

植物防御激素介导的信号途径间的交叉对话

丁丽娜¹, 杨国兴²

(1 江苏大学 生命科学研究院, 江苏镇江 212013; 2 南京农业大学 动物医学院, 南京 210095)

摘 要: 植物与病原物相互作用的过程中, 植物体内发生一系列的信号传递, 并激发植物的防御体系, 使植物产生抗病性反应。目前已经明确植物激素如水杨酸、茉莉酸和乙烯在调控抗病和防卫信号传导网络中扮演了重要的角色。该文综述了近年来国内外有关 3 种信号途径间相互作用方面的研究进展, 同时阐述了 NPR1、EDS1、MPK4 等关键调控蛋白在协调这些复杂关系中的作用, 并对今后的研究前景进行了展望。

关键词: 防御反应; 信号分子; 调控蛋白; 信号转导途径

中图分类号: Q945.8

文献标志码: A

Cross-talk between Defence Phytohormones-Mediated Signaling Pathway

DING Lina¹, YANG Guoxing²

(1 College of Life Sciences, Jiangsu University, Zhenjiang, Jiangsu 212013, China; 2 College of Veterinary Medicine, Nanjing Agricultural University, Nanjing, 210095, China)

Abstract: In the process of plant-pathogens interaction, a series of signal transduction and defense system are excited in plant, which triggers rapid and effective defense responses. After activation of defense responses, will cause synthesizing and accumulating of a series of exogenous signaling molecules. The plant hormones salicylic acid (SA), jasmonic acid (JA) and ethylene (ET) are recognized as key players in the regulation of the signaling pathways involved. In this review, the recent research advances on the interaction among the three different signaling pathways are summarized. It also presented the function of several key regulatory proteins such as NPR1, EDS1, MPK4, which are known to play important role in SA and JA/ET signaling cross talk and coordinating their complex relationships. In addition, the prospect of future work is discussed in the review.

Key words: defense response; signal molecular; regulatory proteins; signaling pathway

在自然界中, 植物总是不可避免地受到各种病原物(如细菌、真菌、卵菌、病毒等)的侵袭。植物为了生存在进化过程中逐渐建立了一系列复杂的防御机制, 能够很好地协调对抗病原菌的侵袭。在植物与病原物相互作用的过程中, 植物体内发生一系列的信号传递。目前已知的抗病信号传导途径主要包括水杨酸(salicylic acid, SA)、茉莉酸(jasmonic

acid, JA)和乙烯(ethylene, ET)介导的途径。SA是植物体内含量较低的一种内源酚类物质, 植物在受到许多病原菌侵染后都会大量积累 SA。SA与局部抗性和系统获得性抗性的形成密切相关, 导致许多病程相关蛋白(如 PR-1, PR-2 和 PR-5)的表达^[1]。JA 和 ET 在自然界中普遍存在, 是高等植物体内的内源生长调节物质, 具有诱导多种次生代谢

收稿日期: 2016-02-25; 修改稿收到日期: 2016-04-12

基金项目: 国家自然科学基金(31200209); 中国博士后科学基金(2013M531277); 江苏省博士后科学基金(1201070C); 江苏大学高层次人才启动基金(11JDG121)

作者简介: 丁丽娜(1982—), 女, 博士, 硕士生导师, 研究方向为植物与微生物互作机制。E-mail: linding6@126.com

物的合成、叶片衰老脱落以及果实成熟等广泛的生理功能。JA 和 ET 也是逆境信号分子,在植物组织受到病原菌或昆虫侵袭时快速而大量地积累^[2,3]。

依据病原物在寄主内生存的方式,可以将病原物分为活体营养型、坏死营养型和半活体营养型^[4,5]。活体营养型病原物只能从活的植物细胞和组织中获得所需要的营养物质进行生长和繁殖,如细菌性青枯病(*Ralstonia solanacearum*)以及大多数白粉病(*Powdery mildew*)和霜霉病(*Downy mildew*)的致病菌。相反,坏死营养型病原物从死的宿主组织中获取生存和繁殖所需要的营养物质,如真菌灰霉病菌(*Botrytis cinerea*)和黑斑病菌(*Alternaria brassicicola*)。半活体营养型病原菌,是指在病原物侵入植物时表现为活体营养的生活周期,而随后又产生坏死营养的生活周期,如小麦赤霉病菌(*Fusarium graminearum*)、稻瘟病菌(*Magnaporthe grisea*)及尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)等。在受到不同类型的病原物侵染或昆虫侵袭的时候,植物会产生特异的信号分子,如 SA、JA 和 ET 等。它们在产生的数量、组成及时间上不同,使植物初次诱导的防卫反应具有特异性^[6]。这些信号分子积累后,就会激活相应的信号转导途径,调控不同的防卫反应,对抗不同的攻击者。一般来说,SA 参与激活植物对抗活体或半活体营养型病原菌的防卫反应;JA 和 ET 与植物对抗死体营养型病原菌或食草昆虫的防卫反应相关^[4,7]。然而在自然界中,植物往往需要同时与相继而来的多种病原菌相对抗,这样就会改变植物原初诱导的防卫反应,植物可以通过调节 SA、JA 和 ET 的水平,变更防卫相关基因的表达,协调防卫信号转导途径之间复杂的相互关系,从而激活一种有效的防卫反应^[8-11]。因此,植物需要有效的调控机制来适应敌对环境的变化。防卫反应-信号转导途径之间的交叉对话为植物提供了这种机制。然而,植物是如何协调这些复杂的相互关系以及其中的分子机制是什么还不是很清楚。在拟南芥中,已经鉴定了一些参与 SA、JA 和 ET 交叉对话的关键调控蛋白,使我们对不同信号转导途径间的协同机制有了更好的了解。

1 SA、JA 和 ET 介导的防卫信号途径的相互作用

1.1 SA 和 JA 信号转导途径的相互作用

许多研究表明 SA 和 JA 诱导的信号转导通路存在交叉对话。大部分证据显示 SA 和 JA 信号转

导途径是相互拮抗的关系(图 1)。可能因为如此,SA 响应的激活使植物更易于受到与 JA 防卫反应相关的攻击者的侵袭^[12]。在拟南芥中,活体营养型病原菌丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae*)的毒力菌株引发 SA 介导的防卫反应,抑制 JA 信号转导途径,使侵染后的组织更易感死体营养型病原菌黑斑病菌(*A. brassicicola*)^[8]。Koornneef 等也有相似报道。他们发现在多营养级相互作用过程中,SA 比 JA 信号转导途径优先。作者在很多拟南芥的生态型中都检测到了 SA 介导的对 JA 响应基因 PDF1.2 和 VSP2 的抑制作用^[13]。Robert-Seilaniantz 等研究结果表明 SA 对 JA 信号转导途径的拮抗作用很可能是通过抑制 JA 介导的对 JAZ 蛋白的降解实现的^[14]。

但是也有一些报道认为 SA 和 JA 信号转导途径之间存在协同作用关系。昆虫信息素 3-戊醇引发的拟南芥对丁香假单胞菌的免疫反应同时激活了 SA 和 JA 防卫信号转导途径^[15]。在土豆中,病原物相关的分子模式(PAMP)诱导的防卫反应需要 SA 和 JA 途径的协同^[16]。同时施加低浓度的 SA 和 JA (10~100 $\mu\text{mol/L}$)比单独施加 JA 更能增强 JA/ET 响应基因的表达,表明在植物与病原物相互关系中,激素的浓度对于最终的调控结果是很关键的^[17-18]。在拟南芥中有许多基因同时受到 SA 和 JA 的诱导,负的交叉对话可能建立在两种激素共同作用的基础上,2 种激素的组合可能引起植物转录组的重塑,SA 和 JA 信号转导途径之间的信号网络远比我们想象的要复杂^[19]。

1.2 SA 和 ET 信号转导途径的相互作用

除了 SA 和 JA,SA 和 ET 的互作在植物与食草昆虫及病原物的适应反应中也发挥了作用。比如拟南芥受到食草昆虫菜青虫(*Pieris rapae*)咬食后会产生 ET,使得咬食后的组织对 SA 的响应更快,因此更抗芜菁皱缩病毒(TCV)的侵染^[20]。在豆科植物苜蓿中,ET 信号转导途径通过 SA 介导的对 JA 途径的抑制作用调控虫害诱导的防卫反应^[21]。Cerato-platanin 在拟南芥叶片中可以同时诱导 SA 和 ET 介导的防卫反应,而非 JA 信号转导途径^[22]。在烟草中,ET 在引发 SA 依赖的对抗烟草花叶病毒(TMV)的系统获得性抗性中发挥了关键作用^[23]。在拟南芥类似超敏反应的病斑突变体 1(*hr11*)中,防卫基因的表达及对毒力细菌和卵菌病原菌的抗性受到 SA 和 JA/ET 防卫信号转导途径的协同调控^[24]。Leon-Reyes 等研究表明,ET 能增强依赖 SA/

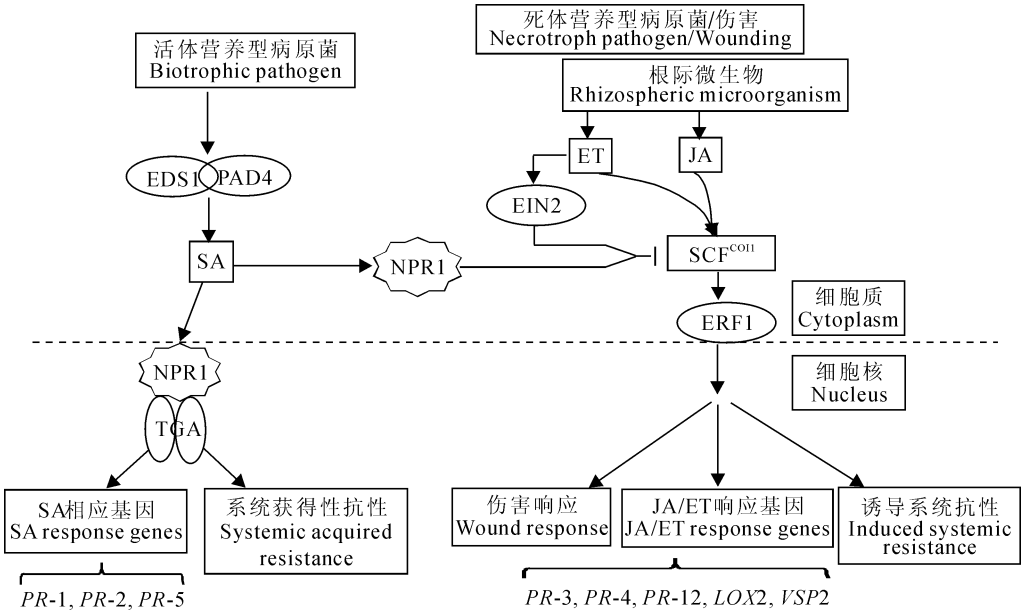


图 1 SA、JA 和 ET 信号转导途径间互作的示意图

Fig. 1 Model for the cross-talk between SA-, JA- and ET-dependent signaling pathways

NPR1 的 *PR1* 表达,并且 ET 以不依赖 *NPR1* 的方式调控 SA 介导的对 JA 信号转导途径拮抗作用(图 1)^[25]。在拟南芥中,两个参与调控 ET 信号转导途径转录因子 EIN3 和 EIL1 负调控依赖 *SID2* 的 SA 的合成,进而削弱病原物相关的分子模式引发的免疫性(PTI)防卫反应^[26]。

1.3 JA 和 ET 信号转导途径相互作用

研究表明 JA 和 ET 信号转导途径共同对抗死体营养型病原菌或食草昆虫的侵袭,而 SA 信号转导途径没有发挥关键作用^[27]。在拟南芥中,JA 和 ET 协同调控激活防卫相关基因 *PR-3*、*PR-4* 和 *PR-12* 等 PR 的表达^[4, 28]。ERF1 是 JA 和 ET 信号转导的正调控因子^[29]。在植物组织与微生物的互惠共生和致病过程中都有需要 JA 和 ET 的协同作用的报道^[30-31]。微阵列分析表明在拟南芥中大约有 50% 的基因同时受到 JA 和 ET 诱导^[32]。而且在茉莉酸不敏感突变体(*coi1*)和乙烯不敏感突变体(*ein2*)中,黑斑病菌(*A. brassicicola*)侵染不能诱导 *PDF1.2* 基因的表达^[28, 33]。Laudert 等研究表明 JA 和 ET 是彼此合成的刺激物,但 JA 和 ET 之间并不总是相互协同的,比如 JA 激活的伤害响应基因受到 ET 的抑制^[34]。ERF1 位于 JA 和 ET 信号转导途径协同对抗病原菌侵染及 ET 对 JA 诱导伤害响应拮抗作用的交汇点(图 1)^[35-36]。

2 SA、JA 和 ET 信号转导途径交叉对话的关键调控蛋白

2.1 NPR1 NPR1 是 SA 信号转导途径的正调控

基因,对于诱导 SA 依赖的 PR 基因的表达和系统获得性抗性是很关键的。TGA 转录因子是一类含有保守碱性亮氨酸拉链结构域的转录调控因子(bZIP),因识别植物和植物病原菌启动子序列中的 TGACG/as-1/ocs 元件而得名,调控与防卫相关的 PR 基因的表达^[37]。NPR1 与 TGA 转录因子相互作用激活响应 SA 的 PR 基因,抑制 JA 信号转导途径^[38-39]。NPR1 在 SA 与 JA 信号转导途径的交叉对话中发挥了分子开关的作用(图 2)^[5, 40]。抑制 NPR1 依赖的 SA 信号转导途径可以提高 JA 依赖的对食草昆虫的抗性^[41]。NPR1 的核定位对激活 SA 介导的防卫基因表达是很关键的^[42],但不是抑制 JA 响应基因表达所必需的。这说明 SA 与 JA 之间的拮抗作用可能是通过细胞质 NPR1 来控制的^[43]。

2.2 EDS1

EDS1(enhanced disease susceptible1)是活体或半活体营养型病原菌引发的植物基础抗性的正调控因子,对于 Toll-白介素-1 受体(TIR)类型的核苷酸结合-富含亮氨酸重复(NB-LRR)蛋白引发的抗性也是必需的^[44]。EDS1 与其互作因子,包括 PAD4 (phytoalexin de cient 4) 和 SAG101(senescence associated gene 101),参与调控超敏反应/程序性细胞死亡(HR/PCD)和 SA 的积累,SA 又可以通过正反馈环路增强 EDS1/PAD4/SAG101 表达;EDS1/PAD 抑制 JA/ET 信号转导途径,因此 EDS1/PAD4 参与调控 SA 与 JA/ET 信号转导途

径间的拮抗作用(图 2)^[45]。EDS1 在编码 CC-NBS-LRR 的 R 蛋白介导的防卫信号转导途径中特异地与 SA 功能冗余^[46]。

2.3 WRKY 转录因子

WRKY 蛋白是植物特异的多基因家族转录因子。这类转录因子因为含有结合 DNA 的 WRKY 结构域而命名。在它的 N 端 60 个氨基酸中含有保守的 WRKYGQK 序列,在它的 C 端含有类似 C-C-H-C/H 的锌指基序^[47]。WRKY 转录因子与植物防卫反应及植物衰老有关。在调控依赖 SA 的防卫反应中 WRKY 转录因子作用于 NPR1 及 At-MYB44 下游^[48-49]。在拟南芥中过量表达 WRKY70 导致 SA 响应基因的组成性表达,提高对活体营养型病原菌白粉菌的抗性,但是抑制 JA 响应标记基因 *PDF1.2* 的表达,减弱对死体营养型病原菌黑斑病菌的抗性^[50-51];相反,如果抑制 WRKY70 的表达,*PDF1.2* 转录水平的升高,对黑斑病菌的抗性增强^[49]。这些结果说明 WRKY70 充当 SA 依赖的防卫反应的正调控因子,以及 JA 依赖的防卫反应的负调控因子(图 2)。因此,它在这两种信号转导途径中有分子开关的功能。然而,在 *wrky70-1* 突变体中,WRKY70 的失活并不能改变对 SA 和 JA 的响应,也不能恢复 *coil* 突变体对 JA 的响应。这说明 WRKY70 对于 SA 和 JA 信号转导途径虽然重要但并不是必不可少的,在调控 SA 和 JA 的响应方面可能还存在其它一些与 WRKY70 功能冗余的调控因子^[52]。

在拟南芥野生型植株中 WRKY62 受到 MeJA

和 SA 的协同诱导,但是在 *npr1-3* 突变体中诱导现象消失^[53]。他们通过分析缺失和获得功能突变体发现 WRKY62 可以抑制 JA 响应基因 *LOX2* 和 *VSP2* 的表达(图 2)。这些结果表明在拟南芥中 WRKY62 可能参与 SA 介导的对 JA 响应防卫反应的抑制。水稻的 WRKY13 也有类似的作用^[54]。相反,拟南芥转录因子 WRKY33 对于死体营养型病原菌灰霉菌的抗性是很关键的,WRKY33 的功能突变体可以提高 SA 的水平,激活 SA 介导的防卫反应,抑制 JA 介导的防卫反应^[55]。

2.4 GRX480

谷胱甘肽因子 GRX480 也是一个影响 SA 和 JA 信号转导途径互作关系的调控因子。该蛋白参与蛋白质活性的氧化还原调控。SA 诱导的 NPR1 激活 GRX480,然后与 TGA 转录因子相互作用,调控响应 SA 的 PR 基因,抑制响应 JA 的基因 *PDF1.2* 的表达(图 2)^[56]。Koornneef 等报道了 SA 和 JA 交叉对话受到氧化还原调控的实验证据^[13]。

2.5 MPK4

促分裂原活化蛋白 4(MPK4)是又一个参与 SA 和 JA 信号转导途径交叉对话的关键调控因子。在拟南芥中 MPK4 负调控 SA 信号转导途径,正调控 JA 信号转导途径^[57]。在 *mpk4* 突变体中,SA 水平提高,SA 响应的 PR 基因呈组成性表达,对活体营养型病原菌丁香假单胞杆菌番茄致病变种(*Pseudomonas syringae* pv *tomato*)的抗性增强;JA 响应基因的表达受到抑制,对死体营养型病原菌黑斑病菌

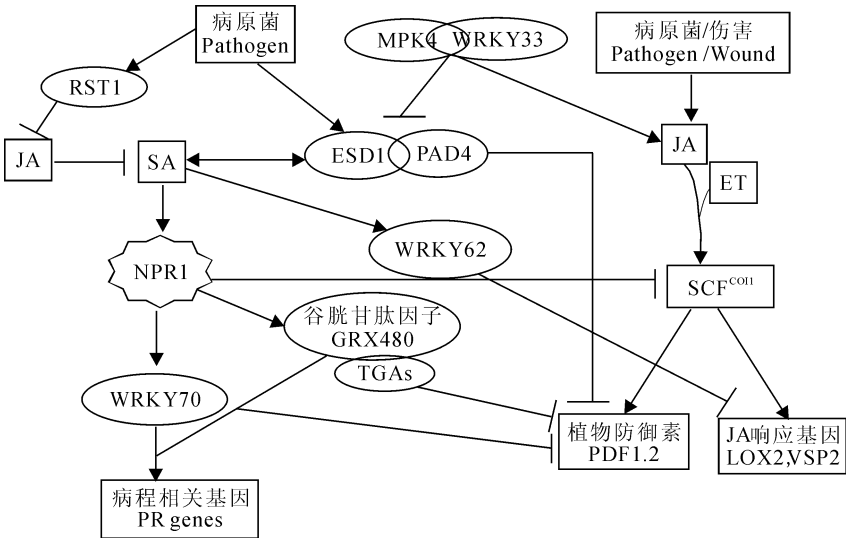


图 2 SA, JA 和 ET 信号途径交叉对话的关键调控蛋白的作用模式图
Fig. 2 Model for molecular players action in SA, JA and ET signaling cross-talk

的抗性减弱^[57, 58]。EDS1/PAD4 功能上位于 MPK4 的下游,与 MPK4 的作用相反,激活 SA 信号转导,抑制 JA 信号转导(图 2)^[58]。在拟南芥中,MPK4 是 PAMP 诱导的防卫反应的调控因子。MPK4 与 WRKY33 转录因子在核内以复合体的形式存在,该复合体依赖 MPK4 的底物 MKS1。在受到丁香假单胞菌或细菌鞭毛蛋白抗血清侵染时导致对 MPK4 的激活及对 MKS1 的磷酸化,随后引起 MKS1 和 WRKY33 从 MPK4 上释放,激活对抗死体营养型病原菌的靶基因的表达,这其中就包括编码合成抗菌化合物植保素的酶 PAD3^[59]。

2.6 RST1

拟南芥 RESURRECTION1 (RST1) 基因编码一个定位于质膜的蛋白,预测含有 11 个跨膜结构域。*rst1* 突变体叶子中角质单体及角质蜡质的量都显著增加。*rst1* 突变体对专性活体营养型真菌白粉菌的感病性增强,对死体营养型真菌灰霉病菌和黑斑病菌的抗病性增强。与此相对应,*rst1* 突变体中 JA 含量及 PDF1.2 的表达量均升高,而 SA 含量及 PR1 和 PR2 的表达量降低^[60]。因此,RST1 是一个新的参与 SA 与 JA/ET 介导的防卫反应信号途径间拮抗作用的调控基因(图 2)。

3 总结和展望

目前研究表明 SA、JA、ET 依赖的信号转导途径在植物抗病反应中发挥了关键的作用,其中 SA 被认为主要调控植物对病原菌的防御反应,而植物对食草昆虫和机械损伤产生的抗性反应主要受到 JA 和 ET 的调控。越来越多的证据表明这 3 种信号分子介导的抗病信号传导途径并不是独立的,而是存在着拮抗及协同的相互作用,并以此为基础形成了一个复杂的防御体系。然而,当病原菌抗性增强与昆虫抗性降低相关的时候,植物如何通过权衡

取舍的分子机制协调这些复杂的相互关系,以实现对病虫害防御反应的精确调控还需要更深入的研究。尽管目前对植物抗病反应的信号传导的研究取得了一系列进展,但信号途径间协同或拮抗的相互作用的部位及机制仍缺少直接的实验证据。比如目前仅仅知道乙烯响应因子 ERF1 位于 JA 和 ET 信号转导途径协同对抗死体型病原菌侵染的交汇点,但关于其具体的分子机制仍缺少了解。一般认为 SA 对 JA 存在拮抗作用,但是对于 JA 对 SA 信号传导途径的抑制作用目前并无很多研究报告。另外,我们对于病原物效应物如何通过操纵激素合成和信号转导途径而使植物致病也不是很清楚。

植物抗病性反应机制十分复杂多样,植物与病原物的互作、抗病信号的转导及防卫反应的发生过程中存在着一系列的调节因子和基因,它们为多种防卫信号途径间的交叉反应提供了很大的调控潜力,从而有助于植物优先激活某一个特定的途径,实现对敌对环境的最佳防御。近年来,国内外不少研究者正致力于寻找信号途径相互间的调控蛋白,但是并非所有有关调控因子的研究结果都一致,比如 MPK4 及 RST1,它们在激素互作中的关键作用仍存在争议,其具体功能以及在激素信号通路中的作用有待进一步的研究。调控蛋白是进行防卫信号途径间交叉对话的基础,也是调节植物整体抗病性的关键因子。寻找新的这样的联系点将是今后植物抗病信号途径研究的热点之一。随着分子生物学的发展,在模式植物拟南芥中已分离鉴定到各种类型的抗病突变体,并克隆了基因。运用植物基因工程技术各种转基因抗病植株相继建成并应用到农业生产中,不但为农作物品种的改良开辟了一条新的途径,同时还将对保护环境和维持生态平衡提供新思路,具有特别重要的研究意义和广阔的应用前景。

参考文献:

[1] GRANT M, LAMB C. Systemic immunity[J]. *Curr Opin Plant Biol.*, 2006, **9**(4): 414-420.

[2] LOUIS J, BASU S, VARSANI S, *et al.* Ethylene contributes to maize insect resistance-mediated maize defense against the phloem sap-sucking corn leaf aphid [J]. *Plant Physiol.*, 2015, **169**(1): 313-324.

[3] HAEL-CONRAD V, ABOU-MANSOUR E, DiAZ-RICCI JC, *et al.* The novel elicitor AsES triggers a defense response against *Botrytis cinerea* in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Sci.*, 2015, **241**:120-127.

[4] GLAZEBROOK J. Contrasting mechanisms of defense against biotrophic and necrotrophic pathogens[J]. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 2005, **43**: 205-227.

[5] SPOEL SH, JOHNSON JS, DONG X. Regulation of tradeoffs between plant defenses against pathogens with different lifestyles[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2007, **104**(47): 18 842-18 847.

[6] DE VOS M, VAN OOSTEN VR, VAN POEECEC RM, *et al.*

- Signal signature and transcriptome changes of *Arabidopsis* during pathogen and insect attack[J]. *Mol. Plant Microbe Interact*, 2005, **18**(9): 923-937.
- [7] THALER JS, HUMPHREY PT, WHITEMAN NK. Evolution of jasmonate and salicylate signal crosstalk[J]. *Trends Plant Sci.*, 2012, **17**(5): 260-270.
- [8] BARI R, JONES JD. Role of plant hormones in plant defence responses[J]. *Plant Mol. Biol.*, 2009, **69**(4): 473-488.
- [9] GRANT MR, JONES JD. Hormone (dis) harmony moulds plant health and disease[J]. *Science*, 2009, **324**(5 928): 750-752.
- [10] DING L, XU H, YI H, *et al.* Resistance to hemi-biotrophic *F. graminearum* infection is associated with coordinated and ordered expression of diverse defense signaling pathways[J]. *PLoS One*, 2011, **6**(4): e19008.
- [11] YANG YX, AHAMMED GJ, WU C, *et al.* Crosstalk among jasmonate, salicylate and ethylene signaling pathways in plant disease and immune responses[J]. *Current Protein and Peptide Science*, 2015, **16**(5): 450-461.
- [12] NAIDOO R, FERREIRA L, BERGER DK, *et al.* The identification and differential expression of *Eucalyptus grandis* pathogenesis-related genes in response to salicylic acid and methyl jasmonate[J]. *Front Plant Sci.*, 2013, **4**: 43.
- [13] KOORNNEEF A, LEON-REYES A, RITSEMA T, *et al.* Kinetics of salicylate-mediated suppression of jasmonate signaling reveal a role for redox modulation[J]. *Plant Physiol.*, 2008, **147**(3): 1 358-1 368.
- [14] ROBERT-SSILANIANTZ A, NAVARRO L, BARI R, *et al.* Pathological hormone imbalances[J]. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2007, **10**(4): 372-379.
- [15] SONG GC, CHOI HK, RYU CM. Gaseous 3-pentanol primes plant immunity against a bacterial speck pathogen, *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* via salicylic acid and jasmonic acid-dependent signaling pathways in *Arabidopsis*[J]. *Front Plant Sci.*, 2015, **6**: 821.
- [16] HALIM VA, ALTMANN S, ELLINGER D, *et al.* PAMP-induced defense responses in potato require both salicylic acid and jasmonic acid[J]. *Plant J.*, 2009, **57**(2): 230-242.
- [17] MUR LAJ, KENTON P, ATZORN R, *et al.* The outcomes of concentration-specific interactions between salicylate and jasmonate signaling include synergy, antagonism, and oxidative stress leading to cell death[J]. *Plant Physiol.*, 2006, **140**(1): 249-262.
- [18] DING LN, YANG GX, YANG RY, *et al.* Investigating interactions of salicylic acid and jasmonic acid signaling pathways in monocots wheat[J]. *Physiol. Mol. Plant P*, 2016, doi:10.1016/j. pmpp. 2016. 01. 002.
- [19] PROIETTI S, BERTINI L, TIMPERIO AM, *et al.* Crosstalk between salicylic acid and jasmonate in *Arabidopsis* investigated by an integrated proteomic and transcriptomic approach [J]. *Mol. Biosyst.*, 2013, **9**(6): 1 169-1 187.
- [20] DE VOS M, VAN W, KOORNNEEFA, *et al.* Herbivore-induced resistance against microbial pathogens in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol.*, 2006, **142**(1): 352-363.
- [21] PAUDEL JR, BEDE JC. Ethylene signaling modulates herbivore-induced defense responses in the model legume *Medicago truncatula* [J]. *Mol. Plant Microbe Interact*, 2015, **28**(5): 569-579.
- [22] BACCELLI I, LOMBARDI L, LUTI S, *et al.* Cerato-platanin induces resistance in *Arabidopsis* leaves through stomatal perception, overexpression of salicylic acid- and ethylene-signaling genes and camalexin biosynthesis[J]. *PLoS One*, 2014, **9**(6): e100959.
- [23] VERBERNE MC, HOEKSTRA J, BOL JF, *et al.* Signaling of systemic acquired resistance in tobacco depends on ethylene perception[J]. *Plant J.*, 2003, **35**(1): 27-32.
- [24] DEVADAS SK, ENYEDI A, RAINA R. The *Arabidopsis* *hrl1* mutation reveals novel overlapping roles for salicylic acid, jasmonic acid and ethylene signaling in cell death and defence against pathogens [J]. *Plant J.*, 2002, **30**(4): 467-480.
- [25] LEON-REYES A, SPOEL SH, DE LANGE ES, *et al.* Ethylene modulates the role of NONEXPRESSOR OF PATHOGENESIS-RELATED GENES1 in cross talk between salicylate and jasmonate signaling[J]. *Plant Physiol.*, 2009, **149**(4): 1 797-1 809.
- [26] CHEN H, XUE L, CHINTAMANANI S, *et al.* ETHYLENE INSENSITIVE3 and ETHYLENE INSENSITIVE3-LIKE1 repress SALICYLIC ACID INDUCTION DEFICIENT2 expression to negatively regulate plant innate immunity in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2009, **21**(8): 2 527-2 540.
- [27] ALON M, MALKA O, EAKTEIMAN G, *et al.* Activation of the phenylpropanoid pathway in *Nicotiana tabacum* improves the performance of the whitefly *Bemisia tabaci* via reduced jasmonate signaling[J]. *PLoS One*, 2013, **8**(10): e76619.
- [28] PENNINGCKX IA, THOMMA BP, BUCHALA A, *et al.* Concomitant activation of jasmonate and ethylene response pathways is required for induction of a plant defensin gene in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 1998, **10**(12): 2 103-2 113.
- [29] SHERIF S, EI-SHARKAWY I, PALIYATH G, *et al.* Differential expression of peach ERF transcriptional activators in response to signaling molecules and inoculation with *Xanthomonas campestris* pv. *pruni* [J]. *J. Plant Physiol.*, 2012, **169**(7): 731-739.
- [30] VAN WEES SC, VAN DER ENT S, PIETERSECM. Plant immune responses triggered by beneficial microbes[J]. *Curr Opin Plant Biol.*, 2008, **11**(4): 443-448.
- [31] PLETT JM, KHACHANE A, OUASSOU M, *et al.* Ethylene and jasmonic acid act as negative modulators during mutualistic symbiosis between *Laccaria bicolor* and *Populus* roots[J]. *New Phytol*, 2014, **202**(1): 270-286.
- [32] SCHENK PM, KAZAN K, WILSON I, *et al.* Coordinated plant defense responses in *Arabidopsis* revealed by microarray

- analysis[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2000, **97**(21): 11 655-11 660.
- [33] THOMMA BPHJ, PENNINGCKX IAMA, BROEKAERT WF, *et al.* The complexity of disease signaling in *Arabidopsis*[J]. *Curr. Opin. Immuno.*, 2001, **13**(1): 63-68.
- [34] LAUDERT D, WEILER EW. Allene oxide synthase: a major control point in *Arabidopsis thaliana* octadecanoid signaling[J]. *Plant J.*, 1998, **15**(5): 675-684.
- [35] LORENZO O, CHICO JM, S'ANCHEZ-SERRANO JJ, *et al.* JASMONATE-INSENSITIVE1 encodes a MYC transcription factor essential to discriminate between different jasmonate regulated defense responses in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 2004, **16**(7): 1 938-1 950.
- [36] LORENZO O, PIQUERAS R, S'ANCHEZ-SERRANO JJ, *et al.* ETHYLENE RESPONSE FACTOR1 integrates signals from ethylene and jasmonate pathways in plant defense [J]. *Plant Cell*, 2003, **15**(1): 165-178.
- [37] THUROW C, SCHIERMEYER A, KRAWCZYK S, *et al.* Tobacco bZIP transcription factor TGA2.2 and related factor TGA2.1 have distinct roles in plant defense responses and plant development[J]. *Plant J.*, 2005, **44**(1): 100-113.
- [38] DONG X. NPR1, all things considered[J]. *Curr Opin Plant Biol.*, 2004, **7**(5): 547-552.
- [39] TADA Y, SPOEL SH, PAJEROWSKA-MUKHTAR K, *et al.* Plant immunity requires conformational changes of NPR1 via S-nitrosylation and thioredoxins[J]. *Science*, 2008, **321**(5 891): 952-956.
- [40] CAARLS L, PIETERSE CM, VAN WEES SC. How salicylic acid takes transcriptional control over jasmonic acid signaling[J]. *Front Plant Sci.*, 2015, **6**: 170.
- [41] STOTZ HU, KOCH T, BIEDERMANN A, *et al.* Evidence for regulation of resistance in *Arabidopsis* to Egyptian cotton worm by salicylic and jasmonic acid signaling pathways[J]. *Planta*, 2002, **214**(4): 648-652.
- [42] KINKEMA M, FAN W, DONG X. Nuclear localization of NPR1 is required for activation of *PR* gene expression[J]. *Plant Cell*, 2000, **12**(12): 2 339-2 350.
- [43] SPOEL SH, KOORNNEEF A, CLAESSENS SM, *et al.* NPR1 modulates cross-talk between salicylate- and jasmonate-dependent defense pathways through a novel function in the cytosol[J]. *Plant Cell*, 2003, **15**(3): 760-770.
- [44] HU G, DEHART AKA, LI Y, *et al.* EDS1 in tomato is required for resistance mediated by TIR-class R genes and the receptor-like R gene *Ve*[J]. *Plant J.*, 2005, **42**(3): 376-391.
- [45] WIERMER M, FEYS BJ, PARKER JE. Plant immunity: the EDS1 regulatory node[J]. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2005, **8**(4): 383-389.
- [46] VENUGOPAL SC, JEONG RD, MANDAL MK, *et al.* Enhanced disease susceptibility 1 and salicylic acid act redundantly to regulate resistance gene-mediated signaling [J]. *PLoS Genet.*, 2009, **5**(7): e1000545.
- [47] EULGEM T, RUSHTON PJ, ROBATZEK S, *et al.* The WRKY superfamily of plant transcription factors[J]. *Trends Plant Sci.*, **5**(5): 199-206.
- [48] EULGEM T, SOMSSICH IE. Networks of WRKY transcription factors in defence signaling[J]. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2007, **10**(4): 366-371.
- [49] SHIM JS, CHOI YD. Direct regulation of WRKY70 by AtMYB44 in plant defense responses[J]. *Plant Signal Behav.*, 2013, **8**(6): e20783.
- [50] LI J, BRADER G, KARIOLA T, *et al.* WRKY70 modulates the selection of signaling pathways in plant defense[J]. *Plant J.*, 2006, **46**(3): 477-491.
- [51] SHIM JS, JUNG C, LEE S, *et al.* AtMYB44 regulates WRKY70 expression and modulates antagonistic interaction between salicylic acid and jasmonic acid signaling[J]. *Plant J.*, 2013, **73**(3): 483-495.
- [52] REN CM, ZHU Q, GAO BD, *et al.* Transcription factor WRKY70 displays important but no indispensable roles in jasmonate and salicylic acid signaling[J]. *J. Integr Plant Biol.*, 2008, **50**(5): 630-637.
- [53] MAO P, DUAN M, WEI C, *et al.* WRKY62 transcription factor acts downstream of cytosolic NPR1 and negatively regulates jasmonate-responsive gene expression[J]. *Plant Cell Physiol.*, 2007, **48**(6): 833-842.
- [54] QIU D, XIAO J, DING X, *et al.* OsWRKY13 mediates rice disease resistance by regulating defense-related genes in salicylate- and jasmonate-dependent signaling[J]. *Mol. Plant Microbe Interact.*, 2007, **20**(5): 492-499.
- [55] BIRKENBIHL RP, DIEZEL C, SOMSSICH IE. *Arabidopsis* WRKY33 is a key transcriptional regulator of hormonal and metabolic responses toward *Botrytis cinerea* infection[J]. *Plant Physiol.*, 2012, **159**(1): 266-285.
- [56] NDAMUKONG I, ABDALLAT AA, THUROW C, *et al.* SA-inducible *Arabidopsis* glutaredoxin interacts with TGA factors and suppresses JA-responsive PDF1.2 transcription [J]. *Plant J.*, 2007, **50**(1): 128-139.
- [57] PETERSEN M, BRODERSEN P, NAESTED H, *et al.* *Arabidopsis* map kinase 4 negatively regulates systemic acquired resistance[J]. *Cell*, 2000, **103**(7): 1 111-1 120.
- [58] BRODERSEN P, PETERSEN M, BJORN NIELSEN H, *et al.* *Arabidopsis* MAP kinase 4 regulates salicylic acid- and jasmonic acid/ethylene-dependent responses via EDS1 and PAD4[J]. *Plant J.*, 2006, **47**: 532-546.
- [59] QIU JL, FIIL BK, PETERSEN K, *et al.* *Arabidopsis* MAP kinase 4 regulates gene expression through transcription factor release in the nucleus[J]. *EMBO J.*, 2008, **27**(16): 2 214-2 221.
- [60] MANG HG, LALUK KA, PARSONSEP, *et al.* The *Arabidopsis* RESURRECTION1 gene regulates a novel antagonistic interaction in plant defense to biotrophs and necrotrophs[J]. *Plant Physiol.*, 2009, **151**(1): 290-305.