

水杨酸诱导植物抗病性机制的研究进展

高琪昕¹, 胡新喜^{1,2}, 王欢妍¹, 曹 可¹, 索 欢¹, 何长征^{1*}

(1. 湖南农业大学园艺园林学院, 湖南 长沙 410128; 2. 湖南省马铃薯工程技术研究中心, 湖南 长沙 410128)

摘 要: 水杨酸(SA)是诱导植物抗性的信号分子, 可通过诱导植物产生病程相关蛋白(PR蛋白)、调节相关保护酶活性等途径使植物体产生系统获得性抗性(SAR)。SA与具有过氧化氢酶(CAT)活性的水杨酸受体蛋白(SABP)结合后, 抑制其CAT活性, 导致细胞内过氧化氢(H₂O₂)浓度升高, H₂O₂作为第二信使激活植物体内抗性基因的表达。植物体内SA积累使病程相关基因非表达子1(NPR1)低聚体水解还原成单体NPR1后, 通过与转录因子相互作用诱导病程相关基因的表达。SA作为信号分子在植物体内的运输、SA合成相关基因及其上调转录因子转化植株后对其抗病性的影响以及SA激活NPR1基因表达的具体方式将是今后的研究重点。

关键词: 水杨酸; 抗病性; 机制

Research Progress in Mechanism of Plant Disease Resistance Induced by Salicylic Acid

GAO Qixin¹, HU Xinxi^{1,2}, WANG Huanyan¹, CAO Ke¹, SUO Huan¹, HE Changzheng^{1*}

(1. College of Horticulture and Landscape, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China;

2. Hunan Provincial Engineering Research Center for Potatoes, Changsha, Hunan 410128, China)

Abstract: Salicylic acid (SA) is the signal molecule to induce the systemic acquired resistance in plants by inducing pathogenesis related proteins (PR protein) and regulating the activity of plant protective enzymes. The concentration of H₂O₂ increase with the combination of SA and the salicylic acid-binding protein (SABP) which inhibits the catalytic activity of the SABP, and H₂O₂ works as a second messenger molecule to activate the expression of resistance genes. SA accumulation in plants to make nonexpressor of pathogenesis-related genes 1 (NPR1) oligomers hydrolyzed into monomers NPR1, and the monomers induce the expression of related genes by interacted with transcription factors. The transportation of the SA in plant as a signal molecule, the effects of transformation of genes related to SA biosynthesis and their up-regulating transcription factors on the disease resistance of the transgenic plants, and how does the SA activate the expression of *NPR1* gene would be the focus of the future research.

Key Words: salicylic acid; disease resistance; mechanism

1 植物体中的水杨酸

水杨酸(Salicylic acid, SA)是植物体内合成的包含一个羟基的酚类化合物, 化学名称为邻羟基苯甲酸。植物体内有两条SA合成途径, 分别是: ①苯丙氨酸(苯丙氨酸解氨酶 I、II、III)→反式肉桂酸→

苯甲酸(BA羟化酶)→水杨酸(水杨酸葡萄糖基转移酶)→水杨酸葡萄糖苷; ②分支酸(异分支酸合成酶)→异分支酸(丙酮酸甲酸裂解酶)→水杨酸^[1]。马铃薯植株中游离态SA由苯丙氨酸合成, 反式肉桂酸和苯甲酸是合成途径中的中间产物^[2]。合成后的游离态SA在植物体内可通过韧皮部转运至整个植株, 然后

收稿日期: 2014-04-15

基金项目: “十二五”农村领域国家计划课题研究任务“马铃薯抗病毒基因挖掘”(2013AA102603-3)。

作者简介: 高琪昕(1990-), 女, 硕士研究生, 研究方向为蔬菜生物技术。

*通信作者(Corresponding author): 何长征, 教授, 主要从事蔬菜种质资源与育种方面的研究, E-mail: hecz@hotmail.com。

分别以游离态和结合态的形式贮藏在植株体内, 结合态SA是由游离态SA与糖脂、糖苷、甲基等结合形成的水杨酸葡萄糖苷复合物^[3]。不同植物及同一植物不同组织中SA含量有所不同, 健康的马铃薯植株中SA含量高于烟草、拟南芥等植株^[4], 通常植物体大部分器官组织中SA含量极低, 但在植物受侵染部位以及产热植物花序中则含有大量SA^[5]。

SA参与调节植物的许多生理生化过程, 如植物种子萌发、细胞呼吸、气孔关闭、膜通透、离子吸收以及植株衰老过程等^[6], 由于SA可以抑制果实内脂氧合酶(LOX)、ACC合酶(ACS)、ACC氧化酶(ACO)等酶活性及乙烯的释放, 维持果实硬度, 降低失水率, 因此SA在果实成熟与贮藏保鲜方面都有一定的作用^[7]。SA对植物生理过程的调节与其浓度有密切关系, 用低浓度(500 mg/L)SA浸泡马铃薯块茎24 h能有效促进马铃薯块茎发芽, 而高浓度(1 000 mg/L以上)SA则会抑制块茎发芽, 且浓度与抑制作用成正比^[8]。但SA最主要的作用之一是参与植物对病原的防御反应, 研究表明, 受病原物侵染的植物组织中SA含量很高^[2], 可以将病害和创伤信号传递到植物未侵染部位从而诱导整株植物的系统获得性抗性(Systemic acquired resistance, SAR)。

2 SA在诱导植物抗病性中的作用

现已发现, SA能诱导多种植物对多种真菌、细菌及病毒病害产生抗性, 在植物抗病反应中起着非常重要的诱导作用^[9]。有抗病能力的植株被病原物入侵后, 只在侵染部位产生坏死病斑而不会将病原物扩散到整个植株, 这种保护性细胞坏死称为过敏反应(Hypersensitive reactive, HR)。植物局部HR会产生一类信号分子, 沿着韧皮部传递到整株植物而使植物产生持续抵抗多种病原物侵染的能力(即SAR)^[10]。SA是植物产生HR和SAR的必需条件。此外, 用SA对植物进行预处理也可增强植物多种防卫反应机制, 比如病程相关蛋白(Pathogenesis related proteins, PR蛋白)的诱发、有关酶类合成、植保素及其各种活性氧的产生, 最终提高植物的抗病性。

2.1 SA是诱发植物SAR的信号分子之一

目前已普遍认定SA是诱发植物产生SAR的信号分子之一。在诱导因子诱发植物产生抗性时, 内源SA的积累总是先于SAR的产生, 并且SA含量与诱导的植物抗性成正相关。马铃薯转基因材料

‘NahG-Desiree’可编码水杨酸羟化酶, 该酶可使其SA转变为儿茶酚, 从而降低植株体内的SA含量, 用马铃薯Y病毒(PVY)接种该转基因材料及其原始马铃薯品种‘Desiree’, 结果发现在‘NahG-Desiree’植株体内PVY迅速积累, 且发病症状较‘Desiree’上明显加重, 然而在该转基因材料上喷施了一种SA类似物2, 6-二氯异烟酸(2,6-Dichloroisonicotinic acid, INA)后相关症状有所缓解, 表明了SA在SAR产生中的重要作用^[11]。

2.2 SA诱导植物病原相关蛋白的产生

病原相关蛋白(Pathogenesis-related protein, PR蛋白)是植物被病原菌感染或一些特定化合物处理后产生或积累的一种或多种蛋白质, 是植物潜在的抗病物质, 植株抵御病原侵染的第一道防线便是由细胞间隙中大量存在的PR蛋白构成。SA也可以诱导马铃薯植株内PR蛋白的产生, 从而使植株获得对多种病害的抗病性^[12]。外源SA能使不可翻译的PR蛋白mRNA转变成可翻译状态^[8], 在烟草中能诱导9种PR蛋白mRNA的产生, 从而调节PR蛋白的合成^[13]。烟草叶片经过外源SA处理后, PR蛋白的含量可达到未处理叶片的1 000多倍, 使得叶片组织中烟草花叶病毒(TMV)无法存活^[14]。

2.3 SA通过对酶活性的调节提高植物抗病性

病原侵染后, 植物体内会产生对细胞有害的高浓度活性氧, 而SA能调控植物保护酶系统(包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、苯丙氨酸解氨酶(PAL)、多酚氧化酶(PPO)等)的酶活性, 清除活性氧, 从而保护植物细胞, 提高植物抗病性。例如在SA诱导拟南芥对灰霉病、月季对黑斑病、烟草对黄瓜花叶病毒的抗性研究中, 诱导后植株体内PAL、PPO和POD活性均有明显提高, 且这些酶活性的提高幅度与SA诱导浓度及诱导时长密切相关^[15-17], 对马铃薯叶片喷施低浓度SA后, 叶片中POD、PPO、PAL酶活性与对照相比有明显提高^[18]。但值得一提的是, 用低浓度SA浸泡马铃薯块茎后则会降低PPO、POD的酶活性, 用1 000 mg/L以上的高浓度SA浸泡块茎才能提高PPO酶活性, 但仍然无法提高POD酶活性^[8]。植物体内POD、PPO酶活性的提高还可引起木质素含量的增加, 促进木质素与壁蛋白、壁多糖物质的结合, 从而形成阻止病原物进一步入侵的屏障^[19]。同时, 病原侵染植物后分泌的一些胞外酶如蛋白酶、纤维素酶等会降解寄主植

物细胞壁从而使寄主致病, 而外源SA能抑制细胞壁降解酶的活性, 从而降低病原致病力, 这种抑制作用在诱导5 d后最明显^[19]。

3 SA诱导抗病性的信号传递途径

3.1 SA受体蛋白及H₂O₂信号转导

大量研究表明, 植物体内局部少量的SA根本不足以诱导SAR, 并且SA并不是长距离信号分子, 所以在SA信号传递下游必须有一个长距离信号分子来协同诱导SAR^[20]。在诱导作用前, 需要SA先被水杨酸受体蛋白(SABP)识别并与其结合^[21], 然后“SA-SABP”复合体将信号传递至胞内第二信使, 第二信使再进行胞内转导从而将SA信号传递到细胞作用位点上^[22]。

现已从烟草中分离纯化出了分子量为240~260 KD可溶性的SA结合蛋白(SABP), 此蛋白由4~5个57 KD亚基组成, 具抗体性质, 且通过氨基酸序列同源性对比发现, SABP的氨基酸序列与有机体中CAT的同源性高达60%~90%不等。继而用纯化的SABP直接降解H₂O₂, 发现其对H₂O₂的降解力具有非常高的特异活性, 这说明SABP具有高效的CAT活性^[21,23,24]。

SA与具有过氧化氢酶(CAT)活性的SABP结合后, 作为电子供体的SA为SABP提供一个电子, CAT活性被抑制, 导致细胞内H₂O₂浓度升高。用外源SA处理被葡萄溃疡病菌侵染的毛白杨, 毛白杨体内H₂O₂迅速升高且48 h出现峰值。克隆获得编码毛白杨水杨酸结合蛋白(PtSABP)的基因, 经RT-PCR分析表明, 接种病菌后PtSABP基因的表达在6~24 h时受到抑制, 推测此时SA与SABP结合, 抑制其CAT活性, 从而促使24 h后H₂O₂含量的显著升高^[25]。在SA诱导马铃薯抗病性试验中检测到施用SA后马铃薯植株内H₂O₂的含量也有所提升^[26]。

H₂O₂不仅对微生物有直接毒害作用, 并且还参与植物细胞壁蛋白氧化交联以及木质素的形成。H₂O₂浓度的提高还会造成植物体内活性氧自由基(AOS)水平升高以及激活一系列转录因子和防卫基因的表达, 从而诱导植物积累PR蛋白并产生SAR。SA向H₂O₂提供电子后会转变为水杨酸自由基, 其作用是启动脂质过氧化反应, 同时诱导其它大分子的脂质过氧化, 进而激活抗性基因表达^[27]。将真菌中的葡糖氧化酶基因转入马铃薯植株, 由于葡萄糖氧化产生H₂O₂, 马铃薯植株内H₂O₂浓度升高, 高浓度

H₂O₂诱导植株获得对细菌性软腐病和马铃薯晚疫病的抗病性^[28]。

3.2 病程相关基因非表达子1

病程相关基因非表达子1(Nonexpressor of pathogenesis-related genes 1, NPR1)作为植物产生系统获得性抗性的关键调节基因, 位于SA积累的下游, PR蛋白基因表达的上游, 单体NPR1通过半胱氨酸残基的分子间二硫键结合成低聚体复合物, 存在于胞质中^[29-31]。植株在受到病原物侵染时能诱导NPR1的表达, 例如在马铃薯叶片上接种马铃薯晚疫病病菌, 2 h之内便检测到NPR1蛋白^[32]。NPR1基因表达的突变体在遭受病原菌侵染时能积累正常水平的SA但不能表达PR蛋白基因, 因而不能产生SAR^[29,30]。在拟南芥中分离到一株*npr1*突变株, 该突变株的*NPR1*基因变异导致相关PR蛋白基因无法表达SAR, 不能产生抗病性, 此突变株即使用SA、INA和无毒性的病原菌进行预处理也仍然会感病, 这更加说明NPR1的缺乏会导致PR蛋白基因无法表达, 植株丧失SAR^[33]。当把野生型*NPR1*基因导入*npr1*突变体后, 则可有效弥补突变, 恢复PR蛋白基因的表达及SAR的产生, 并且研究证明单子叶植物抗病性强弱与*NPR1*基因过度表达成正相关^[34]。

NPR1的活性与PR蛋白基因表达的调控有紧密的联系, NPR1通过与处于PR蛋白基因启动子区的转录因子TGA家族和WRKY家族的相互作用激活*PR-1*基因。但NPR1低聚体并不能直接激活PR蛋白基因表达, 只有当植物体内SA积累后, 诱导积累的H₂O₂会引起各类抗氧化剂的产生和积累, 从而改变植株内氧化还原态^[24], 使得NPR1低聚体的分子间二硫键被水解还原, 释放出能转移到细胞核内的具有完整核定位序列的单体NPR1后, 才能诱导PR基因的表达^[35]。

研究证明, NPR1基因对PR蛋白基因的调控是通过与转录因子TGA家族和WRKY家族等相互作用^[36]或形成核蛋白复合物来进行的。利用酵母菌双杂合筛选法分离到了一系列NPR1互作蛋白(NIPs), 其中两个NIPs是碱性亮氨酸拉链(bZIP)转录因子中TGA/OBF家族的成员。TGA/OBF家族与包括*PR-1*在内的应答性SA基因活性密切相关。TGA家族6个成员中TGA2和TGA3与NPR1表现出极强的亲和力, TGA5和TGA6则表现出弱亲和, 而TGA1和TGA4则与NPR1几乎没有相互作用, 试验证明, 这

些因子的氨基酸末端会对它们与 NPR1 的亲合性有不同程度的影响。NPR1 与 TGA 因子的互作通常有限制范围, NPR1 四点突变中的每一点突变都会完全阻塞 NPR1 与 TGA 的相互作用, 从而阻断 SA 信号转导^[37]。WRKY 家族则是植物体中的防卫基因表达转录调控子家族, WRKY 结构域能特异性地与防御相关基因启动子的 TTGACC/T 序列(W-box)相互作用, 从而调控靶基因的表达^[38-41]。部分 WRKY 可协同 NPR1 促进 PR 蛋白基因表达^[42], 也有一部分 WRKY 会抑制 PR 蛋白基因表达^[43]。研究证实, 经病原物侵染或抗病信号分子 SA 处理后能显著地诱导改变拟南芥植株 WRKY 家族基因中 49 个 WRKY 基因成员表达水平^[44]以及改变 NPR1 蛋白质氧化-还原状态^[31]。拟南芥 WRKY70 转录因子可正调控 SA 介导的植物抗病信号转导途径, 同时抑制茉莉酸(JA)介导的抗病信号转导途径^[45]。植物体内还有一类可激活植株抗病保护反应及参与信号转导途径的基因家族, 即受体样蛋白激酶(RLKs)基因家族, 受病原菌侵染或 SA 处理后诱导表达的 RLKs 基因启动子区域存在很多能被 WRKY 蛋白识别的 W-box 序列^[46, 47]。且受体激酶基因 SFR2 启动子区域 W-box 序列的存在是病原菌侵染和 SA 处理后诱导其表达的必要条件^[48]。相关试验显示, WRKY 基因可能处于 RLKs 和受体激酶基因的上游, 其蛋白质与 W-box 序列相互作用并调控 RLKs 基因的表达, 继而调控植株抗病反应。这些结论证明 NPR1 与 SA 诱导 *PR-1* 基因表达是通过转录因子联系在一起的。

4 展 望

SA 诱导植物抗病性的机制的研究已经取得很大的进展, SA 诱导植物抗病性机制已经清楚: SA 与 SABPs 结合, 形成的 SA-SABP 复合体将信号传递给胞内第二信使(如 H_2O_2), 信号通过自我反馈机制放大后在胞内转导引发过敏反应, 同时改变细胞内氧化还原态改变, 激活 NPR1、TGA 和 WRKY 等转录因子的活化与互作, 最终诱导 PR 蛋白基因表达及 SAR 的产生。随着 SA 诱导植物抗病性机制研究的不断的深入以及研究技术的发展, 作者认为, 今后的研究重点应该放在如下几个方面: (1)SA 作为诱导 SAR 的信号分子如何在植物体内运输。(2)SA 合成相关基因及其上调转录因子转化植株后对其抗病性的影响。(3)SA 激活 *NPR1* 基因表达的具体方式。

[参 考 文 献]

- [1] 李德红, 潘瑞炽. 水杨酸在植物体内的作用 [J]. 植物生理学通讯, 1995, 31(2): 144-149.
- [2] Coquoz J L, Buchala A, Metraux J P. The biosynthesis of salicylic acid in potato plants [J]. Plant Physiol, 1998, 117(3): 1095-1101.
- [3] Raskin I, Skubatz H, Tang W, *et al.* Salicylic acid levels in thermogenic and non-thermogenic plants [J]. Annals of Botany, 1990, 66(4): 369-373.
- [4] Yu D, Liu Y, Fan B, *et al.* Is the high basal level of salicylic acid important for disease resistance in potato [J]. Plant Physiology, 1997, 115(2): 343-349.
- [5] 孟雪娇, 邸昆, 丁国华. 水杨酸在植物体内的生理作用研究进展 [J]. 中国农学通报, 2010, 26(15): 207-214.
- [6] Raskin I. Role of salicylic acid in plants [J]. Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology, 1992, 43(1): 439-463.
- [7] 齐秀东. 水杨酸对植物的生理作用 [J]. 河北科技师范学院学报, 2007, 21(1): 75-78.
- [8] 杨晓玲, 张健文, 郭守华, 等. 水杨酸对马铃薯块茎发芽、酚含量及相关酶活性的影响 [J]. 华北农学报, 2002, 17(S1): 41-43.
- [9] Ohashi Y, Matsuoka M. Localization of pathogenesis-related proteins in the epidermis and intercellular spaces of tobacco leaves after their induction by potassium salicylate or tobacco mosaic virus infection [J]. Plant and Cell Physiology, 1987, 28(7): 1227-1235.
- [10] Matsuoka M, Ohashi Y. Induction of pathogenesis-related proteins in tobacco leaves [J]. Plant Physiology, 1986, 80(2): 505-510.
- [11] Baebler S, Stare K, Kova M, *et al.* Dynamics of responses in compatible potato-potato virus Y interaction are modulated by salicylic acid [J]. PloS one, 2011, 6(12): e29009.
- [12] White R F, Neth J. Serological detection of pathogenesis-related proteins [J]. European Journal of Plant Pathology, 1983, 89(6): 311.
- [13] Bol J F, van Kan J A L. The synthesis and possible functions of virus-induced proteins in plants [J]. Microbiological Sciences, 1988, 5(2): 47-52.
- [14] 张晓燕. 水杨酸诱导植物抗病性机制的研究进展 [J]. 河北林果研究, 2000, 15(3): 288-291.
- [15] 王媛. 外源水杨酸(SA)诱导拟南芥抗灰霉病机制的研究 [D]. 昆明: 云南师范大学, 2007.
- [16] 金一锋. 外源性水杨酸诱导月季对黑斑病抗性的研究 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2013.
- [17] 师金鸽. 水杨酸对 CMV 的诱导抗性及其抗性累加效应的研究 [D]. 郑州: 河南农业大学, 2009.
- [18] 汤晓莉, 薛红芬, 邓国宾, 等. 水杨酸诱导马铃薯疮痂病抗性的生理机制研究 [J]. 西南农业学报, 2010, 23(6): 1851-1854.
- [19] 尹玲莉, 侯晓杰. 植物抗性信号分子—水杨酸研究进展 [J]. 中国

- 农学通报, 2007, 23(1): 338–342.
- [20] 李占杰, 师金鸽, 杨铁钊. 水杨酸介导的植物系统获得抗性信号的传导途径 [J]. 中国农学通报, 2006, 22(12): 84–89.
- [21] Chen Z, Klessig D F. Identification of a soluble salicylic acid-binding protein that may function in signal transduction in the plant disease-resistance response [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1991, 88(18): 8179–8183.
- [22] Alvarez M E. Salicylic acid in the machinery of hypersensitive cell death and disease resistance [J]. Plant Molecular Biology, 2000, 44(3): 429–442.
- [23] Chen Z, Ricigliano J W, Klessig D F. Purification and characterization of a soluble salicylic acid-binding protein from tobacco [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1993, 90(20): 9533–9537.
- [24] Chen Z, Silva H, Klessig D F. Active oxygen species in the induction of plant systemic acquired resistance by salicylic acid [J]. Science, 1993, 262(5141): 1883–1886.
- [25] 马健, 杨树 (*Populus* spp.) 与茶蓴子葡萄座腔菌 (*Botryosphaeria dothidea*) 互作中 SA 和 H₂O₂ 的信号转导特征 [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2012.
- [26] Sánchez-Rojas S, López-Delgado H A, Mora-Herrera M E, *et al.* Salicylic acid protects potato plants from phytoplasma-associated stress and improves tuber photosynthate assimilation [J]. American Journal of Potato Research, 2011, 88(2): 175–183.
- [27] 余迪求, 岑川. 水杨酸诱导烟草培养细胞的脂质过氧化和保护基因表达的研究 [J]. 植物学报: 英文版, 1999, 41(9): 977–983.
- [28] Wu G, Shortt B J, Lawrence E B, *et al.* Disease resistance conferred by expression of a gene encoding H₂O₂-generating glucose oxidase in transgenic potato plants [J]. The Plant Cell Online, 1995, 7(9): 1357–1368.
- [29] 彭金英, 黄勇平. 植物防御反应的两种信号转导途径及其相互作用 [J]. 植物生理与分子生物学学报, 2005, 31(4): 347–353.
- [30] 赵淑清, 郭剑波. 植物系统性获得抗性及其信号转导途径 [J]. 中国农业科学, 2003, 36(7): 781–787.
- [31] Mou Z, Fan W, Dong X. Inducers of plant systemic acquired resistance regulate NPR1 function through redox changes [J]. Cell, 2003, 113(7): 935–944.
- [32] Thakkar A N, Thakkar V R, Bariya H S. Extraction, separation and quantification of NPR1 in *Solanum tuberosum* [J]. Journal of Cell and Tissue Research, 2009, 9(1): 1709–1716.
- [33] Cao H, Bowling S A, Gordon A S, *et al.* Characterization of an *Arabidopsis* mutant that is nonresponsive to inducers of systemic acquired resistance [J]. The Plant Cell Online, 1994, 6(11): 1583–1592.
- [34] Chern M S, Fitzgerald H A, Yadav R C, *et al.* Evidence for a disease-resistance pathway in rice similar to the NPR1-mediated signaling pathway in *Arabidopsis* [J]. The Plant Journal, 2001, 27(2): 101–113.
- [35] Pieterse C M J, Van Loon L C. NPR1: the spider in the web of induced resistance signaling pathways [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2004, 7(4): 456–464.
- [36] Zhang Y, Fan W, Kinkema M, *et al.* Interaction of NPR1 with basic leucine zipper protein transcription factors that bind sequences required for salicylic acid induction of the *PR-1* gene [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1999, 96(11): 6523–6528.
- [37] 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]. Molecular Plant-microbe Interactions, 2000, 13(2): 191–202.
- [38] Rushton P J, Reinstädler A, Lipka V, *et al.* Synthetic plant promoters containing defined regulatory elements provide novel insights into pathogen- and wound-induced signaling [J]. The Plant Cell Online, 2002, 14(4): 749–762.
- [39] Turck F, Zhou A, Somssich I E. Stimulus-dependent, promoter-specific binding of transcription factor WRKY1 to its native promoter and the defense-related gene *PcPRI-1* in parsley [J]. The Plant Cell Online, 2004, 16(10): 2573–2585.
- [40] Maeo K, Hayashi S, Kojima-suzuki H, *et al.* Role of conserved residues of the WRKY domain in the DNA-binding of tobacco WRKY family proteins [J]. Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry, 2001, 65(11): 2428–2436.
- [41] Yamasaki K, Kigawa T, Inoue M, *et al.* Solution structure of an *Arabidopsis* WRKY DNA binding domain [J]. The Plant Cell Online, 2005, 17(3): 944–956.
- [42] Després 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]. The Plant Cell Online, 2000, 12(2): 279–290.
- [43] Durrant W E, Dong X. Systemic acquired resistance [J]. Annu Rev Phytopathol, 2004, 42: 185–209.
- [44] Dong J, Chen C, Chen Z. Expression profiles of the *Arabidopsis* WRKY gene superfamily during plant defense response [J]. Plant Mol Biol, 2002, 51: 21–37.
- [45] Li J, Brader G, Palva T. The WRKY70 transcription factor: A node of convergence for jasmonate-mediated and salicylate-mediated signals in plant defense [J]. The Plant Cell, 2004, 16: 319–331.
- [46] Du L, Chen Z. Identification of genes encoding receptor like protein kinases as possible targets of pathogen and salicylic acid-induced WRKY DNA-binding proteins in *Arabidopsis* [J]. Plant J, 2000, 24: 837–847.
- [47] Chen Z. A superfamily of proteins with novel cysteine-rich repeats [J]. Plant Physiol, 2001, 126: 473–476.
- [48] Rocher A, Dumas C, Cock J M. A W-box is required for full expression of the SA-responsive gene SFR2 [J]. Gene, 2005, 344: 181–192.