

# 木薯 ERF 基因家族 VII 亚族的鉴定与表达分析

张子赫<sup>1#</sup>, 郑茵玲<sup>1</sup>, 李 可<sup>3</sup>, 陈银华<sup>2</sup>, 高 豫<sup>2\*</sup>

(1. 海南大学 生命健康学院, 海南 海口 570228 中国; 2. 海南大学 热带农林学院, 海南 儋州 571737 中国;  
3. 中国热带农业科学院 热带生物技术研究所, 海南 海口 571101 中国)

**摘要:** 为了探究木薯 (*Manihot esculenta*) ERF 基因家族 VII 亚族在木薯应对生物胁迫中的潜在功能, 本研究对该家族进行了全基因组扫描, 在木薯基因组中鉴定了 161 个 ERF 基因家族成员, 将其分为 13 个亚族。对 VII 亚族成员进行保守结构域、启动子顺式作用元件、互作蛋白、靶基因及表达模式分析。结果表明, 该亚族成员均含有一个保守的 AP2 结构域, 其启动子区域包含 13 种与植物生长发育、环境胁迫响应相关的顺式作用元件。表达模式分析发现, *MeERF46*、*MeERF133*、*MeERF92* 基因均积极响应 *Xpm* 侵染, 其中 *MeERF92* 表达量变化最显著; WGCNA 和蛋白互作网络分析显示 *MeERF92* 可能参与了氧化应激过程, 而 *MeERF133* 广泛参与了糖酵解过程。以上结果为深入研究 ERF 在木薯应答生物胁迫中的功能和作用机制提供了候选基因。

**关键词:** 木薯; ERF 基因家族; 生物信息学分析; 表达分析

中图分类号: S533 文献标志码: A 文章编号: 1674-7054(2026)03-0364-15

张子赫, 郑茵玲, 李可, 等. 木薯 ERF 基因家族 VII 亚族的鉴定与表达分析[J]. 热带生物学报 (中英文), 2026, 17(3): 364–378. DOI: 10.15886/j.cnki.rds wxb.20250035 CSTR: 32425.14.j.cnki.rds wxb.20250035



木薯 (*Manihot esculenta*) 原产于南美洲, 是热带地区重要的粮食和经济作物。目前, 中国的福建、广东、海南、广西及云贵等省区都有栽培。在木薯产业发展过程中, 生物胁迫和非生物胁迫严重影响了其产量。由菜豆黄单胞菌木薯萎蔫致病变种 (*Xanthomonas phaseoli* pv. *manihotis*, *Xpm*) 引起的木薯细菌性枯萎病 (cassava bacteria blight, CBB), 是一种致死性叶片和维管束疾病, 可导致木薯产量损失高达 75%, 严重影响木薯种植的经济可行性和粮食安全<sup>[1-2]</sup>。

APETALA2/ethylene responsive factor (AP2/ERF) 超家族, 是植物最大的转录因子超家族之一, 参与植物的生长发育和多种生物及非生物胁迫的信号传导过程, 在植物应对生物与非生物胁迫机制中发挥重要作用<sup>[3]</sup>。ERF 家族属于 AP2/ERF 超家族, 是一种含有 AP2 保守结构域 (由 57~70 个高度保守的氨基酸残基组成, 其 N 端含有 1 个 YRG 保守元件, C 端含有 1 个

RAYD 保守元件), 以及与其靶基因上游启动子区域中的 GCC-box (AGCCGCC) 特异性结合的 DNA 结合域, 并能够进一步激活或者抑制乙烯/茉莉酸 (ET/JA, ethylene/jasmonic acid) 偶联的防御机制的转录因子<sup>[4]</sup>。GCC-box 常位于许多编码致病相关蛋白基因的启动子区内, 通过与 ERF 转录因子结合从而调控基因表达, 例如编码  $\beta$ -1,3-葡聚糖酶、几丁质酶和渗透蛋白的基因。当植物受到病原菌侵染, ERF 转录因子与 GCC-box 结合, 直接或者间接激活下游病程相关 (pathogenesis related, PR) 基因, 使抗病相关基因在植物响应生物胁迫的过程中发挥作用<sup>[5]</sup>。大多数植物 ERF 基因家族分类均根据 ERF 转录因子的结构域的异同进行分类, 例如拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*)、水稻 (*Oryza sativa*) 和光皮桦 (*Betula luminifera*)<sup>[6-8]</sup>。前人已在木薯基因组 v6.1 中挖掘了木薯 ERF 基因家族成员, 并根据拟南芥 ERF 基因家族分类规则将其分为 10 类, 其中 I~IV 类是与植物生长发育密切相



收稿日期: 2025-02-20

修回日期: 2025-03-09

基金项目: “崖州湾”菁英人才项目 (SCKJ-JYRC-2024-19); 海南省博士后研究项目资助 (2024-12)

\*第一作者: 张子赫 (1999—), 女, 海南大学生命健康学院 2022 级硕士研究生。E-mail: 1605773805@qq.com

\*通信作者: 高豫 (1992—), 女, 助理研究员, 博士后。研究方向: 热带作物与微生物互作。E-mail: 184394@hainanu.edu.cn

关,且在应对温度、湿度等非生物胁迫方面起作用的 CBF/DREB 亚族, V ~ X 类是在非生物和生物胁迫均发挥作用的 ERF 亚族<sup>[9-11]</sup>。在木薯 ERF 基因家族的 V ~ X 类中, VII 亚族在木薯组织特异性表达中丰度较高,且其表达量明显受到 *Xpm* 的诱导<sup>[9]</sup>。已有研究表明,木薯 ERF 转录因子参与调控木薯生长发育和胁迫应答。木薯 *MeERF5* 基因能快速响应干旱、盐和低温胁迫<sup>[12]</sup>;过表达 *MeERF127* 基因的木薯植株可能通过调控下游靶基因的表达,从而提高了木薯的抗旱性和耐盐性<sup>[13]</sup>;木薯 *MeERF109* 基因结合 MeCBF1 启动子上游区域并抑制其表达,进而促进淀粉积累并负调控低温耐受<sup>[14]</sup>。木薯 *MeERF72* 基因可以负调控木薯块根薯肉淀粉的合成<sup>[15]</sup>。木薯 *MeERF72* 过表达可以与 MeCPK1 相互作用,从而正向调节对 *Xpm* 的抗病性<sup>[16]</sup>。然而,已报道的基因大多数是关于木薯生长发育与非生物胁迫的研究,关于木薯 ERF 与木薯抵抗细菌性枯萎病抗性的研究仍较少,因此研究可能在木薯抗病中发挥关键作用的木薯 ERF VII 亚族基因具有重要意义。

本研究利用生物信息学的手段,对 ERF VII 亚族基因进行系统进化、基因结构、顺式作用元件及表达模式分析,并对其编码蛋白进行保守基序和互作关系分析,进一步结合实时荧光定量 PCR 进行验证分析结果,旨在为解析木薯响应 *Xpm* 侵染的分子机制提供基因资源和理论基础。

## 1 材料与方法

**1.1 材料与试剂** 供试的木薯品种:‘TM60444’,种植于海南大学儋州试验基地,由本实验室种植和保存。菌株:由本实验室在广西分离和保存的 *Xpm*11 菌株。主要试剂:多糖多酚植物总 RNA 提取试剂盒(TIANGEN, DP441, 北京), FastKing gDNA Dispelling RT SuperMix FastKing 一步法除基因组 cDNA 第一链合成预混试剂(TIANGEN, KR118, 北京), TB GREEN II (TAKARA, RR820A, 北京), DNA Marker(TAKARA, 3427A, 北京), 引物由北京擎科生物科技股份有限公司合成。

**1.2 木薯 ERF 转录因子的生物信息学分析** 利用软件 Hmmer v3.0 和本地 blast, 以拟南芥 ERF 基因为探针<sup>[17-18]</sup>, 在下载于 Phytozome 网站(<https://phytozome-next.jgi.doe.gov/>)的木薯基因组 v8.1

中筛选候选的木薯 ERF 基因家族成员。运用 SMART 网站(<http://smart.embl.de/>)和 CDD 网站(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/cdd.shtml>)鉴定候选基因的结构域,保留含有 AP2 结构域的基因为木薯 ERF 基因家族成员。MEGA v7.0 软件和 Evolview 网站(<https://www.evolgenius.info/evolview/#/>)分别用于构建和美化系统进化树。MEME 网站(<https://meme-suite.org/meme/>)用于分析木薯 ERF 基因家族成员的保守基序并用 TBtools 可视化。利用 TBtools 软件分析并构建基因的染色体定位图和基因结构图。提取木薯 ERF 基因家族 VII 亚族基因上游 2 000 bp 的启动子序列,并利用 PlantCARE 网站(<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>)对其进行预测分析,筛选与植物生长发育、光响应、激素响应和环境胁迫响应相关元件,并运用 TBtools 进行可视化。PlantTFDB 网站用于预测木薯 ERF 基因家族 VII 亚族转录因子的靶基因。以拟南芥为参考,在 STRING 数据库(<https://cn.string-db.org/>)完成蛋白互作网络的构建。不同组织表达的转录组数据(PRJNA324539、GSE82279)下载于 GEO 数据库(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/geo/>),病原菌感染后的转录组数据来源于实验室先前已保存的数据,后用 TBtools 可视化分析。利用 WGCNA 算法构建基因共表达网络。

**1.3 木薯 ERF 基因家族 VII 亚族的定量表达分析** RNA 提取试剂盒提取叶片总 RNA,并以 1% 的琼脂糖凝胶电泳检测提取的总 RNA 质量。以该 RNA 为模板,利用 FastKing gDNA Dispelling RT SuperMix FastKing 一步法除基因组 cDNA 第一链合成预混试剂(TIANGEN, KR118)进行反转录并获得 cDNA。之后用木薯通用内参基因(Manes. 15G054700, F: TCCACTGGGTAGATTTCGCTGTTA R: TAGCTCCACTTGGGTCCTTCTT)检测 cDNA 质量,保存该 cDNA 方便进行后续实验。使用 NCBI 网站设计木薯 ERF 基因家族 VII 亚族基因的 qPCR 引物,以病原菌处理前和处理后不同时间点的 cDNA 为模板,在 Rotor-Gene Q(QIAGEN)仪器上进行实时荧光定量 PCR 分析。qPCR 体系为: TB GREEN II 酶 10  $\mu$ L, 上下游引物各 1  $\mu$ L, 木薯 cDNA 模板 2  $\mu$ L, ddH<sub>2</sub>O 6  $\mu$ L, 每个时间点设计 3 个技术性重复。

## 2 结果与分析

### 2.1 木薯 ERF 基因家族成员鉴定及系统发育分析

以拟南芥 ERF 蛋白序列为探针,在木薯基因组 v8.1 中鉴定木薯 ERF 基因家族成员。根据保守结构域,共筛选获得 161 个木薯 ERF 蛋白,根据其在染色体上的位置依次命名为 MeERF1 至 MeERF161,

具体信息见表 1。

为了分析木薯和拟南芥 ERF 基因家族的系统进化关系,利用 234 个拟南芥 ERF 和 161 个木薯 ERF 蛋白构建种间系统发育进化树(图 1)。从图 1 可知,木薯 ERF 基因家族分为 13 个亚族,包括 I ~ X 和 VI ~ L 亚族,一组只含有拟南芥 ERF 的 Orphans 亚族,以及仅含有 29 个 MeERFs 的 XI 亚

表 1 木薯 ERF 转录因子家族信息

Tab. 1 Information on cassava ERF transcription factor family

重命名 Rename	基因编号 Gen ID	蛋白长度/aa Protein length	相对分子质量 Mw	等电点 Theoretical <i>pI</i>
MeERF1	Manes.01G000062.1	338	35 665.73	5.18
MeERF2	Manes.01G012200.6	308	35 086.46	5.21
MeERF3	Manes.01G022500.1	220	24 351.21	9.49
MeERF4	Manes.01G046200.1	337	37 280.05	4.93
MeERF5	Manes.01G067400.1	243	26 965.04	5.82
MeERF6	Manes.01G067500.1	233	26 178.39	5.27
MeERF7	Manes.01G085100.1	260	28 968.13	7.67
MeERF8	Manes.01G085200.1	315	35 275.61	6.56
MeERF9	Manes.01G085400.1	289	30 917.88	6.36
MeERF10	Manes.01G085800.1	318	36 809.66	9.41
MeERF11	Manes.01G101000.1	402	45 128.87	4.59
MeERF12	Manes.01G222600.1	309	34 577.41	6.06
MeERF13	Manes.01G245200.1	187	20 860.34	5.54
MeERF14	Manes.01G249600.1	310	35 421.18	4.97
MeERF15	Manes.01G262100.2	283	31 426.76	9.07
MeERF16	Manes.01G271300.1	251	27 577.35	5.45
MeERF17	Manes.02G010700.1	308	34 347.42	8.80
MeERF18	Manes.02G013200.1	335	37 300.15	5.26
MeERF19	Manes.02G154400.1	355	39 070.65	6.21
MeERF20	Manes.02G161700.1	232	24 812.79	6.11
MeERF21	Manes.02G182000.1	458	48 601.51	6.39
MeERF22	Manes.02G208000.2	176	19 697.98	5.43
MeERF23	Manes.02G208500.1	174	19 131.18	5.74
MeERF24	Manes.03G011000.1	201	22 830.86	8.69
MeERF25	Manes.03G015400.1	189	21 225.84	6.97
MeERF26	Manes.03G025200.1	279	30 468.31	5.30
MeERF27	Manes.03G044100.1	206	23 073.70	4.94
MeERF28	Manes.03G056100.1	209	23 281.35	4.81
MeERF29	Manes.03G058500.1	269	29 083.08	4.84
MeERF30	Manes.03G090396.1	374	43 206.81	9.13
MeERF31	Manes.03G098000.1	288	32 246.12	8.14
MeERF32	Manes.03G106300.1	228	24 636.33	9.47
MeERF33	Manes.03G147500.1	332	37 682.17	7.25
MeERF34	Manes.03G165100.1	219	25 037.03	5.61
MeERF35	Manes.03G165200.1	150	17 202.76	6.12
MeERF36	Manes.03G165300.1	140	15 483.99	6.31
MeERF37	Manes.03G192400.1	331	37 005.58	5.26

续表 1 Tab. 1 Continued

重命名 Rename	基因编号 Gen ID	蛋白长度/aa Protein length	相对分子质量 Mw	等电点 Theoretical <i>pI</i>
MeERF38	Manes.03G199300.1	259	28 942.74	6.54
MeERF39	Manes.04G027000.8	504	55 441.53	7.13
MeERF40	Manes.04G094600.1	265	29 036.53	4.79
MeERF41	Manes.04G100700.1	330	37 395.26	8.61
MeERF42	Manes.04G105000.1	179	20 194.42	7.13
MeERF43	Manes.04G114000.1	178	20 154.76	8.94
MeERF44	Manes.04G131900.1	231	25 233.03	4.75
MeERF45	Manes.04G144500.1	573	63 762.94	6.18
MeERF46	Manes.04G150100.4	381	42 281.90	4.75
MeERF47	Manes.05G040000.1	302	33 130.72	8.92
MeERF48	Manes.05G052000.1	244	27 100.90	5.57
MeERF49	Manes.05G054200.1	222	24 764.44	4.80
MeERF50	Manes.05G054300.1	222	24 887.60	4.97
MeERF51	Manes.05G054400.1	230	25 481.27	5.35
MeERF52	Manes.05G106400.1	368	41 238.68	4.77
MeERF53	Manes.05G120878.1	319	36 175.14	4.59
MeERF54	Manes.05G153700.1	233	25 772.96	5.32
MeERF55	Manes.05G175800.1	152	17 157.18	9.12
MeERF56	Manes.05G184000.1	661	72 872.84	6.60
MeERF57	Manes.06G032500.1	353	40 399.73	6.33
MeERF58	Manes.06G058200.1	211	23 455.48	6.97
MeERF59	Manes.06G068900.1	350	38 842.80	4.82
MeERF60	Manes.06G071700.1	369	41 012.18	9.07
MeERF61	Manes.06G127000.1	247	27 672.40	9.24
MeERF62	Manes.06G131100.1	248	27 664.05	7.07
MeERF63	Manes.06G131200.1	285	31 753.29	9.21
MeERF64	Manes.06G131300.1	212	23 612.22	5.67
MeERF65	Manes.06G143102.1	231	25 542.74	5.49
MeERF66	Manes.06G143200.1	230	24 770.37	5.39
MeERF67	Manes.06G156400.1	372	41 907.57	4.70
MeERF68	Manes.07G114500.1	236	25 810.98	9.26
MeERF69	Manes.07G131900.1	344	37 015.33	6.38
MeERF70	Manes.07G135300.2	388	42 958.18	4.94
MeERF71	Manes.08G021600.1	199	21 599.19	5.42
MeERF72	Manes.08G022000.1	202	22 777.86	6.66
MeERF73	Manes.08G048500.1	294	33 611.76	6.02
MeERF74	Manes.08G096900.1	421	47 903.26	6.08
MeERF75	Manes.08G099800.1	274	29 891.50	4.68
MeERF76	Manes.08G101300.1	250	28 280.07	5.81
MeERF77	Manes.08G137700.1	222	25 471.20	4.91
MeERF78	Manes.08G145400.1	277	31 562.01	5.52
MeERF79	Manes.09G020700.1	427	47 250.60	8.53
MeERF80	Manes.09G058852.1	204	21 585.89	5.64
MeERF81	Manes.09G080100.1	458	51 437.98	6.18
MeERF82	Manes.09G146100.1	200	21 356.54	5.12
MeERF83	Manes.09G149000.1	222	25 191.10	5.15
MeERF84	Manes.09G173200.1	232	25 325.83	4.51

续表 1 Tab. 1 Continued

重命名 Rename	基因编号 Gen ID	蛋白长度/aa Protein length	相对分子质量 Mw	等电点 Theoretical <i>pI</i>
MeERF85	Manes.09G188100.1	231	26127.79	6.30
MeERF86	Manes.10G010300.1	332	35806.27	6.20
MeERF87	Manes.10G031600.1	240	26187.29	8.84
MeERF88	Manes.10G041100.3	478	53902.31	7.10
MeERF89	Manes.10G056300.1	263	29211.72	8.22
MeERF90	Manes.10G063200.1	422	47166.90	5.12
MeERF91	Manes.10G119500.4	513	57285.11	5.95
MeERF92	Manes.11G013700.7	385	42590.45	4.86
MeERF93	Manes.11G020300.1	560	62316.43	6.53
MeERF94	Manes.11G035600.1	236	25593.38	5.11
MeERF95	Manes.11G055000.1	196	21564.58	9.62
MeERF96	Manes.11G064100.1	178	20254.65	6.31
MeERF97	Manes.11G064200.1	178	20096.35	6.17
MeERF98	Manes.11G074500.1	278	30326.10	4.78
MeERF99	Manes.11G076500.1	280	31229.21	6.25
MeERF100	Manes.11G158533.1	217	23760.89	8.46
MeERF101	Manes.11G158600.1	217	23760.89	8.46
MeERF102	Manes.12G002400.1	706	77507.62	6.04
MeERF86	Manes.10G010300.1	332	35806.27	6.2
MeERF87	Manes.10G031600.1	240	26187.29	8.84
MeERF88	Manes.10G041100.3	478	53902.31	7.10
MeERF89	Manes.10G056300.1	263	29211.72	8.22
MeERF90	Manes.10G063200.1	422	47166.90	5.12
MeERF91	Manes.10G119500.4	513	57285.11	5.95
MeERF92	Manes.11G013700.7	385	42590.45	4.86
MeERF93	Manes.11G020300.1	560	62316.43	6.53
MeERF94	Manes.11G035600.1	236	25593.38	5.11
MeERF95	Manes.11G055000.1	196	21564.58	9.62
MeERF96	Manes.11G064100.1	178	20254.65	6.31
MeERF97	Manes.11G064200.1	178	20096.35	6.17
MeERF98	Manes.11G074500.1	278	30326.10	4.78
MeERF99	Manes.11G076500.1	280	31229.21	6.25
MeERF100	Manes.11G158533.1	217	23760.89	8.46
MeERF101	Manes.11G158600.1	217	23760.89	8.46
MeERF102	Manes.12G002400.1	706	77507.62	6.04
MeERF103	Manes.12G022600.3	414	45296.72	6.21
MeERF104	Manes.12G047500.5	232	26223.60	9.94
MeERF105	Manes.12G087500.1	471	52295.81	6.02
MeERF106	Manes.12G106400.1	510	56821.22	6.96
MeERF107	Manes.12G117800.1	677	75540.73	6.42
MeERF108	Manes.12G125500.1	496	54660.26	5.81
MeERF109	Manes.12G136800.1	361	40158.47	6.08
MeERF110	Manes.12G146000.1	349	38119.39	5.89
MeERF111	Manes.13G001800.1	701	76935.96	6.21
MeERF112	Manes.13G023700.1	403	43709.99	6.43
MeERF113	Manes.13G033000.1	117	13330.77	5.39
MeERF114	Manes.13G033100.1	146	16311.89	8.96

续表 1 Tab. 1 Continued

重命名 Rename	基因编号 Gen ID	蛋白长度/aa Protein length	相对分子质量 Mw	等电点 Theoretical <i>pI</i>
MeERF115	Manes.13G049600.3	235	26376.60	9.73
MeERF116	Manes.13G081100.1	316	34021.08	8.95
MeERF117	Manes.13G093300.1	358	39861.37	5.90
MeERF118	Manes.13G100600.1	503	55506.27	5.86
MeERF119	Manes.13G108800.1	632	70853.51	6.27
MeERF120	Manes.13G120400.1	191	21567.66	8.70
MeERF121	Manes.13G120700.1	484	53738.25	8.68
MeERF122	Manes.13G143500.1	215	23535.44	9.30
MeERF123	Manes.13G148300.1	474	52704.53	6.28
MeERF124	Manes.14G000900.2	544	59966.77	6.12
MeERF125	Manes.14G019032.1	345	38561.03	5.07
MeERF126	Manes.14G029500.2	230	24322.77	4.78
MeERF127	Manes.14G029600.1	219	24140.19	5.11
MeERF128	Manes.14G038900.1	236	26378.58	6.00
MeERF129	Manes.14G044700.1	243	26918.67	9.80
MeERF130	Manes.14G098000.1	366	40348.38	9.24
MeERF131	Manes.14G101900.1	358	40001.20	5.08
MeERF132	Manes.14G154900.1	562	61094.18	6.95
MeERF133	Manes.15G009900.1	269	29932.67	6.03
MeERF134	Manes.15G014600.1	315	34961.60	5.28
MeERF135	Manes.15G039500.1	132	14731.29	6.37
MeERF136	Manes.15G039600.1	162	18420.07	7.97
MeERF137	Manes.15G039700.1	210	23781.70	5.77
MeERF138	Manes.15G066800.1	236	25840.91	8.91
MeERF139	Manes.15G066900.1	233	25825.94	9.42
MeERF140	Manes.15G092200.1	142	15906.60	6.31
MeERF141	Manes.15G102800.1	371	42235.59	8.78
MeERF142	Manes.15G108400.1	294	32691.73	8.79
MeERF143	Manes.16G030400.1	162	17410.50	8.07
MeERF144	Manes.16G030600.1	252	27628.79	9.24
MeERF145	Manes.16G075800.1	264	28999.09	5.13
MeERF146	Manes.16G090900.1	159	17690.76	9.20
MeERF147	Manes.16G121500.1	192	21619.25	6.59
MeERF148	Manes.16G126900.1	203	22932.96	8.99
MeERF149	Manes.17G048200.1	161	17432.51	9.62
MeERF150	Manes.17G048400.1	248	27075.57	9.47
MeERF151	Manes.17G051600.1	186	20613.92	9.29
MeERF152	Manes.17G051700.1	280	31615.20	6.34
MeERF153	Manes.18G040400.1	152	17222.06	8.55
MeERF154	Manes.18G050000.1	683	75301.40	6.23
MeERF155	Manes.18G075600.1	222	23871.83	5.45
MeERF156	Manes.18G093800.1	410	43467.85	5.91
MeERF157	Manes.18G097200.1	150	17004.09	6.73
MeERF158	Manes.18G118800.1	192	21220.90	4.85
MeERF159	Manes.18G118900.3	193	21114.49	5.41
MeERF160	Manes.18G119500.1	178	19721.91	7.01
MeERF161	Manes.18G125700.1	267	30424.46	6.27

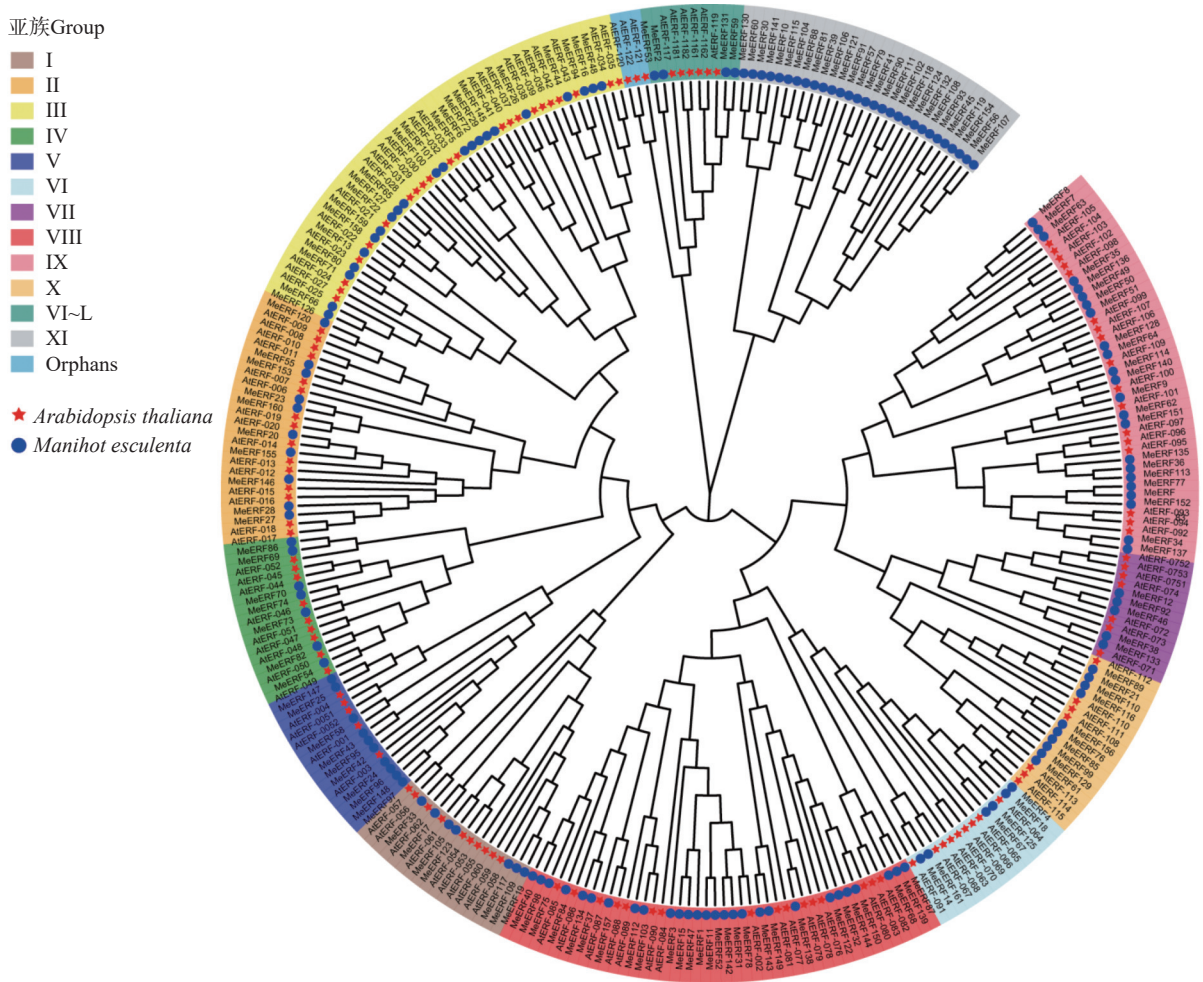


图 1 ERF 基因家族系统发育关系

Fig. 1 Phylogenetic relationships of ERF gene family

族。木薯 ERF 基因家族分类与拟南芥 ERF 基因家族分类大部分一致,说明大部分木薯 ERF 蛋白在长期进化中并未遗失。除了仅含有 MeERFs 的 XI 亚族,第 VIII 亚族和第 VI ~ L 亚族分别含有 28 个和 4 个 MeERFs,分别是含有木薯 ERF 基因数量最多和最少的亚族。

**2.2 木薯 ERF 基因家族 VII 亚族的基因结构及保守基序分析** 运用 TBtools 软件分析木薯 ERF 基

因家族 VII 亚族成员的基因结构。从图 2 可知,木薯 ERF 基因家族 VII 亚族所有成员均含有 2 个外显子,非编码区的数量为 2~3 个。该结果暗示,木薯 ERF 基因家族 VII 亚族成员的功能和亚细胞定位的差异可能受基因结构的影响<sup>[19]</sup>(表 2,图 2)。

运用 MEME 网站并以保守基序数目 10 为条件,对木薯 ERF 基因家族 VII 亚族成员进行保守基序分析。分析结果显示,所有 MeERFs 均具有包

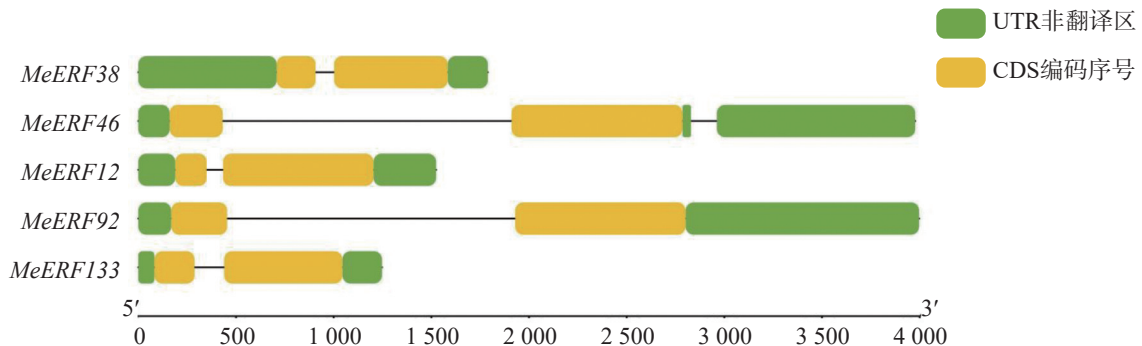


图 2 木薯 ERF 基因家族 VII 亚族基因结构

Fig. 2 Gene structure of VII subfamily genes in cassava ERF gene family

括了 AP2 结构域的 motif1, MeERF46 和 MeERF92 含有 10 个种类的 motifs, 其余 3 个 MeERFs 仅含有 motif1、motif2、motif6、motif8 和 motif10(图 3,

表 2)。木薯 ERF 基因家族 VII 亚族成员具有类型和数量相似的保守基序, 推测该亚族成员的生物学功能相似。

表 2 木薯 ERF 基因家族 VII 亚族保守基序

Tab. 2 Conserved motifs of cassava ERF VII subfamily genes

保守基序 Motif	基序氨基酸序列 Sequence
Motif1	IYRGIRQRPWGKWAAEIRDPRKGVRVWLGTFNTAEEAARAYDEEARRIRG
Motif2	MCGGAIISDFIPVTRARR
Motif3	QLGGSSQDGGEPVDLWSFDDLPNHVGQR
Motif4	LMDSFPANGDGANKSIPPCDNVPMFFNSDQGSNSFECSDFGWGEQASKTP
Motif5	NQMNFQMPYLEGSWE
Motif6	LDTYNKFLGLDYLBNABPDYFSTQGS
Motif7	FQEFKDESDVDEEDDVLFDVKPFAFSATASPPPRNRSPSRGSTAVKSVEF
Motif8	KKAKVNFPE
Motif9	EIDESLFMEDANPKKKIKADSENAVPIEENNGKSPSEELLAF
Motif10	RLTADFLAPPLKKPIGVGY

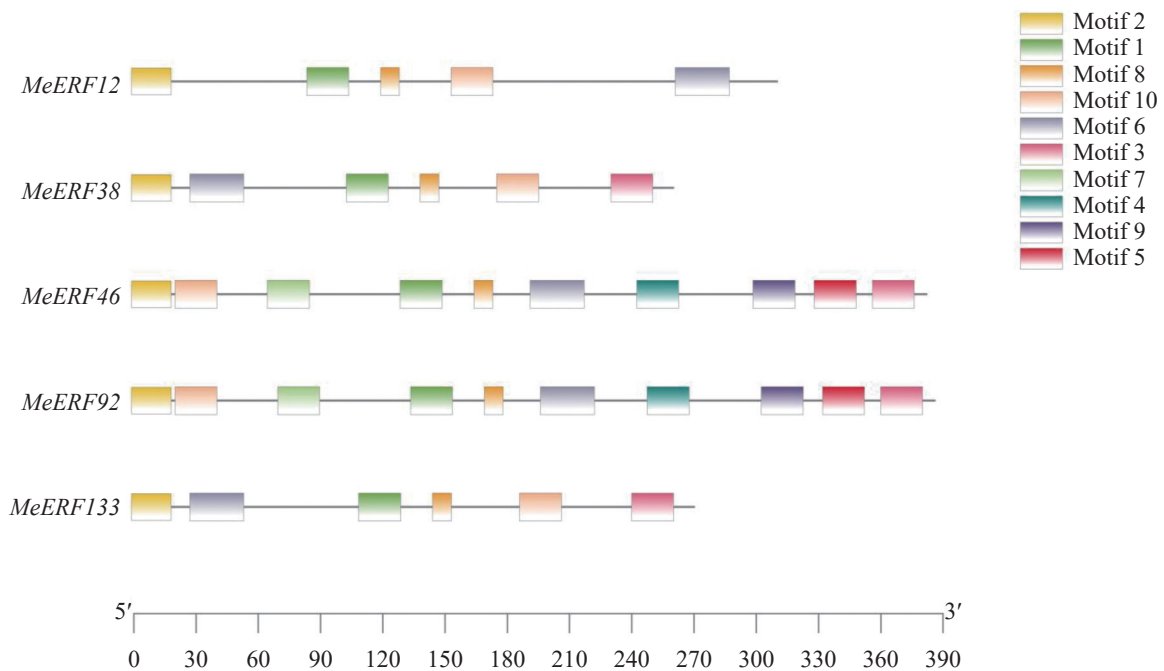


图 3 木薯 ERF 基因家族 VII 亚族保守基序分析

Fig. 3 Conserved motif analysis of VII subfamily of cassava ERF gene family

### 2.3 木薯 ERF 基因家族 VII 亚族的染色体定位

对木薯 ERF 基因家族 VII 亚族的 5 个基因进行染色体位置分布分析, 结果如图 4 所示。木薯 ERF 基因家族 VII 亚族的成员均分布在染色体两端。其中, 60% 的基因 (MeERF12、MeERF38 和 MeERF46) 分布在染色体下端, 其余基因 (MeERF92 和 MeERF133) 分布在染色体上端。5 个基因分别定

位于 5 条不同的染色体, MeERF12、MeERF38 和 MeERF46 分别定位于 1 号、3 号和 4 号染色体, MeERF92 和 MeERF133 分别定位于 11 号和 15 号染色体。

### 2.4 木薯 ERF 基因家族 VII 亚族的启动子顺式作用元件分析

提取木薯 ERF 基因家族 VII 亚族基因上游 2 000 bp 的启动子序列进行顺式作用元件分

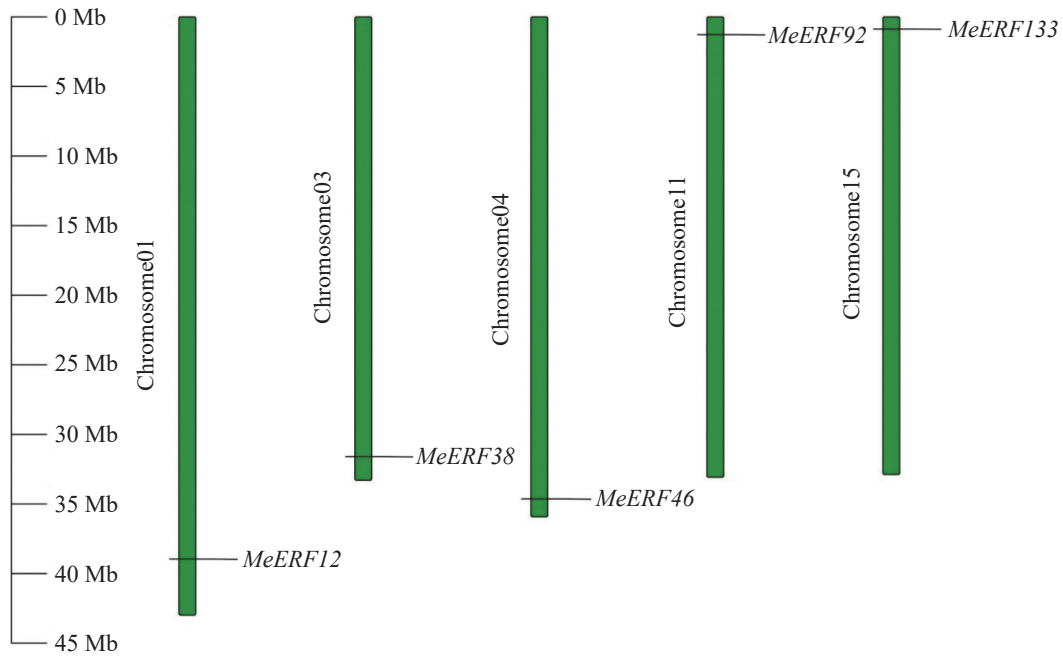


图 4 木薯 *ERF* 基因家族 VII 亚族成员的染色体定位

Fig. 4 Chromosome localization of cassava *ERF* VII subfamily

析。由图 5 可知,木薯 *ERF* 基因家族 VII 亚族基因均包含具有启动子活性的 TATA-box 和 CAAT-box 元件,并且主要含有 13 种顺式作用元件,分别参与植物的生长发育、光响应、激素响应和环境胁迫响应等过程。木薯 *ERF* 基因家族 VII 亚族所有成员都含有光响应元件,是数量最多的作用元件。4 个木薯 *ERFs* 含有生长发育相关的反应元件。此外,激素和胁迫响应的元件类型和数目也较多,包括 5 种激素相关作用元件和 3 种胁迫相关作用元

件。水杨酸、赤霉素和脱落酸作为激素,其相关作用元件与胁迫响应有关。在 5 个基因中,*MeERF133* 包含所有激素相关作用元件,且含有的脱落酸响应元件数量最多。*MeERF38* 和 *MeERF133* 含有响应干旱胁迫的顺式作用元件,仅有 *MeERF46* 含有响应低温胁迫的顺式作用元件。顺式作用元件分析的结果表明,该亚族成员的表达可能受到光照、多种激素和环境胁迫等因素的诱导。

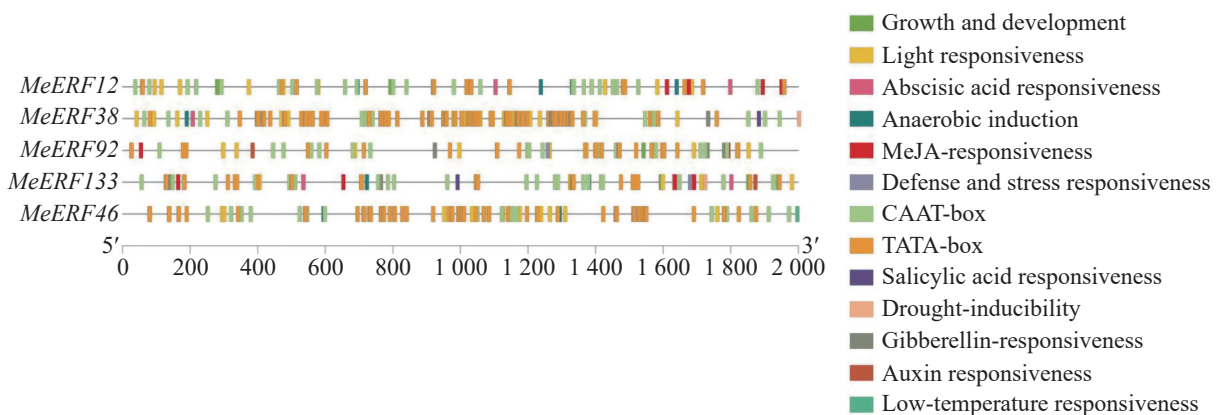


图 5 木薯 *ERF* 基因家族 VII 亚族启动子顺式作用元件分析

Fig. 5 Analysis of cis acting elements of the VII subfamily promoter of cassava *ERF* gene family

**2.5 木薯 *ERF* 基因家族 VII 亚族的互作蛋白及靶基因分析** 以拟南芥数据库为参考,通过 STRING 网站构建蛋白互作网络。如图 6 所示, *MeERF46* 和 *MeERF92* 的同源蛋白是 *ERF071*, *MeERF12* 和 *MeERF133* 的同源蛋白为 *ERF073*, *MeERF38* 是

*ERF110* 的同源蛋白。由蛋白互作网络图可知, *ERF073* 拥有最多的互作蛋白,而 *ERF110* 只有一个互作蛋白 (Zinc-finger homeodomain protein 2, *ZHD1-2*),推测 *MeERF12* 和 *MeERF133* 可能与更多的蛋白有互作关系(图 6)。 *ERF071* 和 *ERF073* 蛋

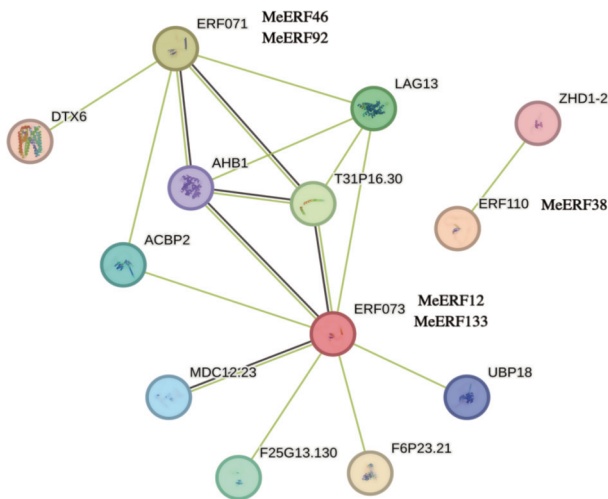


图 6 木薯 ERF 基因家族 VII 亚族的互作蛋白网络图  
Fig. 6 Protein-protein interaction of cassava ERF VII subfamily

白与重组拟南芥非共生血红蛋白 1 (*Arabidopsis thaliana* Non-symbiotic hemoglobin 1, AHB1)、跨膜蛋白 (Transmembrane protein, T31P16.30)、LAG1 长寿保证同源物 3 (LAG1 longevity assurance homolog 3, LAG13) 和酰基辅酶 A 结合蛋白 2

(Acyl-CoA-binding domain-containing protein 2, ACBP2) 4 种蛋白都有直接的互作关系。该结果暗示, 4 种 MeERF (MeERF46、MeERF92、MeERF12、MeERF133) 可能是这 4 类蛋白的互作蛋白。

利用 PlantTFDB 网站对木薯 ERF 基因家族 VII 亚族基因进行靶基因预测, 仅检索到 MeERF133 和 MeERF92 的所有靶基因信息。预测获得的所有靶基因分布在 1 号到 18 号染色体上, 其中 MeERF133 的靶基因有 1 902 个, MeERF92 的靶基因有 4 147 个, 其中 979 个为共有靶基因。利用 WGCNA 包构建共表达网络, 并根据推荐阈值将其分为 12 个模块 (图 7), 其中 MEturquoise 组和 MEgreen 组的基因分别在 *Xpm\_6h* 和 *Xpm\_6d* 处理组中具有很高的正相关性。该结果表明这 2 组中的基因可能在不同时间点协同表达, 以响应 *Xpm* 侵染。MEyellow 和 MEgrey 组的基因分别在 *Xpm\_6h* 和 *Xpm\_3d* 处理组中具有很高的负相关性, 表明这两组中的基因可能在不同时间点响应 *Xpm* 的侵染。

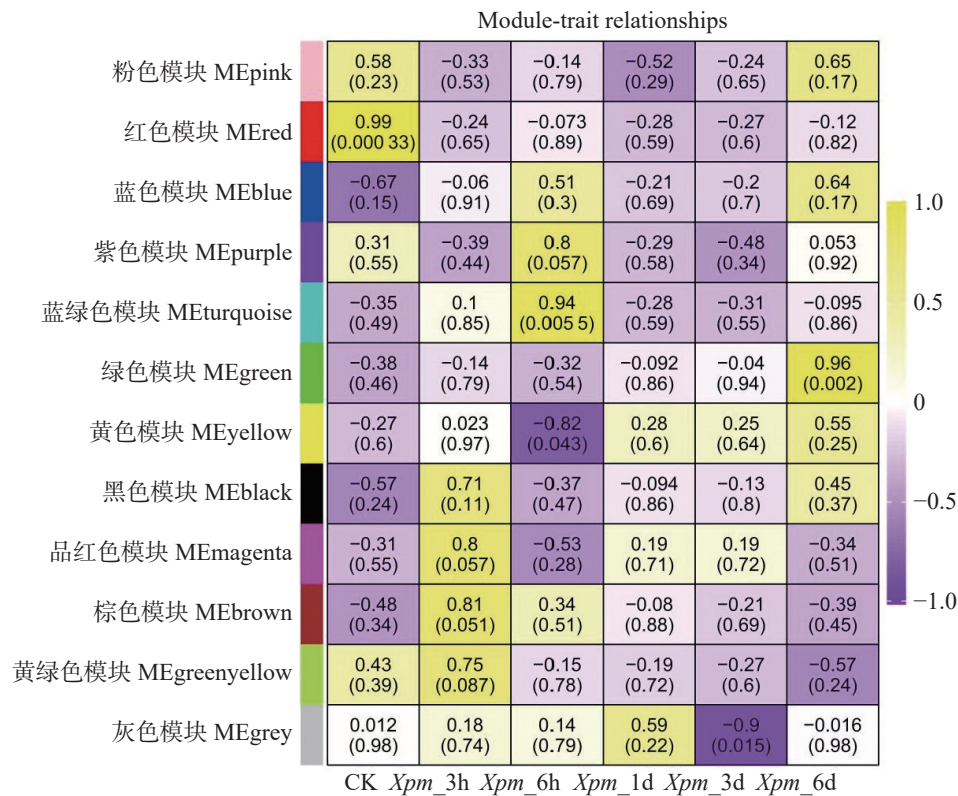


图 7 木薯 ERF 基因家族 VII 亚族基因共表达网络分析  
Fig. 7 Co-expression network of VII subfamily genes in cassava ERF gene family

**2.6 木薯 ERF 基因家族 VII 亚族的表达模式** 为了分析 *MeERFs* 在木薯不同组织的表达情况, 利用下载于 GEO 数据库的转录组数据绘制表达热

图。表达谱显示, 所有基因至少在一种组织中表达, 其中 *MeERF46* 和 *MeERF92* 近乎在所有组织中均有较高表达量, *MeERF133* 在木薯块根中的转

录水平呈现高于其余基因在任意组织中的情况(图 8-A)。利用本实验室前期获得的木薯受到 *Xpm* 侵染后的转录组数据构建基因表达热图,以探究 VII 亚族 *MeERFs* 基因在抗病中的作用。表达谱显示,除 *MeERF38* 基因外,其余基因均有明显表达,*MeERF12*、*MeERF92* 和 *MeERF133* 在病原菌侵染后表达量升高,其中 *MeERF92* 表达量变化最显著(图 8-B)。*MeERF46* 在病原菌侵染前后的

表达量均高于其余基因,而 *MeERF38* 的表达量则相反。在 5 个基因中,*MeERF46* 在不同组织中的表达量较稳定,且相较于亚族内其他成员在叶片中的表达量较高,同时其表达量受 *Xpm* 的诱导升高约 1 倍。基于表达模式分析结果推测,*MeERF46* 可能与木薯正常生长发育及病原菌防御均相关,*MeERF38* 可能积极响应 *Xpm* 侵染,*MeERF133* 则主要与块根中的生理功能及响应 *Xpm* 的侵染相关。

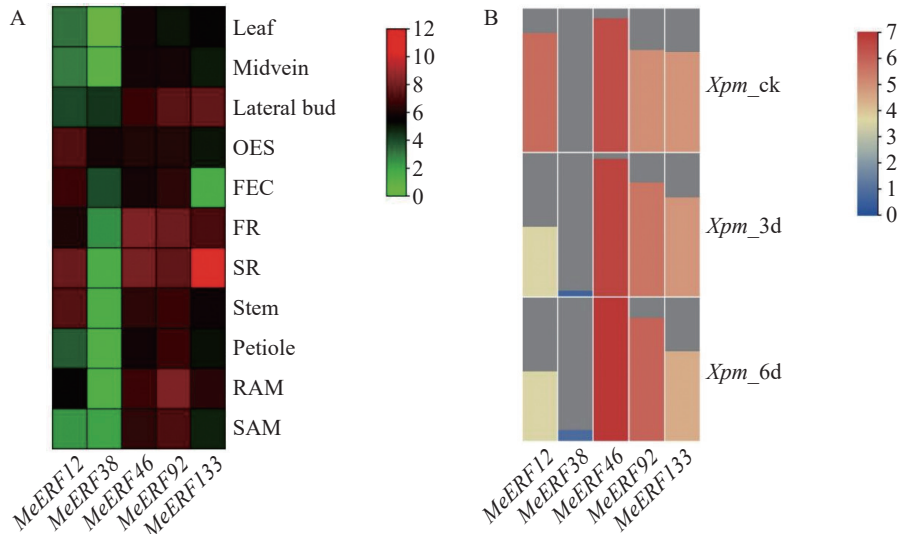


图 8 木薯 ERF 基因家族 VII 亚族基因在木薯不同组织中和受 *Xpm* 侵染后的表达模式图

Fig. 8 Expression pattern of VII subfamily genes of cassava ERF gene family in different tissues of cassava and after *Xpm* infection

2.7 木薯 ERF 基因家族 VII 亚族的定量分析 为了进一步验证木薯 ERF 基因家族 VII 亚族成员在木薯遭受病原菌侵染时的转录组水平变化,对木薯 ERF 基因家族 VII 亚族进行定量分析。除了 *MeERF133*,木薯 ERF 基因家族 VII 亚族所有成员基因的表达量均在 *Xpm* 侵染 3 d 后显著上调,随后

在 *Xpm* 侵染 6 d 后下调(图 9)。在 *Xpm* 侵染第 3 天时,*MeERF92* 的表达量变化最显著,其次是 *MeERF38*。然而,*MeERF38* 的表达量在 *Xpm* 侵染第 6 天后迅速下降。*MeERF133* 的表达量呈现逐渐升高的趋势,并且在 *Xpm* 侵染第 6 天达到顶峰,推测其表达量有可能继续上升。

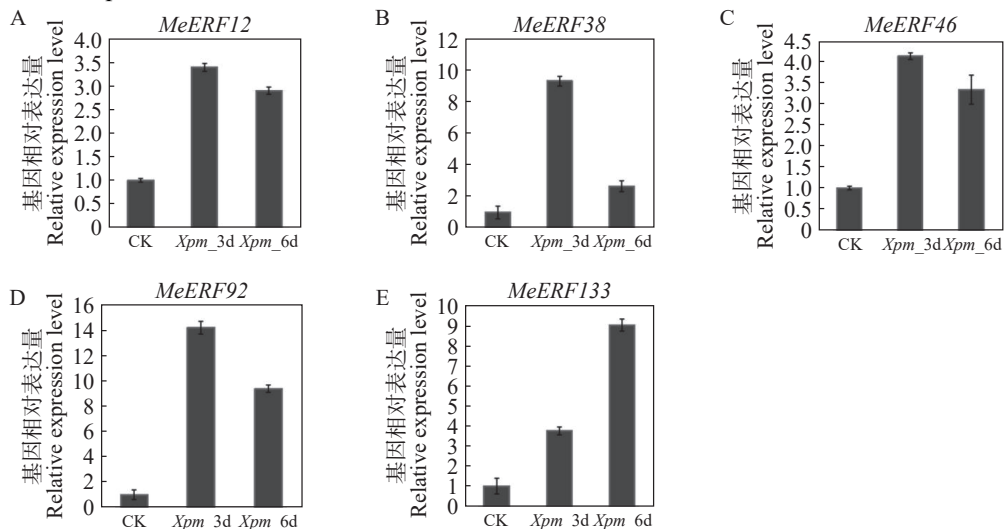


图 9 木薯 ERF 基因家族 VII 亚族基因在 *Xpm* 处理下的表达模式

Fig. 9 Expression patterns of VII subfamily genes of cassava ERF gene family after *Xpm* infection

### 3 讨论

在自然界中,植物进化出一系列应对生物和非生物胁迫的功能,其中转录因子是植物抗逆的关键<sup>[20]</sup>。转录因子可以特异结合多种基因启动子区的顺式元件,从而调控植物的生长发育和逆境应答<sup>[21]</sup>。属于 AP2/ERF 超家族的 ERF 转录因子在植物生长发育和多种胁迫应答中发挥重要作用<sup>[22]</sup>。在不同植物中,ERF 不仅参与许多信号传导过程,还参与响应病原菌侵染<sup>[23]</sup>。已有研究表明,过表达 *OsERFBP1* 水稻植株不仅可以提升对水稻黄单胞菌水稻致病变种(*Xanthomonas oryzae* pv. *Oryzae*, *Xoo*)的抗性,还可以提升水稻抗旱耐涝的能力<sup>[24]</sup>;玉米 *ZmERF105* 可以积极响应玉米大斑病菌(*Exserohilum turcicum*)的侵染<sup>[25]</sup>。拟南芥 *AT4g13040* 和拟南芥 *AtERF71* 分别正向调控其对丁香假单胞菌和禾谷镰刀菌的抗性,其中 *AtERF71* 属于第 VII 亚族<sup>[26-27]</sup>。月季 *RcERF099* 正向调控其对葡萄孢菌的抗性<sup>[28]</sup>。TFIIE 和 ASHR1 分别是 RNA 聚合酶 I/II 的转录因子(transcription factor IE/IIE)和组蛋白赖氨酸甲基化转移酶(histone-lysine N-methyltransferase)。鉴定于木薯基因组 v6.1 中的 *MeERF10* 对 *MeTFIIE* 和 *MeASHR1* 均有正调控作用;*MeERF137* 对 *MeTFIE* 呈负调控作用,但对 *MeASHR1* 呈正调控作用;*MeERF58* 仅对 *MeTFIIE* 有正调控作用;而 *MeERF35* 仅负调控 *MeASHR1*, 推测这 4 种木薯 ERFs 参与抗木薯细菌性枯萎病的应答<sup>[29]</sup>。

本研究在木薯基因组 v8.1 中挖掘了 161 个木薯 ERF 基因家族成员,并分析其在抗病中的潜在功能。161 个 *MeERFs* 被分为 13 个亚族,其中第 VII 亚族的作用与抗病、盐胁迫和耐寒相关<sup>[30]</sup>。木薯 ERF 基因家族 VII 亚族成员均包含 motif2、motif6、motif8 和 motif10,以及包含了 AP2 结构域的 motif1,说明该亚族蛋白高度保守且具有相似生物学功能。在植物不同发育阶段,不同激素能诱导植物自身产生应对生物及非生物胁迫的信号<sup>[31]</sup>,其中茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MeJA)可以增强植物的抗病能力<sup>[32-33]</sup>。木薯 ERF 基因家族 VII 亚族成员的启动子区域含有参与植物的生长发育、光响应、激素响应和环境胁迫响应的顺式作用元件。除 *MeERF12* 外,所有 *MeERFs* 启动子区均含

有赤霉素响应元件,推测 VII 亚族大部分成员均能响应水淹胁迫,该结果与研究团队鉴定出的深水水稻的 ERF 基因家族 *SK1*(*SNORKEL1*)和 *SK2*(*SNORKEL2*)基因所编码的 ERF 转录因子作用一致<sup>[34]</sup>。ERF 能够通过水杨酸激素的信号传导响应生物胁迫<sup>[35]</sup>,推测 2 个 *MeERFs*(*MeERF38* 和 *MeERF133*)可能通过水杨酸激素的信号传导途径以响应病原菌的侵染。MeJA 正调控柑橘对轮斑病菌的抗病性,且外源 MeJA 能够进一步增强柑橘的抗病性<sup>[36]</sup>。在激素响应元件中,MeJA 响应元件数量最多(54%),推测该亚族成员可能主要通过 MeJA 途径正调控木薯抗病性。

互作蛋白和靶基因的预测以及共表达网络分析有助于解析木薯 ERF 的抗病通路。AHB1 蛋白具有氧有高亲和性,且在响应生物胁迫过程中发挥作用<sup>[37]</sup>。ACBP2 蛋白属于酰基辅酶 A 结合蛋白,是一类脂类载体蛋白,在植物调节生长发育和响应非生物及生物胁迫过程中发挥重要作用<sup>[38-39]</sup>。属于同源异形盒蛋白家族的 ZHD1-2,也称 ZF-HD 蛋白,该类蛋白在植物生长发育和响应多种生物和非生物胁迫过程中发挥作用<sup>[40]</sup>。依据蛋白互作的结果推测,4 个 *MeERF*(*MeERF46*、*MeERF92*、*MeERF12* 和 *MeERF133*)的互作蛋白可能是 AHB1 和 ACBP2,*MeERF38* 的互作蛋白则可能是 ZHD1-2。Zhou 等<sup>[41]</sup>通过实验验证表明,属于同源异形盒蛋白家族的 ACBP2 蛋白与拟南芥 ERF-VII 有直接相互作用,其互作能增强拟南芥介导缺氧信号的传导从而响应水淹胁迫。根据共表达分析结果,*MeERF46* 属于 MEturquoise 模块,是 *MeERFs* 与 *Xpm* 正响应相关的基因,且在受到 *Xpm* 侵染 6 h 时相关性最高。以上结果表明,木薯 ERF 基因家族 VII 亚族基因可以直接或间接地调控下游基因,参与木薯响应 *Xpm* 侵染。

木薯 ERF 基因家族 VII 亚族成员在不同组织中表达差异明显,2 个基因在 *Xpm* 病原菌侵染时表达量上调。不同组织的表达谱显示,*MeERF46* 基因在叶片中的表达量最高,*MeERF133* 和 *MeERF12* 分别在块根和茎中的表达量最高,其分别是其余基因在叶片中表达量的 60 倍,在块根中表达量的 660 倍和在茎中表达量的 160 倍。*MeERF46*、*MeERF92* 和 *MeERF133* 基因的表达量显著受到 *Xpm* 的诱导,其转录水平除 *MeERF92* 上

升2倍外, *MeERF46* 和 *MeERF133* 分别上升和下降约1倍。在5个木薯 ERF 基因家族 VII 亚族成员中, *MeERF133* 基因在块根中的表达量较高, 且受到 *Xpm* 的侵染后, 其表达量在第6天提高9倍, 推测该基因主要在木薯块根中发挥抗病功能。有趣的是, 5个木薯 *ERFs* 的 qPCR 结果与转录组的表达谱不完全一致, 推测不同品种中的该亚族基因对病原菌的响应程度稍有区别。然而, *MeERF133* 基因的表达可能在不同品种中均能受到 *Xpm* 的显著诱导。

#### 4 结论

本研究在木薯基因组 v8.1 中挖掘获得了161个木薯 ERF 基因家族成员, 并将其分为13个亚族。本研究采用生物信息学分析方法对 VII 亚族成员进行了保守结构域、基因结构及保守基序分析、启动子元件分析、互作蛋白和靶基因预测, 以及表达模式分析, 以推测该亚族成员可能在抗 *Xpm* 侵染中的作用。研究发现, 该亚族成员在结构上高度保守, 且含有多种参与植物生长发育、光响应、激素响应和环境胁迫响应的顺式作用元件; *AHB1*、*ACBP2* 和 *ZHD1-2* 可能是该亚族成员的互作蛋白; *MeERF46* 在 *Xpm* 侵染后 6 h 正响应的相关性最高。该亚族成员在木薯不同组织中的表达丰度和受到 *Xpm* 侵染后表达量存在差异, *MeERF46*、*MeERF133* 和 *MeERF12* 分别在叶片、块根、茎组织中高度表达, *MeERF92* 表达量显著受到 *Xpm* 的诱导。实时荧光定量的结果进一步证明, *MeERF92* 和 *MeERF133* 与木薯抗病性正相关, *MeERF92* 的表达量在第3天上升了6倍, 而 *MeERF133* 的表达量在第6天上升了9倍。本研究表明, 该亚族成员在木薯的疾病防御机制中具有潜在作用, 且 *MeERF133*、*MeERF92* 和 *MeERF46* 与木薯抵抗 *Xpm* 的侵染具有十分重要的意义, 该结果可为进一步研究木薯的抗病机制和抗病育种提供理论依据。

#### 参考文献:

- [1] Diaz T P A, Herrera C M, Ochoa C J C, et al. The overexpression of RXam1, a cassava gene coding for an RLK confers disease resistance to *Xanthomonas axonopodis* pv. *manihotis* [J]. *Planta*, 2018, 247(4): 1031–1042. <https://doi.org/10.1007/s00425-018-2863-4>
- [2] López C E, Bernal A J. Cassava bacterial blight: using genomics for the elucidation and management of an old problem [J]. *Tropical Plant Biology*, 2012, 5(1): 117–126. <https://doi.org/10.1007/s12042-011-9092-3>
- [3] Brown R L, Kazan K, Mcgrath K C, et al. A role for the GCC-box in jasmonate-mediated activation of the PDF1.2 gene of *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2003, 132(2): 1020–1032. <https://doi.org/10.1104/pp.102.017814>
- [4] 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]. *The Plant Cell*, 2000, 12(3): 393–404.
- [5] 葛宝宇, 林轶, 侯和胜. ERF 类转录因子的结构与功能 [J]. *安徽农学通报*, 2007, 13(20): 32–35. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1007-7731.2007.20.013>
- [6] Feng K, Hou X L, Xing G M, et al. Advances in AP2/ERF super-family transcription factors in plant [J]. *Critical Reviews in Biotechnology*, 2020, 40(6): 750–776. <https://doi.org/10.1080/07388551.2020.1768509>
- [7] Rashid M, He G, Yang G, et al. AP2/ERF transcription factor in rice: genome-wide canvas and syntenic relationships between monocots and eudicots [J]. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 2012, 8: 321–355.
- [8] 黄奕孜, 钱旺, 邱姗, 等. 光皮桦 AP2/ERF 基因家族鉴定与表达分析 [J]. *浙江农林大学学报*, 2022, 39(6): 1183–1193. <https://doi.org/10.11833/j.issn.2095-0756.20220331>
- [9] 洪雨慧. 木薯 ERF 转录因子家族全基因组分析 [D]. 海口: 海南大学, 2018.
- [10] 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. <https://doi.org/10.1006/bbrc.2001.6299>
- [11] Zhu Z, Shi J, Xu W, et al. Three ERF transcription factors from Chinese wild grapevine *Vitis pseudoreticulata* participate in different biotic and abiotic stress-responsive pathways [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2013, 170(10): 923–933. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.01.017>
- [12] 吴红漫, 林世扬, 颜彦, 等. 木薯 ERF 转录因子基因 *MeERF5* 克隆及表达分析 [J]. *南方农业学报*, 2022, 53(9): 2510–2517. <https://doi.org/10.3969/j.issn.2095-1191.2022.09.013>
- [13] 张兴龙, 张亚文, 王晓彤, 等. 基因编辑 *MeERF127* 提高木薯抗旱和耐盐性 [J]. *热带作物学报*, 2024, 45(9): 1780–1790. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1000-2561.2024.09.002>
- [14] 廖明馨, 李可, 李梦桃, 等. 过表达 *MeERF72* 对 C3 木薯淀粉合成的影响 [J]. *分子植物育种*, 2024, 22(16): 5335–5341.
- [15] 罗数, Maliwan Naconsie, 张鹏. 木薯转录因子 *MeERF109* 促进淀粉积累并负调控低温耐受 [C]//

- 2019年全国热带作物学术年会论文集. 西安: 中国热带作物学会, 西北农林科技大学, 2019. <https://doi.org/10.26914/c.cnkihy.2019.042836>
- [16] Ma G, Zhu B, Zhang Y, et al. CPK1-mediated ERF72 protein phosphorylation confers improved disease resistance to cassava bacterial blight [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21(11): 2166–2168. <https://doi.org/10.1111/pbi.14151>
- [17] Finn R D, Cogill P, Eberhardt R Y, et al. The pfam protein families database: towards a more sustainable future [J]. *Nucleic Acids Research*, 2016, 44(D1): D279–D285. <https://doi.org/10.1093/nar/gkv1344>
- [18] Zafar M M, Rehman A, Razzaq A, et al. Genome-wide characterization and expression analysis of Erf gene family in cotton [J]. *BMC Plant Biology*, 2022, 22(1): 134. <https://doi.org/10.1186/s12870-022-03521-z>
- [19] Lai Z, Wang J, Fu Y, et al. Revealing the role of CCoAOMT1: fine-tuning bHLH transcription factors for optimal anther development [J]. *Science China Life Sciences*, 2024, 67(3): 565–578. <https://doi.org/10.1007/s11427-023-2461-0>
- [20] Hernandez-garcia C M, Finer J J. Identification and validation of promoters and *Cis*-acting regulatory elements [J]. *Plant Science*, 2014, 217: 109–119.
- [21] Shoji T, Yuan L. ERF gene clusters: working together to regulate metabolism [J]. *Trends in Plant Science*, 2021, 26(1): 23–32. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.07.015>
- [22] Mitsuda N, Ohme-takagi M. Functional analysis of transcription factors in *Arabidopsis* [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2009, 50(7): 1232–1248.
- [23] Jofuku K D, Den boer B G, Van montagu M, et al. Control of *Arabidopsis* flower and seed development by the homeotic gene *APETALA* [J]. *The Plant Cell*, 1994, 6(9): 1211–1225.
- [24] 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. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127831>
- [25] Zang Z, Lv Y, Liu S, et al. A novel ERF transcription factor, *ZmERF105*, positively regulates maize resistance to *Exserohilum turcicum* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 850. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00850>
- [26] Giri M K, Swain S, Gautam J K, et al. The *Arabidopsis thaliana* At4g13040 gene, a unique member of the AP2/EREBP family, is a positive regulator for salicylic acid accumulation and basal defense against bacterial pathogens [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2014, 171(10): 860–867. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.12.015>
- [27] Yelli F, Kato T, Nishiuchi T. The possible roles of *AtERF71* in the defense response against the *Fusarium graminearum* [J]. *Plant Biotechnology*, 2018, 35(3): 187–192. <https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.18.0501b>
- [28] Li D, Liu X, Shu L, et al. Global analysis of the AP2/ERF gene family in rose (*Rosa chinensis*) genome unveils the role of RcERF099 in *Botrytis* resistance [J]. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1): 533. <https://doi.org/10.1186/s12870-020-02740-6>
- [29] Hong Y, Xiao Y, Song N, et al. Identification and characterization of MeERF genes and their targets in pathogen response by cassava (*Manihot esculenta*) [J]. *The Crop Journal*, 2021, 9(5): 1145–1153. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2020.10.017>
- [30] 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. <https://doi.org/10.1104/pp.105.073783>
- [31] 蒋科技, 皮妍, 侯嵘, 等. 植物内源茉莉酸类物质的生物合成途径及其生物学意义 [J]. *植物学报*, 2010, 45(2): 137–148. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1674-3466.2010.02.001>
- [32] 杨婧, 苏顺雨, 赵添琦, 等. 外源茉莉酸对脂氧合酶基因 LOX3 敲除的梗稻防御响应的影响 [J]. *南方农业学报*, 2024, 55(2): 397–410. <https://doi.org/10.3969/j.issn.2095-1191.2024.02.010>
- [33] Yang J, Ma Y, Zeng T, et al. Molecular and metabolic insights into the mechanism of exogenous methyl jasmonate in enhancing the postharvest resistance of kiwifruit to *Botrytis cinerea* [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2025, 219: 113226. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2024.113226>
- [34] Hattori Y, Nagai K, Furukawa S, et al. The ethylene response factors SNORKEL1 and SNORKEL2 allow rice to adapt to deep water [J]. *Nature*, 2009, 460(7258): 1026–1030. <https://doi.org/10.1038/nature08258>
- [35] 唐征, 陈思雀, 徐谦, 等. AP2/ERF 在青花菜苗期响应黑腐病的功能研究 [J]. *园艺学报*, 2024: 2523–2539.
- [36] 刘凤娇. CsLOB1 与 CsERF027 互作并介导 CsRAP2.3-CsERF1 级联转录调控柑橘对轮斑病菌的抗性 [D]. 西南大学, 2024.
- [37] 尹虹. *AtNUDX6/7* 基因缺失型拟南芥基因芯片表达谱的生物信息学分析 [J]. *锦州医科大学学报*, 2021, 42(5): 30–35.
- [38] Hurlock A K, Roston R L, Wang K, et al. Lipid trafficking in plant cells [J]. *Traffic*, 2014, 15(9): 915–932. <https://doi.org/10.1111/tra.12187>
- [39] 王健强, 韩林林, 李佳, 等. 苹果轮纹病抗性候选基因的表达分析 [J]. *分子植物育种*, 2020, 18(8): 2484–2489.
- [40] 龙姣卉. 宁夏小麦近缘物种的收集鉴定及黑麦 ZF-HD 基因家族分析 [D]. 银川: 宁夏大学, 2023.
- [41] Zhou Y, Tan W J, Xie L J, et al. Polyunsaturated linolenoyl-CoA modulates ERF-VII-mediated hypoxia signaling in *Arabidopsis* [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2020, 62(3): 330–348.

# Bioinformatics analysis and functional study of cassava ERF gene family VII subfamily

Zhang Zihe<sup>1#</sup>, Zheng Linling<sup>1</sup>, Li Ke<sup>3</sup>, Chen Yinhua<sup>2</sup>, Gao Yu<sup>2\*</sup>

(1. School of Life and Health, Hainan University, Haikou, Hainan 570228, China; 2. School of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Danzhou, Hainan 571737, China; 3. Institute of Tropical Bioscience and Biotechnology, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou, Hainan 571101, China)

**Abstract:** In order to investigate the potential functions of the cassava (*Manihot esculenta*) VII subfamily of ERF gene family in response to biotic stress, we identified 161 *ERF* genes in the cassava genome, which were divided into 13 subfamilies. Analyses were performed on the conserved domains, *cis*-acting elements in promoter regions, interacting proteins, target genes, and expression patterns of the VII subfamily members. The results showed that all members of this subfamily contained a conserved AP2 domain, and their promoter regions included 13 types of *cis*-acting elements related to plant growth and development, and environmental stress responses. Expression pattern analysis revealed that the *MeERF46*, *MeERF133*, and *MeERF92* genes responded actively to *Xpm* infection among them, the change of *MeERF92* expression was the most significant. WGCNA and protein-protein interaction network analysis indicated that *MeERF92* might be involved in the process of oxidative stress, while *MeERF133* was widely involved in disease resistance related processes. These findings provide candidate genes for further research into the functions and mechanisms of ERF in cassava's response to biotic stress.

**Keywords:** Cassava; ERF gene family; bioinformatics analysis; Expression analysis

(责任编辑: 潘学峰)