

植物 *AP2/ERF* 转录因子在应对水淹胁迫中的作用研究进展

龙雪燕¹, 林钗², 薛逸琳¹, 闫道良¹, 章建红³, 郑炳松¹

(1. 浙江农林大学 森林食物资源挖掘与利用全国重点实验室, 浙江 杭州 311300;

2. 浙江省乡村振兴促进中心, 浙江 杭州 310020; 3. 宁波市农业科学研究院, 浙江 宁波 315040)

摘要: *AP2/ERF* (*APETALA2/ethylene responsive factor*) 转录因子 (TF) 影响不同的激素信号转导途径, 以调节不同的发育过程和应激反应, 并参与多条水淹应答通路的调控。本文综述了 *AP2/ERF* 转录因子的结构、调控机制以及在水淹胁迫过程中参与的分子互作机制, 并对今后 *AP2/ERF* 转录因子在水淹胁迫过程中的相关研究进行展望, 以期为进一步探究该因子的植物逆境调控机制和分子育种提供重要基础。

关键词: 植物; *AP2/ERF* 转录因子; 水淹胁迫; 调控

中图分类号: Q789

文献标识码: A

文章编号: 1001-3776(2025)02-0119-08

Research Progress on the Role of Plant *AP2/ERF* Transcription Factors in Response to Flooding Stress

LONG Xueyan¹, LIN Chai², XUE Yilin¹, YAN Daoliang¹, ZHANG Jianhong³, ZHENG Bingsong¹

(1. State Key Laboratory of Subtropical Forest Cultivation, Zhejiang A & F University, Hangzhou 311300, China; 2. Zhejiang Center for Rural

Revitalization Promotion, Hangzhou 310020, China; 3. Ningbo Academy of Agricultural Sciences, Ningbo 315040, China)

Abstract: *AP2/ERF* (*APETALA2/ethylene responsive factor*) transcription factors (TFs) affect different hormone signaling pathways to regulate different developmental processes and stress responses, and participate in the regulation of multiple waterlogging response pathways. This article reviews the structure, regulatory mechanism, and involvement of *AP2/ERF* transcription factors in the process of waterlogging stress. Molecular interaction mechanisms and prospects for future research on *AP2/ERF* transcription factors under waterlogging stress. In order to further explore this factor. The mechanisms of plant stress regulation and molecular breeding provide important foundations.

Key words: plants; *AP2/ERF* transcription factors; Flooding stress; Regulation

在局地强降雨条件下, 陆地植被常被淹或部分淹水, 严重影响作物生长, 导致农作物减产。在淹水期间, 植物获取大气中的 O₂ 和 CO₂ 受阻, 无法正常地进行光合作用和呼吸作用, 最终导致死亡^[1]。为应对淹水胁迫, 一些植物会通过“静止策略”, 即在淹水条件下储备能量以逃避不利条件, 以及“逃逸策略”来适应过高的水位, 即芽组织快速生长突破水面, 并在整个植物组织中形成纵向连接的通气组织, 提高植物的存活率。受水淹胁迫的影响, 植物也进化出一些防御机制: 一方面, 植物通过感应内源激素与能量的改变, 从而调控其形态与生理功能; 另一方面, 植物在胁迫条件下识别胁迫信号, 并通过转录因子来激活相应的基因, 从而达到抵御胁迫

收稿日期: 2024-08-20; 修回日期: 2024-12-01

基金项目: 宁波市“科创甬江 2035”重点研发计划项目现代农业专项(2024Z268); 宁波市特色农产品质量安全检测与控制重点实验室开放课题基金

作者简介: 龙雪燕, 硕士研究生, 从事经济林木发育与栽培生理研究; E-mail: 2363078950@qq.com。通信作者: 郑炳松, 教授, 从事林木栽培与利用研究; E-mail: bszheng@zafu.edu.cn。

迫的目的。转录因子可以与 DNA 序列相结合, 对其下游基因进行调节^[2]。

AP2/ERF(*APETALA2/ethylene responsive factor*)家族是植物特有的一个转录因子大家族, 主要调节植物生长和发育, 以及参与植物非生物胁迫反应^[3]。1994 年, Jofuku 等^[4]首次从拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 花分生组织中发现一类新的植物调节蛋白——含有 AP2 结构域的因子, 该因子参与拟南芥花的发育, 后来越来越多的 AP2/ERF 蛋白从各种植物中被鉴定出来。在高等植物中, *AP2/ERF* 超家族因子有数百个成员。基于全基因组测序分析, 拟南芥有 147 个成员^[5-6], 水稻 *Oryza sativa* 有 163 个成员^[6-7], 杨树 *Populus* 有 200 个成员^[8], 葡萄 *Vitis vinifera* 有 132 个成员^[9], 黄瓜 *Cucumis sativus* 有 131 个成员^[10]。在植物遭受干旱、高盐、极端温度和水淹等逆境条件下, *AP2/ERF* 家族的成员对多种逆境应答具有重要调控作用。因此, *AP2/ERF* 转录因子的研究备受关注。本文通过分析 *AP2/ERF* 超家族转录因子的结构、调节机理以及其在水淹胁迫应答中的最新进展情况, 探究其在水淹胁迫响应中的分子机制, 并对未来该领域的研究方向和应用前景作出展望。

1 *AP2/ERF* 转录因子的结构

AP2/ERF 转录因子家族均包含约 60 个氨基酸长的 DNA 结合域——AP2/ERF 结构域, 该结构域的所有序列都含有 1 个 α -螺旋和 3 个 β -折叠区域^[11], 且可直接与脱水反应元件(DRE)/C-repeat 元件(CRT)和 GCC box 等顺式作用元件相互作用。*AP2/ERF* 转录因子又分为五大亚家族: ERF(乙烯反应元件结合蛋白)、DREB(脱水反应元件结合蛋白)、*AP2* (*APETALA2*)、*RAV*(与 *ABI3/VP* 相关)和 *Soloists*(少数未分类因子)(表 1)^[6,12]。这五大亚家族在结构上存在明显差异, 其

表 1 *AP2/ERF* 转录因子家族的分类和结构特征
Tab. 1 Classification and structural characteristics of *AP2/ERF* transcription factor family

<i>AP2/ERF</i> 转录因子	
亚家族	结构域
<i>AP2</i>	AP2/ERF
	AP2/ERF
ERF	AP2/ERF
DREB	AP2/ERF
<i>Soloist</i>	AP2/ERF
<i>RAV</i>	AP2/ERF
	B3

中, ERF 和 DREB 亚家族均只含有 1 个 AP2/ERF 结构域, *AP2* 亚家族含有 2 个重复的 AP2/ERF 结构域; *RAV* 家族除含有 1 个 AP2/ERF 结构域以外, 还有 1 个 B3 结构域; *Soloist* 家族也含有 1 个 AP2/ERF 结构域, 但在结构上与其他亚家族不同, 此外, 该家族的核苷酸序列在多数植物中高度保守^[13-14]。*AP2/ERF* 转录因子的结构主要包括 4 个功能区, 即 DNA 结合域、转录调控域、寡聚化位点以及核定位信号。AP2/ERF 结合域高度保守^[15], AP2 结构域 N 端 YRG 元件由 19~22 个亲水性氨基酸残基组成, 通过碱基和亲水基团促进 DNA 结合; 结构域 C 末端的 RAYD 元件由 42~43 个残基组成, 通过 α -螺旋介导蛋白质-蛋白质相互作用或通过 α -螺旋的疏水表面与 DNA 相互作用^[16]。

2 *AP2/ERF* 转录因子的调控机制

AP2/ERF 类转录因子中保守的顺式调控元件能够在逆境条件下与某些抗逆基因相结合, 从而提高转录因子调控其基因表达的效率 and 准确性。调控其转录因子基因的表达, 包括低温响应元件、热休克响应元件、脱落酸(ABA)响应元件等。ERF 亚族蛋白与乙烯反应元件 AGCCGCC 互作, 参与逆境应答。*DREB* 转录因子能够与其他基因启动子特异性结合, 调控干旱、低温、盐等逆境应答相关基因的表达^[17-20]。*AP2/ERF* 转录因子不仅可以结合 *DRE/CRT* 和 ERE 元件, 还可以结合其他顺式元件, 如偶联元件 1 (CE1, TGCCACCG)、偶联元件 3 样 (ce-3 样, CGCG)和缺氧响应启动元件(HRPE), CAACA、ATCTA、CATGCA、CGNCCA 和 ATCGAG^[21-24]。多个研究表明, *APETALA2/erebp* 型转录因子 *AtERF7* 与蛋白激酶 PKS3 的相互作用参与了植物 ABA 应答的调控。*AtERF7* 可以通过与 GCC 盒子相互作用, 抑制基因的表达。*AtERF7* 与转录共抑制因子 *AtSin3* 互作, 而 *AtSin3* 与 *HDA19* 互作。*HDA19* 和 *AtSin3* 增强了 *AtERF7* 的转录抑制活性。因此, *AP2/ERF* 转录可以通过组蛋白修饰, 如磷酸化、泛素化、甲基化和乙酰化, 通过调节染色质的空间状态来调节^[25-29], *AP2/ERFs* 是

AP2/ERF 转录因子共同调控的下游靶基因, 在相关调控过程中发挥重要作用, 未来科学家对同源序列的分析将有助于确定转录因子的推定靶点并预测其生物学功能。

3 AP2/ERF 转录因子参与水淹胁迫响应

3.1 AP2/ERF 转录因子调节植物水淹胁迫下的激素变化

在植物面临水淹逆境时, AP2/ERF 类转录因子参与了调控植物对水淹胁迫的应答, 能够与多种激素组成互作调控网络, 如脱落酸(ABA)、赤霉素(GA)、生长素(IAA)、乙烯(ET)、油菜素内酯(BR)和细胞分裂素(CTK)等^[30-34]。在淹水胁迫下, 乙烯在转录、翻译、翻译后水平调控等多个层面上调节一系列的乙烯应答因子(ERFs), 从而参与淹水胁迫的响应^[35]。水稻在长时间淹没下, *Sub1A* 利用 ERF 亚家族中的 AP2/ERF 基因调节乙烯反应, DREB 亚家族中的 AP2/ERF 基因调节胁迫耐受反应, 增强不耐淹水稻品种的淹水耐受性^[36]。拟南芥 AP2/ERF 转录因子 *RAP2.2* 与水稻耐淹基因 *SUB1A* 属于同一亚家族。植株茎部 *RAP2.2* 基因的表达受到 ET 的调控, 参与 ET 调控的信号转导途径, 过表达 *RAP2.2* 的细胞系在缺氧胁迫下的存活率增加^[37]。*AtERF73/HRE1* 在水稻中的作用与 *Sub1A* 类似, 这两个基因使得水稻在浅水和深水中均具有较好的耐淹能力^[38]。Fan 等^[39] 从紫杉属 *Taxus* 杂种‘中山杉 406’中分离和鉴定了 3 个在涝害胁迫(半淹和全淹)下具有差异表达的 ERF 基因 *ThERF15*、*ThERF39* 和 *ThRAP2.3*, 这 3 个基因均含有碱性氨基酸区域, 与‘中山杉 406’下游洪水响应基因表达调控相关, 且 *ThRAP2.3* 很有可能是一个参与 ERF 下游响应的关键基因, 响应洪水胁迫产生的乙烯信号的输出。Yang 等^[40] 对拟南芥野生型和 *AtERF73/HRE1-RNAi* 的 14 d 龄幼苗进行缺氧处理, 结果表明 *AtERF73/HRE1* 参与调节常氧和缺氧下的乙烯反应。*ZmEREB180* 定位于细胞核, 具有保守的 N 末端基序, 显示出转录激活活性, 通过乙烯的诱导表达, 从而促进不定根的形成来增强玉米 *Zea mays* 的抗涝性^[41]。

此外, 在被水淹没的情况下, ERF 家族的转录激活因子 *SK1* 和 *SK2* 能迅速增加赤霉素的合成并促进水稻节间伸长生长以超出水面进行光合作用维持能源^[42], 这是植物“逃避”水淹胁迫的一种方式。水淹期间 *Sub1A-1* 受乙烯调控, 而 *Sub1A-1* 反过来又抑制乙烯合成和赤霉素反应, 从而使水稻植物保持低代谢状态以在长时间的淹没条件下生存^[38,43]。*OsAP2-39* 在淹水或淹没条件下, 可能会在很大的范围内限制植物中的 GA 信号传导, 并在淹没条件下通过 ABA 信号途径控制气孔开闭^[44]。*Sub1C* 已被认为在 GA 信号下游发挥作用, 在淹水过程中, 可能参与了不耐淹水稻的芽伸长^[45]。*OsEATB* 通过下调赤霉素生物合成基因 *ent-贝壳杉烯合酶 A* 来限制乙烯诱导的节间伸长过程中赤霉素反应性的增强^[46]。Schmitz 等^[47] 发现 *SUB1A* 在植物淹水过程中差异调控 BR 合成相关基因的表达, 通过启动油菜素内酯合成与信号通路, 诱导赤霉素代谢途径中的 *GA2ox7* (GA2 氧化酶 7) 的表达, 负责内源 GA₄ 的分解代谢和 GA 降解, 从而控制水稻植株 GA 水平。据报道, 涝渍会诱导 ABA 水平升高, 激活 ERF *RAP2.6*, 从而增强拟南芥的氧化应激耐受性^[48]。*OsEREBP1* 通过调节水稻中的 ABA 水平, 提高水稻对淹没过程中引起的胁迫和去淹没过程中脱水的耐受性^[49]。

总之, 植物响应水淹胁迫是受多种激素协同调控的复杂过程, 其协同作用机理尚不清楚。同时, 前人对于 SA 和 BR 调节植物耐淹机理方面的研究较少, 有待进一步揭示。

3.2 AP2/ERF 转录因子调节植物水淹胁迫下的呼吸作用

植物是专性好氧型生物, 由于根部或地上部分水淹造成的氧气供应不足, 植物水淹相关的表达基因会迅速作出调节, 从而调控植物的形态和代谢, 以应对逆境^[50]。VII 组乙烯反应因子 ERFs 参与调控多种基因的表达, 并参与低氧胁迫应答^[51]。在拟南芥中, 5 个 ERP-VII 基因 *HRE1*、*HRE2*、*RAP2.2*、*RAP2.3* 和 *RAP2.12* 是耐淹水或耐缺氧的关键控制因素^[52-54], 这 5 个基因能够通过调控低氧应答相关基因来提高植物的耐低氧能力。比如, 过表达 *RAP2.12* 会增加拟南芥中 TCA 循环中间体的含量, 通过强烈上调缺氧标记基因(包括 *PDC1*、*ADH1* 和 *SUS1*)来提高植物存活率^[55]。

AP2/ERF 家族中 2 个桑树 *Morus alba* L. 基因(*MaERF - B2-1* 和 *MaERF - B2-2*)都有保守的 N 端序列, 并且启动子中有 ARE 和 GC 顺式元件, 当受到洪水胁迫时, 这 2 个基因能够参与缺氧反应, 响应洪水胁迫^[55]。水稻

淹水胁迫下, *Sub1A-1* 超表达的同时促进乙醇脱氢酶基因上调表达, 抑制 *Sub1C*(水淹不耐受基因)的转录水平, 表明 *Sub1A-1* 在淹水胁迫应答调控中起关键作用^[38]。*OeAP2-13* 在油橄榄 *Olea europaea* 耐涝品种‘TYZ-1 号’中表达上调, 而在不耐涝品种‘佛奥’中表达下调, 推测 *OeAP2-13* 在‘TYZ-1 号’中也通过促进乙醇脱氢酶基因上调表达, 从而增强‘TYZ-1 号’的耐涝性^[56]。另外, 有研究表明, 在水淹缺氧条件下, 氧化应激基因表达上调, 但在成年植物中却没有显著变化。推测存在一种成年阶段特异性因子, 在洪水条件下该因子通过 *ERF-VII* 减弱氧化应激基因表达^[57](*ERF-VII* 转录活性存在年龄依赖性调控)。Lee 等^[58] 发现, 在淹水条件下水稻发芽过程中, *CIPK15* 的表达是由缺氧和葡萄糖缺乏诱导的, 通过激活能量和应激感受因子 *SnRK1* 引起一系列潜在的下游连锁反应。这种作用可以增强淀粉分解酶基因的表达和醇脱氢酶的合成, 从而促进厌氧呼吸, 确保为细胞生长提供足够的代谢能量。在这段时间里, 胚芽鞘可以快速伸长。BN607 型小麦 *Triticum aestivum* 品种在短期渍水处理后, 乙醛脱氢酶基因 *TraesCS1B02G392300* 被迅速诱导, 糖酵解途径提供了诱导 BN607 种子早期萌发所需的能量, 提高耐涝能力^[59]。在 *AP2/ERF* 转录因子家族中, 已知 *AtERF71/HRE2* 参与缺氧和渗透应激反应^[54,60]。敲除 *OsEBP89* 基因的转基因植株显著提高了水稻在不同时期的抗旱性, 同时也提高了水稻萌发期的厌氧耐受性^[61]。拟南芥中发现了 2 个缺氧诱导的 VII 族 *ERF*(称为 *HRE1* 和 *HRE2*), *HRE1* 和 *HRE2* 在拟南芥低氧信号传导中发挥部分冗余的作用, 从而通过增强厌氧基因表达和乙醇发酵来提高植物对胁迫的耐受性^[62]。前体 mRNA 的选择性剪接使生物体能够增加其编码潜力, 并且是植物中的各种应激反应机制之一^[62]。*HRE1* 是拟南芥 *AP2/ERF* 转录因子, 其基因有 2 种可变剪接变体, *HRE1 α* 和 *HRE1 β* ^[63]; *HRE1 α* 和 *HRE1 β* (*HRE1* 的两种选择性剪接变体)在拟南芥的缺氧反应和根发育中差异反式激活下游基因^[64]。*FaSnRK1 α* 通过在淹水条件下, 上调无氧呼吸相关酶的活性, 包括己糖激酶(HK)、磷酸果糖激酶(PFK)、丙酮酸激酶(PK)、丙酮酸脱羧酶(PDC)、乙醇脱氢酶(ADH)和乳酸脱氢酶(LDH), 来提高草莓的耐涝能力^[65]。

3.3 AP2/ERF 转录因子调节植物水淹胁迫抗氧化系统

水淹胁迫会导致植物产生氧化应激, 从而迅速促发植物的抗氧化系统, 产生大量活性氧离子(H_2O_2 、 O_2 、 $O_2^{\cdot-}$ 和 $OH^{\cdot-}$)^[66-67] 和丙二醛(MDA)^[68], 进而对植物产生毒害作用。为维持氧化系统的稳态, 植物会进化出防御机制, 例如, 脯氨酸(Pro)和谷胱甘肽(GSH)的产生以及抗氧化酶的活化^[69-71]。

已有研究表明, 转基因烟草 *Nicotiana tabacum* 对基因 *PjERF13* 的过量表达降低了 H_2O_2 和 MDA 的含量, 从而提高烟草对涝害胁迫的耐受性^[72]。在拟南芥中过表达 *ZmERE180* 还提高编码抗氧化剂基因的 mRNA 水平, 调节抗氧化酶物质含量, 调节 ROS 内环境平衡, 缓解氧化应激损伤^[41]。*AP2-ERF TF* 在拟南芥、水稻和毛果杨 *Populus trichocarpa* 低氧胁迫下上调^[73-74], 并显示出对编码呼吸酶和 ROS 清除剂的基因的调节作用^[75]。*RAP2.6L (At5g13330)* 是另一个 *AP2/ERF* 基因, 通过 ABI1 [脱落酸(ABA)不敏感 1]。

调控的 ABA 信号途径, 增加抗氧化酶活性和应激反应基因 [如超氧化物歧化酶(SOD)、APX 和 CAT] 的表达来增强抗涝能力^[76]。甘蓝型油菜 *Brassica napus ERF2.4* 在拟南芥中的过表达, 可以增强拟南芥对淹没和氧化应激的耐受性, 且转基因拟南芥中 H_2O_2 、 $O_2^{\cdot-}$ 和丙二醛(MDA)水平较低, 可溶性糖含量更高, 抗氧化酶的活性更强, 从而使植株免受水淹造成的氧化伤害^[77]。拟南芥中缺氧反应通用应激蛋白 1 (*HRU1*) 能够被水淹胁迫诱导, 并同时受到 VII 乙烯反应因子(*ERF-VII*) 蛋白 *RAP2.12*(与 *Apetala 2.12* 相关)的调节; *HRU1* 功能的丧失影响了 H_2O_2 的产生, 使植株对淹没和缺氧变得敏感; 进一步研究表明, *HRU1* 通过与 *GTPase ROP2* 和 NADPH 氧化酶 *RbohD* 相互作用介导拟南芥中 ROS 的产生^[78]。*FaSnRK1 α* 在淹水条件下调节 ROS 积累和抗氧化酶活性, ROS 也是调控水淹胁迫应答的第二信使。一些蛋白激酶可以感知 ROS 信号并通过磷酸化或去磷酸化对应激作出反应。然而, *FaSnRK1 α* 对 ROS 信号的应答机制尚未完全清楚^[65]。*HvERF2.11* 在拟南芥中的过表达可以通过调控耐涝相关基因、提高抗氧化酶(如 SOD、CAT、POD 和 ADH)活性, 在植物耐涝性中发挥正向调节作用^[79]。*OsB12D1* 可以被淹水胁迫显著诱导, *OsB12D1* 的过度表达可以通过参与应激反应, 特别是缺氧或厌氧应激, 以此增强种子萌发过程中的淹水耐受性^[80]。

综上所述, 在水淹胁迫下, 植物会通过调控 *AP2/ERF* 相关基因的表达, 调控 ROS 及抗氧化酶活性, 进而提高植物的淹水耐受性(图 1)。

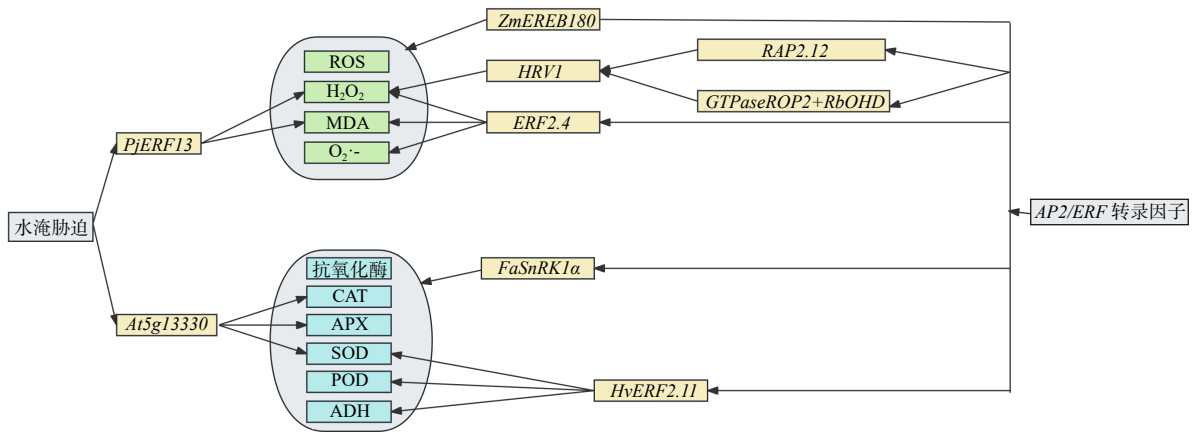


图 1 AP2/ERF 转录因子对植物水淹胁迫下 ROS 和抗氧化酶的调控作用

Fig. 1 The regulatory effects of AP2/ERF transcription factors on ROS and antioxidant enzymes under plant waterlogging stress

4 展望

植物响应水淹的机制非常复杂, 仅从某一方面去探索植物的水淹响应是不全面的。近几年来, 高通量测序技术、基因编辑技术、分子标记技术以及代谢组学、蛋白组学等多种生物学手段的逐步综合运用, 能够更加全面地揭示植物对逆境的响应及其调控机理。本文总结了水淹胁迫下 AP2/ERF 转录因子的转录表达方面的研究进展。

未来对 AP2/ERF 及其综合调控网络的研究应考虑以下几点:

(1) 目前, 越来越多的植物基因组相关研究被发表, 但对 AP2/ERF 的研究仍停留在功能验证阶段。因此, 如何将已确认的 AP2/ERF 相关基因应用于农业生产, 提高作物的耐淹性, 是一个亟待解决的问题。随着包括基因编辑在内的分子生物学的发展, 对 AP2/ERF 家族因子的研究将更加便捷和深入。

(2) 虽然 AP2/ERF 调节因子及其分子作用已被确定, 但它们的调节网络仍然支离破碎, 未来可通过高通量筛选、蛋白质芯片等技术, 鉴定与 AP2/ERF 转录因子互作的蛋白, 揭示其在调控网络中上下游成分以及胁迫条件下调控途径之间可能的联系。

(3) 在洪水胁迫条件下乙烯可以直接或间接地调节植物中赤霉素(GA)和脱落酸(ABA)的表达。然而, ABA 在气孔关闭中起主要作用, 而逃逸和静止策略则由 GA 的表达控制。关于此类机制中的候选组件, 包括信号转导和调控元件, 还需要进一步地研究和解析。乙烯信号转导和 ABA 生物合成的调节参与系统反应, 可能是识别转导系统信号的分子线索, 将为低氧研究提供新的思路。

(4) 除已报道的参与植物生长发育、次生代谢以及响应胁迫等功能外, 还应进一步挖掘 AP2/ERF 转录因子在植物光合作用、营养吸收和转运等植物生理过程中的应用。

(5) 其他尚未明确的耐淹性遗传因素有望成为进一步改进分子育种的新工具, 通过对耐淹基因进行分子标记辅助选择和基因组编辑(如调控通气组织、ROL 和叶气膜形成的基因)可能有助于提高育种的效率以及耐水淹植物的育种。总之, 有效利用传统和新技术进行植物育种将有助于微调现代植物品种, 提高作物产量和品质, 可以使植物应对今后气候变化带来的挑战。

参考文献

- [1] COLMER T D, VOESENEK L. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments[J]. *Functional Plant Biology*, 2009, 36(8): 665–681.
- [2] 古威彬, 陆玲鸿, 宋根华, 等. 褪黑素预处理对桃耐涝性的调控效应[J]. *浙江农业学报*, 2022, 34(9): 1911–1924.
- [3] RIECHMANN J L, MEYEROWITZ E M. The AP2/EREBP family of plant transcription factors[J]. *Biological Chemistry*, 1998, 379:

633 – 646.

- [4] JOFUKU K D, DEN BOER B G, VAN MONTAGU M, et al. Control of *Arabidopsis* flower and seed development by the homeotic gene *APETALA2*[J]. *The Plant Cell*, 1994, 6(9): 1211 – 1225.
- [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]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2002, 290(3): 998 – 1009.
- [6] 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.
- [7] SHARONI A M, NURUZZAMAN M, SATOH K, et al. Gene structures, classification and expression models of the *AP2/EREBP* transcription factor family in rice[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2011, 52(2): 344 – 360.
- [8] ZHUANG J, CAI B, PENG R H, et al. Genome-wide analysis of the *AP2/ERF* gene family in *Populus trichocarpa*[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2008, 371(3): 468 – 474.
- [9] 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: 1 – 16.
- [10] HU L, LIU S. Genome-wide identification and phylogenetic analysis of the *ERF* gene family in cucumbers[J]. *Genetics and Molecular Biology*, 2011, 34: 624 – 634.
- [11] ALLEN M D, YAMASAKI K, OHME-TAKAGI M, et al. A novel mode of DNA recognition by a β -sheet revealed by the solution structure of the GCC-box binding domain in complex with DNA[J]. *The EMBO Journal*, 1998, 17(18): 5484 – 5496.
- [12] LICAUSI F, OHME-TAKAGI M, PERATA P. APETALA 2/Ethylene Responsive Factor (*AP2/ERF*) transcription factors: Mediators of stress responses and developmental programs[J]. *New Phytologist*, 2013, 199(3): 639 – 649.
- [13] MOOSE S P, SISCO P H. Glossy15, an *APETALA2*-like gene from maize that regulates leaf epidermal cell identity[J]. *Genes & Development*, 1996, 10(23): 3018 – 3027.
- [14] KLUCHER K M, CHOW H, REISER L, et al. The *AINTEGUMENTA* gene of *Arabidopsis* required for ovule and female gametophyte development is related to the floral homeotic gene *APETALA2*[J]. *The Plant Cell*, 1996, 8(2): 137 – 153.
- [15] ABIRI R, SHAHARUDDIN N A, MAZIAH M, et al. Role of ethylene and the *APETALA2*/ethylene response factor superfamily in rice under various abiotic and biotic stress conditions[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 134: 33 – 44.
- [16] XIE W, DING C, HU H, et al. Molecular events of rice *AP2/ERF* transcription factors[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(19): 12013.
- [17] REBOLEDO G, AGORIO A, PONCE DE LEÓN I. Moss transcription factors regulating development and defense responses to stress[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73(13): 4546 – 4561.
- [18] JAVED T, SHABBIR R, ALI A, et al. Transcription factors in plant stress responses: Challenges and potential for sugarcane improvement[J]. *Plants*, 2020, 9(4): 491.
- [19] JAN R, ASAF S, NUMAN M, et al. Plant secondary metabolite biosynthesis and transcriptional regulation in response to biotic and abiotic stress conditions[J]. *Agronomy*, 2021, 11: 968.
- [20] HUSSAIN Q, ASIM M, ZHANG R, et al. Transcription factors interact with ABA through gene expression and signaling pathways to mitigate drought and salinity stress[J]. *Biomolecules*, 2021, 11(8): 1159.
- [21] GASCH P, FUNDINGER M, MÜLLER J T, et al. Redundant *ERF-VII* transcription factors bind to an evolutionarily conserved cis-motif to regulate hypoxia-responsive gene expression in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2016, 28(1): 160 – 180.
- [22] PARK C S, GO Y S, SUH M C. Cuticular wax biosynthesis is positively regulated by *WRINKLED4*, an *AP2/ERF*-type transcription factor, in *Arabidopsis* stems[J]. *The Plant Journal*, 2016, 88(2): 257 – 270.
- [23] CHEN H Y, HSIEH E J, CHENG M C, et al. *ORA47* (octadecanoid-responsive *AP2/ERF*-domain transcription factor 47) regulates jasmonic acid and abscisic acid biosynthesis and signaling through binding to a novel cis-element[J]. *New Phytologist*, 2016, 211(2): 599 – 613.
- [24] LEE S Y, HWANG E Y, SEOK H Y, et al. *Arabidopsis AtERF71/HRE2* functions as transcriptional activator via cis-acting GCC box or DRE/CRT element and is involved in root development through regulation of root cell expansion[J]. *Plant Cell Reports*, 2015, 34: 223 – 231.
- [25] 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]. *The Plant Cell*, 2005, 17(8): 2384 – 2396.
- [26] PFLUGER J, WAGNER D. Histone modifications and dynamic regulation of genome accessibility in plants[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2007, 10(6): 645 – 652.
- [27] RANDO O J, AHMAD K. Rules and regulation in the primary structure of chromatin[J]. *Current Opinion in Cell Biology*, 2007, 19(3): 250 – 256.
- [28] KLOSE R J, BIRD A P. Genomic DNA methylation: the mark and its mediators[J]. *Trends in Biochemical Sciences*, 2006, 31(2): 89 – 97.
- [29] ZEMACH A, GRAFI G. Methyl-CpG-binding domain proteins in plants: interpreters of DNA methylation[J]. *Trends in Plant Science*, 2007,

12(2): 80–85.

- [30] WAADT R, SELLER C A, HSU P K, et al. Plant hormone regulation of abiotic stress responses[J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2022, 23(10): 680–694.
- [31] XIE Z, NOLAN T M, JIANG H, et al. AP2/ERF transcription factor regulatory networks in hormone and abiotic stress responses in *Arabidopsis*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 228.
- [32] YOON Y, SEO D H, SHIN H, et al. The role of stress-responsive transcription factors in modulating abiotic stress tolerance in plants[J]. *Agronomy*, 2020, 10(6): 788.
- [33] MOHANTY B. Genomic architecture of promoters and transcriptional regulation of candidate genes in rice involved in tolerance to anaerobic germination[J]. *Current Plant Biology*, 2022, 29: 100236.
- [34] ZWACK P J, RASHOTTE A M. Interactions between cytokinin signalling and abiotic stress responses[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(16): 4863–4871.
- [35] MARIC A, HARTMAN S. Ethylene controls translational gatekeeping to overcome flooding stress in plants[J]. *The EMBO Journal*, 2022, 41(19): e112282.
- [36] JUNG K H, SEO Y S, WALIA H, et al. The submergence tolerance regulator *Sub1A* mediates stress-responsive expression of AP2/ERF transcription factors[J]. *Plant Physiology*, 2010, 152(3): 1674–1692.
- [37] HINZ M, WILSON I W, YANG J, et al. *Arabidopsis* *RAP2. 2*: an ethylene response transcription factor that is important for hypoxia survival[J]. *Plant Physiology*, 2010, 153(2): 757–772.
- [38] XU K, XU X, FUKAO T, et al. *Sub1A* is an ethylene-response-factor-like gene that confers submergence tolerance to rice[J]. *Nature*, 2006, 442(7103): 705–708.
- [39] FAN W, YANG Y, WANG Z, et al. Molecular cloning and expression analysis of three *ThERFs* involved in the response to waterlogging stress of *Taxodium 'Zhongshanshan406'*, and subcellular localization of the gene products[J]. *PeerJ*, 2018, 6: e4434.
- [40] YANG C Y, HSU F C, LI J P, et al. The AP2/ERF transcription factor *AtERF73/HRE1* modulates ethylene responses during hypoxia in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(1): 202–212.
- [41] YU F, LIANG K, FANG T, et al. A group VII ethylene response factor gene, *ZmEREB180*, coordinates waterlogging tolerance in maize seedlings[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17(12): 2286–2298.
- [42] SAIKA H, OKAMOTO M, MIYOSHI K, et al. Ethylene promotes submergence-induced expression of *OsABA8ox1*, a gene that encodes ABA 8'-hydroxylase in rice[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2007, 48(2): 287–298.
- [43] FUKAO T, XU K, RONALD P C, et al. A variable cluster of ethylene response factor-like genes regulates metabolic and developmental acclimation responses to submergence in rice[J]. *The Plant Cell*, 2006, 18(8): 2021–2034.
- [44] BASHAR K K, TAREQ M Z, AMIN M R, et al. Phytohormone-mediated stomatal response, escape and quiescence strategies in plants under flooding stress[J]. *Agronomy*, 2019, 9(2): 43.
- [45] FUKAO T, BAILEY-SERRES J. Submergence tolerance conferred by *Sub1A* is mediated by *SLRI* and *SLRL1* restriction of gibberellin responses in rice[J]. *Proceedings of The National Academy of Sciences*, 2008, 105(43): 16814–16819.
- [46] QI W, SUN F, WANG Q, et al. Rice ethylene-response AP2/ERF factor *OsEATB* restricts internode elongation by down-regulating a gibberellin biosynthetic gene[J]. *Plant Physiology*, 2011, 157(1): 216–228.
- [47] SCHMITZ A J, FOLSOM J J, JIKAMARU Y, et al. *SUB1A*-mediated submergence tolerance response in rice involves differential regulation of the brassinosteroid pathway[J]. *New Phytologist*, 2013, 198(4): 1060–1070.
- [48] LIU D, CHEN X, LIU J, et al. The rice *ERF* transcription factor *OsERF922* negatively regulates resistance to *Magnaporthe oryzae* and salt tolerance[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(10): 3899–3911.
- [49] JISHA V, DAMPANABOINA L, VADASSERY J, et al. Overexpression of an AP2/ERF type transcription factor *OsEREBP1* confers biotic and abiotic stress tolerance in rice[J]. *PLoS One*, 2015, 10(6): e0127831.
- [50] BAILEY-SERRES J, VOESENEK L. Flooding stress: acclimations and genetic diversity[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 313–339.
- [51] BAILEY-SERRES J, FUKAO T, GIBBS D J, et al. Making sense of low oxygen sensing[J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17(3): 129–138.
- [52] GIUNTOLI B, PERATA P. Group VII ethylene response factors in *Arabidopsis*: regulation and physiological roles[J]. *Plant Physiology*, 2018, 176(2): 1143–1155.
- [53] MUSTROPH A, LEE S C, OOSUMI T, et al. Cross-kingdom comparison of transcriptomic adjustments to low-oxygen stress highlights conserved and plant-specific responses[J]. *Plant Physiology*, 2010, 152(3): 1484–1500.
- [54] LICAUSI F, VAN DONGEN J T, GIUNTOLI B, et al. *HRE1* and *HRE2*, two hypoxia-inducible ethylene response factors, affect anaerobic responses in *Arabidopsis thaliana*[J]. *The Plant Journal*, 2010, 62(2): 302–315.
- [55] PAUL M V, IYER S, AMERHAUSER C, et al. Oxygen sensing via the ethylene response transcription factor *RAP2. 12* affects plant metabolism and performance under both normoxia and hypoxia[J]. *Plant Physiology*, 2016, 172(1): 141–153.

- [56] 王丽娟, 王毅, 陆斌, 等. 油橄榄 AP2/ERF 转录因子鉴定及水胁迫表达分析[J]. *广西植物*, 2022, 42(12): 2032–2043.
- [57] GIUNTOLI B, SHUKLA V, MAGGIORELLI F, et al. Age-dependent regulation of *ERF-VII* transcription factor activity in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2017, 40(10): 2333–2346.
- [58] LEE K U O W E I, Chen P W, YU S U M A Y. Metabolic adaptation to sugar/O₂ deficiency for anaerobic germination and seedling growth in rice[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2014, 37(10): 2234–2244.
- [59] SHEN C, YUAN J, QIAO H, et al. Transcriptomic and anatomic profiling reveal the germination process of different wheat varieties in response to waterlogging stress[J]. *BMC Genetics*, 2020, 21(1): 1–17.
- [60] PARK H Y, SEOK H Y, WOO D H, et al. *AtERF71/HRE2* transcription factor mediates osmotic stress response as well as hypoxia response in *Arabidopsis*[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2011, 414(1): 135–141.
- [61] ZHANG Y, LI J, CHEN S, et al. An *APETALA2/ethylene responsive factor*, *OsEBP89* knockout enhances adaptation to direct-seeding on wet land and tolerance to drought stress in rice[J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2020, 295: 941–956.
- [62] LALOUM T, MARTÍN G, DUQUE P. Alternative splicing control of abiotic stress responses[J]. *Trends in Plant Science*, 2018, 23(2): 140–150.
- [63] SEOK H Y, TARTE V N, LEE S Y, et al. *Arabidopsis HRE1 α* , a splicing variant of *AtERF73/HRE1*, functions as a nuclear transcription activator in hypoxia response and root development[J]. *Plant Cell Reports*, 2014, 33: 1255–1262.
- [64] SEOK H Y, HA J, LEE S Y, et al. Two alternative splicing variants of *AtERF73/HRE1*, *HRE1 α* and *HRE1 β* , have differential transactivation activities in *Arabidopsis*[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(19): 6984.
- [65] LUO J, YU W, XIAO Y, et al. Strawberry *FaSnRK1 α* regulates anaerobic respiratory metabolism under waterlogging[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(9): 4914.
- [66] MITTLER R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance[J]. *Trends in Plant Science*, 2002, 7(9): 405–410.
- [67] CHOUDHURY F K, RIVERO R M, BLUMWALD E, et al. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination[J]. *The Plant Journal*, 2017, 90(5): 856–867.
- [68] JIA L, QIN X, LYU D, et al. ROS production and scavenging in three cherry rootstocks under short-term waterlogging conditions[J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 257: 108647.
- [69] ZHANG X, SHABALA S, KOUTOULIS A, et al. Waterlogging tolerance in barley is associated with faster aerenchyma formation in adventitious roots[J]. *Plant and Soil*, 2015, 394: 355–372.
- [70] YE T, SHI H, WANG Y, et al. Contrasting changes caused by drought and submergence stresses in bermudagrass (*Cynodon dactylon*)[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 951.
- [71] WANG J, SUN H, SHENG J, et al. Transcriptome, physiological and biochemical analysis of *Triarrhena sacchariflora* in response to flooding stress[J]. *BMC Genetics*, 2019, 20: 1–15.
- [72] HE W, LUO L, XIE R, et al. Genome-wide identification and functional analysis of the *AP2/ERF* transcription factor family in citrus rootstock under waterlogging stress[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(10): 8989.
- [73] KREUZWIESER J, HAUBERG J, HOWELL K A, et al. Differential response of gray poplar leaves and roots underpins stress adaptation during hypoxia[J]. *Plant Physiology*, 2009, 149(1): 461–473.
- [74] LORETI E, VAN VEEN H, PERATA P. Plant responses to flooding stress[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2016, 33: 64–71.
- [75] OGAWA D, YAMAGUCHI K, NISHIUCHI T. High-level overexpression of the *Arabidopsis HsfA2* gene confers not only increased thermo-tolerance but also salt/osmotic stress tolerance and enhanced callus growth[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(12): 3373–3383.
- [76] LIU P, SUN F, GAO R, et al. *RAP2. 6L* overexpression delays waterlogging induced premature senescence by increasing stomatal closure more than antioxidant enzyme activity[J]. *Plant Molecular Biology*, 2012, 79: 609–622.
- [77] LV Y, FU S, CHEN S, et al. *Ethylene response factor BnERF2-like (ERF2. 4)* from *Brassica napus* L. enhances submergence tolerance and alleviates oxidative damage caused by submergence in *Arabidopsis thaliana*[J]. *The Crop Journal*, 2016, 4(3): 199–211.
- [78] GONZALI S, LORETI E, CARDARELLI F, et al. Universal stress protein HRU1 mediates ROS homeostasis under anoxia[J]. *Nature Plants*, 2015, 1(11): 1–9.
- [79] LUAN H, GUO B, SHEN H, et al. Overexpression of barley transcription factor *HvERF2. 11* in *Arabidopsis* enhances plant waterlogging tolerance[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(6): 1982.
- [80] HE D, ZHANG H, YANG P. The mitochondrion-located protein OsB12D1 enhances flooding tolerance during seed germination and early seedling growth in rice[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2014, 15(8): 13461–13481.