

玫瑰黄链霉菌活性代谢产物RM诱导 黄瓜抗病性的信号转导途径

甄丹妹¹ 韩 兴² 郭景红¹ 孟庆芳¹ 李亚宁^{1*} 刘大群^{1,2*}

(1. 河北农业大学植物保护学院, 河北省农作物病虫害生物防治工程技术研究中心, 国家北方山区农业工程技术研究中心, 保定 071001; 2. 中国农业科学院研究生院, 北京 100081)

摘要: 为明确玫瑰黄链霉菌 *Streptomyces roseoflavus* 菌株 men-myco-93-63 活性代谢产物 roflamycoin 和 men-myco-A (简称 RM) 诱导黄瓜产生抗病性的信号转导途径, 采用高效液相色谱法、分光光度法和实时荧光定量 PCR 法, 测定喷施玫瑰黄链霉菌代谢产物 RM 后黄瓜叶片中水杨酸含量和脂氧合酶活性, 以及水杨酸信号转导途径和乙烯茉莉酸信号转导途径的标志基因——*NPR1*、*PR-1a*、*CTR1* 的表达量。结果表明, 喷施玫瑰黄链霉菌活性代谢产物 RM 后 120 h, 黄瓜叶片内水杨酸含量达到最高值, 为 7.22 $\mu\text{g/g}$, 是对照的 1.75 倍; 喷施玫瑰黄链霉菌活性代谢产物 RM 后 12 h, 黄瓜叶片内脂氧合酶活性达到最高值, 为 52.69 U/g, 是对照的 1.32 倍, 并且在 120 h 内整体活性均高于对照; 喷施玫瑰黄链霉菌代谢产物 RM 后, *NPR1* 和 *PR-1a* 基因的相对表达量上调, 其最大值分别为 0.99 和 1.35, 分别是对照的 2.24 倍和 12.09 倍, 但抑制 *CTR1* 基因的表达。推测玫瑰黄链霉菌代谢产物 RM 通过水杨酸通路、乙烯通路和茉莉酸通路共同诱导黄瓜抗病性信号转导途径。

关键词: 玫瑰黄链霉菌; 活性代谢产物; 黄瓜; 信号转导途径; 诱导抗病性

Signal transduction pathway of disease resistance induced by active metabolites RM of *Streptomyces roseoflavus* in cucumber

ZHEN Danmei¹ HAN Xing² GUO Jinghong¹ MENG Qingfang¹ LI Yaning^{1*} LIU Daqun^{1,2*}

(1. National Engineering Research Center for Agriculture in Northern Mountainous Areas, Biological Control Center of Plant Diseases and Plant Pests of Hebei Province, College of Plant Protection, Hebei Agricultural University, Baoding 071001, Hebei Province, China; 2. Graduate School, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: To study the signal transduction pathway of disease resistance in cucumber induced by active metabolites roflamycoin and men-myco-A (RM) of *Streptomyces roseoflavus* men-myco-93-63, the content of endogenous salicylic acid (SA), the activity of lipoxxygenase (LOX) and the expression of *NPR1*, *PR-1a* and *CTR1*, marker genes of salicylic acid signal transduction pathway and ethylene/jasmonic acid signal transduction pathway in cucumber leaves after sprayed with active metabolites RM of *S. roseoflavus* were determined by high performance liquid chromatography, spectrophotometry and real-time fluorescence quantitative PCR, respectively. The results showed that the content of SA in cucumber plants increased significantly after sprayed with active metabolites RM of *S. roseoflavus*, reaching the highest value of 7.22 $\mu\text{g/g}$ at 120 h, 1.75 times that of the control, and the activity of lipoxxygenase reaching the highest value of 52.69 U/g at 12 h, 1.32 times that of the control, and the overall activity was

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFD0200900), 河北省现代农业产业技术体系创新团队项目(HBCT2018060204), 中国农业科学院农科英才项目(1610042018009)

* 通信作者 (Authors for correspondence), E-mail: yaning22@163.com, liudaqun@caas.cn

收稿日期: 2019-04-03

higher than the control within 120 h. Sprayed with active metabolites RM of *S. roseoflavus* could induce up-regulation of *NPRI* and *PR-1a* gene expression, reaching the maximum of 0.99 and 1.35, which were 2.24 and 12.09 times higher than the control at the highest expression levels, respectively, but inhibited *CTR1* gene expression. It was presumed that the signal transduction pathway of RM-induced disease resistance was accomplished through salicylic acid pathway, ethylene pathway and jasmonic acid pathway.

Key words: *Streptomyces roseoflavus*; antimicrobial metabolite; cucumber; signal transduction pathway; induced disease resistance

在植物抗病信号转导途径中,水杨酸、乙烯和茉莉酸是研究较深入的3种信号转导途径(Pieterse et al., 2014; 洪林等, 2018)。当病原菌侵染植物时,植株体内的水杨酸以分子信号的形式来应答,植株会迅速启动自身的防卫体系,迅速合成水杨酸,进一步引起侵染部位发生细胞程序化死亡等过敏反应,使得植株获得系统获得抗病性(Halim et al., 2007; Klessig et al., 2018);当弱致病性病原菌或非致病性病原菌侵染植株时,乙烯和茉莉酸信号途径会受到刺激感应而释放乙烯和茉莉酸,并诱导防卫相关物质如黄酮类化合物的产生和抗病信号的传递,参与植物防御反应(金夏红, 2013),产生的抗病性属于诱导系统抗病性,因乙烯和茉莉酸信号途径常常具有协同调控作用,所以多数研究合称之为乙烯/茉莉酸途径。研究表明,外源喷施水杨酸、茉莉酸或乙烯均可提高植物抗病性(朱品宽, 2014; 王云峰等, 2017; 周文楠等, 2019)。

水杨酸、茉莉酸、乙烯介导的3种基本信号通路在外源信号种类、激活的效应基因种类、信号转导过程中特殊类别的调控因子等方面有很大差异,但整体信号通路之间和植物体内其它信号通路之间在有些节点上可以相互交叉,互相影响(Glazebrook, 2001)。一方面,信号通路之间可表现为拮抗作用,在成熟烟草叶片中,所有的碱性病程相关蛋白(pathogenesis related protein, PR)都被水杨酸所抑制,而所有的酸性PR蛋白都被茉莉酸抑制,说明水杨酸途径和茉莉酸途径之间存在着拮抗作用。Seo et al. (1995)发现在烟草植株中,茉莉酸途径通过G蛋白影响了水杨酸的生物合成,而Attaran et al. (2009)发现水杨酸途径通过降解茉莉酸介导的JAZ蛋白来达到二者相互拮抗作用。另一方面,各信号转导途径之间也有协同作用,如在马铃薯中,病原物相关的分子模式诱导的防卫反应需要水杨酸和茉莉酸途径的协同完成。在拟南芥类似超敏反应的病斑突变体1中,植株对毒力细菌和卵菌病原菌表现出

的抗性是经3种信号转导途径共同完成的(Song et al., 2015)。赵玉华等(2014)发现樟树内生枯草芽孢杆菌 *Bacillus subtilis* EBS05可诱导烟草对烟草花叶病毒(tobacco mosaic virus, TMV)产生系统抗病性,菌株产生的Surfactin A能诱导烟草 *NPRI*、*PR1-a*、*PR1-b*、*PDF1.2* 基因超量表达,对TMV的系统抗病性是通过激活水杨酸信号转导途径实现的,并可能存在于水杨酸信号途径和乙烯/茉莉酸信号途径的交叉协同作用,但分工并不是很明确。

玫瑰黄链霉菌 *Streptomyces roseoflavus* 菌株 Men-myc-93-63 是一株生防链霉菌,从马铃薯疮痂病自然衰退土壤中分离得到(Liu, 1992),韩兴(2016)从该生防菌发酵液中分离到1组具有抑菌活性的次级代谢产物,经过提纯和结构鉴定,确定其为2种五烯大环内酯类抗菌活性代谢产物 Roflamycin 和 Menmyco-A (简称RM)。甄丹妹等(2019)研究结果表明, RM能诱导黄瓜叶片中与抗性有关防御酶活性的提高,进而提高黄瓜的抗白粉病性,但对于RM诱导黄瓜抗病性的信号转导途径尚未明确。本研究采用高效液相色谱法、分光光度法和实时荧光定量PCR法,测定喷施玫瑰黄链霉菌代谢产物RM后黄瓜叶片中水杨酸含量和脂氧合酶活性,以及水杨酸信号转导途径和乙烯茉莉酸信号转导途径的标志基因——*NPRI*、*PR-1a*、*CTR1* 的表达量,以期对玫瑰黄链霉菌代谢产物诱抗机制的研究提供重要的理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试植物:供试黄瓜品种为津春3号,种子由天津市农业科学院黄瓜研究所提供。

培养基:马铃薯葡萄糖琼脂(potato dextrose agar, PDA)培养基:马铃薯200 g、葡萄糖20 g、琼脂粉18 g,蒸馏水定容至1 L;发酵培养基:葡萄糖24 g、可溶性淀粉8 g、花生饼粉15 g、玉米浆8 g、氯化钠

4 g、碳酸钙3 g、磷酸二氢钾0.2 g,蒸馏水定容至1 L。

试剂: TransZol Up Plus RNA Kit、TransStart Top Green qPCR SuperMix,北京全式金生物技术有限公司; 2×Taq PCR MasterMix,北京艾德莱生物科技有限公司; 5×All-In-One RT MasterMix,加拿大ABM公司; SaA-4-Q水杨酸含量测试盒、LOX-2-W脂氧合酶测试盒,苏州科铭生物技术有限公司;其它试剂均为进口或者国产分析纯。

仪器: Rigol L3000高效液相色谱仪,北京普源精电科技有限公司; Kromasil C18反相色谱柱,瑞典Akzo Nobel公司; Tprofessional Thermo cycler PCR扩增仪,德国Biomera公司; 琼脂糖凝胶水平电泳槽,北京六一仪器厂; G:BOX型凝胶成像仪,香港基因有限公司; LightCycler® 96实时荧光定量PCR系统,瑞士Roche公司; RE-2000A旋转蒸发器,上海荣亚生化仪器厂; Eyela FDU-1110冷冻干燥机,日本EYELA公司; Centrifuge 5810R高速冷冻离心机,德国Eppendorf公司; DL-8M低速冷冻离心机,上海市离心机械研究所有限公司; WH-861旋涡混合器,太仓市科教器械厂; METTLER-TOLEDO超越系列专业型XS分析天平、UV-1800紫外分光光度计,日本岛津公司。

1.2 方法

1.2.1 玫瑰黄链霉菌活性代谢产物RM的制备

将斜面保存的玫瑰黄链霉菌菌株Men-myc-93-63在PDA上活化培养7 d至孢子成熟,将孢子刮下,制成浓度为 5×10^8 CFU/mL的孢子悬浮液,取200 μL孢子悬浮液,将其接入到装有100 mL发酵培养基的500 mL三角瓶中,于30℃、200 r/min条件下摇床振荡培养5 d后,取发酵液于4 500 r/min下离心30 min,弃上清液,沉淀菌丝用约3倍体积甲醇浸泡,在超声波清洗器中振荡处理30 min,滤纸过滤获得黄色甲醇溶液,在旋转蒸发器中于50℃将甲醇减压蒸干,加入适量乙酸乙酯,超声振荡,使其充分混合,黄色粉末状物质逐渐析出,静置2 h,抽滤得到黄色粉末状物质,即为代谢产物RM(李亚宁等, 2017)。

1.2.2 黄瓜幼苗的处理及取样

将黄瓜种子置于28℃培养箱中催芽,待露白时播种到直径为15 cm的营养钵中,营养钵中营养土与土壤的体积比为1:1,将营养钵置于河北农业大学温室中培养,室温25℃,适时浇水保持土壤湿润,待第1片真叶完全展开、第2片真叶展开2/3时进行试验;称取10 mg RM,用1 mL甲醇溶解后,再用无

菌水将其浓度稀释为100 μg/mL,用喷壶将其均匀喷施至黄瓜叶片上,至叶片均匀沾满抗生素溶液,以喷施同等浓度甲醇溶液为对照,每个处理设置3次重复,每个重复3株黄瓜苗。分别于喷施后0、4、8、12、24、48、72、120 h取黄瓜叶片,包括喷雾处理的老叶和未喷雾处理的新叶,用锡箔纸包好,置于-80℃冰箱中保存,用于水杨酸含量和脂氧合酶活性测定及相关基因的表达分析。

1.2.3 黄瓜叶片中水杨酸含量和脂氧合酶活性测定

按照水杨酸含量测试盒说明书提取水杨酸,采用高效液相色谱仪在240 nm波长下检测水杨酸含量,用已知浓度标准品制备标准曲线,根据峰面积与浓度的线性关系 $y=30.056x+0.915$ ($R^2=0.9999$)计算水杨酸含量。按照脂氧合酶测试盒说明书提取脂氧合酶粗酶液,采用紫外分光光度计在280 nm波长下测定脂氧合酶催化亚油酸氧化产物的吸光度,25℃中每克组织每分钟催化吸光值变化0.01个单位为1个酶活单位。

1.2.4 喷施RM后黄瓜叶片中相关基因的表达分析

黄瓜叶片总RNA提取及cDNA获取:按照总RNA提取试剂盒TransZol Up Plus RNA Kit说明书提取不同处理时间的黄瓜叶片,使用分光光度计检测其纯度和浓度后,将RNA置于-80℃冰箱中保存。以提取的总RNA为反转录模板,按照5×All-In-One RT MasterMix试剂盒说明书进行反转录。20 μL反转录体系:500 ng/μL模板RNA 3 μL、5×All-In-One RT MasterMix 4 μL、RNase free H₂O补足至20 μL。PCR反应程序:25℃孵育10 min;42℃孵育15 min;85℃加热失活5 min。将反转录得到的cDNA于-20℃保存备用。

目的基因的常规PCR扩增:为验证所用引物的特异性,以反转录的cDNA产物为模板对所用引物进行常规PCR扩增。10 μL PCR反应体系:模板cDNA 0.5 μL、正反向各引物0.5 μL、2×Taq PCR MasterMix 5 μL、ddH₂O 3.5 μL。PCR扩增条件:94℃预变性5 min;94℃变性1 min,56℃或53℃退火50 s(其中基因NPR1、CTR1的退火温度为56℃,基因PR-1a的退火温度为53℃),72℃延伸30 s,35个循环;72℃再延伸10 min,于1%琼脂糖凝胶中对PCR产物进行检测,并将PCR产物送生工生物工程(上海)股份有限公司进行测序比对。

实时荧光定量PCR分析:20 μL反应体系:100 ng/μL cDNA 2.0 μL、10 μmol/L正反向引物(表1)各0.5 μL、TransStart Top Green qPCR SuperMix 10 μL,

ddH₂O补足至20 μL。反应程序:94℃预变性300 s;94℃变性10 s,56℃或53℃退火15 s(其中基因*NPR1*、*CTR1*的退火温度为56℃,基因*PR-1a*的退火温度为53℃),72℃延伸20 s,45个循环;95℃熔解10 s,65℃熔解60 s,97℃熔解1 s;37℃冷却30 s,以

*Actin*为内参,设3个生物学重复。反应结束后,观察熔解曲线趋势是否正确,根据实时荧光定量PCR仪检测到的CT值,按照2^{-ΔCT}法,计算不同处理时间下黄瓜叶片中目的基因*NPR1*、*PR-1a*、*CTR1*的相对表达量。

表1 实时荧光定量PCR引物
Table 1 The primers of the quantitative real-time PCR

引物名称 Primer name	引物序列(5'-3') Primer sequence (5'-3')	序列长度 Sequence length/bp	扩增产物 PCR product
Actin-F	TCCACGAGACTACCTACAACCTC	100	内参基因 <i>Actin</i> 片段 Segment of <i>Actin</i> reference gene
Actin-R	CATCCATTTCAGGCGTTCCAG	100	
NPR1-F	TTACTGATAAGGGCAAGAAGGCC	279	基因 <i>NPR1</i> 片段 Segment of <i>NPR1</i> gene
NPR1-R	AAAGTTCACAAAGAGCAGGATGG	279	
PR-1A-F	GAAGTCTGGCGGACCTTA	180	基因 <i>PR-1a</i> 片段 Segment of <i>PR-1a</i> gene
PR-1A-R	GATCTCACTTTGGCACA	180	
CTR1-F	GCTCATACGGTCAGCGAT	200	基因 <i>CTR1</i> 片段 Segment of <i>CTR1</i> gene
CTR1-R	AAACACGTCGGATAAATATGGCTT	200	

1.3 数据分析

采用Excel 2016和SPSS Statistics 21.0进行数据统计分析,应用Duncan氏新复极差法进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 喷施RM后黄瓜叶片中水杨酸含量变化

对照处理后,黄瓜叶片中的水杨酸含量呈先增加后降低的趋势,喷施后48 h,黄瓜叶片中的水杨酸含量达到最大值,为6.61 μg/g;喷施玫瑰黄链霉菌活性代谢产物RM后0~24 h,黄瓜叶片中水杨酸含量上下波动不大,喷施后24~120 h,黄瓜叶片中水杨酸

含量呈增加趋势,在120 h时达到最大值,为7.22 μg/g,显著高于对照(*P*<0.05,图1-A),为对照的1.75倍,表明RM诱导引起了黄瓜植株内水杨酸含量的增加。

2.2 喷施RM后黄瓜叶片中脂氧合酶活性变化

喷施玫瑰黄链霉菌活性代谢产物RM后12 h,黄瓜叶片中脂氧合酶活性达到最大值,为52.69 U/g,极显著高于对照(*P*<0.01),对照处理后24 h,黄瓜叶片中脂氧合酶活性达到最大值,为42.25 U/g,但低于喷施玫瑰黄链霉菌活性代谢产物RM的脂氧合酶活性;整体上喷施玫瑰黄链霉菌活性代谢产物RM的黄瓜叶片中脂氧合酶活性均高于对照处理的脂氧合酶活性(图1-B)。

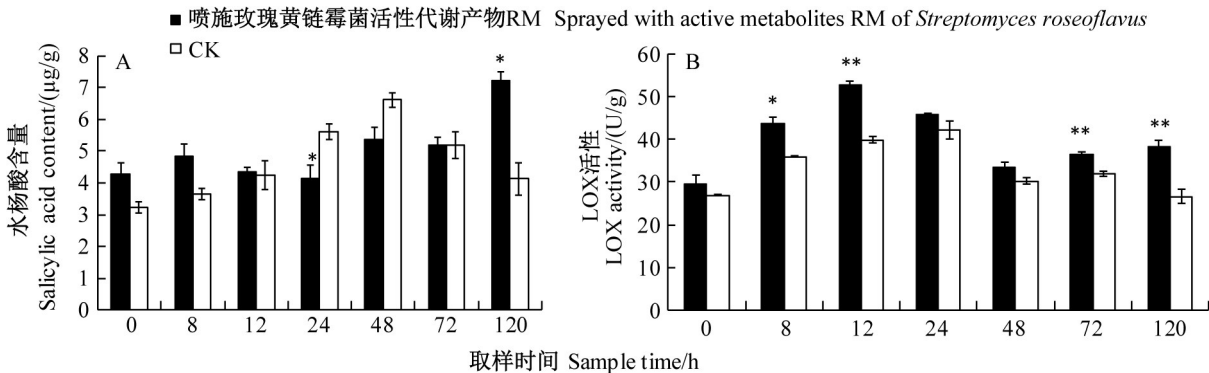


图1 喷施玫瑰黄链霉菌活性代谢产物RM后黄瓜叶片中水杨酸含量(A)和脂氧合酶活性(B)的变化

Fig. 1 Changes of salicylic acid content (A) and lipoxxygenase activity (B) of cucumber leaves after sprayed with active metabolites RM of *Streptomyces roseoflavus*

图中数据为平均数±标准差。*、**分别表示经Duncan氏新复极差法检验在*P*<0.05或*P*<0.01水平差异显著。Data are mean±SD. *, ** indicate significant difference at *P*<0.05 or *P*<0.01 level by Duncan's new multiple range test, respectively.

2.3 喷施RM后黄瓜叶片中相关基因的表达变化

喷施玫瑰黄链霉菌活性代谢产物RM后,黄瓜叶片内 *NPR1* 基因从0 h就开始表达,12 h时相对表达量达到最大值,为0.99,极显著高于甲醇溶液对照 ($P<0.01$),为对照的2.24倍,之后相对表达量急剧下降,48 h后下降变缓,与对照的 *NPR1* 基因相对表达量差异不显著;对照黄瓜叶片内 *NPR1* 基因相对表达量在0~12 h有小幅度的提升,12 h达到最大值,为0.44,之后呈小幅度的波动变化(图2-A)。表明甲醇溶液处理后,黄瓜叶片内 *NPR1* 基因相对表达量缓慢增加,而喷施玫瑰黄链霉菌活性代谢产物RM后,黄瓜叶片内 *NPR1* 基因相对表达量大幅度增加。

喷施玫瑰黄链霉菌活性代谢产物RM后,黄瓜叶片内 *PR-1a* 基因开始强烈表达,4 h时相对表达量达到最大值,为1.35,极显著高于甲醇溶液对照 ($P<0.01$),为对照的12.09倍,随后急剧下降,12 h时 *PR-1a* 基因相对表达量与对照水平相当,然后上升后下降

再上升,48 h后的相对表达量显著低于甲醇溶液对照(图2-B)。对照处理4 h时,黄瓜叶片内 *PR-1a* 基因相对表达量降至最低,仅为0.11,之后缓慢上升,48 h时相对表达量最高,之后也呈现一定的上下浮动,但相对于初始0时的表达量变化不明显。

对照黄瓜叶片中 *CTR1* 基因的相对表达量呈先增加后降低的变化趋势,在4 h时相对表达量急剧增加,8 h相对表达量达到最大值,为0.23,显著高于喷施玫瑰黄链霉菌活性代谢产物RM的相对表达量 ($P<0.05$),12 h后2个处理的 *CTR1* 基因相对表达量之间无显著差异;喷施玫瑰黄链霉菌活性代谢产物RM后0~120 h,黄瓜叶片中 *CTR1* 基因相对表达量呈波动变化,幅度不大,在12 h时, *CTR1* 基因相对表达量达到最大值,为0.10,但仍低于甲醇溶液对照的 *CTR1* 基因相对表达量(图2-C),表明喷施玫瑰黄链霉菌活性代谢产物RM不但没有使 *CTR1* 基因的表达量增加,反而抑制了 *CTR1* 基因的表达。

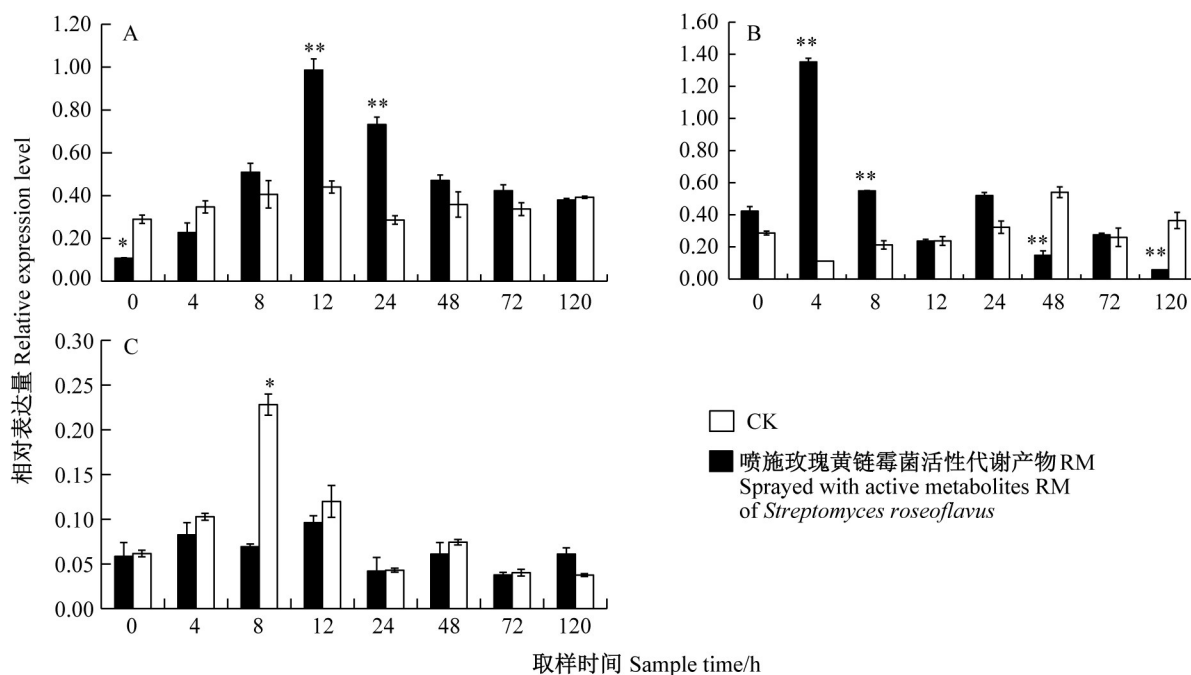


图2 喷施玫瑰黄链霉菌活性代谢产物RM后黄瓜叶片中 *NPR1* (A)、*PR-1a* (B)、*CTR1* (C) 基因的相对表达量

Fig. 2 The relative expression of *NPR1* (A), *PR-1a* (B), *CTR1* (C) of cucumber leaves after sprayed with active metabolites RM of *Streptomyces roseoflavus*

图中数据为平均数±标准差。*、** 分别表示经 Duncan 氏新复极差法检验在 $P<0.05$ 或 $P<0.01$ 水平差异显著。Data are mean±SD. *, ** indicate significant difference at $P<0.05$ or $P<0.01$ level by Duncan's new multiple range test, respectively.

3 讨论

水杨酸目前被认为是植物产生系统获得抗性的主要信号分子,由水杨酸介导的系统获得抗性已在拟南芥、烟草、黄瓜等模式植物的转基因植株和突变

体植株一系列科学试验中得到了证实 (Malamy et al., 1990; Gaffney et al., 1993), 本研究通过测定发现,玫瑰黄链霉菌活性代谢产物RM可诱导黄瓜植株内源水杨酸含量显著升高,同时, *PR-1a* 基因作为水杨酸信号传导途径的重要标志基因在喷施RM后

表达量急剧升高,表现出对水杨酸信号的应答,表明水杨酸信号通路参与了玫瑰黄链霉菌活性代谢产物RM的诱导抗病过程。石延霞等(2008)通过喷施脂氧合酶抑制剂和添加茉莉酸的试验证实脂氧合酶是茉莉酸合成的关键酶,。本研究结果表明, RM处理后黄瓜叶片中脂氧合酶活性显著增强,表明茉莉酸合成加快,含量增加,进而引发茉莉酸介导的抗病反应。*CTR1*基因为乙烯受体下游信号转导中的一个负调控因子,在乙烯缺乏的情况下,处于活跃状态的乙烯受体可结合*CTR1*基因,使*CTR1*基因失去活性,乙烯信号通路打开(Zegzouti et al., 1999; Bleeker & Kende, 2000),本研究中玫瑰黄链霉菌活性代谢产物RM抑制了*CTR1*基因的表达,表明触发了乙烯信号途径。本研究关于分子含量、酶活性和途径调控基因的检测结果表明,水杨酸、茉莉酸和乙烯信号途径这3种信号通路均参与了玫瑰黄链霉菌活性代谢产物RM诱导黄瓜叶片产生抗病性。

病程相关基因非表达子*NPR1*基因是目前研究比较清楚的抗病信号传导途径交叉节点基因之一(Pieterse & van Loon, 2004, Sun et al., 2018; Skelly et al., 2019),该基因存在于细胞核和细胞质中,在细胞核中*NPR1*基因是抗病基因的正调控基因,水杨酸信号途径主要依靠其促进植物产生系统获得抗性,激活其它多种抗病基因如*PR1*、*PR2*和*PR5*等。在细胞质中,*NPR1*基因也参与茉莉酸/乙烯介导的诱导系统抗性,Pieterse et al. (1998)研究发现在*npr1*突变体中诱导系统抗性不能被诱导激发,同时,*NPR1*基因还参与平衡水杨酸和茉莉酸/乙烯信号途径的强弱平衡。玫瑰黄链霉菌活性代谢产物RM处理后,黄瓜叶片内*NPR1*基因的表达量大幅增加,表明*NPR1*基因参与到玫瑰黄链霉菌活性代谢产物RM的诱导抗病反应,并进一步表明水杨酸与茉莉酸/乙烯之间存在联系。然而植物抗病性的信号途径是非常复杂的,不同信号转导通路之间的关系还有待进一步研究,*NPR1*基因作为这些信号转导途径的交叉节点,将是今后研究的重点。

参 考 文 献 (References)

- ATTARAN E, ZEIER TE, GRIEBEL T, ZEIER J. 2009. Methyl salicylate production and jasmonate signaling are not essential for systemic acquired resistance in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 21(3): 954–971
- BLEECKER AB, KENDE H. 2000. Ethylene: a gaseous signal molecule in plants. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, (16): 1–18
- GAFFNEY T, FRIEDRICH L, VERNOOIJ B, NEGROTTO D, NYE G, UKNES S, WARD E, KESSMANN H, RYALS J. 1993. Requirement of salicylic acid for the induction of systemic acquired resistance. *Science*, 261(5122): 754–756
- GLAZEBROOK J. 2001. Genes controlling expression of defense responses in *Arabidopsis*: 2001 status. *Current Opinion in Plant Biology*, 4(4): 301–308
- HALIM VA, ESCHEN-LIPPOLD L, ALTMANN S, BIRSCHWILKS M, SCHEEL D, ROSAHL S. 2007. Salicylic acid is important for basal defense of *Solanum tuberosum* against *Phytophthora infestans*. *Molecular Plant-microbe Interactions*, 20(11): 1346–1352
- HAN X. 2016. Studies on the antibiotics of *Streptomyces roseoflavus* Men-myc-93-63 and the optimization of its fermentation medium. Master Thesis. Baoding: Hebei Agricultural University (in Chinese) [韩兴. 2016. 玫瑰黄链霉菌 Men-myc-93-63 抗菌物质的研究及其发酵培养基的优化. 硕士学位论文. 保定: 河北农业大学]
- HONG L, YANG L, LI XL, WEI ZX. 2018. Advances in the regulation of salicylic acid signal transduction by histone modification. *Plant Protection*, 44(6): 11–18 (in Chinese) [洪林, 杨蕾, 李勋兰, 魏召新. 2018. 组蛋白修饰调控植物水杨酸信号转导的研究进展. 植物保护, 44(6): 11–18]
- JIN XH. 2013. The roles of the JA, ET and SA pathways in the *Fusarium* head blight resistance of wheat landrace Wangshuibai. Ph. D Thesis. Nanjing: Nanjing Agricultural University (in Chinese) [金夏红. 2013. 茉莉酸、乙烯和水杨酸分子通路在小麦品种望水白赤霉病抗性中的作用研究. 博士学位论文. 南京: 南京农业大学]
- KLESSIG DF, CHOI HW, DEMPSEY DA. 2018. Systemic acquired resistance and salicylic acid: past, present, and future. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 31(9): 871–888
- LI YN, LIU DQ, CHI GT, HAN X, MENG QF. 2017. The structure and preparation of two active metabolites produced by *Streptomyces roseoflavus*: CN201710091330X. 2007-06-30 (in Chinese) [李亚宁, 刘大群, 赤国彤, 韩兴, 孟庆芳. 2017. 玫瑰黄链霉菌两种活性代谢产物的结构及其制备: CN201710091330X. 2007-06-30]
- LIU DQ. 1992. Biological control of *Streptomyces scabies* and other plant pathogens. Ph. D Thesis. Minnesota, USA: The University of Minnesota
- MALAMY J, CARR JP, KLESSIG DF, RASKIN I. 1990. Salicylic acid: a likely endogenous signal in the resistance response of tobacco to viral infection. *Science*, 250: 1002–1004
- PIETERSE CMJ, VAN LOON LC. 2004. NPR1: the spider in the web of induced resistance signaling pathways. *Current Opinion in Plant Biology*, 7(4): 456–464
- PIETERSE CMJ, VAN WEES SC, VAN PELT JA, KNOESTER M, LAAN R, GERRITS H, WEISBEEK PJ, VAN LOON LC. 1998. A novel signaling pathway controlling induced systemic resistance in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 10(9): 1571–1580
- PIETERSE CMJ, ZAMIOUDIS C, BERENDSEN RL, WELLER DM,

- VAN WEES SCM, BAKKER PAHM. 2014. Induced systemic resistance by beneficial microbe. *Annual Review of Phytopathology*, 52: 347–375
- SEO S, OKAMATO M, SETO H, ISHIZUKA K, SANO H, OHASHI Y. 1995. Tobacco MAP kinase: a possible mediator in wound signal transduction pathways. *Science*, 270(5244): 1988–1992
- SHI YX, YU Y, FU JF, LI BJ. 2008. Relationship between LOX activity and JA accumulations in cucumber leaves induced by pathogen. *Journal of Plant Protection*, 35(6): 486–490 (in Chinese) [石延霞, 于洋, 傅俊范, 李宝聚. 2008. 病原菌诱导后黄瓜叶片中脂氧合酶活性与茉莉酸积累的关系. *植物保护学报*, 35(6): 486–490]
- SKELLY MJ, FURNISS JJ, GREY HL, WONG KW, SPOEL SH. 2019. Dynamic ubiquitination determines transcriptional activity of the plant immune coactivator NPR1. *eLife*, 8: e47005
- SONG YY, CHEN DM, LU K, SUN ZX, ZENG RS. 2015. Enhanced tomato disease resistance primed by arbuscular mycorrhizal fungus. *Frontiers in Plant Science*, 6: 786
- SUN YL, DETCHEMENDY TW, PAJEROWSKA-MUKHTAR KM, MUKHTAR MS. 2018. NPR1 in JazzSet with pathogen effectors. *Trends in Plant Science*, 23(6): 469–472
- Wang YF, Wang CM, Wang CM, Zhang YL, Liu L, Li CY, Yang J. 2017. Effects of exogenous salicylic acid on tolerance of effector protein BAS4 overexpression strain of *Magnaporthe oryzae*. *Journal of Southern Agriculture*, 48(12): 2169–2175 (in Chinese) [王云锋, 王春梅, 王长秘, 张娅玲, 刘林, 李成云, 杨静. 2017. 外源水杨酸对稻瘟病菌效应蛋白BAS4过表达菌株耐受性的影响. *南方农业学报*, 48(12): 2169–2175]
- ZEGZOUTI H, JONES B, FRASSE P, MARTY C, MAITRE B, LATCHÉ A, PECH JC, BOUZAYEN M. 1999. Ethylene-regulated gene expression in tomato fruit: characterization of novel ethylene-responsive and ripening-related genes isolated by differential display. *The Plant Journal*, 18(6): 589–600
- ZHAO YH, ZHOU R, LI JZ, SHEN SS, WEN CY. 2014. Signalling pathway controlling induced systemic resistance mediated by endophytic bacteria strain EBS05 in tobacco plants. *Acta Phytopathologica Sinica*, 44(5): 527–535 (in Chinese) [赵玉华, 周蕊, 李俊州, 申顺善, 文才艺. 2014. 内生细菌EBS05对烟草诱导抗性的信号转导途径研究. *植物病理学报*, 44(5): 527–535]
- ZHEN DM, GUO JH, HAN X, LI JL, YANG HH, LI YN, LIU DQ. 2019. Induced resistance of active metabolites of *Streptomyces roseoflavus* against cucumber powdery mildew. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 47(11): 148–150 (in Chinese) [甄丹妹, 郭景红, 韩兴, 李佳露, 杨慧慧, 李亚宁, 刘大群. 2019. 玫瑰黄链霉菌活性代谢产物诱导黄瓜白粉病抗性. *江苏农业科学*, 47(11): 148–150]
- ZHOU WN, GUO ZP, NIU JP, CAO XL, ZHAO T, JIANG WB, ZHANG Q, WANG Y, WANG QZ. 2019. Effect of methyl jasmonate on resistance of alfalfa root rot caused by *Fusarium oxysporum*. *Acta Phytopathologica Sinica*, 49(3): 379–390 (in Chinese) [周文楠, 郭志鹏, 牛军鹏, 曹新龙, 赵恬, 蒋文博, 张泉, 王瑜, 王俭珍. 2019. 外源茉莉酸甲酯对紫花苜蓿尖孢镰刀菌根腐病抗病性的作用. *植物病理学报*, 49(3): 379–390]
- ZHU PK. 2014. Regulation mechanisms of ethylene and light in growth, development, and virulence of *Botrytis cinerea*. Ph. D Thesis. Shanghai: East China Normal University (in Chinese) [朱品宽. 2014. 乙烯与光对灰霉菌生长发育及致病性的调节机理研究. 博士学位论文. 上海: 华东师范大学]

(责任编辑:张俊芳)