

论坛综述

Monographs & Reviews

寡糖诱导植物防卫反应的信号转导

孙艳秋¹, 李宝聚^{2*}, 陈捷^{1,3}

(1. 沈阳农业大学植物保护学院, 辽宁 沈阳 110161; 2. 中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081;
3. 上海交通大学农学与生物学院, 上海 201101)

摘要 寡糖作为一种生物类激发子, 可以诱导植物产生防卫反应, 提高植物的抗病性, 从而抵御病原物的入侵。本文就寡糖的种类、特点及诱导植物防卫反应信号转导等方面作一评述。

关键词 植物免疫学; 寡糖; 诱导作用; 信号转导

中图分类号 S 432.2

Signal transduction of plant defense responses induced by oligosaccharides

SUN Yan-qi¹, LI Bao-ju², CHEN Jie^{1,3}

(1. College of Plant Protection, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China;
2. Institute of Vegetables and Flowers, CAAS, Beijing 100081, China;
3. College of Agriculture and Biology, Shanghai Jiaotong University, Shanghai 201101, China)

Abstract Oligosaccharides can be regarded as a biological elicitor that induces defense response, improves disease resistance of plants, which resist the infection of pathogens. This review discusses about the categories and characteristics of oligosaccharides and induction and signal transduction of plants defense responses.

Key words plant immunology; oligosaccharides; induced disease resistance; signal transduction

植物或真菌细胞壁中多糖类物质经过化学方法或酶解可降解为较小的片段, 其中具有生物活性的成份被称为寡糖。寡糖可参与植物的形态建成, 但寡糖对植物防卫反应的激发效率更高^[1,2]。极微量的寡糖就可以诱导植物产生防卫反应, 如植保素的积累, 植物病程相关蛋白的合成, 防御酶系及防卫反应基因的变化等。目前常见的寡糖种类有葡聚寡糖、寡聚半乳糖醛酸、几丁质寡糖、壳寡糖等。近年来, 以寡糖研究为核心, 对植物抗病信号转导系统的研究, 以及诱导植物的某些与抗病相关分子的基因表达, 已成为植物分子生物学领域的新热点。

1 寡糖激发子的种类

1.1 寡聚半乳糖醛酸

寡聚半乳糖醛酸最早是在将冻融的菜豆茎片段与健康的茎片断相接触而导致健康的茎片段植保素

积累的试验中发现的, 通常是从病原菌侵染点的植物细胞壁果胶中释放出来。当真菌侵染植物时可通过分泌聚半乳糖醛酸酶降解植物细胞壁产生大量该寡糖片段, 使被侵害部分木栓化, 并且对周围细胞发生防卫反应信号作用, 使周围细胞大量合成植保素。

1.2 葡聚寡糖

葡聚寡糖可以从真菌菌丝和植物细胞壁中获得。1974年 Albersheim 首次在水解大豆大雄疫霉 (*Phytophthora megasperma* f. sp. *glycinea*) 的培养液中发现能诱导大豆植保素积累的葡聚糖激发子, 后经分离、纯化确定它的结构由 β -1,6 和 β -1,3 连接组成的葡聚七糖, 其结构与许多真菌菌丝细胞壁组分 β -葡聚糖结构相似。

1.3 几丁质寡糖和脱乙酰几丁质寡糖

几丁质和脱乙酰几丁质是多种真菌细胞壁和

收稿日期: 2004-10-08

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目(2003CB114400); 国家自然科学基金项目(30270910); 北京市自然科学基金重点项目(6021004; 6001002)

* 通讯作者

甲壳动物壳的主要组成成份。研究表明,它们的酶解片段能诱导大豆、欧芹悬浮细胞积累植保素,这些有生物活性的片段即为几丁质寡糖和脱乙酰几丁质寡糖。壳聚糖是几丁质部分脱乙酰基产物,一些研究表明寡壳聚糖也是一种有效的植物抗性激发子。

1.4 甘露寡糖

β -甘露聚糖酶作用于天然魔芋和愈创树胶等,经加水分解反应后,即可分离到甘露寡糖。 β -甘露聚糖酶广泛存在于自然界中。微生物是产生 β -甘露聚糖酶的主要来源,已报道的如细菌中的芽胞杆菌、假单胞菌、弧菌,真菌里的曲霉菌、木霉菌、酵母菌等都是产生 β -甘露聚糖酶的常见类群。

2 寡糖激发子的特点

2.1 寡糖聚合度

寡糖的聚合度不同,作为激发子的活力也就不同。只有聚合度(DP)在一定范围内的寡糖才有激发子活性,聚合度太小的寡糖不能诱导植物防卫反应,而细胞壁是一道天然屏障,可以限制聚合度太大的寡糖与质膜接触。一般有生物活性的寡糖,聚合度都在 4~16 之间。如寡聚半乳糖醛酸在西红柿中诱导乙烯合成时只有聚合度在 4~6 的片段最具活力^[3]。N-乙酰寡聚几丁质聚合度为 7~8,在 nmol/L 浓度范围就有很高的活性,而聚合度小、浓度高的活性却很低^[4]。

2.2 寡糖作用浓度

寡糖在很低浓度就可诱导植物发生显著的防卫反应。如从大雄疫霉菌细胞壁中分离的带 β -1,3 支链的 β -1,6-七葡聚糖,浓度为 10^{-8} ~ 10^{-9} mol/L 就可诱导大豆子叶细胞产生植保素。Yamada 等研究发现 DP>6 的 N-乙酰寡聚几丁质在 1nmol/L~1 μ mol/L 的浓度范围就可引起水稻悬浮细胞植保素积累^[5]。范海延等通过试验表明,当葡聚六糖浓度为 10 μ g/mL,连续诱导 3 次时,可诱导黄瓜抗霜霉病,防效可达 65.40%^[6]。宁伟等研究发现用浓度为 5 μ g/mL 壳寡糖处理水稻植株可使其抗稻瘟病能力明显增强,防效在 50% 以上^[7]。

2.3 寡糖链结构

寡糖具有专一性结构,是其发挥诱导作用的关键。如葡聚寡糖具有激发子活性的最小寡糖单位是由 7 个葡萄糖残基组成的 β -葡聚糖苷,在 1

个 β -1,6-糖苷键连接的主链上带有 2 个 β -1,3-糖苷键分支,而且分支的残基之间有一段主链残基分隔^[8,9]。若用外切 β -1,3-葡聚糖酶消化寡糖分子,或改变分支点的部位,则完全失去活性。

3 寡糖激发子诱导植物防卫反应的信号转导

3.1 寡糖激发子的受体及信号识别

激发子与植物细胞质膜上的受体结合是激活防卫信号传导的起始。大量的试验已表明寡糖激发子的专化性受体位于植物细胞质膜上。近年来,关于寡糖激发子受体的研究已取得了突破性进展,Umamoto 等纯化了大豆根部细胞质膜上的葡聚寡糖受体蛋白,并得到了受体蛋白 cDNA 克隆^[10]。Mitsuo 等从水稻细胞膜中提纯了 N-乙酰寡聚几丁质的受体蛋白,证实其为 75kDa 蛋白^[11]。Okada 等更深入的研究发现在胡萝卜、大麦和小麦的细胞质膜上存在 N-乙酰寡聚几丁质结合蛋白,这个结合蛋白的性质与在水稻悬浮细胞中发现的相似,其分子大小略小于水稻^[12]。这一结果表明 N-乙酰寡聚几丁质激发子结合蛋白存在于不同的植物中,进一步支持了质膜蛋白在激发子信号识别中的作用。

3.2 信号转导

3.2.1 最初的防卫反应信号

(1)细胞外介质碱性化作用 在许多激发子诱导植物细胞反应中观察到有离子流穿过质膜,细胞培养基碱化与植物防御反应激活有关。Amano 等报道寡糖处理豌豆和豇豆细胞,可使 K^+ 、 Na^+ 离子通道开放,使胞外溶液中的 K^+ 、 Na^+ 浓度升高, H^+ 浓度下降,造成 pH 上升^[13]。Klarzynski 研究发现用 200 μ g/mL 的线性 β -1,3-葡聚糖处理几分钟就可诱导烟草细胞发生胞外介质碱性化,变化幅度为 1.9 个 pH 单位^[14]。

(2)细胞膜去极化及超极化作用 质膜的去极化现象是寡糖诱导植物细胞发生抗性反应的最初事件之一。Mayer 用从大雄疫霉菌里高度纯化的葡聚糖激发子处理大豆组织,用浓度为 1 mg/L 葡聚糖诱导植物细胞时,2 min 内发生了极化,10 min 后发生了膜超极化^[15]。当用诱导植保素合成量最高的浓度(0.1 mg/L)时,不诱导去极化,但引起超极化。Kuchitsu 发现 N-乙酰壳聚寡糖可诱导悬浮培养的水稻细胞产生瞬时膜去极

化^[16]。

(3)活性氧的暴发 活性氧在植物抗性机制中起重要作用,是引起植物早期抗病反应的重要因子。植物中主要的活性氧种类包括超氧阴离子(O_2^-),羟自由基($OH^\cdot$)和过氧化氢(H_2O_2),其中 H_2O_2 是人们比较关注的氧化信号分子。用真菌细胞壁制备的寡聚半乳糖醛酸激发子可诱导大豆悬浮培养细胞产生 H_2O_2 。悬浮培养的番茄细胞用寡聚糖处理后6 min左右可形成 H_2O_2 。Matsuda用 β -1,3-葡聚糖处理马铃薯,几分钟就可在块茎发现 H_2O_2 的积累^[17]。郭红莲等研究发现壳寡糖可以诱导棉花细胞活性氧代谢发生改变,活性氧迸发峰值在20~30 min,同时活性氧清除酶系活性也发生变化,SOD和CAT活性变化的最大值在处理60~90 min内^[18]。

(4)一氧化氮的产生 许多研究发现,一氧化氮具有调节植物生长发育和植保素积累的功能。Klessig研究发现烟草叶片经一氧化氮处理后,可迅速诱导水杨酸的产生^[19]。当一氧化氮浓度为0.5~1.0 mmol/L时可激活植物防卫反应基因,激活植物病程相关蛋白和苯丙氨酸解氨酶的表达,并合成天然的保护性物质。Song将烟草注射一氧化氮释放物后,可诱导烟草抗TMV,使病斑面积显著减少,且一氧化氮的活性完全依赖于系统抗病信号途径中水杨酸的功能^[20]。Orozco-Cardenas研究在番茄伤信号传导中发现一氧化氮可抑制茉莉酸和 H_2O_2 的合成,并在茉莉酸的下游, H_2O_2 的上游起作用^[21]。郭萍等研究了一氧化氮与寡糖素诱导小麦对条锈菌抗性表达的关系,结果表明寡糖素诱导后,无论抗病或感病反应都呈现出一氧化氮的暴发,但前者有双峰变化,后者仅有潜伏期的单峰变化^[22]。

(5)蛋白质磷酸化作用 在寡糖诱导防卫反应过程中存在蛋白质磷酸化反应,利用不同寡糖分子进行试验证明,寡糖分子活性大小和蛋白质磷酸化水平呈正相关。Felix等用寡几丁质处理番茄悬浮细胞时,发生了蛋白磷酸化作用^[23]。Droillard发现寡聚半乳糖醛酸可诱导修饰烟草细胞发生蛋白磷酸化,涉及约100个多肽,40个磷酸化蛋白,其中一个寡聚半乳糖醛酸修饰的磷酸化蛋白通过核苷酸序列确定为植物类似钙网蛋白,表明这一蛋白在信号转导初期起作用^[24]。

3.2.2 胞内第二信使

(1) Ca^{++} -CaM系统 许多试验证明, Ca^{++} -CaM系统在植物抗病信号传导中起着第二信使的重要作用。寡聚糖的处理可引起大豆体内CaM(SCaM-4和SCaM-5)基因的表达,且该诱导活性受胞内 Ca^{++} 浓度的影响。Yokoyama用脂几丁质寡糖(Lipo-chitooligosaccharides)处理大豆悬浮细胞和原生质体几分钟,就可产生胞内 Ca^{++} 外流^[25]。Navazio等研究发现用不同聚合度的 α -1,4-寡聚半乳糖醛酸处理大豆细胞,均可引起胞质 Ca^{++} 浓度的升高并呈现不同的动力学特征。他们还发现蛋白磷酸化先于 Ca^{++} 浓度的升高,当加入蛋白激酶抑制剂TBB后可完全抑制寡糖引起的 Ca^{++} 浓度升高^[26]。这一结果暗示一个功能未知的蛋白激酶作为信号传递者在寡糖产生的 Ca^{++} 信号上游起着关键性作用。

(2)肌醇磷脂信使系统 许多研究已证明在植物细胞中存在依赖于肌醇磷脂信使系统的跨膜信号传递,其中肌醇三磷酸(IP_3)和二酰甘油(DG)作为第二信使系统出现在植物细胞中。Luit等用3种激发子处理番茄悬浮细胞可以激发磷脂酸和二酰甘油焦磷酸盐的生成^[27]。Legendre等指出,以聚半乳糖醛酸激发子处理,能引起大豆培养细胞肌醇三磷酸的水平在1 min内上升,在其后的5~10 min内降回基本水平,同时磷脂酰肌醇-4-磷酸与磷脂酰肌醇-4,5-二磷酸含量下降,以磷脂酶C的抑制剂新霉素硫酸盐处理,可抑制这些现象^[28]。Hartog等研究发现用脂几丁寡糖处理紫花苜蓿2 min内可以诱导磷脂酸(phosphatidic acid, PA)的生成,使二酰甘油脱磷酸化生成焦磷酸盐,并可激活磷脂酶D、磷脂酶C和二酰甘油激酶,但磷脂酶A没有被激活^[29]。

3.2.3 胞外信号分子

(1)水杨酸 许多研究表明,水杨酸是重要的能够激活植物过敏反应和系统获得性抗性的内源信号分子,水杨酸能诱导植物系统获得抗病性的产生并参与启动植物防卫反应的信号传递过程。Klarzynski用浓度为200 μ g/mL线性 β -1,3-葡聚糖可诱导烟草细胞水杨酸积累,6 h内出现峰值,并持续保持高水平积累达48 h,他们用从海洋褐藻细胞壁分离的脱氧半乳寡聚糖可诱导烟草产生对TMV的系统抗病性,并可激发内源水杨酸的系统积累^[14,30]。

(2)茉莉酸 据报道茉莉酸(茉莉酸甲酯)在受伤或经抗病原菌激发子处理后的植物及细胞培养物中大量累积。Creelman 用寡糖素处理能使细胞内源茉莉酸剧增^[31]。用寡聚半乳糖醛酸处理大豆、烟草等的悬浮培养细胞可检测到显著的茉莉酸累积,而茉莉酸被认为在防卫反应中起关键的信号传递作用^[32]。当寡糖诱导子被寄主植物细胞识别后,先从细胞膜释放出亚麻酸,当亚麻酸转化为茉莉酮酸后可启动植物防卫基因的转录,继而产生防卫反应如植保素的形成等。

(3)乙烯 乙烯是植物中许多生理反应的中间信号,乙烯的释放与植物防卫系统的各种反应有密切关系。Ecker 等发现植物在受到伤害或环境胁迫时大量合成乙烯^[33]。外源乙烯能诱导 PR 蛋白产生,导致细胞壁加强。寡聚半乳糖醛酸可诱导乙烯的合成^[34]。Simpson 等用气相色谱法检测到聚合度为 4~6 的寡聚半乳糖醛酸能诱导番茄叶片释放出乙烯^[35],而且编码乙烯形成 1-羧基氨基环丙烷酸性氧化酶(ACO)mRNA 水平也发生变化,这显示寡聚半乳糖醛酸能促进 ACO 活性,加速乙烯的形成。

3.3 寡糖诱导植物防卫反应信号转导的推定模式

综上所述可以看出,寡糖诱导植物防卫信号转导的途径是多样的、复杂的,涉及多种信号转导通道、蛋白激酶和胞内外信使分子的参与。根据当前研究现状,绘出寡糖信号转导的可能途径(图1):寡糖分子首先与植物细胞膜上受体结合,在受体介导下通过内吞作用进入细胞,引起细胞膜离子流动和去极化,介质碱性化,胞外 Ca^{++} 浓度升高,诱发氧化暴发产生 H_2O_2 ,进一步引发细胞壁蛋白交联,木质素聚合及富含羟脯氨酸糖蛋白的形成,同时 H_2O_2 作为第二信使可促进 SA、JA、 C_2H_4 的生成,直接激活防卫反应基因的表达。另一方面在 G 蛋白的参与下,磷脂酶 C 把 PIP_2 分解成 DAG 和 IP_3 ,从而引发蛋白磷酸化,随后通过 MAPK 级联系统激活转录因子使防卫基因表达,产生植保素和 PR 蛋白等,最终使植物产生系统抗性。

4 结语与展望

近年来,由于化学农药的大量使用,给人类生活环境带来了严重污染。寡糖作为一种新型诱导植物

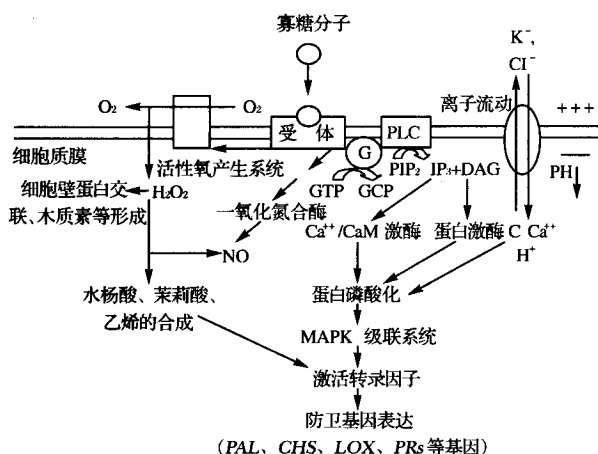


图1 寡糖诱导植物抗病信号转导的推定模式

抗病性的生物农药,具有广谱诱导抗性和高效性,并可在自然界中完全降解,对人畜无害,不污染环境。随着人们对绿色食品的需求量日趋增加,寡糖在农业上的应用将越来越多,具有广阔的市场前景。国内外许多单位应用发酵、水解等方法制备寡糖诱抗剂,已经形成了产业化开发,取得了良好的防治效果。由法国科学研究中心(CNRS)和戈埃马(GOEMAR)合作,从海带中提取出葡聚糖,目前已经通过了国际认证,该药剂在法国防治小麦白粉病,颖枯病已大面积应用。近些年虽然对寡糖开展了一系列研究工作,但是有很多问题还不是很清楚,缺乏全面系统的研究。因此,今后还要对寡糖作用机制进行深入细致的研究,明确其诱抗机理,为寡糖更好应用于农业生产奠定科学理论依据。

参考文献

- [1] Van Custem P, Messiaen J. Biological effects of pectic fragment in plant cells[J]. Acta Bot Neerl, 1994, (43): 231-245.
- [2] Bellincampi D, Dipierro N, Salvi G, et al. Extracellular H_2O_2 induced by oligogalacturonides is not involved in the inhibition of the auxin-regulated rolB gene expression in tobacco leaf explants [J]. Plant Physiol, 2000, (122): 1379-1385.
- [3] Reymond P, Grunberger S, Paul K, et al. Oligosaccharide defence signals in plants: large fragments interact with the plasma membrane in vitro[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1995, (92): 4145-4149.
- [4] Yamaguchi, Takeshi, Ito, et al. Oligosaccharide elicitors and their receptors for plant defense responses[J]. Trends in Glycoscience and Glycotechnology, 2000, 12(64): 113-120.
- [5] Yamada A, Shibuya N, Kodama O, et al. Induction of phytoalexin formation in suspension-cultured rice cell by N-acetylchitooligosaccharides[J]. Biosci Biotech Biochem, 1993, 57(3): 405-409.

- [6] 范海延, 李宝聚, 吕春茂, 等. 葡聚六糖诱导黄瓜抗霜霉病的研究[J]. 植物保护, 2003, 29(1): 14~16.
- [7] 宁伟, 刘志学, 李群, 等. 壳寡糖诱导水稻过敏性细胞死亡及抗病性的提高[J]. 植物生理学通讯, 2003, 39(5): 441~443.
- [8] Francois C, Michael G H. Oligosaccharins: structures and signal transduction[J]. Plant Mol Biol, 1994, (26): 1379~1411.
- [9] Michael G H. Microbial elicitors and their receptors in plants[J]. Annu Rev Phytopathol, 1996, (34): 387~412.
- [10] Umemoto N, Kakitani M, Iwamatsu A, *et al.* The structure and function of soybean β -glucan-elicitor-binding protein[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1997, (94): 1029~1034.
- [11] Okada M. Identification of a high-affinity binding protein for N-acetylchitoooligosaccharide elicitor in the plasma membrane from rice leaf and root cell[J]. J Plant Physiol, 2001, (158): 121~124.
- [12] Okada M, Matsumura M, Ito Y, *et al.* High-affinity binding proteins for N-acetylchitoooligosaccharide elicitor in the plasma membranes from wheat, barley and carrot cells: conserved presence and correlation with the responsiveness to the elicitor[J]. Plant Cell Physiol, 2002, 43(5): 505~512.
- [13] Amano M, Toyoday K, Ichimosey, *et al.* Association between ion fluxes and defense responses in pea and cowpea tissues[J]. Plant Cell Physiol, 1997, 38(6): 698~706.
- [14] Klarzynski O, Plesse B, Joubert J M, *et al.* Linear β -1,3 glucans are elicitors of defense responses in tobacco[J]. Plant Physiol, 2000, 124(3): 1027~1038.
- [15] Mayer M G. An elicitor from *Phytophthora megasperma* f. sp. *glycinea* influences the membrane potential of soybean cotyledonary cell[J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 1988, (33): 397~407.
- [16] Kuchitsu K, Kikuyama M, Shibuya N. N-acetyl-chitoooligosaccharides biotic elicitor for phytoalexin production, induce transient membrane depolarization in suspension-cultured rice cell[J]. Protoplasma, 1993, 174(1-2): 79~81.
- [17] Matsuda F, Miyagawa H, Ueno T. Involvement of reactive oxygen species in the induction of (S)-N-p-coumaroyloctopamine accumulation by β -1,3-glucan oligosaccharide elicitors in potato tuber tissues[J]. Z Naturforsch, 2001, 56(3-4): 228~234.
- [18] 郭红莲, 杜昱光, 白雪芳, 等. 壳寡糖对棉花悬浮培养细胞活性氧的作用[J]. 中国海洋药物, 2003, (1): 11~13.
- [19] Klessig D F, Durner J, Noad R, *et al.* Nitric oxide and salicylic acid signaling in plant defense[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2000, (97): 8849~8855.
- [20] Song F, Goodman R M. Activity of nitric oxide is dependent on, but is partially required for function of, salicylic acid in the signaling pathway in tobacco systemic acquired resistance[J]. Mol Plant Microbe Interact, 2001, 14(12): 1458~1462.
- [21] Orozco-Cardenas M L, Ryan C A. Nitric oxide negatively modulates wound signaling in tomato plants[J]. Plant Physiol, 2002, 130(1): 487~493.
- [22] 郭萍, 李落叶, 曹远林, 等. 一氧化氮在寡糖素诱导的小麦条锈菌系统获得抗性中的时序性[J]. 生物化学与生物物理进展, 2002, 29(5): 786~789.
- [23] Felix G, Regenass M, Boller T. Specific perception of subnanomolar concentrations of chitin fragments by tomato cells: Induction of extracellular alkalization changes in protein phosphorylation and establishment of a refractory state[J]. Plant J, 1993, 4(2): 307~316.
- [24] Droillard M J, Gudu J, Le Caer J P, *et al.* Identification of calreticulin like protein as one of the phosphoproteins, modulated in response to oligogalacturonides in tobacco cells[J]. Planta, 1997, 202(3): 341~348.
- [25] Yokoyama T, Kobayashi N, Kouchi H, *et al.* A lipochito-oligosaccharide, Nod factor, induces transient calcium influx in soybean suspension-cultured cells[J]. Plant J, 2000, 22(1): 71~80.
- [26] Navazio L, Moscattello R, Bellincampi D, *et al.* The role of calcium in oligogalacturonide-activated signalling in soybean cells[J]. Planta, 2002, 215(4): 596~605.
- [27] van der Luit A H, Piatti T, van Doorn A, *et al.* Elicitation of suspension-cultured tomato cells triggers the formation of phosphatidic acid and diacylglycerol pyrophosphate[J]. Plant Physiol, 2000, 123(4): 1507~1516.
- [28] Legendre L, Rueter S, Heinsteins P F, *et al.* Characterization of the oligogalacturonide-induced oxidative burst in cultured soybean (*Glycine max*) cells[J]. Plant Physiol, 1993, (102): 233~240.
- [29] den Hartog M, Verhoef N, Munnik T. Nod factor and elicitors activate different phospholipid signaling pathways in suspension-cultured alfalfa cells[J]. Plant Physiol, 2003, 132(1): 311~317.
- [30] Klarzynski O, Descamps V, Plesse B, *et al.* Sulfated fucan oligosaccharides elicit defense responses in tobacco and local and systemic resistance against tobacco mosaic virus[J]. Molecular Plant-microbe Interactions, 2003, 16(2): 115~122.
- [31] Creelman R A, Mullet J E. Oligosaccharins, brassinolides, and jasmonates: Nontraditional regulators of plant growth, development and gene expression[J]. Plant Cell, 1997, (9): 1211~1223.
- [32] Mitter, Neena, Kazan, *et al.* Systemic induction of an Arabidopsis plant defensin gene promoter by tobacco mosaic virus and jasmonic acid in transgenic tobacco[J]. Plant Science, 1998, 136(2): 169~180.
- [33] Ecker J R. The ethylene signal transduction pathway in plants[J]. Science, 1995, 268(5): 667~665.
- [34] Solomos T, Lates G G. Effect of cyanide and ethylene on the respiration of cyanide sensitive and cyanide-resistant plant tissues[J]. Plant Physiol, 1976, (58): 47~50.
- [35] Simpson S D, Ashford D A, Jarvey D J, *et al.* Short chain oligogalacturonides induce ethylene production and expression of the gene encoding aminocyclopropane 1-carboxylic acid oxidase in tomato plants[J]. Glycobiol, 1998, 8(6): 579~583.