯代谢途径合成 (Ronen et al., 1999)。果实色泽的转录调控研究也有一些报道, 主要为基于 MYB 的花青苷代谢研究和基于 AP2/ERF 的类胡萝卜素代谢研究。R2R3 MYB 可转录激活花青苷代谢途径结构基因, 进而诱导花青苷积累, 已在模式植物拟南芥和各种果实 (番茄、苹果、梨、杨梅等) 中广泛验证 (Espley et al., 2007; Zuluaga et al., 2008; Feng et al., 2010; Niu et al., 2010)。

AP2/ERF 调控果实色泽的研究主要关注其对类胡萝卜素的转录调控。最新研究发现, *AP2a* 的 RNAi 转基因番茄植株, 可增加果实类胡萝卜素含量, 使果实呈橙黄色 (Chung et al., 2010; Karlova et al., 2011)。进一步利用 *AP2a* 的 RNAi 转基因番茄, 发现不仅类胡萝卜素代谢途径相关基因受上调, 其有色体的分化以及成熟相关过程也受到影响 (Karlova et al., 2011)。类似的, 以潘那利番茄 (*Solanum pennellii*) 基因渐渗系的果实为材料筛选到 *SIERF6*。*SIERF6* 的 RNAi 转基因番茄植株, *SIERF6* 的表达量减少, 成熟果实中类胡萝卜素增加 (Lee et al., 2012)。*Sl-ERF.B3* 是一个多效基因, 调控多个基因, 包括一些 ERF 成员以及果实成熟相关的基因 (Liu et al., 2013, 2014), 嵌合抑制型的转基因番茄植株中 (即 *ERF.B3-SRDX*), 番茄果实性状并非单一地发生改变, 而是影响了多个方面, 果实变小, 成熟推迟, 番茄红素减少、 β -胡萝卜素增加使果实呈现橙红色 (Liu et al., 2014)。

2.2 果实风味

果实风味主要以酸和甜为主, 少部分果实有不同程度的苦味、辣味或涩味。目前果实风味研究更多围绕生理生化水平和代谢途径展开, 较少见转录因子参与果实风味的相关研究。

研究发现 *AP2/ERF* 基因参与了柿果实涩味脱除。果实涩味主要由可溶性单宁引起。成熟的涩柿

需进行采后脱涩方可食用，常用的处理方法为 CO₂、乙烯、高温等（冷平等，2003）。前人通过 CO₂ 脱涩处理研究发现，乙醛可缩合可溶性单宁，在柿果实脱涩过程中起重要作用，而乙醇脱氢酶（ADH）和丙酮酸脱羧酶（PDC）可能起关键作用（Tamura et al., 1999；刘朝蓬等，2008）。研究发现柿果实中至少存在 20 余个脱涩处理响应的 *DkERF* 基因，如 *DkERF1*、*DkERF6*、*DkERF9*、*DkERF10*、*DkERF19* 和 *DkERF22* 等（Min et al., 2012, 2014；Yin et al., 2012a）。进一步研究发现 *DkERF10* 和 *DkERF22* 可分别调控 *DkADH1* 和 *DkPDC2* 启动子，而 *DkERF9* 和 *DkERF10* 识别 *DkPDC2* 启动子。表明 *DkERF* 基因参与柿果实脱涩的转录调控，且靶基因各异（Min et al., 2012, 2014）。除涩味脱除外，未见果实其他风味的转录调控机制研究报道。

2.3 果实质地

果实采后质地变化主要分为两类：软化（番茄、猕猴桃、桃等）和木质化（枇杷、山竹等）。质地变化与多种细胞壁降解/木质化相关酶的活性显著相关，这些酶的生化活性及其编码基因的研究已在多种果实中广泛开展，但质地的转录调控研究还处于起步阶段（Li et al., 2010）。乙烯是影响果实采后质地变化的最重要因素之一，因此 EIN3/EIL 和 AP2/ERF 对果实质地的转录调控效应正引起广泛关注，其研究主要集中于其对果实软化的调控。研究发现猕猴桃果实中 *AdEIL2* 和 *AdEIL3* 可以诱导质地相关基因 *AdXET5* 的启动子活性，将 *AdEIL2* 和 *AdEIL3* 分别过量表达至拟南芥中，可显著诱导其内源 *AtXTH* 基因表达；相反，下游元件 *AdERF9* 含有 EAR 结构域，可显著地抑制 *AdXET5* 启动子的活性（Yin et al., 2010）。苹果中也有类似报道，*MdEIL2* 和 *MdCBF2* 可以激活 *MdPG1* 的启动子活性，促进果实软化（Tacken et al., 2010），类似的结果在早熟苹果‘泰山早霞’中也有报道（Li M et al., 2013）。模式植物番茄中，*Pti4*（番茄 ERF 基因）过量表达的植株中，果实软化相关的 *EXP* 基因受上调的倍数约为 5 倍（Chakravarthy et al., 2003）。Chapman 等（2012）利用 *Solanum pennellii* 的种间渐渗系资源进行番茄果实质地相关的 QTL 定位，发现两个相关的 QTL 位点，其中 Firs.p.QTL2.2 位点是一个乙烯响应因子（ERF），Firs.p.QTL2.5 是果胶甲酯酶（PME）的编码基因，表明该 ERF 基因可能与质地相关（Chapman et al., 2012）。在 *ERFB3-SRDX* 转基因番茄中，果实软化加快并伴随着跃变时更多乙烯的释放，参与果实成熟细胞壁代谢的多聚半乳糖醛酸酶基因 *PG2A* 表达也显著被诱导（Liu et al., 2014）。上述结果均表明 EIN3/EIL 和 AP2/ERF 参与软化的转录调控。

与果实软化研究相比，EIN3/EIL 和 AP2/ERF 参与果实木质化的研究严重滞后。Cai 等（2006a, 2006b）的研究表明，红肉枇杷果实采后易发生木质化，低温贮藏（0℃）可诱发果实冷害木质化，乙烯处理也可加速果肉木质化，而程序降温（LTC）和 1-MCP 处理均可显著减缓果实木质化。Wang 等（2010）发现乙烯信号转导元件编码基因 *EjETR1* 和 *EjEIL1* 参与果实木质化，其中 *EjETR1* 为乙烯调控靶点，而 *EjEIL1* 则表现为温度直接响应。作者进一步研究了 *EjERF* 级别，通过深度测序分离 32 个 *EjERF* 基因，基因表达结果表明部分 *EjERF* 与果实木质化显著相关。迄今，*EjEIL* 和 *EjERF* 转录调控枇杷果实木质化未见报道。

2.4 果实乙烯合成

乙烯的生物合成途径已于 20 世纪 70 年代基本阐述清楚，其中 ACC 合成酶（ACS）和 ACC 氧化酶（ACO）被认为是关键的限速酶（Yang & Hoffman, 1984）。乙烯的转录调控研究主要集中于 MADS box 转录因子，如 *rin*（*Ripening inhibitor*）等（Vrebalov et al., 2002）。近年来一些研究成果表明，乙烯信号转导途径转录因子 EIN3/EIL 和 AP2/ERF 可反馈转录调控乙烯合成。

EIN3/EIL 对乙烯合成调控，率先在猕猴桃和甜瓜果实中获得，发现了 *AdEIL2* 和 *AdEIL3* 转录激活乙烯合成关键基因 *AdACO1* 启动子；过量表达 *AdEIL2* 或 *AdEIL3* 的转基因拟南芥中多个 *AtACS*

和 *AtACO* 基因受诱导, 并伴随着乙烯释放增加 (Yin et al., 2010)。类似的结果在甜瓜中也有报道, *CmEIL1* 和 *CmEIL2* 均可增强 *CmACO1* 启动子活性 (Huang et al., 2010)。

AP2/ERF 对乙烯合成调控研究方面, Mizuno 等 (2006) 通过酵母一元杂交技术筛选获得 3 个甜瓜转录因子 (*CMe-DREB1*、*CMe-ERF1*、*CMe-ERF2*), 其中 *CMe-DREB1* 可结合 *CMe-ACS2* 启动子上的 GCCGAC 序列, 并激活 *CMe-ACS2* 的表达。番茄中, 反义表达 *LeERF2/TERF2* 的转基因植株的乙烯合成受到抑制, 表明 *LeERF2/TERF2* 是乙烯合成的正调控因子。进一步研究表明, *LeERF2/TERF2* 可通过结合 *NtACS3* 启动子上的 GCC 元件和 *LeACO3* 启动子上的 DRE 元件实现转录调控乙烯的合成 (Zhang et al., 2009)。美国 Boyce Thompson 研究所的 Giovannoni 实验室也连续报道两个 AP2/ERF 成员参与果实乙烯代谢的转录调控, *AP2a* 和 *SlERF6* 基因的 RNAi 的转基因番茄果实乙烯合成增加 (Chung et al., 2010; Lee et al., 2012)。香蕉中 *MaERF9* 激活 *MaACO1* 启动子, 而 *MaERF11* 则抑制 *MaACS1* 和 *MaACO1* 启动子的活性, 同时 *MaERF9*、*MaERF11* 在蛋白水平上与 *MaACO1* 存在物理上的互作, 共同调控乙烯的合成, 进而影响果实成熟 (Xiao et al., 2013)。

2.5 果实衰老与抗逆性

采后衰老过程中果实面临各种生物和非生物逆境, 果实质地和乙烯合成等均可影响其衰老与抗逆性, 如过量表达 *LeERF2/TERF2* 可诱导乙烯合成, 进而增强低温抗性 (Zhang & Huang, 2010)。也有更多研究结果表明, EIN3/EIL 和 AP2/ERF 参与果实衰老和抗逆性, 不仅局限于对质地和乙烯代谢的调控。

在非生物胁迫应答方面, 番茄 AP2/ERF 成员 *Pti4* 可结合含 GCC 和不含 GCC 顺式元件的防御相关基因的启动子, 来启动植株的防御反应 (Chakravarthy et al., 2003), 还有 *JERF1* (Zhang et al., 2004)、*SlERF3* (Pan et al., 2010)、*SlERF5* (Pan et al., 2012) 参与盐胁迫和干旱胁迫等非生物逆境应答。多年生果树中, 一些 EIN3/EIL 和 AP2/ERF 基因也被陆续鉴别为与逆境胁迫相关。矮化苹果 *Malus baccata* 中的 *DREB1* 的表达在低温、干旱、盐胁迫以及外源 ABA 条件下上调, 转该基因的拟南芥抗逆性增强 (Yang et al., 2011b)。柑橘 *CitERF* 受低温 (4 °C) 和盐胁迫 (250 mmol · L⁻¹ NaCl) 诱导 (Yang et al., 2011c)。4 个木瓜的 ERF 都响应低温 (7 °C) 以及高温 (35 °C) 的环境 (Li X et al., 2013)。作者研究发现猕猴桃果实贮藏低温 (0 °C)、高温 (35 °C)、高浓度 CO₂ (5%) 或是低湿 (约 10% RH) 的环境条件下, *AdERF3*、*AdERF4*、*AdERF11*、*AdERF12* 和 *AdERF14* 基因表达呈持续增强 (Yin et al., 2012b); *AdEIL* 基因在猕猴桃果实成熟衰老过程中呈组成型表达模式, 但其表达可受低温诱导 (Yin et al., 2010)。桃果实 0 °C 下, *PpCBF1*、*PpCBF5* 和 *PpCBF6* 表达量的积累, 提高了果实的耐冷性, 进而减轻了果实冷害症状 (Liang et al., 2013)。虽然这些非生物胁迫响应的 EIN3/EIL 和 AP2/ERF 基因的发现, 说明了它们可能参与了果实抗逆, 但目前主要关注上述基因与植株抗性的关系, 而较少直接研究其在果实抗逆中的功效。而多年生果树中, 主要进行基因表达探索, 较少涉及转录调控和功能验证研究。

在生物胁迫应答方面, 最新研究结果也表明 AP2/ERF 参与了番茄果实对生物胁迫的应答。过量表达 *SlERF1* 的转基因番茄果实对黑根霉 (*Rhizopus nigricans*) 具有较强的抗性, 进一步分析转基因果实发现 *SlERF1* 过量表达可增强 PR、PAL、CHI 等酶活性及其基因表达 (Pan et al., 2013)。同一研究小组早期还发现 *SlERF1* 基因可能还与果实衰老相关, Li 等 (2007) 研究发现反义 *LeERF1* 可延缓番茄果实衰老进程, 转基因果实相比野生型具有更长的货架寿命。多年生果实中未见 AP2/ERF 在生物胁迫方面的报道, 而在果实衰老方面有少量报道, 如一氧化氮 (NO) 处理可以延缓龙眼果实的衰老, 延长货架期, 同时抑制 *DIERF1* 和 *DIERF2* 的表达, 推测 *DIERF1* 和 *DIERF2* 可能参与果实的衰老 (Kuang et al., 2012)。

3 存在的问题与发展趋势

目前果实 EIN3/EIL 和 AP2/ERF 转录调控机制和功能解析研究主要集中于模式果实番茄中, 而多年生果树中主要开展相关基因分离和转录分析研究, 较为深入的转录调控机制研究仅在苹果、猕猴桃等少数果实中有报道, 且相关成员的功能验证鲜见报道。随着一些多年生果树的基因组测序的完成与信息公布, 将加速 EIN3/EIL 和 AP2/ERF 在不同果实中的分离与鉴别, 同时随着分子生物学手段和转基因 (特别是瞬时转化) 体系的完善, 将推动果实 EIN3/EIL 和 AP2/ERF 对于果实特异的品质性状转录调控机制研究及功能解析, 有助于更深入的解释乙烯参与果实品质调控的机制, 为果实品质生物学理论提供支撑。

References

- Abeles F B, Morgan P W, Saltveit Jr M E. 1992. Ethylene in plant biology. New York: Academic Press.
- Alexander L, Grierson D. 2002. Ethylene biosynthesis and action in tomato: A model for climacteric fruit ripening. *Journal of Experimental Botany*, 53 (377): 2039 – 2055.
- Boutillier K, Offringa R, Sharma V K, Kieft H, Ouellet T, Zhang L, Hattori J, Liu C M, van Lammeren A A, Miki B L, Custers J B, van Lookeren Campagne M M. 2002. Ectopic expression of BABY BOOM triggers a conversion from vegetative to embryonic growth. *The Plant Cell*, 14 (8): 1737 – 1749.
- Cai C, Chen K S, Xu W P, Zhang W S, Li X, Ferguson I. 2006b. Effect of 1-MCP on postharvest quality of loquat fruit. *Postharvest Biology and Technology*, 40 (2): 155 – 162.
- Cai C, Xu C J, Shan L L, Li X, Zhou C H, Zhang W S, Ferguson I, Chen K S. 2006a. Low temperature conditioning reduces postharvest chilling injury in loquat fruit. *Postharvest Biology and Technology*, 41 (3): 252 – 259.
- Canella D, Gilmour S J, Kuhn L A, Thomashow M F. 2010. DNA binding by the *Arabidopsis* CBF1 transcription factor requires the PKKP/RAGR_KETRHP signature sequence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Gene Regulatory Mechanisms*, 1799 (5): 454 – 462.
- Chakravarthy S, Tuori R P, D'Ascenzo M D, Fobert P R, Després C, Martin G B. 2003. The tomato transcription factor Pti4 regulates defense-related gene expression via GCC box and non-GCC box *cis* elements. *The Plant Cell*, 15 (12): 3033 – 3050.
- Chao Q, Rothenberg M, Solano R, Roman G, Terzaghi W, Ecker G R. 1997. Activation of the ethylene gas response pathway in *Arabidopsis* by the nuclear protein ETHYLENE-INSENSITIVE3 and related proteins. *Cell*, 89 (7): 1133 – 1144.
- Chapman N H, Bonnet J, Grivet L, Lynn J, Graham N, Smith R, Sun G, Walley P G, Poole M, Causse M, King G J, Baxter C, Seymour G B. 2012. High-resolution mapping of a fruit firmness-related quantitative trait locus in tomato reveals epistatic interactions associated with a complex combinatorial locus. *Plant Physiology*, 159 (4): 1644 – 1657.
- Chung M Y, Vrebalov J, Alba R, Lee J M, McQuinn R, Chung J D, Klein P, Giovannoni J. 2010. A tomato (*Solanum lycopersicum*) APETALA2/ERF gene, *SlAP2a*, is a negative regulator of fruit ripening. *The Plant Journal*, 64 (6): 936 – 947.
- Du D L, Hao R J, Cheng T R, Pan H T, Yang W R, Wang J, Zhang Q X. 2012. Genome-wide analysis of the AP2/ERF gene family in *Prunus mume*. *Plant Molecular Biology Reporter*, 31 (3): 741 – 750.
- Elliott R C, Betzner A S, Huttner E, Oakes M P, Tucker W Q, Gerentes D, Perez P, Smyth D R. 1996. AINTEGUMENTA, an APETALA2-like gene of *Arabidopsis* with pleiotropic roles in ovule development and floral organ growth. *The Plant Cell*, 8 (2): 155 – 168.
- Espley R V, Hellens R P, Putterill J, Stevenson D E, Kuttty-Amma S, Allan A C. 2007. Red colouration in apple fruit is due to the activity of the MYB transcription factor, MdMYB10. *The Plant Journal*, 49 (3): 414 – 427.
- Feng S Q, Wang Y L, Yang S, Xu Y T, Chen X S. 2010. Anthocyanin biosynthesis in pears is regulated by a R2R3-MYB transcription factor PyMYB10. *Planta*, 232 (1): 245 – 255.
- Fujimoto S Y, Ohta M, Usui A, Shinshi H, Ohme-Takagi M. 2000. *Arabidopsis* ethylene-responsive element binding factors act as transcriptional activators or repressors of GCC box-mediated gene expression. *The Plant Cell*, 12 (3): 393 – 404.
- Girardi C L, Rombaldi C V, Dal Cero J, Nobile P M, Laurens F, Bouzayen M, Quecini V. 2013. Genome-wide analysis of the AP2/ERF superfamily

- in apple and transcriptional evidence of ERF involvement in scab pathogenesis. *Scientia Horticulturae*, 151: 112 – 121.
- Hao D, Ohme-Takagi M, Sarai A. 1998. Unique mode of GCC box recognition by the DNA-binding domain of ethylene-responsive element-binding factor (ERF domain) in plant. *Journal of Biological Chemistry*, 273 (41): 26857 – 26861.
- Hiratsu K, Matsui K, Koyama T, Ohme-Takagi M. 2003. Dominant repression of target genes by chimeric repressors that include the EAR motif, a repression domain, in *Arabidopsis*. *Plant Journal*, 34: 733 – 739.
- Hu L, Liu S. 2011. Genome-wide identification and phylogenetic analysis of the ERF gene family in cucumbers. *Genetics and Molecular Biology*, 34 (4): 624 – 634.
- Hu Y X, Wang Y H, Liu X F, Li J Y. 2004. *Arabidopsis* RAV1 is down-regulated by brassinosteroid and may act as a negative regulator during plant development. *Cell Research*, 14 (1): 8 – 15.
- Huang S Z, Sawaki T, Takahashi A, Mizuno S, Takezawa K, Matsumura A, Yokotsuka M, Hirasawa Y, Sonoda M, Nakagawa H, Sato T. 2010. Melon EIN3-like transcription factors (CmEIL1 and CmEIL2) are positive regulators of an ethylene- and ripening-induced 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid oxidase gene (*CM-ACO1*). *Plant Science*, 178 (3): 251 – 257.
- Ikedo M, Ohme-Takagi M. 2009. A novel group of transcriptional repressors in *Arabidopsis*. *Plant and Cell Physiology*, 50: 970 – 975.
- Iwase A, Mitsuda N, Koyama T, Hiratsu K, Kojima M, Arai T, Inoue Y, Seki M, Sakakibara H, Sugimoto K, Ohme-Takagi M. 2011. The AP2/ERF transcription factor WIND1 controls cell dedifferentiation in *Arabidopsis*. *Current Biology*, 21 (6): 508 – 514.
- Jiang C, Iu B, Singh J. 1996. Requirement of a CCGAC *cis*-acting element for cold induction of the *BN115* gene from winter *Brassica napus*. *Plant Molecular Biology*, 30 (3): 679 – 684.
- Karlova R, Rosin F M, Busscher-Lange J, Parapunova V, Do P T, Fernie A R, Fraser P D, Baxter C, Angenent G C, de Maagd R. 2011. Transcriptome and metabolite profiling show that APETALA2a is a major regulator of tomato fruit ripening. *The Plant Cell*, 23 (3): 923 – 941.
- Kim M J, Ruzicka D, Shin R, Schachtman D P. 2012. The *Arabidopsis* AP2/ERF transcription factor RAP2.11 modulates plant response to low-potassium conditions. *Molecular Plant*, 5 (5): 1042 – 1057.
- Koes R, Verweij W, Quattrocchio F. 2005. Flavonoids: A colorful model for the regulation and evolution of biochemical pathways. *Trends in Plant Science*, 10 (5): 236 – 242.
- Kosugi S, Ohashi Y. 2000. Cloning and DNA-binding properties of a tobacco Ethylene-Insensitive 3 (EIN3) homolog. *Nucleic Acids Research*, 28 (4): 960 – 967.
- Kuang J F, Chen J Y, Luo M, Wu K Q, Sun W, Jiang Y M, Lu W J. 2012. Histone deacetylase HD2 interacts with ERF1 and is involved in longan fruit senescence. *Journal of Experimental Botany*, 63 (1): 441 – 454.
- Lee J M, Joung J G, McQuinn R, Chung M Y, Fei Z J, Tieman D, Klee H, Giovannoni J. 2012. Combined transcriptome, genetic diversity and metabolite profiling in tomato fruit reveals that the ethylene response factor *SlERF6* plays an important role in ripening and carotenoid accumulation. *The Plant Journal*, 70 (2): 191 – 204.
- Leng Ping, Li Bao, Zhang Wen, Jia Ke-gong. 2003. Study on de-astringent of Mopan persimmon by carbon dioxide. *Scientia Agricultura Sinica*, 36 (11): 1333 – 1336. (in Chinese)
- 冷平, 李宝, 张文, 贾克功. 2003. 磨盘柿的二氧化碳脱涩技术研究. *中国农业科学*, 36 (11): 1333 – 1336.
- Li M, Zhang Y M, Zhang Z Y, Ji X H, Zhang R, Liu D L, Gao L P, Zhang J, Wang B, Wu Y S, Wu S J, Chen X L, Feng S Q, Chen X S. 2013. Hypersensitive ethylene signaling and *ZmDPG1* expression lead to fruit softening and dehiscence. *PLoS ONE*, 8 (3): e58745.
- Li X, Xu C J, Korban S S, Chen K S. 2010. Regulatory mechanisms of textural changes in ripening fruits. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 29 (4): 222 – 243.
- Li X, Zhu X, Mao J, Zou Y, Fu D, Chen W, Lu W. 2013. Isolation and characterization of ethylene response factor family genes during development, ethylene regulation and stress treatments in papaya fruit. *Plant Physiology and Biochemistry*, 70: 81 – 92.
- Li Y C, Zhu B Z, Xu W T, Zhu H L, Chen A J, Xie Y H, Luo Y B. 2007. *LeERF1* positively modulated ethylene triple response on etiolated seedling, plant development and fruit ripening and softening in tomato. *Plant Cell Reports*, 26 (11): 1999 – 2008.
- Liang L, Zhang B, Yin X R, Xu C J, Sun C D, Chen K S. 2013. Differential expression of the *CBF* gene family during postharvest cold storage and subsequent shelf-life of peach fruit. *Plant Molecular Biology Reporter*, 31 (6): 1358 – 1367.
- Licausi F, Giorgi F M, Zenoni S, Ost F, Pezzotti M, Perata P. 2010. Genomic and transcriptomic analysis of the AP2/ERF superfamily in *Vitis*

- vinifera*. BMC Genomics, 11 (1): 719.
- Licausi F, Ohme-Takagi M, Perata P. 2013. APETALA2/Ethylene Responsive Factor (AP2/ERF) transcription factors: Mediators of stress responses and developmental programs. New Phytologist, 199 (3): 639 – 649.
- Liu Chao-peng, Zheng Zhong-ming, Liang Yin-na, Li Bao. 2008. Relationship between activity of alcohol dehydrogenase and soluble tannin in persimmon. Acta Horticulturae Sinica, 35 (5): 741 – 746. (in Chinese)
- 刘朝蓬, 郑仲明, 梁银娜, 李 宝. 2008. 柿树乙醇脱氢酶活性与可溶性单宁含量的关系. 园艺学报, 35 (5): 741 – 746.
- Liu D F, Chen X J, Liu J Q, Ye J C, Guo Z J. 2012. The rice ERF transcription factor OsERF922 negatively regulates resistance to *Magnaporthe oryzae* and salt tolerance. Journal of Experimental Botany, 63 (10): 3899-3911.
- Liu J, Li J, Wang H, Fu Z, Liu J, Yu Y. 2011. Identification and expression analysis of *ERF* transcription factor genes in petunia during flower senescence and in response to hormone treatments. Journal of Experimental Botany, 62 (2): 825 – 840.
- Liu L, White M J, MacRae T H. 1999. Transcription factors and their genes in higher plants. European Journal of Biochemistry, 262 (2): 247 – 257.
- Liu M, Diletto G, Pirrello J, Roustan J P, Li Z, Giuliano G, Regad F, Bouzayen M. 2014. The chimeric repressor version of an *Ethylene Response Factor* (*ERF*) family member, *Sl-ERFB3*, shows contrasting effects on tomato fruit ripening. New Phytologist, 203 (1): 206 – 218.
- Liu M, Pirrello J, Kesari R, Mila I, Roustan J P, Li Z, Latché A, Pech J C, Bouzayen M, Regad F. 2013. A dominant repressor version of the tomato *Sl-ERF. B3* gene confers ethylene hypersensitivity via feedback regulation of ethylene signaling and response components. The Plant Journal, 76 (3): 406 – 419.
- Mbéguié-A-Mbéguié D, Hubert O, Fils-Lycaon B, Chillet M, Baurens F C. 2008. EIN3 – like gene expression during fruit ripening of Cavendish banana (*Musa acuminata* cv. Grande Naine) . Physiologia Plantarum, 133 (2): 435 – 448.
- McMurchie E J, McGlasson W B, Eaks I L. 1972. Treatment of fruit with propylene gives information about the biogenesis of ethylene. Nature, 237: 235 – 236.
- Min T, Yin X R, Shi Y N, Luo Y C, Grierson D, Ferguson I B, Chen K S. 2012. Ethylene-responsive transcription factors interact with promoters of ADH and PDC involved in persimmon (*Diospyros kaki*) fruit de-astringency. Journal of Experimental Botany, 63 (18): 6393 – 6405.
- Min T, Fang F, Ge H, Shi Y N, Luo Z R, Yao Y C, Grierson D, Yin X R, Chen K S. 2014. Two novel anoxia-induced ethylene response factors that interact with promoters of deastringency-related genes from persimmon. PloS One, 9 (5): e97043.
- Mizuno S, Hirasawa Y, Sonoda M, Nakagawa H, Sato T. 2006. Isolation and characterization of three DREB/ERF-type transcription factors from melon (*Cucumis melo*). Plant Science, 170 (6): 1156 – 1163.
- Moose S P, Sisco P H. 1996. Glossy15, an APETALA2-like gene from maize that regulates leaf epidermal cell identity. Genes & development, 10 (23): 3018 – 3027.
- 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.
- Niu S S, Xu C J, Zhang W S, Zhang B, Li X, Lin-wang K, Ferguson I B, Allan A C, Chen K S. 2010. Coordinated regulation of anthocyanin biosynthesis in Chinese bayberry (*Myrica rubra*) fruit by a R2R3 MYB transcription factor. Planta, 231 (4): 887 – 899.
- Ohme-Takagi M, Shinshi H. 1995. Ethylene-inducible DNA binding proteins that interact with an ethylene-responsive element. The Plant Cell, 7 (2): 173 – 182.
- Ohta M, Matsui K, Hiratsu K, Shinshi H, Ohme-Takagi M. 2001. Repression domains of class II ERF transcriptional repressors share an essential motif for active repression. The Plant Cell, 13 (8): 1959 – 1968.
- Oñate-Sánchez L, Singh K B. 2002. Identification of *Arabidopsis* ethylene-responsive element binding factors with distinct induction kinetics after pathogen infection. Plant Physiology, 128 (4): 1313 – 1322.
- Pan I C, Li C W, Su R C, Cheng C P, Lin C S, Chan M T. 2010. Ectopic expression of an EAR motif deletion mutant of *SlERF3* enhances tolerance to salt stress and *Ralstonia solanacearum* in tomato. Planta, 232 (5): 1075 – 1086.
- Pan X Q, Fu D Q, Zhu B Z, Lu C W, Luo Y B. 2013. Overexpression of the ethylene response factor *SlERF1* gene enhances resistance of tomato fruit to *Rhizopus nigricans*. Postharvest Biology and Technology, 75: 28 – 36.
- Pan Y, Seymour G B, Lu C, Hu Z L, Chen X Q, Chen G P. 2012. An ethylene response factor (ERF5) promoting adaptation to drought and salt tolerance in tomato. Plant Cell Reports, 31 (2): 349 – 360.

- Pathak N, Asif M H, Dhawan P, Srivastava M K, Nath P. 2003. Expression and activities of ethylene biosynthesis enzymes during ripening of banana fruits and effect of 1-MCP treatment. *Plant Growth Regulation*, 40 (1): 11 – 19.
- Pirrello J, Prasad B C N, Zhang W S, Chen K S, Mila I, Zouine M, Latché A, Pech J C, Ohme-Takagi M, Regad F, Bouzayen M. 2012. Functional analysis and binding affinity of tomato ethylene response factors provide insight on the molecular bases of plant differential responses to ethylene. *BMC Plant Biology*, 12 (1): 190.
- Qi W W, Sun F, Wang Q J, Chen M L, Huang Y Q, Feng Y Q, Luo X J, Yang J S. 2011. Rice ethylene-response AP2/ERF factor *OsEATB* restricts internode elongation by down-regulating a gibberellin biosynthetic gene. *Plant Physiology*, 157 (1): 216 – 228.
- Quan R D, Hu S J, Zhang Z L, Zhang H W, Zhang Z J, Huang R F. 2010. Overexpression of an ERF transcription factor *TSRF1* improves rice drought tolerance. *Plant Biotechnology Journal*, 8 (4): 476 – 488.
- Riechmann J L, Meyerowitz E M. 1998. The AP2/EREBP family of plant transcription factors. *Biological Chemistry*, 379: 633 – 646.
- Ronen G, Cohen M, Zamir D, Hirschberg J. 1999. Regulation of carotenoid biosynthesis during tomato fruit development: Expression of the gene for lycopene epsilon – cyclase is down – regulated during ripening and is elevated in the mutant *Delta*. *The Plant Journal*, 17 (4): 341 – 351.
- Shan W, Kuang J F, Chen L, Xie H, Peng H H, Xiao Y Y, Li X P, Chen W X, He Q G, Chen J Y, Lu W J. 2012. Molecular characterization of banana NAC transcription factors and their interactions with ethylene signaling component EIL during fruit ripening. *Journal of Experimental Botany*, 63 (14): 5171 – 5187.
- Sharma M K, Kumar R, Solanke A U, Sharma R, Tyagi A K, Sharma A K. 2010. Identification, phylogeny, and transcript profiling of ERF family genes during development and abiotic stress treatments in tomato. *Molecular Genetics and Genomics*, 284 (6): 455 – 475.
- Sharoni A M, Nuruzzaman M, Satoh K, Shimizu T, Kondoh H, Sasaya T, Choi I R, Omura T, Kikuchi S. 2011. Gene structures, classification and expression models of the AP2/EREBP transcription factor family in rice. *Plant and Cell Physiology*, 52 (2): 344 – 360.
- Solano R, Stepanova A, Chao Q, Ecker J R. 1998. Nuclear events in ethylene signaling: A transcriptional cascade mediated by ETHYLENE-INSENSITIVE3 and ETHYLENE-RESPONSE-FACTOR1. *Genes & Development*, 12 (23): 3703 – 3714.
- Tacken E, Ireland H, Gunaseelan K, Karunairetnam S, Wang D, Schultz K, Bowen J, Atkinson R G, Johnston J W, Putterill J, Hellens R P, Schaffer R J. 2010. The role of ethylene and cold temperature in the regulation of the apple *POLYGALACTURONASE1* gene and fruit softening. *Plant Physiology*, 153 (1): 294 – 305.
- Tamura F, Tanabe K, Itai A, Hasegawa M. 1999. Characteristics of acetaldehyde accumulation and removal of astringency with ethanol and carbon dioxide treatments in ‘Saijo’ persimmon fruit. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 68 (6): 1178 – 1183.
- Tieman D M, Ciardi J A, Taylor M G, Klee H J. 2001. Members of the tomato LeEIL (EIN3-like) gene family are functionally redundant and regulate ethylene responses throughout plant development. *The Plant Journal*, 26 (1): 47 – 58.
- Tiwari S B, Belachew A, Ma S F, Young M, Ade J, Shen Y, Marion C M, Holtan H E, Bailey A, Stone J K, Edwards L, Wallace A D, Canales R D, Adam L, Ratcliffe O J, Repetti P P. 2012. The EDLL motif: A potent plant transcriptional activation domain from AP2/ERF transcription factors. *The Plant Journal*, 2012, 70 (5): 855 – 865.
- Vrebalov J, Ruezinsky D, Padmanabhan V, White R, Medrano D, Drake R, Schuch W, Giovannoni J. 2002. A MADS-box gene necessary for fruit ripening at the tomato *ripening-inhibitor* (*rin*) locus. *Science*, 296 (5566): 343 – 346.
- Wang P, Zhang B, Li X, Xu C J, Yin X R, Shan L L, Ferguson I, Chen K S. 2010. Ethylene signal transduction elements involved in chilling injury in non-climacteric loquat fruit. *Journal of Experimental Botany*, 61 (1): 179 – 190.
- Xiao Y Y, Chen J Y, Kuang J F, Shan W, Xie H, Jiang Y M, Lu W J. 2013. Banana ethylene response factors are involved in fruit ripening through their interactions with ethylene biosynthesis genes. *Journal of Experimental Botany*, 64 (8): 2499 – 2510.
- Xie X L, Shen S L, Yin X R, Xu Q, Sun C D, Grierson D, Ferguson I, Chen K S. 2014. Isolation, classification and transcription profiles of the AP2/ERF transcription factor superfamily in citrus. *Molecular Biology Reports*, 41(7): 4261 – 4271.
- Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. 1994. A novel cis-acting element in an *Arabidopsis* gene is involved in responsiveness to drought, low-temperature, or high-salt stress. *The Plant Cell*, 6 (2): 251 – 264.
- Yang C Y, Hsu F C, Li J P, Wang N N, Shih M C. 2011a. The AP2/ERF transcription factor AtERF73/HRE1 modulates ethylene responses during hypoxia in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 156 (1): 202 – 212.
- Yang S F, Hoffman N E. 1984. Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 35 (1): 155 – 189.

- Yang W, Liu X D, Chi X J, Wu C A, Li Y Z, Song L L, Liu X M, Wang Y F, Wang F W, Zhang C, Liu Y, Zong J M, Li H Y. 2011b. Dwarf apple MbDREB1 enhances plant tolerance to low temperature, drought, and salt stress via both ABA-dependent and ABA-independent pathways. *Planta*, 233 (2): 219 – 229.
- Yang X Y, Xie J X, Lu X P, Liu Y Z, Peng S A. 2011c. Isolation of a citrus ethylene-responsive element binding factor gene and its expression in response to abiotic stress, girdling and shading. *Scientia Horticulturae*, 127 (3): 275 – 281.
- Yin X R, Allan A C, Chen K S, Ferguson I B. 2010. Kiwifruit *EIL* and *ERF* genes involved in regulating fruit ripening. *Plant Physiology*, 153 (3): 1280 – 1292.
- Yin X R, Allan A C, Xu Q, Xu Q, Burdon J, Dejnopratt S, Chen K S, Ferguson I B. 2012b. Differential expression of kiwifruit *ERF* genes in response to postharvest abiotic stress. *Postharvest Biology and Technology*, 66: 1 – 7.
- Yin X R, Shi Y N, Min T, Luo Z R, Yao Y C, Xu Q, Ferguson I, Chen K S. 2012a. Expression of ethylene response genes during persimmon fruit astringency removal. *Planta*, 235 (5): 895 – 906.
- Yin Xue-ren, Zhang Bo, Li Xian, Chen Kun-song. 2009. Ethylene signal transduction during fruit ripening and senescence. *Acta Horticulturae Sinica*, 36 (1): 133 – 140. (in Chinese)
- 殷学仁, 张 波, 李 鲜, 陈昆松. 2009. 乙烯信号转导与果实成熟衰老的研究进展. *园艺学报*, 36 (1): 133 – 140.
- Yokotani N, Tamura S, Nakano R, Inaba A, Kubo Y. 2003. Characterization of a novel tomato EIN3-like gene (*LeEIL4*). *Journal of experimental botany*, 54 (393): 2775 – 2776.
- Zhang C H, Shangguan L F, Ma R J, Sun X, Tao R, Guo L, Korir N K, Yu M L. 2012a. Genome-wide analysis of the AP2/ERF superfamily in peach (*Prunus persica*). *Genetics and Molecular Research*, 11 (4): 4789 – 4809.
- Zhang G, Chen M, Chen X, Xu Z, Guan S, Li L C, Li A, Guo J, Mao L, Ma Y. 2008. Phylogeny, gene structures, and expression patterns of the ERF gene family in soybean (*Glycine max* L.). *Journal of Experimental Botany*, 59 (15): 4095 – 4107.
- Zhang H W, Huang Z J, Xie B Y, Chen Q, Tian X, Zhang X L, Zhang H B, Lu X Y, Huang D F, Huang R F. 2004. The ethylene-, jasmonate-, abscisic acid- and NaCl-responsive tomato transcription factor JERF1 modulates expression of GCC box-containing genes and salt tolerance in tobacco. *Planta*, 220 (2): 262 – 270.
- Zhang Z J, Huang R F. 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.
- Zhang Z J, Zhang H W, Quan R, Wang X C, Huang R F. 2009. Transcriptional regulation of the ethylene response factor LeERF2 in the expression of ethylene biosynthesis genes controls ethylene production in tomato and tobacco. *Plant Physiology*, 150 (1): 365 – 377.
- Zhang Z J, Wang J, Zhang R X, Huang R F. 2012b. The ethylene response factor AtERF98 enhances tolerance to salt through the transcriptional activation of ascorbic acid synthesis in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 71 (2): 273 – 287.
- Zhuang J, Cai B, Peng R H, Zhu B, Jin X F, Xue Y, Gao F, Fu X Y, Tian Y S, Zhao W, Qiao Y S, Zhang Z, Xiong A S, Yao Q H. 2008. Genome-wide analysis of the AP2/ERF gene family in *Populus trichocarpa*. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 371 (3): 468 – 474.
- Zuluaga D L, Gonzali S, Loreti E, Pucciariello C, Degl'Innocenti E, Guidi L, Alpi A, Perata P. 2008. *Arabidopsis thaliana* MYB75/PAP1 transcription factor induces anthocyanin production in transgenic tomato plants. *Functional Plant Biology*, 35 (7): 606 – 618.

征 订

欢迎订阅 2015 年《烟台果树》

《烟台果树》是烟台市农业科学研究院主办的果树专业性季刊。立足北方水果的主产区山东省烟台市, 面向全国。经过 35 年的发展, 《烟台果树》已成为中国广大果树业者新观点、新品种、新技术的交流平台, 也是苗木、农药、肥料及各种生产机具等信息发布的平台。期刊发行量大、覆盖面广。每期定价 4 元, 全年仅需 16 元。每季度首月 15 日发行。若挂号, 全年 28 元。全国各地邮局均可订阅, 邮发代号为 24-107; 也可随时直接汇款至编辑部订阅。汇款地址: 山东省烟台市芝罘区环山路 145 号, 邮编: 264008, 单位名称: 《烟台果树》编辑部。电话: 0535-6236524; 6615052 (传真)。E-mail: ytgsbjb@163.com; ytgsbg@163.com。本刊网址: www.fruitworld.com.cn 或水果世界网。