

文章编号:1003-8701(2012)02-0038-04

# 植物系统获得抗病性及其信号调控

刘红霞<sup>1</sup>, 赵晨辉<sup>2</sup>, 刘洋<sup>3</sup>, 李增海<sup>2</sup>, 梁英海<sup>2\*</sup>, 张冰冰<sup>2\*</sup>

(1. 吉林市农业科学院科研处, 吉林 132101; 2. 吉林省农业科学院果树所, 吉林 公主岭 136100; 3. 吉林市农业科学院水稻研究所, 吉林 132101)

**摘要:**植物系统获得抗病性是诱导抗性的一种,是植物受到病原物感染后建立的新抗性;水杨酸(SA)是其重要的信号分子;经SA信号转导,可激活NPR1,而NPR1亦可以负反馈调控SA合成;NPR1可进一步与其下游WRKY和TGA等转录因子相互作用,诱导病程相关蛋白基因的表达,最终植物建立了系统获得抗病性;信号分子SA与脱落酸(ABA)、茉莉酸(JA)之间存在复杂的(被)调控平衡关系,从而影响着SAR是否启动。

**关键词:**系统获得抗病性;水杨酸;信号转导;病程相关蛋白

中图分类号:Q945

文献标识码:A

## Systematic Acquired Resistance (SAR) of Plant and its Signal Regulation

LIU Hong-xia<sup>1</sup>, ZHAO Chen-hui<sup>2</sup>, LIU Yang<sup>3</sup>, LI Zeng-hai<sup>2</sup>, LIANG Ying-hai<sup>2\*</sup>, ZHANG Bing-bing<sup>2\*</sup>

(1. *Department of Scientific Research Management, Academy of Agricultural Sciences of Jilin City, Jilin 132101*; 2. *Institute of Pomology Research, Academy of Agricultural Sciences of Jilin Province, Gong Zhuling 136100*; 3. *Rice Research Institute, Academy of Agricultural Sciences of Jilin City, Jilin 132101, China*)

**Abstract:** Systematic Acquired Resistance (SAR) of plant is one kind of Induced Acquired Disease Resistance, a new resistance which built in plant after being infected. Salicylic acid (SA) is an important signal molecule of SAR and transcription factor "NPR1" is activated through the signal transduction by SA. On the other hand, NPR1 is also a negative feedback regulation factor of the SA synthesis. NPR1 interacts with down-stream transcription factor "WRKY" and "TGA". Pathogenesis-related proteins are induced and expressed by the regulation of "WRKY" and "TGA", and SAR is built in plant finally. There are complicated positive regulation (negative regulation) balance relations among SA, ABA and JA, so the success activation of SAR will be interfered by these interactions.

**Keywords:** Systematic Acquired Resistance; Salicylic acid; Signal transduction; Pathogenesis-related proteins

近年来,以拟南芥、烟草等植物为材料,通过分离、鉴定植物抗病信号转导系统的突变体及其功能缺失方面的研究,对植物系统获得抗病性(Systematic Acquired Resistance, SAR)、信号转导分子和信号调控方面进行了较为深入研究,对信

号转导途径有了更清晰的认识,取得了重要进展。本文综述了SAR相关内容,为进一步认识和研究SAR及其抗病机制和生产应用提供信息参考。

### 1 系统获得抗病性定义和抗病特点

系统获得抗病性最初是由Ross<sup>[1]</sup>等人在烟草上发现的抗病现象。在20世纪60年代,Ross等以烟草为材料,用烟草花叶病毒(TMV)感染后,对远离第一次侵染部位进行再侵染时,发现抗病性提高,这种抗病性可由受侵染部位扩展到整个植株。

随后,多位学者对此抗病性概念和特点进行

收稿日期:2011-08-12

作者简介:刘红霞(1970-),女,助理研究员,学士,主要从事果树资源与抗病性研究。

通讯作者:梁英海,硕士,助理研究员,

E-mail:yinghailiang365@sina.com

张冰冰,博士,研究员,E-mail:zbb4005@hotmail.com

了界定和描述。Hammer 等<sup>[2-4]</sup>认为,系统获得抗病性是植物因病原物侵染或化学诱导后,植物产生的抵抗该病原物再次侵染或其他病原物侵染的广谱、持久和系统的抗性。抗病性可以持续很长时间,甚至伴随植物的一生,对病毒、细菌、真菌和卵菌等病原物都有抵抗作用。

在抗病反应发生的先后上,系统获得抗病性发生在过敏反应之后。在病原物入侵最初,植物对病原物的识别,会引发局部抗病反应,即过敏反应(hypersensitive response,简称HR),它的特点是引发侵染部位的细胞快速死亡<sup>[5]</sup>。局部防卫反应被诱导表达之后,通过系统信号转导可以启动植株其他部位的系统获得抗病性。

从植物的抗病机制上看,抗病性可分为被动抗性(固有抗性)和主动抗性(诱导抗性)。其中,在各种诱导因子(生物因子、化学因子或物理因子)作用后产生的抗病性称为“诱导抗性”。SAR是诱导抗性的一种形式。诱导系统抗性(Induced Systemic resistance,ISR)与SAR同属于诱导抗性,但二者是有区别的,ISR诱导抗性是由根际非病原细菌激活<sup>[6]</sup>,诱导植物地上部分对细菌和真菌的抗病性。

## 2 水杨酸(SA)信号分子

SA是SAR信号分子<sup>[7-9]</sup>,在许多植物的SAR启动前,都伴随着SA浓度的提高。SA是许多植物中SAR的信号分子,SA与SAR信号转导途径下游分子存在着密切的调控与被调控关系,尽管由SA诱导SAR机制在不同植物间可能存在差异。

那么,SAR信号物质是通过何种路径传递到整个植株,环割试验表明在受侵染叶片中产生的SAR信号经由韧皮部向上部叶片传递<sup>[10]</sup>。如果信号通过韧皮部传递,那么SAR信号分子将与蔗糖同时运转出受侵染叶片,但是在以拟南芥为试材的试验中,放射性标记蔗糖的运转并未与SAR、SA积累或是PR-1的表达相一致<sup>[11]</sup>。韧皮部可能是SAR信号转导的主要通道,但是少量信号分子也可能通过其它的路径运动。

## 3 SAR 调控因子

### 3.1 NPR1 转录调控因子

通过筛选了大量突变体用于功能缺失研究,鉴定参与SA介导的信号转导的单个基因的多个等位基因*NPR1/NIMI*<sup>[12-14]</sup>,表明NPR1是SAR

信号转导途径中作用于SA下游的一个关键性调控因子,*npr1*突变体表现为对病原菌更加敏感,降低了抗病R基因参与形成的抗病性,这表明NPR1在侵染部位限制病原菌的生长方面发挥重要作用。进一步研究认为,NPR1不仅在SAR中发挥作用,在ISR中也是必要的转录因子<sup>[15]</sup>。NPR1也调控SA信号途径与茉莉酸(JA)和乙烯(C<sub>2</sub>H<sub>4</sub>)信号途径间的信息交流<sup>[16]</sup>,后者能够增强植物对一些昆虫和腐生病原菌的抗病性。NPR1还能降低SA的毒害作用,负反馈SA的生物合成<sup>[17]</sup>。研究还表明,NPR1的功能并不都是与抗病性直接相关,在细胞分裂和核内复制中也起调控作用<sup>[18]</sup>。

### 3.2 TGA 转录调控因子

NPR1通过与下游TGA转录因子相互作用,控制病程相关基因(Pathogenesis-related基因,PR基因)的表达<sup>[19-21]</sup>。在拟南芥中,NPR1与TGA2、TGA3、TGA5、TGA6和TGA7等TGA因子相互作用,但与TGA1和TGA4作用较弱或无相互作用<sup>[22-24]</sup>。NPR1也与烟草和水稻中的TGA因子相互作用<sup>[25-26]</sup>。

TGA因子绑定在激活序列-1或类启动子激活序列-1上,这已经在几种植物防卫反应期间,激活的启动子中得到证实<sup>[27]</sup>。对PR-1启动子的突变体研究鉴定了两个类激活序列-1,LS7和LS5;进一步研究表明,TGA2和TGA4能够绑定到LS7上,然而仅有TGA2能够绑定到LS5上<sup>[22]</sup>,而且TGA2绑定作用因NPR1调控而得到加强。尽管NPR1很显然是PR基因的正调控因子,但它也可以发挥其转录激活的功能或转录抑制的功能。多个在PR-1启动子中类激活序列-1分子的存在和TGA因子对这些序列分子的不同的绑定偏爱性,加之与NPR1的偏爱性,凸显了调控机制的复杂性。

### 3.3 WRKY 转录调控因子

WRKY转录因子最主要的结构特点是其DNA结构域中都至少含有一个WRKY结构域,该结构域是一段大约由60个氨基酸残基所组成的高度保守多肽序列,其中WRKYGQK氨基酸残基序列绝对保守,WRKY转录因子也由此得名。大量研究工作证实植物WRKY基因的主要生物学功能是调控植物抗病反应及其信号转导途径的建立<sup>[28]</sup>。

虽然现已知可使用SA或其功能类似物苯并噻二唑类(benzothiadiazole,BTH)启动SAR系统,从而诱导WRKY基因表达,进而研究WRKY

转录因子功能,但是经 SA 等信号分子处理后,会有上千个基因的表达,而单单过量表达几个基因,又可能出现相似的表型,这给某一基因的功能分析带来了困难,对 WRKY 基因功能鉴定有赖于功能缺失突变体的设计、获得和定向诱导基因表达技术。

Dong Wang<sup>[29]</sup>等成功鉴定了 SAR 复杂调控网络中多个 WRKY 因子的调控功能。该试验以拟南芥为试材,通过设计 WRKY 的突变体功能缺失实验,应用地塞米松(DEX)定向诱导 NPR1 信号转导,作用于下游的 WRKY 转录调控因子,并用环乙酰亚胺(CHX)阻止靶向基因的翻译<sup>[30]</sup>,其中 WRKY18 是 SAR 反应的正转录调控因子;WRKY70 既是 SA 合成负调控因子,又是 SA 介导的基因表达和抗性的正调控因子;WRKY58,是一个负调控转录因子,能够识别低浓度的 SA,从而抑制 SAR 反应的错误启动,对于已启动的 SAR 反应,当细胞中 SA 处于低浓度时,及时终止 SAR 反应,避免能量的浪费。

经 SA 信号分子和 NPR1、TGA 和 WRKY 等转录因子的调控,最终诱导 PR 基因表达为病程相关蛋白,即 PR 蛋白,使植物获得系统抗病性。当然,SAR 系统还需要其它多个因子参与,但 SA、NPR1、TGA 和 WRKY 处于调控网络的重要位置,NPR1 还具有多重角色,在不同抗病系统和不同生理功能中发挥作用。

## 4 SAR 与脱落酸、茉莉酸

SAR 系统只是植物抗性中的一员,信号分子 SA 与脱落酸(ABA)、茉莉酸(JA)之间存在复杂的(被)调控、平衡关系<sup>[31]</sup>,目前还不清楚其它激素是否受病原物调控,是否在生物合成、生物激活或信号转导的水平上,也可能影响这种平衡,但成功的防卫反应可能需要植物减弱这种有病原物诱导产生的、在激素水平上的干扰。

### 4.1 脱落酸对 SAR 的抑制

最近研究认为脱落酸(ABA)在调控植物和病原物互作过程中,发挥重要作用,在植物与病原菌互作中增强或降低抗病性的作用,这取决于病原菌的类型<sup>[32-33]</sup>。在烟草中,ABA 抑制了能够激活 SAR 的化学激活剂 BIT 和 BTH 作用;在 ABA 预处理过的野生植株中,抗病性的诱导和基于 BIT 或 BTH 的 SAR 标记基因的表达也受到了抑制。在 *NahG* 转基因烟草植株中,ABA 抑制了 BTH 诱导 SAR。而且,在野生型植株中,ABA 抑制了由 BIT

诱导的 SA 的积累。在拟南芥和烟草中<sup>[34]</sup>,ABA 通过在 SAR 信号途径中上调和下调 SA,从而抑制 SAR 反应。

### 4.2 JA 与 SA

SA 和 JA 分别是植物防卫反应中抵制活体和死体病原菌的信号转导分子<sup>[31]</sup>。JA 单独激活对伤口的反应,但是,在乙烯缺乏的情况下,它激活抵抗死体营养型的抗病反应。JA 信号转导和 SA 信号转导彼此能够协调,结果是植物组织或者激活 SA 信号转导,或 JA 信号转导,而并不是二者同时出现。因为在 JA 和 SA 之间的这种平衡能够决定是否植物抵抗病菌侵染,这种选择性有助于病原物在它们偏爱性中影响这一平衡。

## 5 SAR 与抗病基因工程和植物病害控制

植物 SAR 抗病信号转导是一个复杂的调控网络,与 SA 信号分子、NPR1、WRKY、TGA 等重要调控因子等关系密切,为进一步揭示 SAR 抗病机制,在以后的研究中,需进一步分离和鉴定抗病信号转导中的关键基因,同时研究 ABA、SA 等激素间的复杂调控关系,这有助于理解植物与病原物共进化和互作,实现抗病理论上的重大突破。

同时,在农业病虫害控制上,利用 SAR 反应可被小分子化合物被激活的特点,已开发和应用了部分 SAR 化学激活剂,该类激活剂本身并无杀菌活性,只是诱导植物自身的免疫机制,所以 SAR 类激活剂可以作为一种绿色农药应用于植物病害的控制。SA 是来源于植物的 SAR 反应激活剂<sup>[35]</sup>,与水杨酸生物活性相似的化学合成物 2,6-二氯异烟酸(2,6-dichloroisonicotinic acid, INA),BTH 类化合物也可以激活植物 SAR 反应,并提供广谱的抗病性<sup>[36]</sup>,并在生产上得到了一定程度的应用,随着 SAR 抗病理论研究的进一步深入,还可以设计出更有效的 SAR 化学激活剂,使植物产生广谱、长效抗病性。

参考文献:

- [1] Ross AF. Systemic acquired resistance induced by localized virus infections in plants [J]. *Virology*, 1961(14):340-358.
- [2] Hammerschmidt R. Induced disease resistance: how do induced plants stop pathogens [J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 1999(55):77284.
- [3] Ryals J A, Neuenschwander U H, Willits M G, et al. Systemic acquired resistance [J]. *Plant Cell*, 1996(8):1809-1819.
- [4] 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): 11655-11660.
- [5] Hammond -Kosack KE, Jones JDG. Resistance gene-dependent plant defense responses [J]. *Plant Cell*, 1996 (8): 1773-1791.
- [6] Pieterse CMJ, van Wees SCM, van Pelt JA, et al. A novel signaling pathway controlling induced systemic resistance in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 1998(10):1571-1580.
- [7] Dempsey DA, Shah J, Klessig DF. Salicylic acid and disease resistance in plants [J]. *Crit. Rev. Plant Sci.* 1999 (18): 547-575.
- [8] Dong X. Genetic dissection of systemic acquired resistance [J]. *Curr. Opin. Plant Biol*, 2001(4):309-314.
- [9] Shah J, Klessig DF. Salicylic acid: signal perception and transduction [J]. In *Biochemistry and Molecular Biology of Plant Hormones*, ed. PPJ Hooykaas, MA Hall, KR Libbenga, 1999:513-541. London: Elsevier.
- [10] Ross AF. Systemic effects of local lesion formation [J]. In *Viruses of Plants*, ed. ABR Beemster, J Dijkstra, 1966: 127-50.
- [11] Kiefer IW, Slusarenko AJ. The pattern of systemic acquired resistance induction within the *Arabidopsis* rosette in relation to the pattern of translocation [J]. *Plant Physiol*, 2003(132):840-847.
- [12] Cao H, Bowling SA, Gordon S, Dong X.. Characterization of an *Arabidopsis* mutant that is nonresponsive to inducers of systemic acquired resistance [J]. *Plant Cell*, 1994 (6): 1583-1592.
- [13] Delaney TP, Friedrich L, Ryals JA.. *Arabidopsis* signal transduction mutant defective in chemically and biologically induced disease resistance [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1995(92):6602-6606.
- [14] Shah J, Tsui F, Klessig DF. Characterization of a salicylic acid-insensitive mutant (*sai1*) of *Arabidopsis thaliana* identified in a selective screen utilizing the SA-inducible expression of the *tms2* gene[J]. *Mol. Plant Microbe Interact*, 1997(10):69-78.
- [15] Pieterse CMJ, van Wees SCM, van Pelt JA, et al. A novel signaling pathway controlling induced systemic resistance in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 1998(10):1571-1580.
- [16] Spoel SH, Koornneef A, Claessens SMC, 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):760-770.
- [17] Kinkema M, Fan W, Dong X. Nuclear localization of NPR1 is required for activation of PR gene expression [J]. *Plant Cell*, 2000(12):2339-2350.
- [18] Vanacker H, Lu H, Rate DN, et al. A role for salicylic acid and NPR1 in regulating cell growth in *Arabidopsis*[J]. *Plant J.*, 2001(28):209-216.
- [19] Fan W, Dong X. In vivo interaction between NPR1 and transcription factor TGA2 leads to salicylic acid-mediated gene activation in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2002 (14): 1377-1389.
- [20] Johnson C, Boden E, Arias J. Salicylic acid and NPR1 induce the recruitment of trans-activating TGA factors to a defense gene promoter in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2003 (15):1846-1858.
- [21] Yu D, Chen C, Chen Z. Evidence for an important role of WRKY DNA binding proteins in the regulation of NPR1 gene expression[J]. *Plant Cell*, 2001(13):1527-1539.
- [22] Despr'es C, DeLong C, Glaze S, et al. The *Arabidopsis* NPR1/NIM1 protein enhances the DNA binding activity of a subgroup of the TGA family of bZIP transcription factors [J]. *Plant Cell*, 2000(12):279-290.
- [23] Kim HS, Delaney TP. Over-expression of TGA5, which encodes a bZIP transcription factor that interacts with NIM1/NPR1, confers SAR-independent resistance in *Arabidopsis thaliana* to *Peronospora parasitica* [J]. *Plant J.*, 2002(32):151-163.
- [24] Zhou J-M, Trifa Y, Silva H, et al. NPR1 differentially interacts with members of the TGA/OBF family of transcription factors that bind an element of the PR-1 gene required for induction by salicylic acid [J]. *Mol. Plant Microbe Interact*, 2000(13):191-202.
- [25] Chern M-S, Fitzgerald HA, Yadav RC, et al. Evidence for a disease-resistance pathway in rice similar to the NPR1-mediated signaling pathway in *Arabidopsis* [J]. *Plant J.*, 2001(27):101-113.
- [26] Niggeweg R, Thurow C, Weigel R, et al. Tobacco TGA factors differ with respect to interaction with NPR1, activation potential and DNA-binding properties [J]. *Plant Mol. Biol.*, 2000(42):775-788.
- [27] Lebel E, Heifetz P, Thorne L, et al. Functional analysis of regulatory sequences controlling PR-1 gene expression in *Arabidopsis* [J]. *Plant J.*, 1998(16):223-233.
- [28] Deslandes L, Olivier J, Theulieres F, et al. Resistance to *Ralstonia solanacearum* in *Arabidopsis thaliana* is conferred by the recessive RRS1-R gene, a member of a novel family of resistance genes [J]. *PNAS USA*, 2002(99):2404-2409.
- [29] Dong Wang, Nita Amornsiripanitch, Xinnian Dong. A Genomic Approach to identify Regulatory Nodes in the Transcriptional Network of Systemic Acquired Resistance in Plants[J]. *PLoS Pathogens*, 2006, 11(2):1042-1050.
- [30] Dong J, Chen C, Chen Z. Expression profiles of the *Arabidopsis* WRKY gene super family during plant defense response [J]. *Plant Mol Biol*, 2003(51):21-37.
- [31] Murray R. Grant and Jonathan D. G. Jones. Hormone (Dis) harmony Moulds Plant Health and Disease [J]. *Science* 8 May, 2009, 324(5928):750-752.
- [32] Asselbergh B, De Vleeschauwer D. Global switches and fine-tuning-ABA modulates plant pathogen defense [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2008(21):709-719.
- [33] Ton J, Flors V, Mauch-Mani B. The multifaceted role of ABA in disease resistance [J]. *Trends Plant Sci*, 2009(14): 310-317.

### 3 结 论

用康卫氏皿扩散法测定小米粉在不同饱和盐体系中重量的增减,然后用坐标内插法,通过制图,求算小米粉的水分活度,结果表明,用  $MgCl_2-K_2CO_3-NaCl-KCl$  四元体系比  $MgCl_2-K_2CO_3$  二元体系测定的标准偏差(SD)小,数据的精密度高。用  $MgCl_2-K_2CO_3-NaCl-KCl$  四元体系测定出 80 目、100 目、120 目小米粉的水分活度分别为 0.590、0.599 和 0.605,表明,随着小米粉粒度的变小,水分活度有逐渐增大的趋势,但增大幅度较小。

参考文献:

- [1] 陈国风. 低水分活度对茶叶品质的稳定作用[J]. 中国茶叶加工, 2001(4):32-33.
- [2] 谢爱英,张富新,陈颖. 发酵香肠的 pH 值、水分含量与水分活度( $A_w$ )的关系及其对制品贮藏性的影响[J]. 食品与发酵工业, 2004,30(11):143-146.
- [3] 章银良. 海藻糖和水分活度对腌制海鳗保藏性能的影响[J]. 食品研究与开发, 2009,30(2):118-122.
- [4] 陈小聪. 浅析固体饮料的水分活度与霉菌生长的控制[J]. 企业科技与发展, 2008(18):126-127.
- [5] 李琳,万素英. 水分活度( $A_w$ )与食品防腐[J]. 中国食品添加剂, 2000(4):33-37.
- [6] 伍玉洁,杨瑞金,刘言宁. 水分活度对于虾仁产品的货架寿命和质构的影响[J]. 水产科学, 2006,25(4):175-178.
- [7] 关志苗. 水分活度及其在水产食品保藏上的意义[J]. 水产科学, 1996,15(2):35-37.
- [8] 卞科. 水分活度与食品储藏稳定的关系[J]. 郑州粮食学院学报, 1997,18(4):41-48,83.

- [9] 杨湘庆,沈悦玉. 水分活度与冰淇淋的品质控制[J]. 冷饮与速冻食品工业, 2003,9(1):1-4.
- [10] 严维凌,沈菊泉,任莉萍. 霉菌接种法研究水分活度对牛肉干保质期的影响[J]. 食品科学, 2008,29(5):442-445.
- [11] 赵亚,石启龙. 降低低糖南瓜脯水分活度的研究[J]. 食品工业, 2011(1):30-31.
- [12] JAVIER OS S, SANDRA NIZA, KHALID ZIANI, et al. Potato starch edible films to control oxidative rancidity of polyunsaturated lipids: effects of film composition, thickness and water activity [J]. International Journal of Food Science and Technology, 2009(44):1360-1366.
- [13] SWANSON, BRIAN D. How Well Does Water Activity Determine Homogeneous Ice Nucleation Temperature in Aqueous Sulfuric Acid and Ammonium Sulfate Droplets [J]. Journal of the Atmospheric Sciences, 2009,66(3):741-754.
- [14] MORAGA, G., TALENS, P., MORAGA, M. J., et al. Implication of water activity and glass transition on the mechanical and optical properties of freeze-dried apple and banana slices [J]. Journal of Food Engineering, 2011,106(3):212-219.
- [15] HAMKAMSUJARIT NATHDANAI, CHAROENREIN SANGUANSRI. Effect of water activity on sugar crystallization and  $\beta$ -carotene stability of freeze-dried mango powder[J]. Journal of Food Engineering, 2011,105(4):592-598.
- [16] BLACK JENNIFER LEAH, JACZYNSKI JACEK. Effect of water activity on the inactivation kinetics of Escherichia coli O157:H7 by electron beam in ground beef, chicken breast meat, and trout fillets [J]. International Journal of Food Science & Technology, 2008,43(4):579-586.
- [17] 刘用成. 食品化学[M]. 北京:中国轻工业出版社, 1996:310.
- [18] 孙云霞. 不同食品水分活度测定的研究[J]. 天津化工, 2003,17(4):52-53.

(上接第 41 页)

- [34] Miyuki Kusajima, Michiko Yasuda, Akiko Kawashima. Suppressive effect of abscisic acid on systemic acquired resistance in tobacco plants[J]. Plant Pathol, 2010(76):161-167.
- [35] Ward E R, Uknes S J, Williams S C, et al. Coordinate gene activity in response to agents that induce systemic acquired

resistance[J]. Plant Cell, 1999(3):1085-1094.

- [36] Vernooij B, Friedrich L, et al. 2, 6-dichloroisonicotinic acid2 induced resistance to pathogens does not require the accumulation of salicylic acid [J]. Molecular Plant-microbe Interactions, 1998(8):228-234.