

乙烯调控植物耐盐性的研究进展

王娟, 黄荣峰*

中国农业科学院生物技术研究所, 北京100081

摘要: 乙烯是重要的植物激素之一, 不仅调节植物生长发育, 而且在植物逆境胁迫应答中发挥重要作用。盐胁迫可以诱导乙烯合成, 乙烯从合成到信号转导各个组份都参与盐胁迫应答, 本文概述了各个组份在盐胁迫应答中的功能以及本实验室鉴定的乙烯相关调节因子调控植物耐盐性的研究进展, 为今后的研究工作提供一定的参考。

关键词: 乙烯; 耐盐性; 合成; 信号转导; 调节因子

Regulation of Ethylene in Plant Salt Tolerance

WANG Juan, HUANG Rong-Feng*

Biotechnology Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

Abstract: Ethylene is one of the important phytohormones, which plays a major role not only in plant growth and development, but also in stress responses. Salt stress can induce ethylene synthesis, and ethylene synthesis and signaling components have been reported to take part in salinity response. In this review, we summarized the function of ethylene synthesis and signaling components in response to salinity, and the research progresses of ethylene related regulators involved in the salt tolerance in our lab, so as to provide information for further research in this field.

Key words: ethylene; salt tolerance; synthesis; signaling; regulator

土壤盐碱化和次生盐碱化是全球性的逆境胁迫问题, 不仅造成了土壤资源的破坏、农业生产的巨大损失, 而且威胁着全球生物圈和生态环境。随着社会发展、人口增加及自然气候条件的恶化, 水资源短缺、土壤次生盐渍化的趋势将日益加剧, 土壤盐渍化已成为一个世界性难题(Deinlein等2014), 因此研究植物的耐盐性机理对于农业的可持续发展具有重要意义。高盐胁迫不仅影响植物离子和渗透平衡, 破坏其细胞膜系统, 还降低光合速率, 减少蛋白质、糖等物质的合成, 影响植物的生长发育, 造成植株矮小, 营养生长期和开花期明显缩短, 甚至导致死亡, 高盐对植物的伤害主要通过失水、离子毒害和离子失衡导致(Cabot等2014)。

植物在盐胁迫应答过程中会有多种植物激素参与, 包括脱落酸(abscisic acid, ABA)、乙烯、茉莉酸、生长素、赤霉素等(Colebrook等2014; Parida和Das 2005; Xiong等2002)。其中乙烯作为一种气体激素, 除了调节植物生长发育, 还可以在植物体内快速传递环境信号, 从而使植物做出胁迫应答(Peng等2014)。目前关于乙烯调控植物耐盐性的相关研究已有很多报道, 为了更好地理解乙烯

参与的植物耐盐机理, 本文概述了乙烯合成及信号途径相关因子在盐胁迫应答中的作用, 以及我们在乙烯调控植物耐盐性中的研究进展。

1 乙烯生物合成与盐胁迫应答

乙烯合成是通过著名的杨氏循环(Yang cycle)实现, 首先甲硫氨酸在S-腺苷甲硫氨酸合成酶(S-adenosylmethionine synthetase, SAMS)催化下转变成S-腺苷甲硫氨酸(S-adenosylmethionine, SAM), SAM在氨基环丙烷羧酸(1-aminocyclo-propane-1-carboxylic acid, ACC)合成酶(ACC synthase, ACS)的催化下转变成ACC和5'-甲硫腺苷(5'-methylthioadenosine, MTA), ACC在ACC氧化酶(ACC oxidase, ACO)的催化下产生乙烯(Bleecker和Kende 2000)。

ACS是整个乙烯合成途径中的关键酶和限速酶, 所以ACS的调控对乙烯生物合成是最重要的, 而且ACS的活性直接关系到乙烯的生成量。在植物体内, ACS家族由多个基因组成, 如拟南芥有12个ACS基因, ACS1~12 (Yamagami等2003)。研究表

收稿 2015-07-15 修定 2015-08-27

资助 国家“973”项目(2012CB114204)和国家自然科学基金(91217303)。

* 通讯作者(E-mail: rfhuang@caas.cn; Tel: 010-82106143)。

明拟南芥*ACS6*在伤害、乙烯、生长素、LiCl、NaCl、CuCl₂、环乙酰亚胺(cycloheximide, CHX)、臭氧等条件下基因表达升高(Arteca和Arteca 1999)。高盐胁迫下,拟南芥*ACS5*和*ACS7*基因受到显著诱导(Wang等2005)。在烟草中,盐处理同样能显著增加*NtACS1*的表达(Cao等2006)。ACO也是一个多基因家族,但关于这些基因的详细报道相对比较少。在烟草中,盐处理能显著增加*NtACO1*、*NtACO2*和*NtACO3*的表达(Cao等2006)。以上研究说明盐胁迫可以促进植物体内乙烯合成。反过来乙烯和乙烯的前体ACC也能显著增加拟南芥的耐盐能力(Achard等2006)。但是也有报道说增加体内乙烯含量会提高植物对盐胁迫的敏感性(Dong等2011; Xu等2008)。因此,乙烯的动态平衡在盐胁迫应答中起着很复杂的作用。

乙烯生物合成在转录水平存在多种调节因子,乙烯应答因子(ethylene-response factors, ERF)是植物特有的一类转录因子,属于AP2/EREBP转录因子家族,这些转录因子大多能识别乙烯应答元件,调控乙烯应答基因表达,完成乙烯信号转导,它们广泛参与植物的胁迫应答(Mizoi等2012)。我们最初在番茄中鉴定到几个与盐胁迫相关的ERF因子,其中LeERF2/TERF2可以直接结合烟草*NtACS3*和番茄LeACO3的启动子,从而参与调控乙烯合成,*LeERF2/TERF2*在烟草中过表达后会使得植物对ABA和糖敏感性降低(Zhang等2009)。在水稻中鉴定到受乙烯、ABA、干旱和盐胁迫诱导的*OsDERF1*通过激活转录抑制子OsERF3和OsAP2-39来抑制乙烯合成,进而影响植物的逆境胁迫应答(Wan等2011; Zhang等2013)。我们还发现拟南芥AtERF11可以通过抑制*ACS2/5*的表达来影响乙烯合成,而AtERF11的表达又受到bZIP类转录因子HY5的调控,证明ABA通过HY5-AtERF11抑制乙烯合成(Li等2011)。以上研究表明乙烯合成过程中的重要酶ACS、ACO以及它们的调节因子在植物的盐胁迫应答中起着非常重要的作用。

2 乙烯信号转导途径相关组份与盐胁迫应答

目前对于模式植物拟南芥中的乙烯信号转导过程已研究的相当清楚,乙烯信号途径组份包括定位在内质网膜上的乙烯受体(ETR1、ETR2、ERS1、ERS2和EIN4)、信号途径抑制因子

CTR1、EIN2、转录因子EIN3/EIL1以及下游的转录因子和功能基因等(Guo和Ecker 2004; Wang等2002)。当乙烯不存在时,乙烯受体处于有活性有功能的状态,与CTR1结合抑制了下游的乙烯反应。当乙烯存在时,乙烯受体结合乙烯导致受体失活,因此破坏了受体与CTR1的结合,促使CTR1抑制的下游因子EIN2具有了活性,激活转录因子EIN3/EIL1,导致二级转录激活表达(Kendrick和Chang 2008)。

研究发现功能获得性突变体*etr1-1*对乙烯不敏感,即乙烯信号途径被阻断,*etr1-1*在种子萌发和幼苗的生长发育阶段均表现出对盐敏感性增加的表型。相反,功能缺失型突变体*etr1-7*则表现出耐盐的特征(Wang等2008)。另一个受体EIN4的功能获得性突变体*ein4-1*同样表现出对盐的敏感性增加的表型(Cao等2007)。盐胁迫下,ETR1和EIN4可以抑制种子萌发,而ETR2则可以促进萌发(Wilson等2014)。还有研究发现在拟南芥中过表达烟草乙烯受体*NTHK1*可以明显增加拟南芥对盐的敏感性,而且也改变了盐应答相关功能基因的表达。当用ACC处理后,其盐敏感的表型得到恢复(Cao等2006)。此外实验证据表明,CTR1也参与植物的盐胁迫反应,拟南芥功能缺失型突变体*ctr1-1*具有组成型乙烯反应,*ctr1-1*在种子萌发以及后期的生长发育过程中都表现出较强的耐盐性(Achard等2006)。CTR1下游的EIN2是乙烯信号途径的正调控因子,其功能缺失突变体*ein2*和*ein2-5*的乙烯信号通路中断,它们在种子萌发、幼苗期以及后期营养生长阶段都表现出对盐胁迫超敏感的表型(Wang等2007),乙烯前体ACC也不能恢复其盐敏感表型(Lei等2011)。研究表明,功能缺失型突变体*ein3-1*与野生型相比,在种子萌发、幼苗生长以及后期的生长发育阶段,表现出对盐胁迫特别是高盐胁迫的敏感性增加(Achard等2006; Cao等2007; Lei等2011)。EBF1/EBF2促进EIN3/EIL1蛋白通过泛素蛋白酶体途径降解(Guo和Ecker 2003),*ebf1ebf2*双突变体中EIN3蛋白大量累积,并且表现出较强的耐盐性(Achard等2006)。以上研究表明乙烯从受体到CTR1、EIN2、EIN3这一系列成员均参与植物的盐胁迫应答。

目前在拟南芥中鉴定的乙烯信号转导途径组

份在盐胁迫应答中的功能都表明乙烯可以提高植物耐盐性, 我们鉴定的参与乙烯应答的ERF转录因子也证明了这一方面, 如*ESE1*作为EIN3、EIL1下游直接调控的靶基因, 其过表达植株表现出耐盐性提高, 并且ESE1还可以结合盐应答相关基因*RD29A*和*COR15A*的启动子(Zhang等2011)。还有我们早期在番茄中鉴定的*TERF1*受到乙烯和盐诱导表达, *TERF1*在烟草中过表达后具有典型的乙烯“三重反应”, 并且在烟草和水稻中过表达后均可以提高植物的耐盐性(Gao等2008; Huang等2004)。*JERF1*和*JERF3*受到乙烯、茉莉酸、ABA和盐诱导表达, 在烟草中过表达后可以提高植物耐盐性(Wang等2004; Zhang等2004)。进一步研究又发现*JERF1*是通过调控ABA合成基因*NtSDR*的表达来影响ABA含量, 从而提高烟草对高盐和低温的耐受性(Wu等2007); 而*JERF3*不仅促进渗透胁迫相关基因的表达, 还能提高抗氧化酶的活性, 通过清除活性氧(ROS)来提高植物耐逆性(Wu等2008), 后来还证明*JERF3*在水稻中过表达也可以提高植物对干旱和盐胁迫的耐受性(Zhang等2010)。但是, 在水稻中发现EIN3的同源基因*OsEIL1*和*OsEIL2*功能缺失后表现为耐盐性提高, 而过表达植株表现为盐敏感性增加(Yang等2015)。还有研究发现水稻在盐胁迫下受体激酶SIT1可以激活MPK3和MPK6, 进而促进乙烯和ROS的积累, 从而抑制植株生长。*SIT1*干扰转基因植株表现为耐盐性增加, 过表达后表现为对盐胁迫敏感性增加(Li等2014)。由此推测, 在单子叶植物中乙烯信号途径对盐胁迫应答的调控作用不同于双子叶植物。

3 乙烯通过ROS调控盐胁迫应答

虽然有很多报道表明乙烯相关组份参与植物盐胁迫应答, 但是关于乙烯影响植物耐盐性的分子机理的研究较少, 目前已报道的都是与活性氧的清除相关。如乙烯通过影响RBOHF介导的ROS和Na/K平衡来提高拟南芥的耐盐性(Jiang等2013), 乙烯可以稳定EIN3/EIL1来提高*SIEDs*和*PODs*的表达, 进而清除植物体内ROS的积累(Peng等2014)。我们也发现拟南芥乙烯应答因子AtERF98可以直接调控抗坏血酸(VC)合成酶VTC1的基因表达。VC是植物体内重要的还原性物质, 通过氧化还原反应清除ROS, AtERF98通过促进VC的合

成来清除ROS, 进而提高植物耐盐性(Zhang等2012); 而VTC1蛋白稳定性又受到光形态建成复合物COP9的亚基CSN5B的调控, *CSN5B*功能缺失突变体由于VC含量升高表现出耐盐性提高(Wang等2013), 这些说明乙烯和光通过调节植物体内ROS的平衡来影响植物耐盐性。后来我们又进一步发现乙烯可以通过影响另一个光形态建成因子COP1的核质穿梭来促进HY5蛋白的降解(Yu等2013), 并且乙烯通过COP1-HY5来影响ABI5的表达进而调控种子萌发时期的耐盐性(尚未发表)。由此可见, 光和盐胁迫可以导致植物体内产生大量的ROS, 这就需要更多的还原酶和还原性物质来清除, 而乙烯正是通过促进ROS的清除来调节植物的盐胁迫应答。

4 小结与展望

乙烯作为植物逆境胁迫应答的激素之一, 在植物耐盐性方面起着重要的调控作用。越来越多的实验证据证明无论是乙烯生物合成过程还是信号转导途径, 其各个组份都在盐胁迫应答中发挥着功能。在拟南芥中乙烯正调控耐盐性, 无论是外施乙烯或者过表达乙烯合成基因, 还是加强乙烯信号转导, 都会增加植物对高盐的耐受性; 但是, ACS7和MPK9在促进乙烯合成后又导致植物对盐敏感性增加(Dong等2011; Xu等2008)。在水稻中SIT1促进乙烯合成后降低耐盐性(Li等2014), 并且过表达*OsEIL1*或*OsEIL2*都使植物对盐敏感性增加(Yang等2015)。这些结果初步表明乙烯的动态平衡在植物的耐盐性中发挥重要作用, 但是这种调控在拟南芥和水稻中是有区别的, 推测可能因为水稻与拟南芥不同的是其地下部分在水下生长, 而乙烯作为一种气体信号, 在两种植物体内的信号转导存在差异; 而且植物最先响应盐胁迫的部位是根, 乙烯是在根中合成还是在地上部分合成后再传递到地下部分, 这些研究都将有助于解释水稻中乙烯介导的盐胁迫应答。

近年来, 我们围绕乙烯调控植物耐盐性取得的研究进展主要有以下几方面: 一方面鉴定到几个乙烯生物合成相关的调节因子, 如LeERF2/TERF2、OsDERF1、AtERF11都能通过调控乙烯合成而影响植物耐盐性; 另一方面我们还在乙烯信号途径下游找到一些转录因子通过响应乙烯来调节植物的盐胁迫应答, 如ESE1、TERF1、JERF1

和JERF3, 还有实验证据表明COP1-HY5对植物盐胁迫的应答也位于EIN3的下游; 此外, 由于乙烯可以通过清除ROS来提高耐盐性, 我们也在ROS介导的盐胁迫应答方面有一些进展, 如AtERF98和CSN5B通过调节VC的合成来影响体内ROS的清除, 进而影响植物盐胁迫应答, 近期我们初步发现乙烯通过EIN3可以直接调控VC的合成(图1)。这些调节因子中有的还参与光和其他激素如ABA、茉莉

酸信号途径发挥作用。除了光暗可以调节COP1进核, 乙烯也能促进COP1进核降解HY5而影响ABA信号通路的ABI5基因表达, 因此, 乙烯在参与盐胁迫应答中可能还依赖于其他激素, 研究乙烯如何通过与其他激素之间的互作来调控植物耐盐性具有重要意义。虽然现在已经鉴定到许多乙烯应答因子参与盐胁迫应答, 但对于具有复杂调控网络的高等植物来说, 还有更多的调节因子有待挖掘。

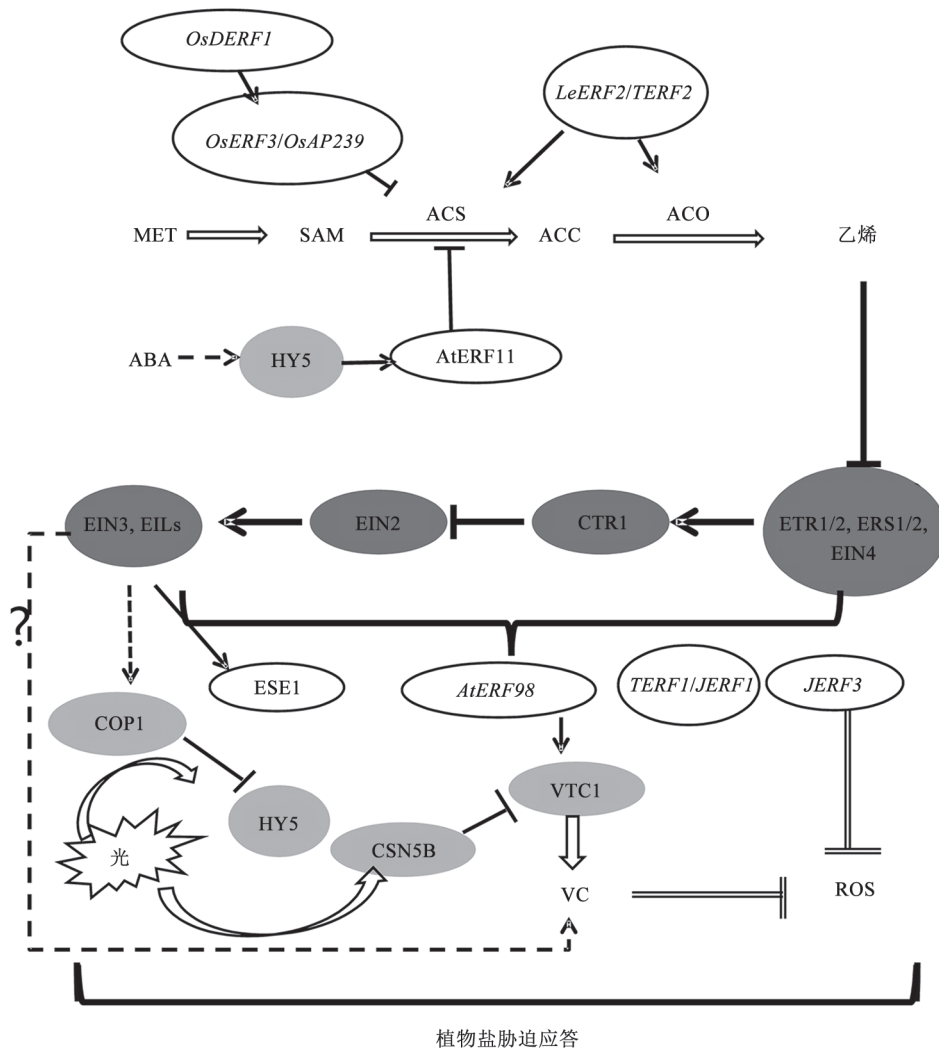


图1 乙烯相关调节因子与植物盐胁迫应答模式图

Fig.1 Model of ethylene-related regulators and salinity responses in plant

MET: 甲硫氨酸; SAM: S-腺甘甲硫氨酸; ACC: 氨基环丙烷羧酸; ACS: ACC合成酶; ACO: ACC氧化酶; VC: 抗坏血酸; ROS: 活性氧。深灰色椭圆表示乙烯信号途径因子; 白色椭圆表示乙烯相关ERF类转录因子; 浅灰色椭圆表示光调控因子。OsDERF1、OsERF3和OsAP239来自水稻; LeERF2/TERF2、TERF1/JERF1和JERF3来自番茄; 其他基因来自拟南芥。

参考文献

Achard P, Cheng H, De Grauwe L, Decat J, Schoutteten H, Moritz T, Van der Straeten D, Peng J, Harberd NP (2006). Integration of plant responses to environmentally activated phytohormonal signals. Science, 311: 91~94

- Arteca JM, Arteca RN (1999). A multi-responsive gene encoding 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase (*ACS6*) in mature *Arabidopsis* leaves. *Plant Mol Biol*, 39: 209~219
- Bleecker AB, Kende H (2000). Ethylene: a gaseous signal molecule in plants. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 16: 1~18
- Cabot C, Sibole JV, Barceló J, Poschenrieder C (2014). Lessons from crop plants struggling with salinity. *Plant Sci*, 226: 2~13
- Cao WH, Liu J, He XJ, Mu RL, Zhou HL, Chen SY, Zhang JS (2007). Modulation of ethylene responses affects plant salt-stress responses. *Plant Physiol*, 143: 707~719
- Cao WH, Liu J, Zhou QY, Cao YR, Zheng SF, Du BX, Zhang JS, Chen SY (2006). Expression of tobacco ethylene receptor NTHK1 alters plant responses to salt stress. *Plant Cell Environ*, 29: 1210~1219
- Colebrook EH, Thomas SG, Phillips AL, Hedden P (2014). The role of gibberellin signalling in plant responses to abiotic stress. *J Exp Biol*, 217: 67~75
- Deinlein U, Stephan AB, Horie T, Luo W, Xu G, Schroeder JI (2014). Plant salt-tolerance mechanisms. *Trends Plant Sci*, 19 (6): 371~379
- Dong H, Zhen Z, Peng J, Chang L, Gong Q, Wang NN (2011). Loss of *ACS7* confers abiotic stress tolerance by modulating ABA sensitivity and accumulation in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 62 (14): 4875~4887
- Gao S, Zhang H, Tian Y, Li F, Zhang Z, Lu X, Chen X, Huang R (2008). Expression of *TERF1* in rice regulates expression of stress-responsive genes and enhances tolerance to drought and high-salinity. *Plant Cell Rep*, 27: 1787~1795
- Guo H, Ecker JR (2003). Plant responses to ethylene gas are mediated by SCF^{EBF1/EBF2}-dependent proteolysis of EIN3 transcription factor. *Cell*, 115: 667~677
- Guo H, Ecker JR (2004). The ethylene signaling pathway: new insights. *Curr Opin Plant Biol*, 7: 40~49
- Huang Z, Zhang Z, Zhang X, Zhang H, Huang D, Huang R (2004). Tomato *TERF1* modulates ethylene response and enhances osmotic stress tolerance by activating expression of downstream genes. *FEBS Lett*, 573: 110~116
- Jiang C, Belfield EJ, Cao Y, Smith JAC, Harberd NP (2013). An *Arabidopsis* soil-salinity-tolerance mutation confers ethylene-mediated enhancement of sodium/potassium homeostasis. *Plant Cell*, 25: 3535~3552
- Kendrick MD, Chang C (2008). Ethylene signaling: new levels of complexity and regulation. *Curr Opin Plant Biol*, 11 (5): 479~485
- Lei G, Shen M, Li ZG, Zhang B, Duan KX, Wang N, Cao YR, Zhang WK, Ma B, Ling HQ et al (2011). EIN2 regulates salt stress response and interacts with a MA3 domain-containing protein ECIP1 in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ*, 34: 1678~1692
- Li CH, Wang G, Zhao JL, Zhang LQ, Ai LF, Han YF, Sun DY, Zhang SW, Sun Y (2014). The receptor-like kinase SIT1 mediates salt sensitivity by activating MAPK3/6 and regulating ethylene homeostasis in rice. *Plant Cell*, 26: 2538~2553
- Li Z, Zhang L, Yu Y, Quan R, Zhang Z, Zhang H, Huang R (2011). The ethylene response factor AtERF11 that is transcriptionally modulated by the bZIP transcription factor HY5 is a crucial repressor for ethylene biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant J*, 68: 88~99
- Mizoi J, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (2012). AP2/ERF family transcription factors in plant abiotic stress responses. *Biochim Biophys Acta*, 1819: 86~96
- Parida AK, Das AB (2005). Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotox Environ Safe*, 60: 324~349
- Peng J, Li Z, Wen X, Li W, Shi H, Yang L, Zhu H, Guo H (2014). Salt-induced stabilization of EIN3/EIL1 confers salinity tolerance by deterring ROS accumulation in *Arabidopsis*. *PLoS Genet*, 10 (10): e1004664
- Wan L, Zhang J, Zhang H, Zhang Z, Quan R, Zhou S, Huang R (2011). Transcriptional activation of OsDERF1 in *OsERF3* and *OsAP2-39* negatively modulates ethylene synthesis and drought tolerance in rice. *PLoS ONE*, 6 (9): e25216
- Wang H, Huang Z, Chen Q, Zhang Z, Zhang H, Wu Y, Huang D, Huang R (2004). Ectopic overexpression of tomato *JERF3* in tobacco activates downstream gene expression and enhances salt tolerance. *Plant Mol Biol*, 55: 183~192
- Wang J, Yu Y, Zhang Z, Quan R, Zhang H, Ma L, Deng XW, Huang R (2013). *Arabidopsis* CSN5B interacts with VTC1 and modulates ascorbic acid synthesis. *Plant Cell*, 25: 625~636
- Wang KLC, Li H, Ecker JR (2002). Ethylene biosynthesis and signaling networks. *Plant Cell*, 14: S131~S151
- Wang NN, Shih MC, Li N (2005). The GUS reporter-aided analysis of the promoter activities of *Arabidopsis* ACC synthase genes *AtACS4*, *AtACS5*, and *AtACS7* induced by hormones and stresses. *J Exp Bot*, 56 (413): 909~920
- Wang Y, Liu C, Li K, Sun F, Hu HZ, Li X, Zhao Y, Han C, Zhang W, Duan Y et al (2007). *Arabidopsis* *EIN2* modulates stress response through abscisic acid response pathway. *Plant Mol Biol*, 64: 633~644
- Wang Y, Wang T, Li K, Li X (2008). Genetic analysis of involvement of ETR1 in plant response to salt and osmotic stress. *Plant Growth Regul*, 54: 261~269
- Wilson RL, Kim H, Bakshi A, Binder BM (2014). The ethylene receptors ETHYLENE RESPONSE1 and ETHYLENE RESPONSE2 have contrasting roles in seed germination of *Arabidopsis* during salt stress. *Plant Physiol*, 165: 1353~1366
- Wu L, Chen X, Ren H, Zhang Z, Zhang H, Wang J, Wang XC, Huang R (2007). ERF protein JERF1 that transcriptionally modulates the expression of abscisic acid biosynthesis-related gene enhances the tolerance under salinity and cold in tobacco. *Planta*, 226: 815~825
- Wu L, Zhang Z, Zhang H, Wang XC, Huang R (2008). Transcriptional modulation of ethylene response factor protein JERF3 in the oxidative stress response enhances tolerance of tobacco seedlings to salt, drought, and freezing. *Plant Physiol*, 148: 1953~1963
- Xiong L, Schumaker KS, Zhu JK (2002). Cell signaling during cold, drought, and salt stress. *Plant Cell*, 14: S165~S183
- Xu J, Li Y, Wang Y, Liu H, Lei L, Yang H, Liu G, Ren D (2008). Activation of MAPK kinase 9 induces ethylene and camalexin biosynthesis and enhances sensitivity to salt stress in *Arabidopsis*. *J Biol Chem*, 283 (40): 26996~27006

- Yamagami T, Tsuchisaka A, Yamada K, Haddon WF, Harden LA, Theologis A (2003). Biochemical diversity among the 1-amino-cyclopropane-1-carboxylate synthase isozymes encoded by the *Arabidopsis* gene family. *J Biol Chem*, 278 (49): 49102~49112
- Yang C, Ma B, He SJ, Xiong Q, Duan KX, Yin CC, Chen H, Lu X, Chen SY, Zhang JS (2015) MHZ6/OsEIL1 and OsEIL2 regulate ethylene response of roots and coleoptiles and negatively affect salt tolerance in rice. *Plant Physiol*: 00353.2015
- Yu Y, Wang J, Zhang Z, Quan R, Zhang H, Deng XW, Ma L, Huang R (2013). Ethylene promotes hypocotyl growth and HY5 degradation by enhancing the movement of COP1 to the nucleus in the light. *PLoS Genet*, 9 (12): e1004025
- Zhang H, Zhang J, Quan R, Pan X, Wan L, Huang R (2013). EAR motif mutation of rice OsERF3 alters the regulation of ethylene biosynthesis and drought tolerance. *Planta*, 237: 1443~1451
- Zhang H, Huang Z, Xie B, Chen Q, Tian X, Zhang X, Zhang H, Lu X, Huang D, Huang R (2004). The ethylene-, jasmonate-, abscisic acid- and NaCl-responsive tomato transcription factor JERF1 modulates expression of GCC box-containing genes and salt tolerance in tobacco. *Planta*, 220: 262~270
- Zhang H, Liu W, Wan L, Li F, Dai L, Li D, Zhang Z, Huang R (2010). Functional analyses of ethylene response factor JERF3 with the aim of improving tolerance to drought and osmotic stress in transgenic rice. *Transgenic Res*, 19: 809~818
- Zhang L, Li Z, Quan R, Li G, Wang R, Huang R (2011). An AP2 domain-containing gene, *ESE1*, targeted by the ethylene signaling component EIN3 is important for the salt response in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 157: 854~865
- Zhang Z, Wang J, Zhang R, Huang R (2012). The ethylene response factor AtERF98 enhances tolerance to salt through the transcriptional activation of ascorbic acid synthesis in *Arabidopsis*. *Plant J*, 71: 273~287
- Zhang Z, Zhang H, Quan R, Wang XC, Huang R (2009). Transcriptional regulation of the ethylene response factor LeERF2 in the expression of ethylene biosynthesis genes controls ethylene production in tomato and tobacco. *Plant Physiol*, 150: 365~377