刘晓洲, 范燕萍, 余让才, 等. 乙烯和 1-MCP 对白姜花萜类香气及相关基因表达的影响[J]. 华南农业大学学报, 2018, 39(4): 68-72.

乙烯和 1-MCP 对白姜花萜类香气 及相关基因表达的影响

刘晓洲^{1,2}, 范燕萍^{1,2}, 余让才², 岳跃冲^{1,2}, 李昕悦^{1,2}, 玉云祎^{1,2} (1华南农业大学林学与风景园林学院,广东广州 510642; 2华南农业大学花卉研究中心,广东广州 510642)

摘要:【目的】研究乙烯和 1-MCP 对白姜花萜类香气物质合成释放的影响,探究相关基因的表达变化。【方法】以白姜花 Hedychium coronarium 为材料,分别用 10 μL·L¹的乙烯和 4 μL·L¹的乙烯抑制剂 1-MCP 处理 8 h,随后采用顶空固相微萃取和气相色谱—质谱 (GC-MS)技术进行挥发性香气物质的测定,所得到的离子图用 NIST 08 数据库进行定性及定量分析。通过荧光定量 PCR 分析相关基因的表达情况。【结果】乙烯处理后白姜花香气成分罗勒烯、沉香醇、别罗勒烯、石竹烯和法尼烯的挥发量显著上升,相关香气萜类合成酶基因 HcTPS1、HcTPS3 和 HcTPS10 的表达量分别上升了 116%、182% 和 63%;而用 1-MCP 处理后,罗勒烯、别罗勒烯和法尼烯的挥发量显著下降,HcTPS1、HcTPS3 和 HcTPS10 基因的表达量分别降低了 45%、30% 和 30%。乙烯处理后,核转录因子 HcEIL1-1 和 HcEIL1-2 的表达量分别上升了 51% 和 114%;1-MCP 处理后,HcEIL1-1 和 HcEIL1-2 表达量分别下降了 30% 和 60%。【结论】外源乙烯可以提升白姜花萜类花香物质的释放量,白姜花乙烯信号通路中的核转录因子 HcEIL1-1 和 HcEIL1-2 与萜类花香合成酶基因的表达模式一致。

关键词: 白姜花; 香气; 乙烯; 1-MCP; 基因表达; 萜类化合物

中图分类号: S682.1 文献标识码: A 文章编号: 1001-411X(2018)04-0068-05

Effect of ethylene and 1-MCP on the terpenoid fragrance of *Hedychium coronarium* and the expressions of related genes

LIU Xiaozhou^{1,2}, FAN Yanping^{1,2}, YU Rangcai², YUE Yuechong^{1,2}, LI Xinyue^{1,2}, YU Yunyi^{1,2} (1 College of Forestry and Landscape Archetecture, South China Agricutural University, Guangzhou 510642, China; 2 Guangzhou Flower Research Center, South China Agricutural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: 【Objective】 To investigate the effect of ethylene and 1-methylcyclopropene (1-MCP) treatment on the terpenoid fragrance of *Hedychium coronarium* and analyze the expressions of related genes. 【Method】 *H. coronarium* was treated separately with $10 \, \mu L \cdot L^{-1}$ ethylene and $4 \, \mu L \cdot L^{-1}$ ethylene inhibitor 1-MCP for 8 h. Volatile scent compounds were measured by headspace solid-phase microextraction and gas chromatography-mass spectrometry (GC-MS), and the obtained ion chromatograms were analyzed using NIST 08 database. The expressions of related genes were analyzed by fluorescence quantitative PCR. 【Result】 After ethylene treatment, the emissions of volatile scent compounds ocimene, linalool, allo-ocimene, β-caryophyllene and α-farnesene increased significantly, and the expressions of related terpene synthase genes *HcTPS1*, *HcTPS3* and *HcTPS10* increased by 116%, 182% and 63% respectively. After 1-MCP treatment, the emissions of

收稿日期:2018-01-19 网络首发时间:2018-06-12

网络首发地址: http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1110.S.20180611.1417.002.html

作者简介: 刘晓洲 (1992—), 男, 硕士研究生, E-mail: 624546499@qq.com; 通信作者: 范燕萍 (1962—), 女, 教授, 博士, E-mail: fanyanping@scau.edu.cn

基金项目: 国家自然科学基金 (31770738, 313370694)

ocimene, allo-ocimene and α-farnesene decreased significantly, and the expressions of *HcTPS1*, *HcTPS3* and *HcTPS10* decreased by 45%, 30% and 30% respectively. After ethylene treatment, the expressions of nuclear transcription factors *HcEIL1-1* and *HcEIL1-2* increased by 1.51 and 2.14 times respectively. After 1-MCP treatment, the expressions of *HcEIL1-1* and *HcEIL1-2* decreased by 30% and 60% respectively. 【Conclusion】 Exogenous ethylene can increase the emission of terpenoids in *H. coronarium*. The expression

【Conclusion】 Exogenous ethylene can increase the emission of terpenoids in *H. coronarium*. The expression patterns of *HcEIL1-1* and *HcEIL1-2*, the nuclear transcription factors in ethylene signaling pathway, were consistent with the expression pattern of terpenoid synthase genes.

Key words: Hedychium coronarium; fragrance; ethylene; 1-MCP; gene expression; terpenoid

白姜花 Hedychium coronarium 是姜科 Zingiberaceae 姜花属 Hedychium 多年生草本植物,具有独特的花型和浓郁的香气,是良好的切花材料和园林应用植物[1]。花香是影响花卉观赏价值的主要因素之一,对植物本身而言,花香可作为信号物质来吸引授粉者以及趋避病原菌和食草昆虫对花器官的危害,从而提高作物的产量和品质[2]。因此研究花卉香气成分以及花香物质释放的调控都具有重要的意义。

乙烯是一种植物激素,其在种子萌发^[3]、开花^[4]、叶片衰老^[5]和果实成熟^[6]等生理过程中发挥着重要的作用,其与花香物质释放调控的关系也十分密切。在矮牵牛中,乙烯能调控矮牵牛的特征香气苯甲酸甲酯的释放^[7],也有试验证明乙烯会导致矮牵牛中苯甲酸甲酯的合成相关基因 *BSMT、BPBT* 和*PAL* 等的表达下降^[8]。而对于香豌豆^[9]和桂花^[10],乙烯处理会使罗勒烯和芳樟醇的挥发量下降。1-甲基环丙烯(1-methylcyclopropene,1-MCP)是一种乙烯拮抗剂,它能与乙烯受体不可逆结合,使植物感受不到乙烯信号。1-MCP 能抑制植物香气物质的释放,例如,1-MCP 处理会抑制梨^[11]、苹果^[12]和猕猴桃^[13]香气物质的释放。

范燕萍等[14]的前期研究已经测得白姜花主要香气成分为 L-沉香醇、1,8-桉油醇、罗勒烯和月桂烯等。本试验通过用乙烯和 1-MCP 处理白姜花,随后用 GC-MS 分析了不同处理对挥发性花香物质释放的影响;通过荧光定量 PCR 试验,分析不同处理后花香相关基因的表达情况。本试验初步探索了乙烯与白姜花香气物质释放的关系,并且进一步探索了乙烯信号转录因子 HcEIL1-1 和 HcEIL1-2 的表达规律,推测其在白姜花香气物质合成释放中发挥着调节作用。为深入研究乙烯与白姜花香气物质合成释放的关系以及白姜花分子育种奠定了基础。

http://xuebao.scau.edu.cn

1 材料与方法

1.1 试验材料

白姜花购于广州市岭南花卉市场。

1.2 试验处理

乙烯处理: 将露白期的白姜花瓶插在清水中,放置在透明密闭容器中,容器中放置小瓶 $1 \text{ mol·} L^{-1}$ 的 NaOH 溶液,向 NaOH 溶液中滴入乙烯利从而释放出乙烯,使得终体积分数为 $10 \mu L \cdot L^{-1}$ 。迅速密封容器。每个处理设 3个重复。

1-MCP 处理: 将露白期的白姜花瓶插在清水中, 放置在透明密闭容器中, 容器中放置小瓶 $1 \text{ mol·}L^{-1}$ 的 NaOH 溶液, 在容器底部放置适量 1-MCP 粉剂, 使得释放 1-MCP 的体积分数为 $4 \mu L \cdot L^{-1}$, 迅速密封容器。每个处理设 3个重复。

空白对照组:将露白期的白姜花瓶插在清水中,放置在透明密闭容器中,容器中放置小瓶 1 mol·L⁻¹的 NaOH 溶液,并密封容器。每个处理设 3 个重复。

将以上 3 组容器放置在人工气候箱中,温度 26 ℃,光照强度为 300 μmol·m⁻²·s⁻¹,湿度 60%~70%,培养 8 h,用于后续试验。

1.3 顶空萃取-固相微萃取 (SPEM)

乙烯和 1-MCP 处理 8 h 后,花朵处于盛花期,取白姜花 (3 朵) 放置在玻璃瓶内,加入 2 μL 葵酸乙酯 (葵酸乙酯与乙醇的体积比为 1:1 000) 内标后,立即将瓶口用锡箔纸封口,并用透明胶密封 15 min。SPEM(涂层材料 DVB/CARonPDMS,涂层厚度50/30 μm) 针头使用 GC-MS 仪器高温预先洗涤,然后透过锡箔纸伸进容器内置于花朵上方约 2~3 cm处,顶空萃取 15 min;随后,将 SPEM 针头插入 GC-MS 进行分析。每个重复进行 3 次平行试验。

1.4 GC-MS 分析

气体分析采用的色谱柱为安捷伦 DB-5MS 系列 122-5532 型 (30 m; I.D: 0.25 mm; Film: 0.25 μm) 色谱柱。GC-MS 型号为安捷伦 5975c, 运行程序如下: 不分流, 进样口温度为 250 \mathbb{C} , 100 \mathbb{C} 保持 2 min,

以 $10 \, ^{\circ} \, \mathrm{C \cdot min^{-1}}$ 速度上升到 $170 \, ^{\circ} \, \mathrm{C}$,保持 $2 \, \mathrm{min}$,然后以 $5 \, ^{\circ} \, \mathrm{C \cdot min^{-1}}$ 速度升到 $250 \, ^{\circ} \, \mathrm{C}$,最后 $280 \, ^{\circ} \, \mathrm{C}$ 保持 $5 \, \mathrm{min}$ 。质谱检测器条件为: 扫描时间 $0.5 \, \mathrm{s}$,间隔 $0.5 \, \mathrm{s}$,扫描范围为 $m/z \, 35 \sim 500$,电压 $1 \, \mathrm{kV}$ 。所得到的离子图用 NIST $08 \, \mathrm{W}$ 据库进行定性及定量分析。

1.5 总 RNA 的提取和 cDNA 的合成

以超低温冰箱保存的姜花样品作为提取 RNA 的材料。采用 Trizol 法按照 Trizol (TaKaRa) 的说明书提取白姜花总 RNA。用 TaKaRa 公司的 PrimeScript RT 试剂盒反转录 cDNA 后作为模板,具体操作步骤参照说明书。

1.6 引物设计和 RT-qPCR

利用 Primer Premier 5.0 软件设计实时荧光定量 PCR(RT-qPCR) 引物 (表 1)。引物合成由上海生工生物公司完成。以各样品的 cDNA 为模板, 在荧光定量 PCR 仪上进行 RT-qPCR 反应。每个样品设3 个重复,以 ddH₂O 为阴性对照,以 *GAPDH* 为内参基因。反应程序如下: 94 \mathbb{C} , 30 s; 94 \mathbb{C} , 15 s, 55 \mathbb{C} , 30 s, 72 \mathbb{C} , 30 min, 40 个循环; 94 \mathbb{C} , 15 s; 72 \mathbb{C} , 30 s, 0.4 \mathbb{C} · s⁻¹ 融解曲线分析。反应结束后确认扩增曲线和融解曲线,用 $2^{-\triangle\triangle^{Ct}}$ 法,进行数据分析并计算。

表 1 荧光定量 PCR 引物

Table 1 Fluorescent quantitative PCR primers

扩增基因种类	基因名称	引物序列(5′→3′)	参考文献
内参基因	GAPDH	F:TAACATCATTCCCAGCAGCACTG	刘洋[15]
		R:GTGGATCTCACTGTCAGGCTC	
乙烯信号转录因子	HcEIL1-1	F:GAAGTTGGTGGCTTGGTGGAGC	Chen等 ^[16]
		R:TCCCTACCATTTCTCTCGAGAGAAC	
乙烯信号转录因子	HcEIL1-2	F:GCTTGGTGGAGCAATCTCAGTAC	Chen等 ^[16]
		R:CCCTACCATTTCTCTCGAGAGAAC	

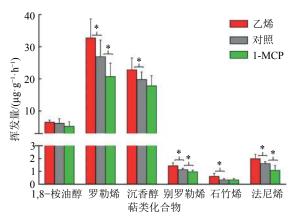
1.7 相关计算公式及数据统计分析

各挥发性香气组分的相对含量采用内标法进行定量。计算公式为:各组分香气物质的相对含量=各组分峰面积×内标质量/[内标峰面积×花的质量×(集气时间+萃取时间)]。将得到的各组分香气物质相对含量的数据分别去除一个最大值和一个最小值,然后求算术平均值;各组数据的误差评估通过计算标准偏差衡量。通过单因素方差分析进行差异性分析。

2 结果与分析

2.1 乙烯和 1-MCP 处理对白姜花花香物质挥发量的影响

如图 1 所示, 乙烯处理显著提高了罗勒烯、沉香醇、别罗勒烯、石竹烯和法尼烯的挥发量, 分别上升了 23%、19%、27%、52% 和 31%, 而 1,8-桉油醇的挥发量无明显变化。1-MCP 处理显著降低了罗勒烯、别罗勒烯和法尼烯的挥发量, 分别下降了19%、13% 和 30%, 沉香醇下降了12% 但未达到显著差异, 其余香气物质变化不明显。以上结果表明, 外源激素乙烯处理能诱导白姜花萜类香气物质挥发量上升, 而乙烯抑制剂 1-MCP 处理会使白姜花萜类香气物质的挥发量下降。



"*"表示与对照差异达到 0.05 的显著水平 (单因素方差分析)

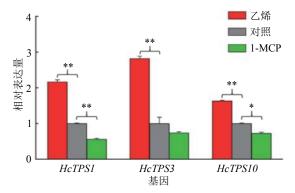
图 1 乙烯和 1-MCP 处理对白姜花挥发性萜类香气物质的 影响

Fig. 1 Effects of ethylene and 1-MCP treatments on volatile terpene components of *Hedychium coronarium*

2.2 乙烯和 1-MCP 处理后白姜花花香功能基因的 表达

如图 2 所示,与花香密切相关的萜类合成酶基因 HcTPS1、HcTPS3 和 HcTPS10,出现与花香释放规律相似的表达模式。乙烯处理极显著提高了HcTPS1、HcTPS3 和 HcTPS10 的表达量,分别升高了116%、182%和63%;而1-MCP处理降低了HcTPS1、HcTPS3 和 HcTPS10 的表达量,其中HcTPS1 的表达量下降了45%,且达到了极显著差

http://xuebao.scau.edu.cn



"*"和"**"分别表示与对照差异达到 0.05 和 0.01 的显著水平 (单因素方差分析)

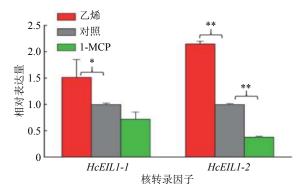
图 2 乙烯和 1-MCP 处理对白姜花萜类合成酶相关基因表 达的影响

Fig. 2 Effects of ethylene and 1-MCP treatments on the expressions of terpene synthase related genes in Hedychium coronarium

异, HcTPS3 的表达量下降了 30%, 但未达到显著性差异, HcTPS10 的表达量下降了 30%, 且达到了显著性差异。综合前文发现, 在乙烯和 1-MCP 处理后, 萜类花香物质合成相关酶基因的表达均与萜类花香物质释放规律相一致, 说明乙烯确实调控了白姜花相关花香功能基因的表达。

2.3 乙烯和 1-MCP 处理后 *HcEIL1-1* 和 *HcEIL1-2* 的表达

如图 3 所示, 白姜花乙烯信号途径中的核转录因子 HcEIL1-1 和 HcEIL1-2 的表达与花香释放规律相似。乙烯处理提升了 HcEIL1-1 和 HcEIL1-2 的表达量, 其中 HcEIL1-1 的表达量上升了 51% 且达到了显著性差异, HcEIL1-2 的表达量上升了 114% 且达到了极显著性差异; 而 1-MCP 处理降低了 HcEIL1-1 和 HcEIL1-2 的表达量, 其中 HcEIL1-1 的表达量下降了 30%, 但未达到显著性差异, HcEIL1-2 的表达量下降了 50%, 且达到了极显著性差异。结



"*"和"**"分别表示与对照差异达到 0.05 和 0.01 的显著水平 (单因素方差分析)

图 3 乙烯和 1-MCP 处理对 *HcEIL1-1* 和 *HcEIL1-2* 表达的影响

Fig. 3 Effects of ethylene and 1-MCP treatments on the expressions of *HcEIL1-1* and *HcEIL1-2*

http://xuebao.scau.edu.cn

合前文比较, HcEIL1-1 和 HcEIL1-2 基因的表达跟外源乙烯处理和 1-MCP 处理后的花香物质释放规律相一致, 也和不同处理后的花香功能基因表达趋于一致。说明 HcEIL1-1 和 HcEIL1-2 这 2 个转录因子可能参与调节了花香物质的释放, 并且可能直接或间接地调控了花香功能基因的表达。

3 讨论与结论

植物花香物质的释放是一个非常复杂的过程, 除了受各种环境因素的影响,植物激素和其他生长 调节剂的作用也非常关键。乙烯作为一种植物激 素,不仅在调控植物生长、发育和衰老等方面发挥 着重要作用,也对花香物质的释放起着不可或缺的 调节作用。本研究选取具有浓郁香气的白姜花为试 验材料,其主要香气成分为萜类化合物,本研究观 测了乙烯处理以及乙烯抑制剂 1-MCP 处理对白姜 花花香物质释放的影响。试验发现,与对照组相比, 乙烯处理可以使白姜花萜类化合物的挥发量上升, 例如罗勒烯和法尼烯分别上升了 23% 和 31%; 而 1-MCP 处理使白姜花萜类化合物的挥发量下降,例 如罗勒烯和法尼烯分别下降了19%和30%。该结 果与其他科研人员的研究结果不同, 乙烯处理香豌 豆[9]和桂花[10]使得罗勒烯等萜类化合物挥发量下 降,而香石竹[17]和月季[18]中用乙烯处理不会对花香 物质的释放造成明显影响,说明不同花卉种类对乙 烯的反应有差异,在不同物种之间,乙烯对花香物 质释放的调控作用是不同的。

荧光定量 PCR 试验结果表明, 乙烯处理后, 相关萜类花香合成酶基因的表达量会上升, 例如 HcTPS3 的表达量上升了 182%; 而 1-MCP 处理后, 相关萜类花香合成酶基因的表达量会下降, 例如 HcTPS10 下降了 30%, 这些结果说明乙烯可以调控相关花香功能基因的表达。与测气结果对比发现, 萜类花香物质的释放与其合成功能基因的表达是一致的, 说明乙烯处理能提高萜类花香合成酶基因表达, 从而提高白姜花萜类花香物质的释放。

自从 EIN3/EIL1 基因被发现以来,人们对模式植物拟南芥中的 EIN3/EIL1 家族基因进行了系统深入的研究,发现大部分乙烯相关的生物学过程都跟转录因子 EIN3/EIL1 有关[19-20]。而 EIN3/EIL1 是乙烯信号转导途径中重要的核转录因子,其参与乙烯信号转导^[21]、种子萌发^[22]、调节乙烯与其他信号的交叉对话^[23]、盐胁迫响应^[24]等生物学过程。而在本次试验中,我们发现白姜花乙烯信号途径中的 HcEIL1-I和 HcEIL1-2 的表达情况与罗勒烯等花香物质释放规律相同,根据已报道的文献,EIN3/EIL1 是乙烯信

号途径中的关键转录因子,所以推测 HcEIL1-1 和HcEIL1-2 是乙烯调控白姜花香气物质释放的一个关键节点。因此在以后的试验中可以侧重于研究核转录因子 HcEIL1-1 和 HcEIL1-2 是如何调节花香功能基因的表达,或者探索这 2 个核转录因子是怎样沟通其他通路共同调节花香物质的释放。

花香被誉为花卉的灵魂,是花卉的主要观赏性状之一,而我们试验发现乙烯能提升白姜花特征香气的释放,所以在实际应用中可以用乙烯处理白姜花使香气更加浓郁,从而提高白姜花的观赏价值和经济价值。本研究初步探讨了相关萜类花香合成酶基因和乙烯信号途径关键核转录因子 HcEIL-1 和HcEIL1-2 的表达规律,为进一步研究白姜花花香调控机制以及白姜花分子育种奠定了一定的基础,也为其他香型花卉香气物质释放的调节提供了一定的参考价值。

参考文献:

- [1] 李瑞红, 范燕萍. 白姜花不同开花时期的香味组分及其变化[J]. 植物生理学通讯, 2007, 43(1): 176-180.
- [2] 岳跃冲, 范燕萍. 植物萜类合成酶及其代谢调控的研究 进展[J]. 园艺学报, 2011, 38(2): 379-388.
- [3] ARC E, SECHET J, CORBINEAU F, et al. ABA crosstalk with ethylene and nitric oxide in seed dormancy and germination[J]. Front Plant Sci, 2013, 4: 63. doi: 10.3389/fpls.2013.00063.
- [4] WANG Q, ZHANG W, YIN Z, et al. Rice CON-STITUTIVE TRIPLE-RESPONSE2 is involved in the ethylene-receptor signalling and regulation of various aspects of rice growth and development[J]. J Exp Bot, 2013, 64(16): 4863-4875.
- [5] IQBAL N, KHAN N A, FERRANTE A, et al. Ethylene role in plant growth, development and senescence: Interaction with other phytohormones[J]. Front Plant Sci, 2017, 8: 475. doi: 10.3389/fpls.2017.00475.
- [6] BARRY C S, GIOVANNONI J J. Ethylene and fruit ripening[J]. J Plant Growth Regul, 2007, 26(2): 143-159.
- [7] NEGRE F, KISH C M, BOATRIGHT J, et al. Regulation of methylbenzoate emission after pollination in snap-dragon and petunia flowers[J]. Plant Cell, 2003, 15(12): 2992-3006.
- [8] UNDERWOOD B A, TIEMAN D M, SHIBUYA K, et al. Ethylene-regulated floral volatile synthesis in *Petunia corollas*[J]. Plant Physiol, 2005, 138(1): 255-266.
- [9] SEXTON R, STOPFORD A P, MOODIE W T, et al. Aroma production from cut sweet pea flowers (*Lathyrus-odoratus*): The role of ethylene[J]. Physiol Plantarum, 2005, 124(3): 381-389.
- [10] 邹晶晶. 乙烯对桂花花色花香成分的影响[C]//张启翔. 中国观赏园艺研究进展 2017. 成都: 中国林业出版社, 2017: 458-462.
- [11] LI G, JIA H, LI J, et al. Effects of 1-MCP on volatile pro-

- duction and transcription of ester biosynthesis related genes under cold storage in 'Ruanerli' pear fruit (*Pyrusussuriensis* Maxim.)[J]. Postharvest Biol Tec, 2016, 111: 168-174.
- [12] 王宝春, 颉敏华, 王学喜, 等. 1-MCP 处理对冷藏期间 花牛苹果香气成分和果实品质的影响[J]. 食品工业科 技, 2017, 38(7): 331-339.
- [13] 马婷, 任亚梅, 张艳宜, 等. 1-MCP 处理对'亚特'猕猴桃果实香气的影响[J]. 食品科学, 2016, 37(2): 276-281.
- [14] 范燕萍, 余让才, 黄蕴, 等. 姜花挥发性成分的固相微萃取: 气相色谱质谱分析[J]. 园艺学报, 2003, 30(4): 475-475
- [15] 刘洋. 百合 COP1 和 SPA 对光的响应及在花香形成中的作用[D].广州: 华南农业大学, 2016.
- [16] CHEN H, XUE L, CHINTAMANANI S, et al. ETHYL-ENE INSENSITIVE3 and ETHYLENE INSENSITIVE3-LIKE1 repress SALICYLIC ACID INDUCTION DEFI-CIENT2 expression to negatively regulate plant innate immunity in *Arabidopsis*[J]. Plant Cell, 2009, 21(8): 2527-2540.
- [17] SCHADE F, LEGGE R L, THOMPSON J E. Fragrance volatiles of developing and senescing carnation flowers[J]. Phytochemistry, 2001, 56(7): 703-710.
- [18] BORDA A M, CLARK D G, HUBER D J, et al. Effects of ethylene on volatile emission and fragrance in cut roses: The relationship between fragrance and vase life[J]. Postharvest Biol Tec, 2011, 59(3): 245-252.
- [19] CHANG KN, SHAN Z, WEIRAUCH M T, et al. Temporal transcriptional response to ethylene gas drives growth hormone cross-regulation in *Arabidopsis*[J]. Elife, 2013, 2(11): 1-20.
- [20] WAWRZYNSKA A, SIRKO A. EIN3 interferes with the sulfur deficiency signaling in *Arabidopsis thaliana* through direct interaction with the SLIM1 transcription factor[J]. Plant Sci, 2016, 253: 50-57.
- [21] MBEGUIE-A-MBEGUIE D, HUBERT O, FILS-LY-CAON B, et al. EIN3-like gene expression during fruit ripening of Cavendish banana (Musa acuminata ev. Grande naine)[J]. Physiol Plantarum, 2008, 133(2): 435-448.
- [22] LI X, PAN Y, CHANG B, et al. NO promotes seed germination and seedling growth under high salt may depend on EIN3 protein in *Arabidopsis*[J]. Front Plant Sci, 2016, 6: 1203. doi: 10.3389/fpls.2015.01203.
- [23] ZHU Z, AN F, FENG Y, et al. Derepression of ethylenestabilized transcription factors (EIN3/EIL1) mediates jasmonate and ethylene signaling synergy in *Arabidopsis*[J]. P Natl Acad Sci USA, 2011, 108(30): 12539-12544.
- [24] 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(10): e1004664.

【责任编辑 庄 延】