

# ERF 转录因子及在大豆中的研究进展

张淑珍, 华彩峰, 董利东, 徐鹏飞, 张成胜

(东北农业大学 大豆研究所/大豆生物学教育部重点实验室, 黑龙江 哈尔滨 150030)

**摘要:**植物体内存在一个复杂的抗逆应答系统去适应环境的改变。ERF 转录因子家族在植物应答一些生物胁迫和非生物胁迫中扮演着重要的角色。ERF 转录因子主要通过它的 AP2/ERF 结合域结合顺式作用元件 GCC-box 或 DRE/CRT 来调节抗性基因的表达。文中介绍了植物中的 ERF 转录因子的分子特征和生物学功能。此外,也综合分析了 ERF 转录因子在基因互作,信号转导途径,抗逆应答反应中的重要作用,并对大豆中 ERF 转录因子的研究进展进行了综述,为大豆的抗逆工程提供理论依据。

**关键词:**ERF 转录因子;大豆;抗逆

**中图分类号:**S565. 1      **文献标识码:**A      **DOI:**10. 11861/j. issn. 1000-9841. 2015. 03. 0512

## ERF Transcription Factors and Their Research Advancement in Soybean

ZHANG Shu-zhen, HUA Cai-feng, DONG Li-dong, XU Peng-fei, ZHANG Cheng-sheng

(Soybean Research Institute, Northeast Agricultural University/Key Laboratory of Soybean Biology of Chinese Education Ministry, Harbin, 150030, China)

**Abstract:** Plants have acquired sophisticated stress response systems to adapt to changing environments. Members of the ERF transcription factor family play important roles in response to biotic and abiotic stresses. ERF transcription factors family regulate the expression of defense genes of the adverse environmental stress by recognized GCC-box or DRE/CRT cis-element. In this review, we discuss the molecular characteristics and biological functions of ERF transcription factors in a variety of plant species. Moreover, the function of ERF transcription factors in gene interaction, pathway regulation, and defense response under stress environments is also elucidated. Finally, the research progress of ERFs in soybean tolerance to stresses is comprehensively analyzed, which could provide new opportunities for soyben tolerance engineering.

**Keywords:** ERF transcription factors; Soybean; Stress tolerance

生物胁迫(病原菌)和非生物胁迫(高盐、干旱、低温、高温)经常会影响植物的生长和发育,然而转录因子在植物抵御这些逆境的过程中扮演着重要的角色,它们通过调控一些目的基因的表达来提高植物对生物胁迫和非生物胁迫的应答<sup>[1]</sup>。AP2/ERF 转录因子是植物特有的最大的转录因子之一<sup>[2-4]</sup>,它在植物的生长、发育,以及应答各种生物和非生物胁迫中都扮演着重要的角色<sup>[5-9]</sup>。ERF 转录因子是 AP2/ERF 转录因子的一个亚家族,最初由 Ohme-Takagi 和 Shinshi 在 1995 年从烟草中分离得到<sup>[10]</sup>。典型的 ERF 转录因子主要由三个功能区域组成,分别为 DNA 结合域、转录调控结构域和核定位信号区。ERF 转录因子包含有一个高度保守的 AP2/ERF 结合域。对 AP2/ERF 结合域的三维立体结构分析表明,其 N 端部分含有 3 个反向平行的  $\beta$ -折叠碱性亲水区,对识别各类顺式作用元件起着关键的作用。该结合域的 C 端通常含有一个两性的  $\alpha$ -螺旋,可能参与同其它转录因子或 DNA 间的相互作用,提高基因表达调控的效率和灵活性。此外,每个 AP2/ERF 结合域内都含有两个保守元件:YRG

元件和 RAYD 元件。转录调控结构域分为转录激活域和转录抑制域,它们决定了转录因子调控功能的差异<sup>[11]</sup>。2002 年 Sakuma 等<sup>[12]</sup>将拟南芥的 145 个 AP2/ERF 转录因子划分为 5 个亚家族,即 ERF 亚家族、RAV 亚家族、DREB 亚家族、AP2 亚家族和其他。ERF 和 DREB 转录因子通常含有 1 个 AP2/ERF 结合域,它们主要在应答植物的生物与非生物胁迫中起到非常重要的作用。主要通过它们的 AP2/ERF 结合域的第 14 位和第 19 位氨基酸不同,来区分 ERF 和 DREB 转录因子。根据 AP2/ERF 结合域的特征将 ERF 类转录因子分为 6 个亚家族分别为 B1 ~ B6。

### 1 ERF 转录因子在植物抗逆功能上的研究

ERF 转录因子在多种植物中都被克隆并进行了功能分析,例如拟南芥<sup>[13]</sup>、烟草<sup>[14]</sup>、番茄<sup>[15]</sup>、水稻<sup>[16]</sup>、小麦<sup>[17]</sup>。ERF 转录因子作为反式作用元件,主要通过它的 AP2/ERF 结合域结合顺式作用元件 GCC-box 或 DRE/CRT 来调节目的基因的表达<sup>[18-19]</sup>,从而参与植物的生物胁迫和非生物胁迫

的应答反应。GCC-box(核心序列 GCCGCC)主要存在一些抗病相关基因的启动子区,如乙烯诱导的病程相关蛋白(PR 蛋白)<sup>[10]</sup>。DRE 元件(核心序列 TACCGACAT)和 CRT 元件(核心序列 TGGC-CGAC)<sup>[20]</sup>由于有一个共同的核心序列 CCGAC,因此把它们统称为 DRE/CRT 顺式元件。DRE/CRT 顺式元件主要存在一些干旱、高盐和冷诱导的相关基因的启动子区<sup>[21]</sup>。ERF 转录因子在转录活性方面分为两种,分别为转录激活子和转录抑制子。ERF 转录因子作为转录激活子的研究报道较多,主要表现为增加了转基因植物对干旱、高盐和病原菌的抗性。Xu 等<sup>[22]</sup>研究表明,*TaERF1* 作为一个转录激活因子,在体外可以结合 GCC-box 和 DRE/CRT 元件,同时他也证明了 *TaERF1* 可以激活一些启动子区含有 GCC-box 的烟草 PR 蛋白。过表达的 *TaERF1* 可以提高转基因拟南芥对干旱、高盐和低温的抗性,同时将 *TaERF1* 在烟草中过表达提高了转基因烟草对细菌 *P. syringae* pv. *tabacci* 的抗性。2012 年 Son 等<sup>[23]</sup>研究表明,*AtERF5* 在烟草中过表达可以提高转基因烟草对真菌病原菌 *Alternaria brassicicola* 和细菌病原菌 *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 的抗性。*NtERF5* 在烟草中过表达也增强了转基因烟草对烟草花叶病毒病(TMV)的抗性<sup>[24]</sup>。与转录激活子相反,一些 B-1 亚家族的 ERF 转录因子的 C 末端含有一个 EAR 转录抑制元件,所以这类 ERF 转录因子通常作为转录抑制子,不仅可以抑制一些目的基因的表达同时也可以抑制一些转录因子的活性<sup>[25-26]</sup>。Song 等<sup>[27]</sup>研究表明,*AtERF7* 作为一个转录抑制因子,负调节拟南芥的 ABA 信号转导途径,*AtERF7* 在拟南芥中过表达降低了转基因拟南芥对 ABA 的敏感性,使拟南芥细胞更容易失水。然而,McGrath 等<sup>[28]</sup>证明了 *AtERF4* 作为一个转录抑制因子,抑制了茉莉酸信号途径中抗病相关基因 *AtPDF1.2* 的表达,说明 *AtERF4* 在拟南芥的茉莉酸信号途径中起到负调节的作用。但是 *AtERF4* 却提高了转基因拟南芥对病原菌 *F. oxysporum* 的抗性<sup>[26]</sup>。与此相同的,2012 年 Dong 等<sup>[29]</sup>证明了 *TaERF4* 转录因子可以提高转基因拟南芥对高盐和干旱的抗性。所以,对于这些 ERF 转录抑制因子是如何提高植物的抗性的原理不是非常的清楚。2013 年 Ogata 等<sup>[30]</sup>证明了来自于拟南芥、烟草和水稻中的包含有 EAR 的 ERF 转录因子能提转基因高烟草的 HR 反应能力,从而提高它们对烟草花叶病毒病的抗性。EAR 元件在这种转录抑制因子中起到关键的作用。所以,研究这种 ERF 转录抑制因子的机理,以及弄清楚它们是如何应答

植物逆境,对以后的抗逆育种非常重要。

## 2 ERF 转录因子在植物信号转导途径中的作用

ET、JA 和 SA 在植物防卫信号传递途径中起着非常重要的作用<sup>[31-34]</sup>,然而 ERF 转录因子在这 3 个植物防卫信号转导途径中扮演着重要的角色。ET 除了调节萌发,花和叶的衰老,果实成熟等。同时 ET 也可以调控植物对病害、低温、干旱、盐碱、伤害等生物及非生物胁迫的应答反应。2004 年 Guo 等<sup>[35]</sup>提出了一个乙烯信号转导模式图。研究表明,*AtERF1* 在 ET 信号转导途径被转录因子 *AtEIN3* 所调控<sup>[36]</sup>,而 *AtERF1* 又通过结合抗病响应基因 *AtPDF1.2* 启动子区的 GCC-box 从而调节 *AtPDF1.2* 的表达<sup>[10]</sup>。然而,Turner 等<sup>[37]</sup>研究表明,*AtPDF1.2* 也参与 JA 信号转导途径。所以 *AtPDF1.2* 被认为是 JA 和 ET 信号途径中共同的响应基因。在植物受到病原菌入侵时,JA 和 ET 常协同作用,激活一系列防御反应基因的表达。例如,ERF 转录因子 *AtORA59* 也能够激活 JA 和 ET 信号途径中共同的响应基因<sup>[38]</sup>。最近研究表明大多数植物中的 ERF 转录因子在转基因拟南芥中过表达也能够激活 *AtPDF1.2* 的表达。SA 在植物防卫反应中起到非常重要的作用,研究表明 SA 可以促进病原菌侵染部位发生 HR 反应,从而参与调节植物的抗病应答反应<sup>[39-40]</sup>。通常认为 SA 信号转导途径和依赖于 ET/JA 的信号转导途径在植物的防卫反应中起到相互拮抗的作用<sup>[41]</sup>。然而 Gu 等<sup>[42]</sup>研究表明,过量表达 *Pti4* 在转基因拟南芥中既能激活 JA 和 ET 调控基因的表达,又能够激活 SA 调控基因的表达,说明 *Pti4* 也可能是 SA 和 ET 信号转导途径交叉处的重要组分。小麦 *TaERF3* 在白粉病菌侵染早期通过 SA 信号途径激活防御基因表达,而在镰刀菌和纹枯病菌侵染晚期通过 ET/JA 信号途径激活防御基因表达<sup>[43]</sup>。所以在植物应答不同的防卫反应时 SA 和 ET/JA 可能存在着相互协同的作用。

ERF 转录因子在植物应答非生物胁迫(干旱和高盐)中起到非常重要的作用。大量研究结果表明植物的 ERF 转录因子可以参与 ABA 信号转导途径,从而调节植物抗旱和耐高盐基因的表达。植物防卫反应信号转导途径和非生物胁迫应答信号转导途径之间并不是完全独立和分开的,而是彼此间存在一定的相互关系<sup>[44]</sup>。例如 *AtERF7* 在 ABA 信号转导途径中起负调控作用,同时又可以被 JA、ET 所诱导表达<sup>[27]</sup>。拟南芥 *AtERF1-5* 不仅受 ET 诱导,并且还受多种非生物胁迫的诱导,如伤害、低温、高

盐和干旱<sup>[25]</sup>。高盐、伤害、SA、ET 和 MeJA 能迅速诱导烟草 *Tsi1* 基因的表达,而干旱和 ABA 处理对其表达则没有什么影响。将 *Tsi1* 在烟草中超表达既能诱导 PR 基因的表达,提高转基因烟草的抗病性,又能够提高对高盐的耐受能力<sup>[45]</sup>。

综上表明 ERF 转录因子在植物应答一些生物胁迫和非生物胁迫中扮演者重要的角色,同时 ERF 转录因子也参与多个信号传导途径。在植物应答不同的防卫反应时,ERF 转录因子可能只参与某一个单独的信号转导途径,也能同时参与多个信号转导途径。但 ERF 转录因子是如何协调不同应答信号转导途径的机理仍然不是很清楚,需要进一步的研究。

3 ERF 转录因子的转录后调节

在植物的生长发育过程中 ERF 转录因子的积累和转录活性的调节主要表现在蛋白水平。Nakano 等<sup>[2]</sup>在拟南芥和水稻的 ERF 转录因子中鉴定出了一些拟定的磷酸化位点。Popescu 等<sup>[46]</sup>研究表明,在拟南芥中有 15 个 ERF 转录因子已经被证明了作为磷酸蛋白激酶( MPKs )的底物。例如, *AtERF104* 一个在拟南芥中正调节病原菌的抗病应答反应的 ERF 转录因子,当它与 *AtMPK6* 发生互作后增加了 *AtERF104* 蛋白的稳定性<sup>[47]</sup>。最新研究表明, *AtERF6* 被 *AtMPK3/MPK6* 磷酸化后,增加了过表达的 *AtERF6* 的拟南芥对真菌病原菌 *Botrytis cinerea* 的

抗性,同时也提高了 *AtERF6* 蛋白体外的稳定性<sup>[48]</sup>。在番茄、水稻中也有相关的报道表明,ERF 转录因子被磷酸化后,它们转录活性被提高了<sup>[49-50]</sup>。其它的转录后修饰如乙酰基化,亚硝基化,谷胱甘肽化和类泛素化也有可能调节 ERF 转录因子的积累和活性。然而,目前为止用于鉴定这些蛋白修饰作用的技术还不是很成熟,很难了解这些修饰在蛋白调节中的作用。

4 ERF 转录因子与其它蛋白的互作研究

ERF 转录因子除了与酶发生短暂的互作参与调节转录后修饰外,还可以与其它的转录调节蛋白形成稳定的复合体。一些 ERF 转录因子需要直接或者间接地同其它蛋白或者转录因子发生互作,从而调节目的基因的表达(表 1)。例如: *AtERF3*, *AtSAP18* 和 *AtHDA19* 能够形成一个复合体<sup>[51]</sup>。在这个复合体内, *AtSAP18* 起到一个桥梁作用连接着组蛋白去乙酰基酶 *AtHDA19* 和 ERF 转录因子 *AtERF3* 的 EAR 元件,而且这个复合体作为一个直接抑制体,通过组蛋白的乙酰基化直接抑制乙烯应答基因的转录活性<sup>[52]</sup>。相同的,在拟南芥中发现转录复合体 TPL 和 TPR 能够与 ERF 转录因子的 EAR 和 BRD 发生互作<sup>[53]</sup>。最近研究表明,烟草的 ERF 转录因子 *NtORC1* 能够与 *NtHHLH* 转录因子共同调节烟草尼古丁的合成<sup>[54]</sup>。由此可见,ERF 转录因子在调控植物胁迫响应中发挥的作用极其复杂。

表 1 ERF 转录因子与其它蛋白的互作研究

Table 1 Interaction ERF transcription factors with other proteins

ERF 转录因子	互作蛋白 Interacting protein	基因来源 Gene origin	作者 Authors
EREBP2/EREBP3	NLP	烟草 Tobacco	Xu et al <sup>[55]</sup>
Pti4	Pto( 丝氨酸色氨酸蛋白激酶)	番茄 Tomato	Gu et al <sup>[49]</sup>
OsEREBP1	BWMK1 ( 磷酸蛋白激酶)	水稻 Rice	Cheong et al <sup>[50]</sup>
OsEBP-89	OsBP-5 ( MYC 类转录因子)	水稻 Rice	Zhu et al <sup>[56]</sup>
NtERF3	NtUBC2( 泛素连接酶)	烟草 Tobacco	Koyama et al <sup>[57]</sup>
Tsi1	Tsip1( 锌脂蛋白)	烟草 Tobacco	Park et al <sup>[45]</sup>
AtERF7	PKS3( 丝氨酸色氨酸蛋白激酶)	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	Song et al <sup>[27]</sup>
AtERF3	AtSAP18	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	Song et al <sup>[58]</sup>
TaERF1	TaMAPK1( 磷酸蛋白激酶)	小麦 Wheat	Xu et al <sup>[22]</sup>
ORC1	bHLH 转录因子	烟草 Tobacco	De Boer et al <sup>[54]</sup>

5 大豆中 ERF 转录因子研究及展望

大豆是世界范围内重要的粮食和油料作物,然而大豆中 ERF 转录因子的研究相对较少,到目前为止仅有 6 个 ERF 转录因子的功能被分析。2002 年从大豆中克隆了第一个 ERF 转录因子 *GmEREBP1*, 并证明了 *GmEREBP1* 可以与 GCC-box 体外特异结

合。对 *GmEREBP1* 的功能进行初步分析表明, *GmEREBP1* 在大豆与大豆胞囊线虫的互作中发挥重要作用<sup>[59]</sup>。2007 年 Mazarei 等对 *GmEREBP1* 的功能作了更深一步的研究,结果表明 *GmEREBP1* 为转录激活子,将其在大豆中超表达可以激活 PR1、PR2 和 PR3 的表达并且提高转基因大豆对胞囊线虫的抗性<sup>[60]</sup>。2008 年 Zhang 等<sup>[3]</sup>对大豆中 ERF 转

录因子亚家族的基因作了较为全面的电子克隆及生物信息学分析,结果表明,大豆中有 98 个包含有完整 AP2/ERF 结合域的非重复序列。随后,Zhang 等<sup>[61-62]</sup>对两个 ERF 转录因子 *GmERF3* 和 *GmERF4* 进行了克隆和功能研究。研究表明,*GmERF3* 在大豆中可以被非生物胁迫(高盐、干旱),植物激素(ABA、SA、JA、ET)和生物胁迫(TMV)所诱导,同时他也证明了转 *GmERF3* 基因的烟草可以提高对高盐和干旱的抗性,还可提高转基因烟草对青枯病、赤星病和 TMV 的抗性<sup>[61]</sup>。而 *GmERF4* 的 C 末端包含一个 EAR 转录抑制元件,研究表明 *GmERF4* 作为一个转录抑制子,可被植物激素(ET、JA、SA),非生物胁迫(低温、高盐、干旱)和生物胁迫(TMV)所诱导,将其在烟草中过量表达可提高转基因烟草对高盐和干旱的抗性<sup>[62]</sup>。2013 年 Zhai 等从大豆(吉林 32)中克隆了 2 个新的 ERF 转录因子 *GmERF6* 和 *GmERF7*,并对这 2 个基因做了功能研究。结果表明,*GmERF6* 和 *GmERF7* 均可被高盐、干旱、ABA、SA、JA、ET 所诱导,同时 *GmERF6* 和 *GmERF7* 都能提高转基因烟草对高盐和干旱的抗性<sup>[63-64]</sup>。随后,本课题组研究表明,*GmERF5* 作为一个转录抑制子,能够被 ET、SA、MeJA 以及大豆疫霉根腐病菌所诱导,将其在大豆和烟草中过表达,发现转基因大豆和烟草分别能够提高对大豆疫霉根腐病菌和烟草疫菌的抗性。同时我们也证明了 *GmERF5* 能够与 GmbHLH 和 GmEIF 在酵母体内和植物活体细胞内发生互作,说明它们可能形成复合体共同调节着大豆对病原菌的抗病网络<sup>[65]</sup>。

ERF 转录因子在植物抵御逆境胁迫上起到非常重要的作用,同时在大豆中也证明了 ERF 转录因子在应答干旱、高盐以及病原菌胁迫上扮演的重要的角色。但目前对于 ERF 转录因子的研究,仅仅是对单个基因的克隆以及简单的功能研究。深入研究大豆是如何通过 ERF 转录因子调控下游基因的表达,从而提高大豆应答各种逆境胁迫,找到 ERF 转录因子的互作蛋白,以及更加深入地解析 ERF 转录的抗逆网络,将为大豆的抗逆育种提供更加充实的理论依据。

参考文献

[1] Xu Z S, Chen M, Li L C, et al. Functions and application of the AP2/ERF transcription factor family in crop improvement[J]. Journal of Integrative Plant Biology,2011, 53:570-585.

[2] 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: 411-432.

[3] Zhang G Y, Chen M, Chen X P, et al. Phylogeny, gene struc-

tures and expression patterns of the ERF gene family in soybean (*Glycine max* L.) [J]. Journal of Experimental Botany, 2008, 59(15): 4095-4107.

[4] Zhuang J, Chen J M, Yao Q H, et al. Discovery and expression profile analysis of AP2/ERF family genes from *Triticum aestivum* [J]. Molecular Biology Reports, 2011,38: 745-753.

[5] Chuck G, Meeley R B, Hake S. The control of maize spikelet meristem fate by the *APETALA2-like* gene indeterminate spikelet1 [J]. Genes Development,1998,12: 1145-1154.

[6] Okamura J K, Caster B, Villarreal R, et al. The AP2 domain of APETALA2 defines a large new family of DNA binding proteins in Arabidopsis [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences,USA,1997, 94:7076-7081.

[7] Sears M T, Zhang H B, Rushton P J, et al. NtERF32: a non-NIC2 locus AP2/ERF transcription factor required in jasmonate-inducible nicotine biosynthesis in tobacco [J]. Plant Molecular Biology, 2014, 84: 49-66.

[8] Upadhyay R K, Soni D H, Singh R, et al. SIERF36, an EAR-motif-containing ERF gene from tomato, alters stomatal density and modulates photosynthesis and growth [J]. Journal of Experimental Botany, 2013, 64: 3237-3247.

[9] van der Fits L, Memelink J. ORCA3, a jasmonate-responsive transcriptional regulator of plant primary and secondary metabolism [J]. Science, 2000,14: 295-297.

[10] Ohme-takagi M, Shinshi H. Ethylene inducible DNA binding proteins that interact with an ethylene-responsive element [J]. Plant Cell, 1995, 7(2): 173-182.

[11] Jack K, Okamura O, Aster B, et al. The AP2 domain of APETALA2 defines a large new family of DNA binding protein in Arabidopsis [J]. PANS, 1997, 94(13): 7076-7081.

[12] Sakuma Y, Liu Q, Dubouzet J G, et al. DNA-binding specificity of the ERF/AP2 domain of Arabidopsis DREBs, transcription factors involve dehydration-and cold-inducible gene expression [J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2002, 290: 998-1009.

[13] LiZ F, Zhang L X, Yu Y W, et al. The ethylene response factor *AtERF11* that istranscriptionally modulated by the bZIP transcription factor HY5 is a crucial repressor for ethylene biosynthesis in Arabidopsis [J]. Plant Journal, 2011, 68: 88-99.

[14] Son G H, Wan J, Kim H J, et al. Ethylene-responsive element-binding factor 5, *ERF5*, is involved in chitin-induced innate immunity response [J]. Molecular Plant Microbe Interaction, 2012, 25: 48-60.

[15] Pan Y, Seymour G B, Lu C G, et al. An ethylene response factor (*ERF5*) promoting adaptation to drought and salt tolerance in tomato [J]. Plant Cell Reporter, 2012, 31: 349-360.

[16] Zhang H W, Zhang J F, Quan R D, et al. EAR motif mutation of rice *OsERF3* alters the regulation of ethylene biosynthesis and drought tolerance [J]. Planta, 2013, 237:1443-1451.

[17] Rong W, Qi L, Wang A Y, et al. The ERF transcription factor TaERF3 promotes tolerance to salt and drought stresses in wheat [J]. Plant Biotechnology Journal, 2014, 12: 468-479.

[18] Lee J H, Hong J P, Oh S K, et al. The ethylene-responsive factor like protein1 (*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 [J]. *Plant Molecular Biology*, 2004, 55:61-81.
- [19] Xu Z S, Xia L Q, Chen M, et al. Isolation and molecular characterization of the *Triticum aestivum* L. ethylene-responsive factor 1 (*TaERF1*) that increases multiple stress tolerance [J]. *Plant Molecular Biology*, 2007, 65: 719-732.
- [20] Kizis D, Lumberras V, Pages M. Role of AP2/EREBP transcription factors in gene regulation during abiotic stress [J]. *FEBS Letters*, 2001, 498 (2-3): 187-189.
- [21] Stockinger E J, Gilmour S J, Thomashow M F. *Arabidopsis thaliana* CBF1 encodes 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]. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 1997, 94: 1035-1040.
- [22] Xu Z S, Xia L Q, Chen M, et al. Isolation and molecular characterization of the *Triticum aestivum* L. ethylene-responsive factor 1 (*TaERF1*) that increases multiple stress tolerance [J]. *Plant Molecular Biology*, 2007, 65: 719-732.
- [23] Son G H, Wan J, Kim H J, et al. Ethylene-responsive element-binding factor 5, *ERF5*, is involved in chitin-induced innate immunity response [J]. *Molecular Plant Microbe Interaction*, 2012, 25:48-60.
- [24] Fischer U, Droge-Lase W. Overexpression of *NtERF5*, a new member of the tobacco ethylene response transcription factor family enhances resistance to tobacco mosaic virus [J]. *Molecular Plant Microbe Interaction*, 2004, 17: 1162-1171.
- [25] 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.
- [26] Yang Z, Tian L, Latoszek-Green M, et al. *Arabidopsis* *ERF4* is a transcriptional repressor capable of modulating ethylene and abscisic acid responses [J]. *Plant Molecular Biology*, 2005, 58: 585-596.
- [27] Song C P, Agarwal M, Ohta M, et al. Role of an *Arabidopsis* AP2/EREBP-type transcriptional repressor in abscisic acid and drought stress responses [J]. *Plant Cell*, 2005, 17: 2384-2396.
- [28] 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.
- [29] Dong W, Ai X H, Xu F, et al. Isolation and characterization of a bread wheat salinity responsive ERF transcription factor [J]. *Gene*, 2012, 511: 38-45.
- [30] Ogata T, Kida Y, Tochigi M, et al. Analysis of the cell death-inducing ability of the ethylene response factors in group VIII of the AP2/ERF family [J]. *Plant Science*, 2013, 209: 12-23.
- [31] Pieterse C M J, Leon-Reyes A, van der Ent S, et al. Networking by small-molecule hormones in plant immunity [J]. *Nature Chemistry Biology*, 2009, 5: 308-316.
- [32] Pieterse C M J, van der Does D, Zamioudis C, et al. Hormonal modulation of plant immunity [J]. *Annual Review of Cell And Developmental Biology*, 2012, 28: 489-521.
- [33] Robert-Seilaniantz A, Grant M, Jones J D. Hormone crosstalk in plant disease and defense; more than just jasmonate-salicylate antagonism [J]. *Annual Review Of Phytopathology*, 2011, 49: 317-343.
- [34] Sugano S, Sugimoto T, Takatsuji H, et al. Induction of resistance to *Phytophthora sojae* in soybean (*Glycine max*) by salicylic acid and ethylene [J]. *Plant Pathology*, 2013, 62: 1048-1056.
- [35] Guo H W, Ecker J R. The ethylene signaling pathway: new insights [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004, 7: 40-49.
- [36] Solano R, Stepanova A, Chao Q, et al. Nuclear events in ethylene signaling: a transcriptional cascade mediated by ETHYLENE-INSENSITIVE3 and ETHYLENE-RESPONSE-FACTOR1 [J]. *Genes Development*, 1998, 12: 3703-3714.
- [37] Turner J G, Ellis C, Devoto A. The jasmonate signal pathway [J]. *Plant Cell*, 2002, 14: 153-164.
- [38] Zarei A, Korves A P, Younessi P, et al. Two GCC boxes and AP2/ERF-domain transcription factor ORA59 in jasmonate/ethylene-mediated activation of the PDF1.2 promoter in *Arabidopsis* [J]. *Plant Molecular Biology*, 2011, 75 (4-5): 321-331.
- [39] Achuo A E, Andenaert K, Meziane H, et al. The SA-dependent defense pathway is active against different pathogens in tomato and tobacco [J]. *Meded Rijksuniv Gent Fak Landbouwkd Toegep Biol Wet*, 2002, 67 (2): 149-157.
- [40] Wees S C, Swart E A, Pelt J A, et al. Enhancement of induced disease resistance by simultaneous activation of salicylate- and jasmonate-dependent defense pathways in *Arabidopsis thaliana* [J]. *PNAS*, 2000, 97 (15): 8711-8716.
- [41] Feys B J, Parker J E. Interplay of signaling pathways in plant disease resistance [J]. *Trends in Genetics*, 2000, 16 (10): 449-455.
- [42] Gu Y Q, Wilsermuth M C, Chakravarthy S, et al. Tomato transcription factors Pti4, Pti5, and Pti6 activate defense responses when expressed in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2002, 14 (4): 817-813.
- [43] Zang Z Y, Yao W L, Dong N, et al. A novel ERF transcription activator in wheat and its induction kinetics after pathogen and hormone treatments [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58 (11): 2993-3003.
- [44] Xiong L Z, Yang Y N. Disease resistance and abiotic stress tolerance in rice are inversely modulated by an abscisic acid-inducible mitogen activated protein kinase [J]. *Plant Cell*, 2003, 15 (3): 745-59.
- [45] Park J M, Park C J, Lee S B, et al. Overexpression of the tobacco Tsi1 gene encoding an EREBP/AP2-type transcription factor enhances resistance against pathogen attack and osmotic stressing tobacco [J]. *Plant Cell*, 2001, 13 (5): 1035-1046.
- [46] Popescu S C, Popescu G V, Bachan S, et al. MAPK target networks in *Arabidopsis thaliana* revealed using functional protein microarrays [J]. *Genes & Development*, 2009, 23: 80-92.
- [47] Bethke G, Unthan T, Uhrig J F, et al. Flg22 regulates the release of an ethylene response factor substrate from MAP kinase 6 in *Arabidopsis thaliana* via ethylene signaling [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 2009, 106: 8067-8072.

- [48] Meng X Z, Xu J, He Y X, et al. Phosphorylation of an ERF transcription factor by *Arabidopsis* *MPK3/MPK6* regulates plant defense gene induction and fungal resistance [J]. *Plant Cell*, 2013, 25: 1126-1142.
- [49] 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.
- [50] Cheong Y H, Moon B C, Kim J K, et al. BWMK1, a rice mitogen-activated protein kinase, locate in the nucleus and mediates pathogenesis-related gene expression by activation of a transcription factor [J]. *Plant Physiology*, 2003, 132:1961-1972.
- [51] Kagale S, Links M G, Rozwadowski K. Genome-wide analysis of ethylene-responsive element binding factor-associated amphiphilic repression motif-containing transcriptional regulators in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2010, 152: 1109-1134.
- [52] Song C P, Galbraith D W. AtSAP18, an orthologue of human SAP18, is involved in the regulation of salt stress and mediates transcriptional repression in *Arabidopsis* [J]. *Plant Molecular Biology*, 2006, 60: 241-257.
- [53] Causier B, Ashworth M, Guo W, et al. The TOPLESS Interactome: a framework for gene repression in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2012, 158: 423-438.
- [54] de Boer K, Tilleman S, Pauwels L, et al. APETALA2/ETHYLENE RESPONSE FACTOR and basic helix-loop-helix tobacco transcription factors cooperatively mediate jasmonate-elicited nicotine biosynthesis [J]. *Plant Journal*, 2011, 66:1053-1065.
- [55] Xu P, Narasimhan M L, Samson T, et al. A nitrilase-like protein interacts with GCC Box DNA-binding proteins involved in ethylene and defense responses [J]. *Plant Physiology*, 1998, 118: 867-874.
- [56] Zhu Y, Cai X L, Wang Z Y, et al. An interaction between a MYC protein and an EREBP protein is involved in transcriptional regulation of the rice *Wx* gene [J]. *Journal Biological Chemistry*, 2003, 278: 47803-47811.
- [57] Koyama T, Okada T, Kitajima S, et al. Isolation of tobacco ubiquitin-conjugating enzyme cDNA in a yeast two-hybrid system with tobacco *ERF3* as bait and its characterization of specific interaction [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54:1175-1181.
- [58] Song C P, Galbraith D W. AtSAP18, an orthologue of human SAP18, is involved in the regulation of salt stress and mediates transcriptional repression in *Arabidopsis* [J]. *Plant Molecular Biology*, 2006, 60: 241-257.
- [59] Mazarei M, Puthoff D P, Hart J K, et al. Identification and characterization of a soybean ethylene-responsive element-binding protein gene whose mRNA expression changes during soybean cyst nematode infection [J]. *Molecular Plant Microbe Interaction*, 2002; 15(6): 577-586.
- [60] Mazarei M, Elling A A, Maier T R, et al. GmEREBP1 is a transcription factor activating defense genes in soybean and *Arabidopsis* [J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2007, 20(2): 107-119.
- [61] Zhang G Y, Chen M, Li L, et al. Overexpression of the soybean *GmERF3* gene, an AP2/ERF type transcription factor for increased tolerances to salt, drought, and diseases in transgenic tobacco [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60: 3781-3796.
- [62] Zhang G Y, Chen M, Chen X P, et al. Isolation and characterization of a novel EAR-motif-containing gene *GmERF4* from soybean (*Glycine max* L.) [J]. *Molecular Biology Reporter*, 2010, 37: 809-818.
- [63] Zhai Y, Wang Y, Li Y J, et al. Isolation and molecular characterization of *GmERF7*, a soybean ethylene-response factor that increases salt stress tolerance in tobacco [J]. *Gene*, 2013, 513: 174-183.
- [64] Zhai Y, Li J W, Li X W, et al. Isolation and characterization of a novel transcriptional repressor *GmERF6* from soybean [J]. *Biological Plant*, 2013, 57: 26-32.
- [65] Dong L D, Cheng Y X, Wu J J, et al. Overexpression of *GmERF5*, a new member of the soybean EAR motif-containing ERF transcription factor, enhances resistance to *Phytophthora sojae* in soybean [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66: 2635-2647.