

高弘扬,周良云,罗 碧,等. 乙烯信号转导及其在植物逆境响应中的作用[J]. 江苏农业科学,2020,48(12):15-19.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2020.12.004

乙烯信号转导及其在植物逆境响应中的作用

高弘扬,周良云,罗 碧,许丹芸,杨 全

(广东药科大学,广东广州 510006)

摘要:乙烯是一种与胁迫响应有关的激素,在植物生长发育和对环境信号的反应中起着关键作用。乙烯参与种子萌发、叶片与花的脱落、组织器官衰老、果实成熟、单性花性别决定等生理过程的调控,并且对生物和非生物胁迫的应对有重要作用。综述乙烯生理作用和乙烯生物合成及信号转导的最新研究进展,同时对乙烯在植物逆境响应中的作用进行探讨。

关键词:植物;逆境胁迫;乙烯;逆境响应;信号转导

中图分类号: Q945.78 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2020)12-0015-05

乙烯是一种小分子气体植物激素,对植物的生长发育有重要的影响^[1]。在维管植物中,乙烯是通过杨氏循环合成的,直接前体为 1-氨基环丙烷羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylate,简称

ACC),通过 ACC 氧化酶(ACO)的催化被分解为乙烯、二氧化碳、氰化氢。由于乙烯是一种气态植物激素,直接使用存在困难,因此在实际使用中往往用乙烯利(etheal)来代替气态乙烯。乙烯利,即 2-氯乙基磷酸(2-chloroethyl phosphoric acid,简称 CEPA),是一种人工合成的植物激素,在 pH 值高于 4 的环境下会自动分解并产生乙烯,且 pH 值越高,乙烯生成速率越快。同时,乙烯利容易被植物吸收,在植物细胞中 pH 值一般均大于 4,因此,乙烯利能在植物细胞内自动分解产生乙烯。

收稿日期:2019-07-02

基金项目:罗定肉桂产业发展基础研究(中树康)(编号:43248201)。

作者简介:高弘扬(1990—),女,辽宁大连人,博士,讲师,从事植物逆境生理与分子生物学研究。E-mail:13478418806@163.com。

通信作者:杨 全,博士,教授,从事南药规范化生产关键技术及应用研究。E-mail:yangquan7208@vip.163.com。

[37] Xing X H, Jiang H Q, Zhou Q, et al. Improved drought tolerance by early IAA- and ABA- dependent H₂O₂ accumulation induced by α -naphthaleneacetic acid in soybean plants[J]. Plant Growth Regulation, 2016, 80(3):303-314.

[38] 燕丽萍,夏 阳,梁慧敏,等. 转 BADH 基因苜蓿 T1 代遗传稳定性和抗盐性研究[J]. 草业学报, 2009, 18(6):65-71.

[39] Maheswari M, Varalaxmi Y, Vijayalakshmi A, et al. Metabolic engineering using *mtld* gene enhances tolerance to water deficit and salinity in sorghum[J]. Biologia Plantarum, 2010, 54(4):647-652.

[40] Quan R D, Hu S J, Zhang Z L, et al. Overexpression of an ERF transcription factor *TSRFL* improves rice drought tolerance[J]. Plant Biotechnology Journal, 2010, 8(4):476-488.

[41] Cao Y F, Song F M, Goodman R M, et al. Molecular characterization of four rice genes encoding ethylene-responsive transcriptional factors and their expressions in response to biotic and abiotic stress[J]. Journal of Plant Physiology, 2006, 163(11):1167-1178.

[42] Hu H H, Dai M Q, Yao J L, et al. Overexpressing a NAM, ATAF, and CUC (NAC) transcription factor enhances drought resistance and salt tolerance in rice[J]. PNAS, 2006, 103(35):12987-12992.

[43] 林秀琴,袁 坤,王真辉,等. 植物响应逆境胁迫的比较蛋白质

组学研究进展[J]. 热带农业科学, 2009, 29(2):52-57.

[44] 兰玉婷,王双蕾,李征珍,等. 沙冬青属植物响应非生物胁迫的蛋白质组学研究进展[J]. 生物技术通报, 2019, 35(1):112-119.

[45] 张 美,张 会. 胚胎发育晚期丰富蛋白(LEA 蛋白)与植物抗逆性研究进展[J]. 生物资源, 2017, 39(3):155-161.

[46] Huang J, Sun S J, Xu D Q, et al. A TFIIIA-type zinc finger protein confers multiple abiotic stress tolerances in transgenic rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Plant Molecular Biology, 2012, 80(3):337-350.

[47] Li J B, Luan, Y S, Liu Z. Overexpression of *SpWRKY1* promotes resistance to *Phytophthora nicotianae* and tolerance to salt and drought stress in transgenic tobacco[J]. Physiologia Plantarum, 2015, 155(3):248-266.

[48] Chen Y S, Lo S F, Sun P K, et al. A late embryogenesis abundant protein HVA1 regulated by an inducible promoter enhances root growth and abiotic stress tolerance in rice without yield penalty[J]. Plant Biotechnology Journal, 2014, 13(1):105-116.

[49] Ge F W, Tao P, Zhang Y, et al. Characterization of *AQP* gene expressions in *Brassica napus* during seed germination and in response to abiotic stresses[J]. Biologia Plantarum, 2014, 58(2):274-282.

1 乙烯的生理作用

乙烯抑制根茎伸长,使下胚轴或根茎变粗,并促进侧根的形成,这一过程有助于幼苗破土而出。在陆生植物上,乙烯对茎的伸长表现为抑制作用,促使茎增粗;而在水生或半水生植物上,乙烯表现为促进茎伸长,被水淹没会刺激茎秆合成 ACC,从而在茎秆内积累乙烯,直至茎秆伸出水。这说明乙烯对根茎的作用具有两重性。在模式植物拟南芥上,乙烯刺激的主要表现是三重反应:下胚轴变粗变短、茎秆变粗、顶端钩状芽弯曲加剧^[2]。在对乙烯传导通路进行研究时,三重反应常被用于检测突变体是否对乙烯敏感。

乙烯对于多种植物器官的成熟和衰老均有重要的调节作用。乙烯能促进花的开放,并增加瓜类等品种的雌花数量^[3]。乙烯被视为一个多功能的植物激素,可调节生长和衰老。乙烯还能促进果实成熟,这一催熟作用早已被广泛应用于番茄、香蕉、芒果等农产品中,通常在运送到位后才集中用乙烯催熟,乙烯的利用为这类产品的运输和销售提供了便利。乙烯通过提高细胞膜的通透性,加强果实的呼吸作用,进而实现果实的催熟目的。乙烯还是调节植物器官衰老、脱落的重要激素,并被认为是诱导叶片衰老脱落的重要物质,在生产中被用于脱去棉花等作物的老叶,进而改善作物光照、通风条件,提高作物产量。可根据其浓度、施用时机和植物种类促进或抑制生长和衰老过程。低浓度的乙烯可以增加叶片面积,而高浓度的乙烯会达到抑制效果^[4]。乙烯调控着叶、花、果实的发育。它也可以促进、抑制或诱导衰老,这取决于最佳或次优乙烯浓度^[5]。

乙烯合成与转导过程受多种因子转导和调控,同样,乙烯也对多种植物激素具有拮抗或促进作用。根据相关研究,乙烯与五大植物激素中的其他 4 种激素[生长素、赤霉素、细胞分裂素、脱落酸(ABA)]均有交互作用^[1]。目前已经被报道的能够诱导植物内源乙烯合成的外界因子有外源乙烯、生长素、细胞分裂素、 Ca^{2+} 、机械损伤、病原体侵染、果实成熟、胁迫因子等。

根据拟南芥三重反应的结果,研究发现很多根部特异乙烯不敏感突变体的生长素合成、转运也有缺陷,生长素能够抑制植物根的伸长,而这与三重反应中下胚轴变短、变粗的结果相符合,说明乙烯可能参与了生长素的调节^[6]。后续又发现 WEI2、

WEI7 等 2 个乙烯不敏感突变体,而 WEI2、WEI7 与生长素的合成密切相关,因此确认了乙烯与生长素之间的调控关系,乙烯能激活 WEI2 与 WEI7,进而促进生长素的合成^[7]。同时,生长素能促进 ACC 合成酶(ACS)的表达^[8],如上文所述,ACS 是乙烯生物合成前体 ACC 合成的关键酶。相似的,细胞分裂素能够增强 ACS 蛋白的稳定性^[9],对乙烯合成具有促进作用。有报道指出,赤霉素能正向调节乙烯合成酶基因 *FsACO1*,并能促进三重反应中的弯曲现象^[10]。在赤霉素信号通路中,一个重要蛋白——DELLA 蛋白,根据 Calvo 等的研究,乙烯处理能够提高 DELLA 蛋白的稳定性,因此对赤霉素有促进作用^[10]。与其他三者不同的是,脱落酸受乙烯的负向调控,乙烯是脱落酸的负调控因子^[11]。

2 乙烯的生物合成及其信号转导

植物内源乙烯合成自杨氏循环,或称蛋氨酸环,乙烯合成的真正前体就是蛋氨酸。在植物体内蛋氨酸的硫(甲硫基)被不断重新循环成蛋氨酸,蛋氨酸消耗的氨基丁酸则由腺嘌呤核苷三磷酸(ATP)中的核糖来补充,虽然植物体内蛋氨酸含量较低,但能持续循环生成乙烯,故称蛋氨酸环。因此,构成乙烯分子的 2 个碳原子来自于蛋氨酸的 3、4 位碳,也就是 ATP 核糖残基的 4、5 位碳。蛋氨酸是一种非极性 α -氨基酸,是乙烯的前体。蛋氨酸通过 3 种关键的酶促反应以线性方式转化为乙烯:(1)腺苷蛋氨酸合成酶催化蛋氨酸的转化为 S-腺苷甲硫氨酸(S-adenosyl-L-methionine,简称 SAM);(2)氨基环丙烷羧酸合成酶(1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase,简称 ACS)将 SAM 转化成氨基环丙烷羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase,简称 ACC);(3)ACC 氧化酶(ACO)氧化 ACC 并释放出乙烯、 CO_2 、氰化物。在植物体内的乙烯合成中有 3 个重要的酶,分别是腺苷蛋氨酸(SAM)合成酶(SAMS)、ACC 合成酶(ACS)、ACC 氧化酶(ACO)。在三者中,ACS 是植物内源乙烯合成的限速酶,而 ACO 则是组成性的,不构成乙烯生物合成的限速酶^[12]。ACC 转化为乙烯是氧依赖的,因此在厌氧条件下乙烯的形成完全被抑制。而 SAMS 基因属于管家基因,它的转录物水平与乙烯水平并不相关,只有一部分 SAM 会被用于产生 ACC,因此 SAM 在植物内源乙烯合成中并不占中心地位。ACO 基因的转录水平与乙烯合成不

完全一致,而 ACS 的转录水平则与乙烯合成相一致^[13]。胡花丽等也发现,暴露于外源乙烯的桃果,ACC 合成酶(ACS)活性增强,ACO 活性提高不如 ACS 明显,最终内源乙烯生成量增加^[14]。ACS 与 ACO 是乙烯生物合成的关键酶。

内质网相关乙烯受体(ETR)可感知乙烯。在拟南芥中,ETR1、ETR2、ERS1、ERS2、EIN4 是一个家族的 5 个受体^[15]。ETR1 可以通过单体之间的二硫键形成同型二聚体。它还能够与乙烯结合,并能与负调节因子(CTR1)相互作用^[16],铜离子充当辅因子,并通过转运蛋白 RAN 传递给受体^[17]。CTR1 是乙烯反应的负调节因子,抑制下游乙烯信号转导元件,如 EIN2。EIN2 是乙烯信号转导正调节因子,激活后进入细胞核迁移可能调控下游的 EIN3/EILs 转录因子。拟南芥中 EIN3 是乙烯信号转导途径中的关键因子,EIN3 的水平影响乙烯信号传递的强弱^[18]。EIN3 基因家族转录因子结合到下游的乙烯响应因子(ERF)的启动子上。这些转录调节子介导了乙烯下游的基因表达,通过与乙烯调节因子的启动子区的 GCC-box 结合。

能够抑制乙烯合成或拮抗乙烯作用的有氨基乙酸、氨基乙基甘氨酸、1-甲基环丙烯、水杨酸、 Co^{2+} 、 Ag^{+} (硝酸银、硫代硫酸银等)^[19]。氨基乙酸能够阻断植物体内的乙烯生物合成途径,抑制乙烯的内源合成,但对于外源乙烯并无抑制作用。1-甲基环丙烯则是一种新型乙烯受体抑制剂,能与乙烯受体不可逆性结合,阻断乙烯的传导途径,能有效抑制内源乙烯对植物的影响,并阻止外源乙烯诱导内源乙烯的合成。硝酸银也是一种乙烯抑制剂,能降低乙烯积累对植物的伤害与分化抑制,可以有效减少玻璃化现象的产生。这是由于 Ag^{+} 能和乙烯受体结合,阻止乙烯和乙烯受体结合,抑制了乙烯的生物活性,因而使得植物对于乙烯的合成与乙烯信号转导的能力降低,进而使保卫细胞中过氧化氢合成降低,气孔开度增大,失水加快,含水量下降,并最终使玻璃化植株复原^[20]。硫代硫酸银(silver thiosulfate,简称 STS)是另一种银离子乙烯抑制剂,对植物毒性较低,在溶液中比较稳定,且与硝酸银相比,不与培养基中常常含有的 Cl^{-} 和 I^{-} 作用。STS 经常被用于切花运输,能有效减轻乙烯促进花材衰老的作用,延长切花开放时间。

3 乙烯在植物逆境响应中的作用

在植物进化过程中,为应对各种逆境,演化出

一套复杂的防御网络。乙烯作为一种简单气态分子,具有扩散快、反应灵敏等特点,在多种逆境胁迫中均具有重要地位,是植物体内的一种快速响应因子。乙烯对于植物的水分胁迫应答有重要作用,在缺水、高温、高盐等环境下,植物细胞缺水产生干旱信号,使植物内源乙烯产生量增加,并使植物的抗逆性得到提高^[21]。

3.1 乙烯与温度胁迫

低温胁迫会导致许多植物的乙烯合成增强^[22-23]。然而,Shi 等报道乙烯可以负调控拟南芥试管苗的抗冻性。拟南芥幼苗用乙烯前体 ACC 处理后表现出抗冻性,冷胁迫能够促进蛋白酶体介导的 EBF1 降解从而使 EIN3 更加稳定,反过来又抑制 CBF 途径^[24]。下游转录因子 EIN3 通过与启动子中的特异性元件结合,负调控 CBFs 和 A 型拟南芥响应调节因子 ARR5、ARR7 和 ARR15 的表达量。然而,在土壤中 ACC 增强了拟南芥幼苗的抗寒性^[22],它通过维持乙烯水平以促进冷胁迫过程中 COR 基因的表达。在冷胁迫下,编码乙烯转录因子的基因也被调控,例如乙烯反应元件结合蛋白(EREBP) C1、C2、C3、WRKY TF(CaWRKY1A)。在烟草中,JEF3 激活某些氧化基因的转录,以消除冷胁迫过程中产生的活性氧^[25]。乙烯还调节冬小麦抗冻蛋白的积累^[26]。乙烯对番茄的冷耐受能力具有正向调节作用。总之,有研究表明乙烯对抗冻性的影响可能具有物种特异性。热胁迫下不同植物乙烯水平受到不同程度的调控。例如,在温度为 35℃ 时,小麦的乙烯水平受到抑制,但温度为 45℃ 时,在大豆中仍旧不受影响。高温诱导生殖器官脱落与 ACC 水平升高有关。拟南芥中乙烯负调节热胁迫。具有抑制乙烯信号的 EIN 突变体植物对热的耐受性相对较高,表明 EIN2 负调控拟南芥的耐热性^[27]。

3.2 乙烯与盐胁迫

在盐胁迫下乙烯或其前体 ACC 的生成量增加。拟南芥盐胁迫下的转录组分析结果表明,大量的乙烯应答基因的表达量发生改变^[28]。利用拟南芥 ACS7 突变体发现,乙烯通过减弱的 ABA 信号负调控盐胁迫^[29-30]。然而,也有报道称拟南芥乙烯水平的提高与耐盐性的提高呈正相关^[31-32]。丝裂原活化蛋白激酶(MAPK)途径激活乙烯生物合成所需的 ACS 基因,从而正向调节耐盐性^[29]。乙烯和盐均能诱导上皮修复因子(ERF)基因的表达。ERF 绑定到乙烯与胁迫响应基因的启动子上的 GCC 和 DRE/

CRT 顺式作用元件^[33]。信号应答基因(*SRI*)是乙烯应答基因,编码钙调蛋白结合转录因子,参与极端温度、盐、伤害的应激反应^[34],在植物的盐胁迫应答中,乙烯起到快速传递环境信号的作用。高盐条件会诱导乙烯合成,有报道指出,用 ACC 处理能提高拟南芥在高盐环境下的存活率^[35]。有多个乙烯通路中的因子参与了盐胁迫应答,Cao 等发现过表达乙烯受体 NTHK1 能使烟草对盐胁迫更加敏感^[36]。另一个乙烯通路因子 EIN3 则被发现能增强幼苗对盐胁迫的耐性,缺失 EIN3 的幼苗对盐的耐受力显著下降。

3.3 乙烯与干旱胁迫

在干旱条件下乙烯的生成与脱水速率呈正相关。在干旱胁迫下乙烯抑制 ABA 诱导气孔关闭,而 ABA 水平的提高抑制乙烯的产生^[37]。总体而言,ABA 与乙烯之间的相互作用依赖于植物的氧化胁迫程度。

3.4 乙烯和水涝胁迫

在水涝条件下植物光合作用的能力被限制,所以它们通过茎部伸长浮出水面。乙烯对深水水稻生长有促进作用,有利于植物适应淹水情况。淹水会引起缺氧,并导致乙烯产量增加,最终使拟南芥中乙烯应答基因如 ERF/AP2 家族的表达量上调。部分淹没情况下 *SNORKELS* (*SK1*、*SK2*) 编码 AP2/EFS 调节茎伸长^[38]。相反,在全部淹没条件下乙烯诱导另一个 ERF/AP2 转录本 *SUB1A* 的表达^[39]。*SUB1A* 还限制活性氧(ROS)介导的应激反应^[40]。转录因子 RAP2.2 和 ERF73/HRE1 也参与了乙烯依赖性的抗缺氧能力^[41]。

3.5 乙烯和玻璃化

目前一般认为,植物内部水分代谢失去平衡、细胞过度吸水或者失水率降低是玻璃化发生与发展的关键^[42]。在组织培养过程中过量的乙烯积累常常与玻璃化的发生有关。玻璃化发生过程中乙烯含量也会持续增加。玻璃化苗中常观察到气孔开度减小^[43],导致失水率降低,而乙烯可以通过诱导保卫细胞中 H_2O_2 含量的增加而使气孔关闭,可能与玻璃化发生有关。另一方面,Qing 等研究表明乙烯可以诱导 Pip2-1 发生磷酸化从而调控水分运输使拟南芥吸水能力增强,也可能是玻璃化发生的另一个原因^[44]。

参考文献:

[1] Iqbal N, Khan N A, Ferrante A, et al. Ethylene role in plant growth,

development and senescence; interaction with other phytohormones [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017(8):475.

[2] 潘延云,郭毅,赵军峰,等. 乙烯在植物中的信号转导[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2003, 29(4):453-460.

[3] Rudich J, Halevy A H, Kedar N. Ethylene evolution from cucumber plants as related to sex expression [J]. *Plant Physiology*, 1972, 49(6):998-999.

[4] Khan N A, Mir M R, Nazar R, et al. The application of ethephon(an ethylene releaser) increases growth, photosynthesis and nitrogen accumulation in mustard (*Brassica juncea* L.) under high nitrogen levels[J]. *Plant Biology*, 2008, 10(5):534-538.

[5] Ronald P, Danny T, Hendrik P, et al. The Janus face of ethylene: growth inhibition and stimulation [J]. *Trends in Plant Science*, 2006, 11(4):176-183.

[6] Bennett M J, Marchant A, Green H G, et al. *Arabidopsis AUX1* gene: a permease-like regulator of root gravitropism[J]. *Science*, 1996, 273(5277):948-950.

[7] Stepanova A N, Hoyt J M, Hamilton A A, et al. A Link between ethylene and auxin uncovered by the characterization of two root-specific ethylene-insensitive mutants in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2005, 17(8):2230-2242.

[8] Woeste K E, Ye C, Kieber J J. Two *Arabidopsis* mutants that overproduce ethylene are affected in the posttranscriptional regulation of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase [J]. *Plant Physiology*, 1999, 119(2):521-530.

[9] Vogel J P, Woeste K E, Theologis A, et al. Recessive and dominant mutations in the ethylene biosynthetic gene *ACS5* of *Arabidopsis* confer cytokinin insensitivity and ethylene overproduction, respectively [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1998, 95(8):4766-4771.

[10] Calvo A P, Nicolas C, Nicolas G, et al. Evidence of a cross-talk regulation of a GA 20-oxidase (FsGA20ox1) by gibberellins and ethylene during the breaking of dormancy in *Fagus sylvatica* seeds [J]. *Physiologia Plantarum*, 2004, 120(4):623-630.

[11] Ghasseman M, Nambara E, Cutler S, et al. Regulation of abscisic acid signaling by the ethylene response pathway in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2000, 12(7):1117-1126.

[12] 陈新建,刘国顺,陈占宽,等. 乙烯生物合成途径及其相关基因工程的研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2002, 10(1):83-98.

[13] 姚瑞亮,关雄,李杨瑞,等. 植物激素乙烯的分子生物学研究进展[J]. 广西农业生物科学, 1999, 18(2):153-156.

[14] 胡花丽,梁丽松,李鹏霞,等. 外源乙烯对 CA 贮藏桃果实内源乙烯生物合成的影响[J]. 保鲜与加工, 2008, 8(5):34-37.

[15] Chang C, Stadler R. Ethylene hormone receptor action in *Arabidopsis* [J]. *BioEssays*, 2001, 23(7):619-627.

[16] Schaller G E, Bleecker A B. Ethylene-binding sites generated in yeast expressing the *Arabidopsis ETR1* gene [J]. *Science*, 1995, 270(5243):1809-1811.

[17] Hirayama T, Kieber J J, Hirayama N, et al. RESPONSIVE-TO-ANTAGONIST1, a menkes/wilson disease-related copper transporter, is required for ethylene signaling in *Arabidopsis* [J].

- Cell,1999,97(3):383–393.
- [18] Solano R, Ecker J R. Ethylene gas: perception, signaling and response[J]. Current Opinion in Plant Biology,1998,1(5):393–398.
- [19] 李明亮, 韩一凡. 乙烯在植物生长发育和抗病反应中的作用及其生物合成的反义抑制[J]. 林业科学,2000,36(4):77–84.
- [20] Gao H Y, Xia X Y, An L J, et al. Reversion of hyperhydricity in pink (*Dianthus chinensis* L.) plantlets by AgNO₃ and its associated mechanism during in vitro culture[J]. Plant Science,2017,254:1–11.
- [21] Gazzarrini S, McCourt P. Genetic interactions between ABA, ethylene and sugar signaling pathways[J]. Current Opinion in Plant Biology,2001,4(5):387–391.
- [22] Catalá R, López-Cobollo R, Castellano M M, et al. The *Arabidopsis* 14–3–3 protein RARE COLD INDUCIBLE 1A links low-temperature response and ethylene biosynthesis to regulate freezing tolerance and cold acclimation[J]. The Plant Cell,2014,26(8):3326–3342.
- [23] Zhao M G, Liu W J, Xia X Z, et al. Cold acclimation-induced freezing tolerance of *Medicago truncatula* seedlings is negatively regulated by ethylene[J]. Physiologia Plantarum,2014,152(1):115–129.
- [24] Shi Y T, Tian S W, Hou L Y, et al. Ethylene signaling negatively regulates freezing tolerance by repressing expression of *CBF* and type-A *ARR* genes in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell,2012,24(6):2578–2595.
- [25] Wu L J, Zhang Z J, Zhang H W, et al. Transcriptional modulation of ethylene response factor protein JERF3 in the oxidative stress response enhances tolerance of tobacco seedlings to salt, drought, and freezing[J]. Plant Physiology,2008,148(4):1953–1963.
- [26] Yu X M, Griffith M, Wiseman S B. Ethylene induces antifreeze activity in winter rye leaves[J]. Plant Physiology,2001,126(3):1232–1240.
- [27] Clarke S M, Cristescu S M, Miersch O, et al. Jasmonates act with salicylic acid to confer basal thermotolerance in *Arabidopsis thaliana*[J]. New Phytologist,2009,182(1):175–187.
- [28] Shen X Y, Wang Z L, Song X F, et al. Transcriptomic profiling revealed an important role of cell wall remodeling and ethylene signaling pathway during salt acclimation in *Arabidopsis*[J]. Plant Molecular Biology,2014,86(3):303–317.
- [29] Xu J, Li Y, Wang Y, et al. Activation of MAPK kinase 9 induces ethylene and camalexin biosynthesis and enhances sensitivity to salt stress in *Arabidopsis*[J]. Journal of Biological Chemistry,2008,283(40):26996–27006.
- [30] Hui D, Zhen Z Q, Peng J Y, et al. Loss of ACS7 confers abiotic stress tolerance by modulating ABA sensitivity and accumulation in *Arabidopsis*[J]. Journal of Experimental Botany,2011,62(14):4875–4887.
- [31] Chen D H, Ma X Y, Li C L, et al. A wheat aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase gene, *TaACO1*, negatively regulates salinity stress in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant Cell Reports,2014,33(11):1815–1827.
- [32] Jiang C F, Belfield E J, Yi C, et al. An *Arabidopsis* soil-salinity-tolerance mutation confers ethylene-mediated enhancement of sodium/potassium homeostasis[J]. The Plant Cell,2013,25(9):3535–3552.
- [33] Kevin L W, Yoshida H, Claire L, et al. Regulation of ethylene gas biosynthesis by the *Arabidopsis* ETO1 protein[J]. Nature,2004,428(6986):945–950.
- [34] Yang T, Poovaiah B W. A calmodulin-binding/CGCG box DNA-binding protein family involved in multiple signaling pathways in plants[J]. The Journal of Biological Chemistry,2002,277(47):45049–45058.
- [35] Cao W H, Liu J, He X J, et al. Modulation of ethylene responses affects plant salt-stress responses[J]. Plant Physiology,2007,143:707–719.
- [36] Cao W H, Liu J, Zhou Q N, et al. Expression of tobacco ethylene receptor *NTHK1* alters plant responses to salt stress[J]. Plant, Cell & Environment,2006,29(7):1210–1219.
- [37] Desikan R, Kathryn L, Harrett-Williams R, et al. Ethylene-induced stomatal closure in *Arabidopsis* occurs via AtrbohF-mediated Hydrogen peroxide synthesis[J]. The Plant Journal,2006,47(6):907–916.
- [38] 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.
- [39] Xu K N, Xu X, Fukao T, et al. *Sub1A* is an ethylene-response-factor-like gene that confers submergence tolerance to rice[J]. Nature,2006,442(713):705–708.
- [40] Fukao T, Bailey-Serres J. Submergence tolerance conferred by *Sub1A* is mediated by *SLR1* and *SLRL1* restriction of gibberellin responses in rice[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences,2008,105(43):16814–16819.
- [41] 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.
- [42] 马婧, 杨系玲, 孙聪, 等. 老山芹正常试管苗和玻璃化苗的生理生化特性比较[J]. 江苏农业科学,2018,46(24):158–160.
- [43] van den Dries N, Gianni S, Czerednik A, et al. Flooding of the apoplast is a key factor in the development of hyperhydricity[J]. Journal of Experimental Botany,2013,64(16):5221–5230.
- [44] Qing D J, Yang Z, Li M Z, et al. Quantitative and functional phosphoproteomic analysis reveals that ethylene regulates water transport via the C-terminal phosphorylation of aquaporin PIP2;1 in *Arabidopsis*[J]. Molecular Plant,2016,9(1):158–174.