

乙烯信号转导与植物非生物胁迫反应调控研究进展

赵赫 陈受宜 张劲松

(中国科学院遗传与发育生物学研究所 植物基因组学国家重点实验室, 北京 100101)

摘要: 乙烯是一种重要的植物激素, 在植物生长发育过程中发挥着重要作用。研究发现, 植物体内的乙烯受到各种外界胁迫的诱导, 乙烯信号转导途径参与了植物对各种非生物胁迫的响应。总结了近年来乙烯在抗逆中作用的相关报道, 并结合实验室的研究结果, 对乙烯在植物应对干旱、水淹、盐以及低温胁迫中的作用进行了阐述, 并提出了一些在研究乙烯信号转导与抗逆中需要注意的问题, 以期为进一步理解乙烯和抗逆的关系提供一些参考。

关键词: 乙烯信号转导; 非生物胁迫; 负反馈调节

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2016.10.001

Ethylene Signaling Pathway in Regulating Plant Response to Abiotic Stress

ZHAO He CHEN Shou-yi ZHANG Jin-song

(National Key Lab of Plant Genomics, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101)

Abstract: Ethylene is an important hormone which plays essential roles in regulating plant growth and development. Researches showed that ethylene was induced by different stresses and ethylene signal transduction participated in plant response to the stresses. In this review, we summarized the current advances in the role that ethylene played in regulating plant response to abiotic stresses, including drought, flooding and high salinity. Also, the potential uses and deficiencies of ethylene signaling in improving the stress tolerance of crops were discussed.

Key words: ethylene signaling transduction; abiotic stress; negative feedback regulation

植物的生存环境是随着植物生长发育的过程不断变化的, 很多情况下植物并不会生长在一个适宜的环境中, 而是会受到各种各样的逆境胁迫。逆境胁迫可以分为生物胁迫和非生物胁迫两大类, 生物胁迫是指由其他生物对植物造成的伤害, 这些生物包括细菌、病毒、真菌、寄生物、昆虫以及杂草等。与生物胁迫对应的是非生物胁迫, 是指由各种非生物因素对植物造成的伤害, 包括温度、阳光、风、盐、旱涝等。实际生产中, 非生物胁迫是影响作物生长以及减产的最主要因素^[1]。在这些逆境因素中, 水分胁迫、温度胁迫、盐胁迫是3种最主要的, 也是研究最多的。

为了应对多变的环境胁迫, 植物进化出了一系列的调控机制。从感知外界的胁迫信号到作出响应, 各种信号途径参与其中, 并互相作用形成了复杂的调控网络。其中, 植物激素在抵御非生物胁迫中发挥了关键作用。当植物受到环境胁迫时, 可以通过多种激素信号途径产生各种响应以适应环境变化^[2-5]。各种植物激素, 包括生长素、脱落酸、细胞分裂素以及油菜素内酯等均在植物响应非生物胁迫中发挥作用^[6-9]。

乙烯是气体类激素, 它广泛存在于植物的各个组织和器官中, 并参与到植物种子萌发、根毛发育、根瘤、花器官凋零、叶片脱落以及果实成熟等

收稿日期: 2016-06-21

基金项目: 国家自然科学基金项目(31530004), 国家“973”项目(2015CB755702)

作者简介: 赵赫, 男, 博士研究生, 研究方向: 水稻乙烯信号转导分子机制; E-mail: zhaohe@gengtics.ac.cn

通讯作者: 张劲松, 男, 博士, 研究员, 研究方向: 植物耐逆的分子机制及大豆功能基因组研究; E-mail: jszhang@genetics.ac.cn

方面^[10]。乙烯同样参与到了植物应对非生物胁迫中^[11, 12]。植物体内乙烯含量的改变受到体内信号分子和外在环境的调控,当植物受到机械伤害、低氧、冷害和冻害等生物或非生物胁迫因素刺激时,体内的乙烯含量都会发生变化。各种胁迫条件往往会使植物体内的乙烯含量增加。在拟南芥中,乙烯合成过程中的限速酶 ACC 合成酶 (ACC synthase, ACS) 的基因表达受到各种生物和非生物胁迫的调控,进而使植物体内的乙烯含量发生变化^[13, 14]。

当植物体接收到胁迫信号时,体内乙烯含量发生改变,乙烯信号通过相应的信号转导途径进行传递后,可以对下游相关基因进行调控,进而使植物细胞在生理水平发生变化,以适应变化的环境。乙烯在植物应对水淹、干旱和高盐环境中都发挥了重要作用。本文对前人关于乙烯和植物应对非生物胁迫的研究进展进行了总结,结合我们实验室对烟草、拟南芥以及水稻中乙烯信号组分的研究结果,进一步讨论乙烯在植物应对非生物胁迫中的作用,以期为进一步的研究工作提供一定参考。

1 乙烯信号转导途径

1.1 拟南芥中的乙烯信号通路

在乙烯处理条件下,黑暗生长的拟南芥幼苗表现出下胚轴径向膨胀,顶端弯钩加剧以及下胚轴和根伸张被抑制(三重反应)^[15, 16]。人们通过筛选得到了一系列乙烯突变体,包括乙烯不敏感突变体 *etr1*、*etr2*、*ein2*、*ein3*、*ein5/ain1*、*ein4*、*ein6*、*eir1*, 过敏突变体 *ctr1* 以及不能形成顶端弯钩的突变体 *hls1*^[15-21]。通过对这些突变体的研究,人们建立了一个以 EIN2 为核心的线性乙烯信号转导模型(图1)。在这个模型中,乙烯受体(ETR1、ERS、ETR2、EIN4 和 ERS2)位于内质网膜上,其结构与细菌双组分信号系统中的组氨酸激酶类似^[22]。在没有乙烯的情况下,乙烯受体本身处于活化状态,可以激活 Raf 类激酶 CTR1 的功能^[18, 23]。CTR1 是乙烯信号途径中的抑制因子,它可以磷酸化同样位于内质网膜上的 EIN2 C 端结构域(C-terminal end of EIN2, CEND)^[24-26]。EIN2 是乙烯信号转导中的关键组分,其 CEND 被认为参与到了乙烯信号转导,异位表达 CEND 可以部分激活乙烯反应^[24, 27]。被 CTR1 磷酸

化后的 CEND 可以被 F-box 蛋白 EIN2 TARGETING PROTEIN1/2 (ETP1/2) 识别并进入蛋白酶体降解^[26, 28]。因此,在没有乙烯存在的情况下,CTR1 通过抑制 EIN2 使乙烯信号通路处于关闭状态。当乙烯存在时,乙烯与受体结合并使受体和 CTR1 失活,CTR1 对 EIN2 的磷酸化被抑制。EIN2 的 CEND 通过剪切从内质网膜脱落,一部分 CEND 与 EBF1/2 mRNA 3'UTRs 结合,通过与 EIN5 等 P-body 蛋白互作,进入 P-body,从而抑制 EBF1/2 mRNA 的翻译,而切断了 EBF 蛋白的翻译,剩下的 EBF 蛋白将会很快被降解^[29, 30];另一部分 CEND 进入细胞核,通过抑制两个 F-box 蛋白 EBF1/2 对 EIN3/EIL1 蛋白的降解直接或间接的激活或稳定 EIN3/EIL1 蛋白^[26, 27, 31-33]。EIN3/EIL1 蛋白存在于细胞核中,是乙烯信号途径中的关键转录因子,它可以对下游的 ERF 转录因子进行调控。当乙烯存在时,细胞核内的 EIN3/EIL1 蛋白积累,进而调控下游基因的表达。ERF 家族蛋白在拟南芥和水稻中个有 122 个和 139 个成员,它们中一部分参与了乙烯对植物生长发育以及胁迫响应的调控。

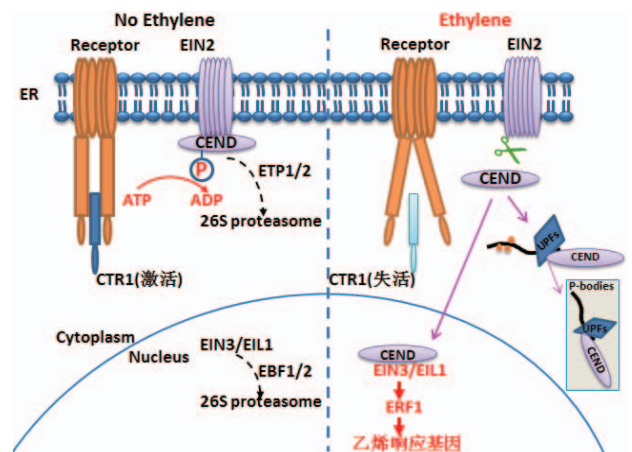


图1 乙烯信号转导模式图

1.2 水稻中乙烯信号通路

水稻是一种单子叶模式生物,作为半水生植物,水稻较好的适应了缺氧环境,包括胚芽鞘伸长,不定根形成,通气组织发育以及茎的伸长或抑制^[34]。而乙烯在水稻适应水生环境中发挥了重要作用^[35]。拟南芥中不同信号组分在水稻中的同源基因已经被

鉴定, 包括乙烯受体、RTE1、CTR1、EIN2 和 EIN3 的同源基因^[36-40]。在黑暗生长条件下, 乙烯可以促进水稻胚芽鞘的伸长并抑制根的伸长。这种“双重反应”和拟南芥中的“三重反应”不同, 表明乙烯对水稻生长发育的调控可能有别于拟南芥。根据“双重反应”我们建立了一个筛选体系, 并筛选得到了一系列对乙烯不敏感的水稻突变体^[41], 通过对这些突变体的研究, 我们对水稻乙烯信号转导途径有了更深入的了解, 发现并揭示了一系列水稻乙烯反应调控组分及其功能。MHZ7/OsEIN2 是拟南芥乙烯信号转导核心组分 EIN2 在水稻中的同源基因, 其突变体 *mhz7* 的根和胚芽鞘对乙烯完全不敏感^[41]。而通过对 *mhz6* 突变体的研究, 我们发现 *MHZ6* 编码 OsEIL1, *MHZ6*/OsEIL1 和 OsEIL2 分别调控乙烯对水稻黄化苗根和胚芽鞘的调控^[42]。在对 *mhz5* 和 *mhz4* 突变体的研究中发现在水稻中乙烯通过诱导 ABA 合成相关基因 *MHZ5*/CRTISO 和 *MHZ4*/OsABA4 的表达促进 ABA 合成, 对水稻的根伸长进行调控^[43, 44]。这与拟南芥中 ABA 通过乙烯信号途径调控根生长不同^[45, 46]。

2 乙烯信号转导与非生物胁迫的关系

2.1 乙烯信号转导与水分胁迫的关系

水分胁迫分为干旱胁迫和水淹胁迫, 两者都对植物生长发育产生巨大影响, 是造成作物减产的重要因素。

2.1.1 乙烯与干旱胁迫 植物在生长发育过程中经常会遭受干旱胁迫。干旱胁迫是造成作物减产的最主要因素, 据统计, 干旱造成的作物产量减少超过所有自然灾害的总和。在生理水平, 干旱对植物的危害主要有细胞膜结构的破坏、生长的抑制作用、光合作用减弱、酶系统变化以及内源激素代谢失调。对植物进行干旱处理时, 植物体内的乙烯含量会发生变化, 增高或者降低与处理的条件和物种有关。但是大量研究的实验结果证实了乙烯参与植物干旱胁迫响应过程。乙烯受体参与干旱胁迫响应的研究较少。研究发现, 拟南芥 *etr1-1* 和 *etr-7* 两个 ETR1 的等位突变体对甘露醇处理产生的渗透胁迫响应不同。与野生型拟南芥相比, 在种子萌发以及小苗阶段, *etr-1* 表现出对甘露醇过敏感, 而 *etr-7* 则

对于旱表现出抗性。实验表明这两个突变体对于旱的不同响应可能有 ABA 参与其中^[47]。另外有研究发现, 烟草受体 NTHK1 的表达受到干旱诱导^[48]。作为乙烯信号转导中的关键组分, EIN2 也参与了植物干旱胁迫响应。研究发现拟南芥 EIN2 突变体 *ein2-5* 对甘露醇造成的渗透胁迫过敏感, 表现为突变体在甘露醇的培养基中种子萌发率降低, 子叶转绿速度减慢以及根和叶生长的减慢, 进一步实验表明 EIN2 可以参与到了脱落酸 (ABA) 的信号转导过程^[49]。乙烯信号转导途径中和抗旱联系最密切的是 ERF 转录因子家族。不同的研究都报道了该家族基因在植物响应干旱胁迫中的作用。通过基因转录数据分析, Wan 等^[50] 在水稻中发现了一个受到干旱和乙烯诱导的 ERF 家族基因 *OsDER1*, 过表达该基因的突变体对于旱以及渗透胁迫过敏感, 而其敲除系则对于旱钝感。研究发现 *OsDER1* 通过转录调控 *OsERF3*/*OsAP2-39* 影响水稻乙烯合成, 而外源施加 ACC 可以恢复 *OsDER1* 过表达植株对于旱的过敏感表型。这说明 *OsDER1* 可能通过调控乙烯合成进而调节植物的干旱响应。Trujillo 等^[51] 发现, 在烟草中异源表达甘蔗 *SodERF3* 基因可以提高烟草的抗盐和抗旱能力。通过分析发现, 转基因植株的抗性表型是通过区别于乙烯和 ABA 的一条通路产生的, 可能是 *SodERF3* 的过表达造成了 Na^+ 运输能力的改变。番茄中的 *SIERF5* 基因受到各种非生物胁迫诱导。过表达该基因的转基因番茄表现出对于旱和盐胁迫的抗性^[52]。

最近的研究发现水稻 *OsERF109* 基因在水稻响应逆境胁迫中发挥负调控作用。在过表达 *OsERF109* 的转基因水稻中乙烯含量下降, 通过基因表达分析发现乙烯合成的关键基因的表达量也在过表达株系中下降。这说明 *OsERF109* 可能通过负调控乙烯合成影响水稻的抗旱能力^[53]。

2.1.2 乙烯与水淹胁迫 当土壤水分过多, 影响了植物正常的呼吸作用时, 就会产生水淹胁迫。水淹对植物造成伤害的主要原因是阻碍了植物体内的气体与外界进行交换, 从而导致植物体能源和碳水化合物的缺乏。根系缺少能量供应会导致离子吸收能力下降, 地上部则表现为叶绿素含量下降, 光合作用效率降低。在水淹环境下, 气体无法顺利和外界

进行交换,植物无法获得足够的氧气和二氧化碳,而体内的乙烯含量迅速升高^[54]。高浓度的乙烯会对植物产生各种影响。因此乙烯是植物适应水淹环境的一个重要因素。在深水水稻中,发现的两个 ERF-VII 类转录因子 SK1 和 SK2 在深水水稻适应水淹环境中发挥了关键作用。当水淹导致乙烯增加时,乙烯激活乙烯信号通路, EIN3 通过结合 SK1 和 SK2 的启动子促进两者表达,从而促进水下茎节的生长,进而使植物可以在水下迅速伸长,这个过程需要通过 GA 起作用^[55, 56]。而在耐淹水稻中,人们发现了另一类 ERF 类调控因子——Sub1A 在水稻的耐淹性中发挥了重要作用。普通的水稻栽培种在完全水淹一周后就会死亡,而像 *O. sativa* ssp., *indica* cultivar FR13A 这些少数的栽培种则具有高度的耐淹性,这些品种可以在完全水淹环境中坚持两周。通过数量性状分析以及功能验证,人们找到了 Sub1A 这个关键的基因^[57]。与 SK1/2 不同的是, Sub1A 通过诱导赤霉素 (GA) 抑制因子 SLR1 和 SLRL1 的积累抑制植株组织伸长。同时, Sub1A 可以抑制乙烯合成,并且可能通过茉莉酸 (JA) 降低植株叶绿素的降解速度,已达到适应水淹环境的目的^[58]。值得注意的是, SK1/2 和 Sub1A 都属于 ERF-VII 类转录因子,都受到乙烯的调控,其中 SK1/2 更是受到 EIN3 的直接调控。

2.2 乙烯与高盐胁迫的关系

土壤盐碱化是造成作物减产的一个重要环境因素。全世界 6% 的土地受到高盐胁迫等的影响^[59, 60]。而几乎所有重要的作物都是甜土植物,对盐的抗性都较弱^[60]。因此,研究植物的耐盐机制具有重要的意义。植物在长期的进化过程中产生了一系列形态学、生理学以及生物化学上的机制以适应高盐环境。通常情况下,在受到盐胁迫时,生理学上植物产生了几种响应的抵抗机制,包括渗透胁迫适应、吸收环境中的钠钾离子或排出胞质内多余的钠离子^[61, 62]。乙烯信号途径中的重要组分同样参与了植物的盐胁迫反应。和干旱胁迫类似,在盐胁迫条件下,拟南芥 *etr1-1* 和 *etr-7* 两个 ETR1 的等位突变体对甘露醇处理产生的渗透胁迫响应不同。和野生型拟南芥相比,在种子萌发以及小苗阶段, *etr-1*

表现出对高盐胁迫过敏感,而 *etr-7* 则对高盐表现出抗性^[47]。烟草受体基因 *NTHK1* 受到干旱诱导的同时也受到高盐诱导^[48]。Cao 等^[63, 64]发现,异源过表达 *NTHK1* 基因的转基因烟草和拟南芥的抗盐性增加,并且植株乙烯敏感性下降,莲座叶/植株生长加快。*NTHK1* 对拟南芥抗盐性和乙烯反应的调控依赖于其激酶活性^[65, 66]。和烟草中的 I 类受体 *NtETR1* 相比, II 类受体 *NTHK1* 在调控植株盐胁迫响应、莲座叶生长以及乙烯反应中发挥了更大的作用,这说明不同的受体之间有着一定的功能分化^[66]。除了受体以外,受体下游的 CTR1 同样参与了植物盐胁迫响应。*ctr1* 突变体是乙烯过敏感,其对高盐胁迫表现出抗性。研究发现 CTR1 可能通过乙烯信号途径调节了茎部的钠钾稳态,进而影响植株抗盐性^[67-69]。作为乙烯信号转导中的核心组分, EIN2 的突变体对盐胁迫非常敏感^[70]。EIN2 的 CEND 可以恢复突变体的盐胁迫过敏感表型,证明激活的乙烯信号通路是拟南芥抗盐性所必要的^[70]。而一个拟南芥乙烯反应负调控基因 *ECIP1* 被发现参与负调控拟南芥的抗盐性^[70]。在拟南芥中, *ein3* 突变体对盐胁迫响应正常,而 *ein3/eil1* 双突变体则具有与 *ein2* 突变体类似的表型,对高盐表现出极度敏感^[70]。这从侧面证明了乙烯确实参与到了植物盐胁迫响应中。通过拟南芥和烟草的研究结果发现,乙烯作为一个正调控抗盐性的信号分子存在。而 Yang 等^[42]发现,水稻 MHZ6/EIL1 通过直接结合 *OsHKT2 ; 1* 的启动子区域对其表达量进行调节,从而调控水稻钠离子 (Na^+) 的摄入,进而影响水稻的耐盐性。过表达 *MHZ6/OsEIL1* 的转基因水稻和 *mhz6* 突变体分别具有盐敏感和抗盐的表型。水稻中 MHZ6/OsEIL1 和拟南芥中 AtEIN3/AtEIL1 在植物面对高盐胁迫时的作用相反,可能与水稻适应半水生的环境相关。正常生长情况下,水稻通过根中乙烯含量的增加诱导 Na^+ 转运蛋白含量增加,从而向细胞内转运 Na^+ , 以适应较高的水势。而当外界存在高盐胁迫时,高表达的 Na^+ 转运蛋白就会导致体内的盐离子过度积累,从而造成水稻对盐胁迫敏感。当乙烯信号通路缺失时, Na^+ 转运蛋白不被乙烯诱导,体内的盐离子就不会过度积累,从而使水稻产生了抗盐性^[42]。

我们实验室通过基因芯片分析找到了一系列

受 NTHK1 调控的下游基因。其中 AtNAC2 表达受到 NTHK1 的抑制, 它的表达量受到盐和乙烯两者同时诱导, 而盐对该基因的诱导依赖于乙烯信号途径^[71]。后续的发现表明, AtNAC2 在叶片衰老以及盐诱导的植株衰老中发挥重要作用^[72, 73]。NIMA 类激酶 NEK6 是另一个受到 NTHK1 调控的基因。其在基因和蛋白水平均受到盐和乙烯诱导。这个家族的另外几个基因 (NEK1-NEK4, NEK7) 都受到这两种处理的诱导, 表明这个小家族的基因可能在调控乙烯和盐胁迫中发挥重要的作用。表型实验结果表明, NEK6 过表达株系莲座叶、产量以及侧根形成均有增加。过表达株系对盐和渗透胁迫的抗性也有提高^[74]。ERF 家族蛋白同样参与了植物盐胁迫响应。ERF1 受到乙烯和盐的诱导, 过表达 ERF1 的转基因拟南芥对盐的抗性增加^[75]。

2.3 乙烯与低温胁迫的关系

根据温度是否低于 0℃, 低温胁迫可以分为冷害 (chilling) 和冻害 (freezing) 两类。有研究报道, 通过人为抑制 ACC 氧化酶 (ACO) 基因表达可以减少美国甜瓜受到的冷胁迫伤害^[76]。在另一篇报道中, 乙烯会使冷藏保存的鳄梨中的果皮褪色, 而采用物理方法吸收乙烯或者施用 1-MCP (乙烯信号接收抑制剂) 后, 可以减慢中果皮褪色的速度^[77]。说明乙烯在植物应对冷胁迫时可能起到负调控作用。而 Shi^[78] 的文章也证明了这种猜测。其研究表明, 在 MS 培养基中生长的乙烯不敏感突变体 *etr1-1*、*ein4-1*、*ein2-5*、*ein3-1* 和 *ein3 eil1* 都有一定的耐冷性, 而 *ctr1-1* 以及 *EIN3* 过表达植株则表现为耐冷性的下降。遗传和生化实验证明, *EIN3* 可以结合 *CBFs* 以及 *ARR5/7/15* 的启动子区域并负调控这些基因表达, 而认为过表达这些基因可以使植株耐冷性增强。因此, 乙烯可能通过 *EIN3* 对 *CBFs* 以及 *ARRs* 的转录调控来负调控拟南芥的抗冷能力。而 Cataláa 等^[79] 的研究发现, 在土壤中生长的乙烯过量突变体 *eto1-3* 对冻害的抵抗能力增强, 而且突变体中观察到 *CBF1*, 2, 3 基因表达量的积累。他们发现乙烯通过调控 *CBFs* 基因的表达调控植物的抗冻能力。Cataláa 等认为造成其结果与 Shi 等相反的原因是培养条件的差异。在 Shi 等的实验中拟南芥生长在 MS

培养基中, 容易造成湿度过大, 而湿度对冷处理植物的乙烯含量有决定性的影响。Li 等^[80] 关于香蕉保存的研究发现, 乙烯可以促进成熟香蕉对冷胁迫的抗性。他们将成熟后的香蕉在 6℃ 处理前用 500 ppm 乙烯进行预处理, 可以显著提高香蕉的耐冷性。因此, 乙烯对不同物种耐冷性的作用可能不尽相同, 而在同一物种中, 乙烯的作用也受到其他条件的影响。

3 乙烯信号途径中的负反馈调节机制

乙烯受到各种胁迫条件的诱导, 被认为是一种植物正常生长和应对胁迫反应的调节子^[11]。当有外界胁迫存在时, 植物通过增强乙烯信号转导来作出适应, 但是在持续的胁迫信号作用下, 植物体内的乙烯会抑制植物正常的生长发育, 甚至导致植物死亡。因此, 严格控制乙烯信号途径对植物来说是非常必要的。我们课题组最近报道了两个烟草中的乙烯受体互作蛋白 NEIP2 和 NtTCTP, 它们受到乙烯的诱导, 而在植物体内过表达任意一者都会产生乙烯钝感、细胞增殖和生长加快的表型。进一步研究发现, NtTCTP 可以稳定 NTHK1, 通过促进细胞增殖拮抗乙烯的作用。另一个蛋白 NEIP2 受到 NTHK1 磷酸化, 乙烯和盐处理植株可以使其磷酸化程度增加, 而过表达 NEIP2 增加植株对盐的耐受能力^[81, 82]。最近我们实验室报道了另一类受体互作蛋白——AtSAUR76/77/78 蛋白可以与 II 类乙烯受体 ETR2 和 EIN4 互作, 抑制拟南芥中的乙烯信号通路, 促进植物生长^[83]。

Shi 等^[84] 发现了一类新的乙烯信号转导中的负调控因子——*ARGOS* 基因。在拟南芥中高表达玉米 *ZmARGOS1* 可以使转基因植株对乙烯敏感性下降。同时转基因植株对干旱的抗性增加。过表达的 *ZmARGOS1* 蛋白定位在内质网膜和高尔基体膜上, 遗传及 RNA 分析发现 *ZmARGOS1* 作用在受体和 CTR1 之间, 处于乙烯信号转导的上游, 可能激活受体或者使 CTR1 在乙烯存在的情况下仍然处于活化状态。

通过这些反馈调节因子 (图 2), 植物可以在受到胁迫后, 矫正由于增强的乙烯反应造成的生长抑制作用, 从而恢复正常生长。

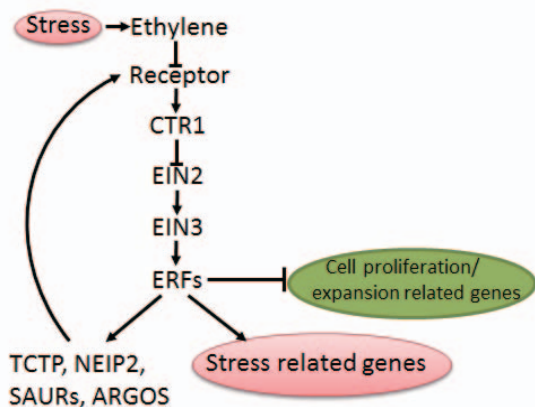


图2 乙烯信号通路中的负反馈调节因子

4 总结与展望

近年来,由于耕地面积的减少、土壤质量下降、气候异常以及水资源的匮乏,农业生产受到了很大的威胁。人类越来越需要通过一些科技手段来解决自己的温饱问题。乙烯一直以来被视为一种逆境激素,它在植物正常生长与应对逆境胁迫中发挥重要作用,因此,研究乙烯调控植物抗逆的分子机制将会有助于科学的育种。随着研究的深入,乙烯信号途径及其在植物抗逆中的作用逐渐被揭示,随之也产生了一些问题,需要进一步的研究。

(1) 乙烯信号通路存在尚未发现的新组分以及新的调控机制,需要进一步完善。虽然通过对拟南芥的研究,人们已经建立了一个以 EIN2 为核心的线性乙烯信号转导模型,但仍然有一些没有解决的问题,如乙烯受体的组氨酸激酶活性是否有生物学功能,CTR1 作为 Raf 类激酶底物是什么,是否通过磷酸级联传递途径调控植物生长发育仍不清楚。随着研究的深入,越来越多新的调控机制以及新组分被发现参与了乙烯信号转导。我们实验室通过对受体互作蛋白的研究,发现了一系列受体互作蛋白参与了乙烯对植物生长发育以及胁迫响应的调控^[81-83]。在正在进行的工作中,通过对水稻乙烯不敏感突变体的研究,我们发现了一些可以调控 EIN2 功能的新组分,它们可能通过影响 EIN2 的功能参与乙烯信号转导;而另一个基因则可能参与了一条区别于 EIN2 的信号途径参与乙烯反应。因此我们推测乙烯信号通路可能存在新的组分,它们或者通过影响受

体或者关键组分如 EIN2 等的功能,或者通过区别于 EIN2 的信号途径参与乙烯信号转导。

人们对乙烯信号转导已经有较深入的研究,但对于乙烯反应中具体调控哪些功能基因,现在相关的报道尚不多。我们实验室通过对另一个水稻不敏感突变体的研究,希望将乙烯和影响根伸长的功能基因直接联系起来。总之,相信随着对乙烯信号通路研究的不断深入,将会有更多的新组分以及新机制被发现,对现有的信号通路进行完善和补充。

(2) 乙烯信号通路中的各个组分参与耐逆性调控的具体机制仍需要进一步研究。拟南芥中乙烯信号转导的关键组分,包括受体、EIN2、EIN3/EIL1 以及一些 ERF 蛋白均参与了植物非生物胁迫响应。在水稻中我们发现, MHZ6/OsEIL1 参与调控植物耐盐性,而正在进行的实验发现 MHZ4/OsABA4、MHZ5/CRTISO 以及 MHZ7/OsEIN2 可能均参与了对水稻耐盐性的调控,可能和乙烯与 ABA 的互作有关,具体的机制仍待进一步确认。

(3) 乙烯对不同物种以及同一物种不同时期的作用不同,需要进一步研究才能应用于生产实践。在拟南芥中,ABA 可以诱导乙烯合成基因的表达^[85],乙烯合成基因 *AtACS7* 突变体可能通过提高 ABA 信号通路中抗盐相关基因的表达提高其抗盐性^[86]。而水稻中我们发现乙烯通过 ABA 参与对根长的调控。乙烯可以诱导 ABA 合成相关基因 MHZ4/OsABA4 和 MHZ5/CRTISO 的表达提高根中的 ABA 含量^[43, 44]。这说明在不同的物种中乙烯对植物生长发育的调控可能存在不同的机制,在实际应用前需针对不同物种分别研究。另外,在同一物种的不同时期,在受到胁迫时,体内的乙烯含量和信号强度都不相同,所以对植物体内的乙烯信号强度进行精确的调控才能符合实际生产的需要。

解决这些问题,将有助于我们了解植物如何协调生长与应对外界胁迫,帮助我们更加精确的调控植物体内的乙烯信号强度以用于提高作物的抗逆性。

参考文献

- [1] Gao JP, Chao DY, Lin HX. Understanding abiotic stress tolerance mechanisms: recent studies on stress response in rice [J]. *J Inter Plant Biol*, 2007, 49: 742-750.

- [2] Argueso CT, Ferreira FJ, Kieber JJ. Environmental perception avenues : the interaction of cytokinin and environmental response pathways [J] . Plant Cell Environ, 2009, 32 : 1147-1160.
- [3] Santner A, Estelle M. Recent advances and emerging trends in plant hormone signaling [J] . Nature, 2009, 459 : 1071-1078.
- [4] Wang L, Wang Z, Xu Y, et al. OsGSR1 is involved in crosstalk between gibberellins and brassinosteroids in rice [J] . The Plant J, 2009, 57 : 498-510.
- [5] Messing SAJ, Gabelli SB, Echeverria I, et al. Structural insights into maize Viviparous14, a key enzyme in the biosynthesis of the phytohormone abscisic acid [J] . Plant Cell, 2010, 22 : 2970-2980.
- [6] Sharma E, Sharma R, Borah P, et al. Emerging roles of auxin in abiotic stress responses [M] //Pandey G. Elucidation of Abiotic Stress Signaling in Plants. New York : Springer, 2015 : 299-328.
- [7] Zelicourt AD, Colcombet J, Hirt H. The role of MAPK modules and ABA during abiotic stress signaling [J] . Trends Plant Sci, 2016, DOI : 10. 1016/j. tplants.2016.04.004
- [8] Zwack P, Rashotte A. Interactions between cytokinin signalling and abiotic stress responses [J] . J Exp Bot, 2015, 66 (16) : 4863-4871.
- [9] Aghdam M, Mohammadkhani N. Enhancement of chilling stress tolerance of tomato fruit by postharvest brassinolide treatment [J] . Food Bioprocess Tech, 2014, 7 : 909-914.
- [10] Johnson PR, Ecker JR. The ethylene gas signal transduction pathway : A molecular perspective [J] . Annu Rev Genet, 1998, 32 : 227-254.
- [11] Tao JJ, Chen HW, Ma B, et al. The Role of ethylene in plants under salinity stress [J] . Front Plant Sci, 2015, 6 : 1059.
- [12] Kazan K. Diverse roles of jasmonates and ethylene in abiotic stress tolerance [J] . Trends Plant Sci, 2015, 4 : 219-229.
- [13] Liang X, Abel S, Keller JA, et al. The 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase gene family of *Arabidopsis thaliana* [J] . Proc Natl Acad Sci USA, 1992, 89 : 11046-11050.
- [14] Arteca JM, Arteca RN. A multi-responsive gene encoding 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase (ACS6) in mature *Arabidopsis* leaves [J] . Plant Mol Biol, 1999, 39 : 209-219.
- [15] Bleecker AB, Estelle MA, Somerville C, et al. Insensitivity to ethylene conferred by a dominant mutation in *Arabidopsis thaliana* [J] . Science, 1988, 241 : 1086.
- [16] Roman G, Lubarsky B, Kieber J, et al. Genetic analysis of ethylene signal transduction in *Arabidopsis thaliana* : five novel mutant loci integrated into a stress response pathway [J] . Genetics, 1995, 139 : 1393.
- [17] Guzman P, Ecker J. Exploiting the triple response of *Arabidopsis* to identify ethylene-related mutants [J] . Plant Cell, 1990, 2 : 513-523.
- [18] Kieber JJ, Rothenberg M, Roman G, et al. CTR1, a negative regulator of the ethylene response pathway in *Arabidopsis*, encodes a member of the Raf family of protein kinases [J] . Cell, 1993, 72 : 427-441.
- [19] Straeten D van der, Djudzman A, Caeneghem WV, et al. Genetic and physiological analysis of a new locus in *Arabidopsis* that confers resistance to 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid and ethylene and specifically affects the ethylene signal transduction Pathway [J] . Plant Physiol, 1993, 102 : 401-408.
- [20] Chao Q, Rothenberg M, Solano R, et al. Activation of the ethylene gas response pathway in *Arabidopsis* by the nuclear protein ETHYLENE-INSENSITIVE3 and related proteins [J] . Cell, 1997, 89 : 1133-1144.
- [21] Sakai HJ, Hua J, Chen QG, et al. ETR2 is an ETR1-like gene involved in ethylene signaling in *Arabidopsis* [J] . Proc Natl Acad Sci USA, 1998, 95 : 5812-5817.
- [22] Hua J, Meyerowitz EM. Ethylene responses are negatively regulated by a receptor gene family in *Arabidopsis thaliana* [J] . Cell, 1998, 94 : 261-271.
- [23] Gao Z, Chen YF, Randlett MD, et al. Localization of the Raf-like kinase CTR1 to the endoplasmic reticulum of *Arabidopsis* through participation in ethylene receptor signaling complexes [J] . J Biol Chem, 2003, 278 : 34725-34732.
- [24] Alonso JM, Hirayama T, Roman G, et al. EIN2, a bifunctional transducer of ethylene and stress responses in *Arabidopsis* [J] . Science, 1999, 284 : 2148-2152.
- [25] Bisson MM, Groth G. New paradigm in ethylene signaling : EIN2, the central regulator of the signaling pathway, interacts directly with the upstream receptors [J] . Plant Signal Behav, 2011, 6 : 164-166.
- [26] Ju C, Yoon GM, Shemansky JM, et al. CTR1 phosphorylates the central regulator EIN2 to control ethylene hormone signaling from the ER membrane to the nucleus in *Arabidopsis* [J] . Proc Natl

- Acad Sci USA, 2012, 109 : 19486-19491.
- [27] Wen X, Zhang C, Ji Y, et al. Activation of ethylene signaling is mediated by nuclear translocation of the cleaved EIN2 carboxyl terminus [J] . Cell Res, 2012, 22 : 1613-1616.
- [28] Qiao H, Chang KN, Yazaki J, et al. Interplay between ethylene, ETP1/ETP2 F-box proteins, and degradation of EIN2 triggers ethylene responses in *Arabidopsis* [J] . Genes Dev, 2009, 23 : 512-521.
- [29] Li WY, Ma MD, Feng Y, et al. EIN2-directed translational regulation of ethylene signaling in *Arabidopsis* [J] . Cell, 2015, 163 : 670-683.
- [30] Merchante C, Brumos J, Yun J, et al. Gene-specific translation regulation mediated by the hormone-signaling molecule EIN2 [J] . Cell, 2015, 163 : 684-697.
- [31] Guo HW, Ecker JR. Plant responses to ethylene gas are mediated by SCF (EBF1/EBF2) -dependent proteolysis of EIN3 transcription factor [J] . Cell, 2003, 115 : 667-677.
- [32] Potuschak T, Lechner E, Parmentier Y, et al. EIN3-dependent regulation of plant ethylene hormone signaling by two *Arabidopsis* F-box proteins : EBF1 and EBF2 [J] . Cell, 2003, 115 : 679-689.
- [33] Qiao H, Shen Z, Huang SS, et al. Processing and subcellular trafficking of ER-tethered EIN2 control response to ethylene gas [J] . Science, 2012, 338 : 390-393.
- [34] Fukao T, Bailey-Serres J. Ethylene-A key regulator of submergence response in rice [J] . Plant Sci, 2008, 175 : 43-51.
- [35] Jackson MN. Ethylene-promoted elongation : An adaptation to submergence stress [J] . Ann Bot, 2008, 101 : 229-248.
- [36] Jun SH, Han MJ, Lee S, et al. OsEIN2 is a positive component in ethylene signaling in rice [J] . Plant Cell Physiol, 2004, 45 : 281-289.
- [37] Mao C, Wang S, Jia Q, et al. OsEIL1, a rice homolog of the *Arabidopsis* EIN3 regulates the ethylene response as a positive component [J] . Plant Mol Biol, 2006, 61 : 141-152.
- [38] Wuriyangan H, Zhang B, Cao WH, et al. The ethylene receptor ETR2 delays floral transition and affects starch accumulation in rice [J] . Plant Cell, 2009, 21 : 1473-1494.
- [39] Zhang W, Zhou X, Wen CK. Modulation of ethylene responses by OsRTH1 overexpression reveals the biological significance of ethylene in rice seedling growth and development [J] . J Exp Bot, 2012, 63 : 4151-4164.
- [40] Wang Q, Zhang W, Yin Z, et al. Rice CONSTITUTIVE TRIPLE-RESPONSE2 is involved in the ethylene-receptor signaling and regulation of various aspects of rice growth and development [J] . J Exp Bot, 2013, 264 : 4863-4875.
- [41] Ma B, He SJ, Duan KX, et al. Identification of rice ethylene-response mutants and characterization of MHZ7/OsEIN2 in distinct ethylene response and yield trait regulation [J] . Mol Plant, 2013, 6 : 1830-1848.
- [42] Yang C, Ma B, He SJ, et al. MHZ6/OsEIL1 and OsEIL2 regulate ethylene response of roots and coleoptiles and negatively affect salt tolerance in rice [J] . Plant Physiol, 2015, 169 : 148-165.
- [43] Ma B, Yin CC, He SJ, et al. Ethylene-induced inhibition of root growth requires abscisic acid function in rice (*Oryza Sativa* L.) seedlings [J] . PLoS Genet, 2014, 10 : e1004701.
- [44] Yin CC, Ma B, Collinge DP, et al. Ethylene responses in rice roots and coleoptiles are differentially regulated by a carotenoid isomerase-mediated abscisic acid pathway [J] . Plant Cell, 2015, 27 : 1061-1081.
- [45] Beaudoin N, Serizet C, Gosti F, et al. Interactions between abscisic acid and ethylene signaling cascades [J] . Plant Cell, 2000, 12 : 1103-1115.
- [46] Luo X, Chen Z, Gao J, et al. Abscisic acid inhibits root growth in *Arabidopsis* through ethylene biosynthesis [J] . Plant J, 2014, 79 : 44-55.
- [47] Wang YN, Wang T, Li KX, Li X. Genetic analysis of involvement of ETR1 in plant response to salt and osmotic stress [J] . Plant Growth Regul, 2008, 54 : 261-269.
- [48] Zhang JS, Xie C, Shen YG, et al. A two-component gene (NTHK1) encoding a putative ethylene-receptor homolog is both developmentally and stress regulated in tobacco [J] . Theor Appl Genet, 2001, 102 : 815-824.
- [49] Wang YN, Liu C, Li S, et al. *Arabidopsis* EIN2 modulates stress response through abscisic acid response pathway [J] . Plant Mol Biol, 2007, 64 : 633-644.
- [50] Wan LY, Zhang JF, Zhang HW, et al. Transcriptional activation of OsDERF1 in OsERF3 and OsAP2-39 negatively modulates ethylene synthesis and drought tolerance in rice [J] . PLoS ONE, 2011, 6 : e25216.
- [51] Trujillo LE, Sotolongo M, Menéndez C, et al. OsDERF3, a novel

- sugarcane ethylene responsive factor (ERF), enhances salt and drought tolerance when overexpressed in tobacco plants [J]. *Plant Cell Physiol*, 2008, 49 : 512-525.
- [52] Pan Y, Seymour GB, Lu C, et al. An ethylene response factor (ERF5) promoting adaptation to drought and salt tolerance in tomato [J]. *Plant Cell Rep*, 2012, 31 : 349-360.
- [53] Yu YW, Yang DX, Zhou SR, et al. The ethylene response factor OsERF109 negatively affects ethylene biosynthesis and drought tolerance in rice [J]. *Protoplasma*, 2016.DOI : 10.1007/s00709-016-0960-4
- [54] Voesenek L, Sasidharan R. Ethylene and oxygen signaling drive plant survival during flooding [J]. *Plant Biol*, 2013, 15 : 426-435.
- [55] 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 : 1026-1030.
- [56] Ayano M, Kani T, Kojima M, et al. Gibberellin biosynthesis and signal transduction is essential for internode elongation in deepwater rice [J]. *Plant Cell Environ*, 2014, 37 : 2313-2324.
- [57] 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 : 705-708.
- [58] Fukao T, Yeung E, Bailey-Serres J. The submergence tolerance gene SUB1A delays leaf senescence under prolonged darkness through hormonal regulation in rice [J]. *Plant Physiol*, 2012, 160 : 1795-1807.
- [59] Tuteja N. Mechanisms of high salinity tolerance in plants [J]. *Method Enzymol*, 2007, 428 : 419-438.
- [60] Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2008, 59 : 651-681.
- [61] Zhu JK. Regulation of ion homeostasis under salt stress [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2003, 6 : 441-445.
- [62] Deinlein U, Stephan AB, Horie T, et al. Plant salt-tolerance mechanisms [J]. *Trends Plant Sci*, 2014, 19 : 371-379.
- [63] Cao WH, Liu J, He XJ, et al. Modulation of ethylene responses affects plant salt-stress responses [J]. *Plant Physiol*, 2007, 143 : 707-719.
- [64] Cao WH, Liu J, Zhou QY, et al. Expression of tobacco ethylene receptor NTHK1 alters plant responses to salt stress [J]. *Plant Cell Environ*, 2006, 29 : 1210-1219.
- [65] Zhou HL, Cao WH, Cao YR, et al. Roles of ethylene receptor NTHK1 domains in plant growth, stress response and protein phosphorylation [J]. *FEBS Lett*, 2006, 580 : 1239-1250.
- [66] Cheng WH, Chiang MH, Hwang SG, et al. Antagonism between abscisic acid and ethylene in *Arabidopsis* acts in parallel with the reciprocal regulation of their metabolism and signaling pathways [J]. *Plant Mol Biol*, 2009, 71 : 61-80.
- [67] Achard P, Cheng H, De Grauwe L, et al. Integration of plant responses to environmentally activated phytohormonal signals [J]. *Science*, 2006, 311 : 91-94.
- [68] Jiang C, Belfield EJ, Cao Y, et al. An *Arabidopsis* soil-salinity-tolerance mutation confers ethylene-mediated enhancement of sodium/potassium homeostasis [J]. *Plant Cell*, 2013, 9 : 3535-3552.
- [69] Peng J, Li Z, Wen X, et al. Salt-induced stabilization of EIN3/EIL1 confers salinity tolerance by deterring ROS accumulation in *Arabidopsis* [J]. *PLoS Genet*, 2014, 10 : e1004664.
- [70] Lei G, Shen M, Li ZG, et al. EIN2 regulates salt stress response and interacts with a MA3 domain-containing protein ECIP1 in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell Environ*, 2011, 34 : 1678-1692.
- [71] He XJ, Mu RL, Cao WH, et al. AtNAC2, a transcription factor downstream of ethylene and auxin signaling pathways, is involved in salt stress response and lateral root development [J]. *Plant J*, 2005, 44 : 903-916.
- [72] Kim JH, Woo HR, Kim J, et al. Trifurcate feedforward regulation of age-dependent cell death involving miR164 in *Arabidopsis* [J]. *Science*, 2009, 323 : 1053-1057.
- [73] Balazadeh S, Siddiqui H, Allu AD, et al. A gene regulatory network controlled by the NAC transcription factor ANAC092/AtNAC2/ORE1 during salt-promoted senescence [J]. *Plant J*, 2010, 62 : 250-264.
- [74] Zhang B, Chen HW, Mu RL, et al. NIMA-related kinase NEK6 affects plant growth and stress response in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2011, 68 : 830-843.
- [75] Cheng MC, Liao PM, Kuo WW, et al. The *Arabidopsis* ETHYLENE RESPONSE FACTOR1 regulates abiotic stress-responsive gene expression by binding to different cis-acting elements in response to different stress signals [J]. *Plant Physiol*, 2013, 162 : 1566-1582.
- [76] Ben-Amor M, Flores B, Latché A, et al. Inhibition of ethylene

- biosynthesis by antisense ACC oxidase RNA prevents chilling injury in Charentais cantaloupe melons [J] . *Plant Cell Environ*, 1999, 22 : 1579-1586.
- [77] Pesisa E, Ackermana M, Ben-Ariea R, et al. Ethylene involvement in chilling injury symptoms of avocado during cold storage [J] . *Postharvest Biol and Tech*, 2002, 24 : 171-181.
- [78] Shi YT, Tian SW, Hou LY, et al. Ethylene signaling negatively regulates freezing tolerance by repressing expression of CBF and Type-A ARR genes in *Arabidopsis* [J] . *Plant Cell*, 2012, 24 : 2578-2595.
- [79] Cataláa R, Salinasa J. The *Arabidopsis* ethylene overproducer mutant eto1-3 displays enhanced freezing tolerance [J] . *Plant Signal Behav*, 2014, 10 : e989768.
- [80] Li TT, Yun Z, Zhang DD, et al. Proteomic analysis of differentially expressed proteins involved in ethylene-induced chilling tolerance in harvested banana fruit [J] . *Front Plant Sci*, 2015, 6 : 845.
- [81] Cao YR, Chen HW, Li ZG, et al. Tobacco ankyrin protein NEIP2 interacts with ethylene receptor NTHK1 and regulates plant growth and stress responses [J] . *Plant Cell Physiol*, 2015, 56 : 803-818.
- [82] Tao JJ, Cao YR, Chen HW, et al. Tobacco translationally controlled tumor protein interacts with ethylene receptor tobacco Histidine Kinase1 and enhances plant growth through promotion of cell proliferation [J] . *Plant Physiol*, 2015, 69 : 96-114.
- [83] Li ZG, Chen HW, Li QT, et al. Three SAUR proteins SAUR76, SAUR77 and SAUR78 promote plant growth in *Arabidopsis* [J] . *Sci Rep*, 2015, 5 : 12477.
- [84] Shi J, Habben JE, Archibald RL, et al. Overexpression of ARGOS genes modifies plant sensitivity to ethylene, leading to improved drought tolerance in both *Arabidopsis* and Maize [J] . *Plant Physiol*, 2015, 169 : 1 266-1282.
- [85] Wang NN, Shih MC, Li N. The GUS reporter-aided analysis of the promoter activities of *Arabidopsis* ACC synthase genes AtACS4, AtACS5, and AtACS7 induced by hormones and stresses [J] . *J Exp Bot*, 2005, 56 : 909-920.
- [86] Dong H, Zhen Z, Peng J, et al. Loss of ACS7 confers abiotic stress tolerance by modulating ABA sensitivity and accumulation in *Arabidopsis* [J] . *J Exp Bot*, 2011, 62 : 4875-4887.

(责任编辑 李楠)