

# MAPK 级联在玉米抗病反应和植保素代谢调控中的作用分析

王 畅, 傅竞也, 谌琴琴, 王 强

(四川农业大学生态农业研究所, 成都 611130)

**摘 要:** 利用 MAPK 级联抑制剂 U0126 和 PD98059 特异抑制 MAPK 信号传递途径后, 使用禾谷镰刀菌侵染或脱落酸(ABA)处理玉米自交系 Mo17 幼苗, 利用 qRT-PCR 分析植保素关键基因表达情况, 观察 MAPK 级联对玉米响应禾谷镰刀菌侵染的情况。结果表明, 抑制 MAPK 级联后, 玉米叶片对禾谷镰刀菌侵染更加敏感, 发病率显著提高, 禾谷镰刀菌对植保素相关基因 *TPS6*、*An2*、*CYP71Z18*、*KSL5* 和 *TPS1* 的诱导受到抑制, 且转录因子 *WRKY79* 的表达也被抑制, 说明在玉米叶片中植保素的产生受 MAPK 级联的调控。玉米根系在 MAPK 级联被抑制后, ABA 对这些基因表达的诱导同样受到抑制。说明 MAPK 级联参与植物抗病反应, 在玉米叶片和根部 MAPK 级联可能通过调控转录因子 *ZmWRKY79* 参与对植保素代谢的调控, 为玉米抗病反应机理研究提供理论依据。

**关键词:** 玉米; MAPK 级联; 防御响应; 植保素

**中图分类号:** S513.034

**文献标识码:** A

## Disease-resistant Response of MAPK Cascade and Phytoalexin Metabolism in Maize

WANG Chang, FU Jin-ye, SHEN Qin-qin, WANG Qiang

(Institute of Ecological Agriculture, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China)

**Abstract:** Maize inbred line Mo17 was infected or treated by *Fusarium graminearum* or abscisic acid(ABA) after their leaves and roots were applied by U0126 and PD98059, the inhibitors of mitogen-activated protein kinase (MAPK) cascade. The key genes' expression of maize phytoalexin biosynthesis was analyzed with qRT-PCR, and *F. graminearum* development and infection rate in maize leaves were evaluated. The inhibition of MAPK cascade significantly increased the *F. graminearum* susceptibility of maize and resulted in higher disease incidence, indicating that MAPK cascade positively correlated with the disease resistance. Further, the expression of maize phytoalexin biosynthetic genes was induced by pathogen infection, suggesting that phytoalexin metabolism is related with MAPK cascade in maize leaves. In addition, when MAPK cascade in roots was inhibited by U0126 and PD98059, the induction effect of ABA on phytoalexin related genes was decreased significantly, indicating that MAPK cascade is involved in the phytoalexin accumulation in maize roots. The expression level of *ZmWRKY79*, a transcription factor of maize terpenoid phytoalexins, was also compromised after MAPK cascade was inhibited. So, MAPK cascade positively regulates maize disease defense response, which is realized through regulating the expression of transcription factor *ZmWRKY79*. The result would provide the cue for clarification of MAPK cascade function in maize.

**Key words:** Maize; MAPK cascade; Defense response; Phytoalexin

录用日期: 2018-03-23

基金项目: 国家自然科学基金(31671708)

作者简介: 王 畅(1994-), 主要从事玉米遗传育种研究。

E-mail: 1297068221@qq.com

王 强为本文通讯作者。E-mail: qwang@sicau.edu.cn

玉米作为世界三大粮食作物之一, 其产量及品质直接影响着社会稳定发展。生物胁迫和非生物胁迫是影响其产量和品质的重要因素。面对各种环境胁迫, 植物进化出了复杂而又精细的抗逆防御机制, 其中植保素是植物受到病原微生物侵染或其他胁迫而产生的小分子抗菌化合物, 研究其代谢调控机制具有重要意义。MAPK 级联作为真核生物中普遍存

在的信号传导放大途径,研究其在玉米防御反应中的作用,对玉米栽培、育种等方面具有重要意义。

近年研究发现,玉米中存在两类萜类植保素 zealexin<sup>[1]</sup>和 kauralexin<sup>[2]</sup>,均具有良好的抗菌活性。禾谷镰刀菌、炭疽菌、黄曲霉菌和小孢根霉等病原菌侵染玉米能显著诱导这两种植保素的积累。这两类植保素的生物合成途径已被部分阐明,它们分别是由 $\beta$ -macrocarpene 和 ent-(iso)kaurene 经过多步氧化生成,其代谢关键基因有 *TPS6*、*CYP71Z18*<sup>[3,4]</sup>和 *An2*、*KSL5*、*TPSI*<sup>[5,6]</sup>,其基因表达变化与植保素的积累具有正相关关系。近期研究还发现,禾谷镰刀菌能诱导玉米转录因子 *ZmWRKY79* 基因表达积累, *ZmWRKY79* 在原生质体中过表达及沉默都能影响到植保素合成相关基因的表达变化,且 *ZmWRKY79* 能直接作用 *TPS6* 和 *An2* 启动子的 W-box 顺式元件,说明 *ZmWRKY79* 在这两类植保素合成调控过程中起到了关键作用<sup>[7]</sup>。

近年来一些关于植物胁迫信号的研究发现,可逆的蛋白磷酸化作用在调控植物生理状态和胁迫相关基因的表达上起着至关重要作用<sup>[8,9]</sup>。MAPK 级联是真核生物中主要的蛋白磷酸化机制。MAPK 通路的组成是一种保守的三级激酶模式,包括 MAPK 激酶(MKKK)、MAPK 激酶(MKK)和 MAPK,逐步磷酸化,最终活性 MAPK 具有激活下游转录因子或者其他效应子的能力,从而影响基因表达和代谢变化<sup>[10]</sup>。在拟南芥、烟草等模式植物的研究中,MAPK 通路可被多种生物胁迫诱导激活。拟南芥 MPK3/4/6 在体内活性氧平衡、气孔发育、植物激素信号、抵御病毒和抗生物胁迫方面起到了关键性的作用<sup>[11-13]</sup>。在玉米中,MPK3 在渗透胁迫、盐胁迫、水杨酸(SA)、乙烯(ETH)、过氧化氢(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)和脱落酸(ABA)处理下可被诱导积累<sup>[14]</sup>。

玉米植保素的生物合成途径已被逐步阐明,其代谢调控机制还不清楚,特别是玉米应对病原菌侵染的抗病反应中玉米植保素代谢如何被调控的研究较少。有研究发现,玉米 MAPK 与激素信号有相互作用,其是否与病原菌侵染的抗病反应和植保素代谢有关还有待深入研究。本文通过抑制玉米幼苗 MAPK 通路后,观察禾谷镰刀菌的侵染情况,分析植保素关键基因的表达模式,为阐明 MAPK 级联对植物抗病反应和植保素代谢的调控机理奠定基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料与处理

供试玉米自交系为 Mo17。玉米幼苗于 28℃、

16 h 光照/10 h 黑暗培养箱中生长至二叶期。

离体叶片实验,将培养至二叶期的玉米幼苗剪取第二叶中间部分(长度 5 cm),在叶脉处用针头点伤,将叶片分别放置于含 1 mg/L 6-苄氨基嘌呤(6-BA)的保绿液中,处理组(PD+F.g)保绿液中加入 MAPK 抑制剂 PD98059(100  $\mu$ mol/L)和 U0126(10  $\mu$ mol/L)<sup>[15]</sup>,并在点伤处接种禾谷镰刀菌(*Fusarium graminearum*)孢子悬浮液( $1 \times 10^6$  cell/mL),每个叶片接种点共 3 处。对照组(CK+F.g)保绿液中加入等体积溶剂 DMSO。接种后,28℃培养观察。在 24 h 和 48 h 两个时间点观测发病情况,拍照并使用 Image J 图像处理软件统计病斑面积并计算发病率,应用 Excel 软件对数据进行显著性分析。发病率计算方法:

发病率=病斑面积/叶片总面积 $\times 100\%$

离体叶片中植保素合成关键基因的 qRT-PCR 检测,玉米材料处理方式与离体叶片发病统计相同,处理组共 4 组,分别为 PD+F.g 代表保绿液中含有 MAPK 通路抑制剂的禾谷镰刀菌侵染叶片;PD+H<sub>2</sub>O 代表保绿液中含有 MAPK 通路抑制剂,且用孢子悬浮液等体积水接种的玉米叶片;CK+F.g 代表保绿液中未加入抑制剂处理的禾谷镰刀菌侵染叶片;CK+H<sub>2</sub>O 代表保绿液中未加入抑制剂处理,且用等体积水接种的玉米叶片。侵染处理 12 h,滤纸吸干叶片水分与残留悬浮液,液氮速冻后保存于-80℃,留待提取 RNA。

玉米根部处理:将二叶期幼苗整株转移至 40% 霍格兰培养液中生长 1 h,加入 MAPK 抑制剂 PD98059 (100  $\mu$ mol/L)和 U0126(10  $\mu$ mol/L)预处理 4 h,对照组用 40%霍格兰液预处理相等时长,再加入 100  $\mu$ mol/L ABA 诱导 12 h 后,用干净滤纸快速擦干根上水分,取对照组和处理组根部材料,液氮速冻后保存于-80℃,留待提取 RNA。共 4 组处理,分别为无 MAPK 抑制剂处理下的水和 ABA 处理及 MAPK 抑制剂处理下的水和 ABA 处理。

### 1.2 植物总 RNA 的提取及 cDNA 合成

禾谷镰刀菌和 ABA 诱导 12 小时后的玉米叶片和根部采用 Trizol 方法提取总 RNA,总 RNA 的完整性用 1%琼脂糖凝胶电泳检测,质量检测合格的 RNA 使用宝生物的 M-MLV 反转录试剂盒按照说明进行反转录合成 cDNA。

### 1.3 植保素关键基因的 qRT-PCR 分析

为了定量分析玉米植保素关键基因表达情况,使用 Oligo7.0 软件设计荧光定量 PCR 特异性引物(表 1),确保每对引物 T<sub>m</sub> 值在 55℃左右,避免自我互补和 3'端重复的 G 或 C,扩增片段大小在 80~120 bp。

以不同处理后材料的 cDNA 作为模版,以玉米 *Ef1a* (NM-001112465)作为内参基因,使用港池生物(杭州)的 SYBR GREEN MIX 试剂在 Bio-Rad CFX96 荧光定量 PCR 仪上进行检测。反应程序为 95℃预变

性 3 min; 95℃变性 15 s; 55℃退火 15 s; 72℃延伸 20 s, 40 个循环,每个样品均设有 3 个重复,采用仪器自带的 Bio-Rad CFX Manager 软件按  $2^{-\Delta\Delta C_t}$  法处理数据。应用 Origin Graph 作图。

表 1 荧光定量 PCR 扩增引物序列  
Table 1 The primers used for qRT-PCR analysis

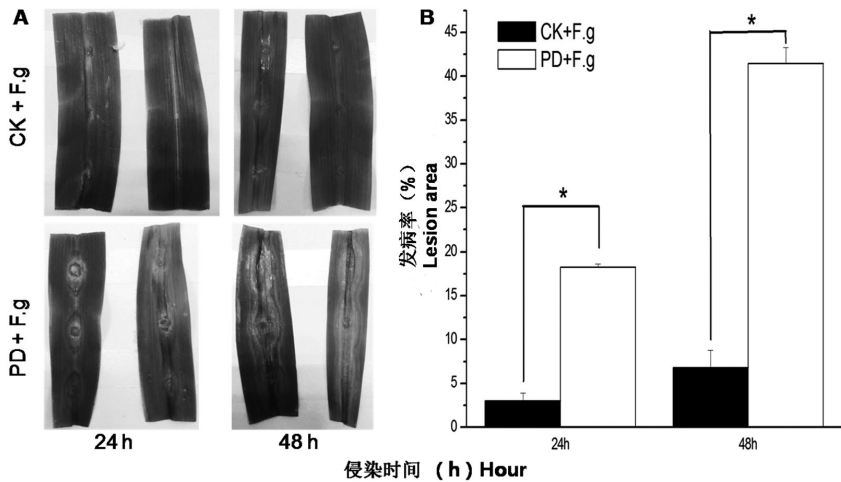
| 基 因<br>Gene     | 上游引物<br>Forward primer(5'-3') | 下游引物<br>Reverse primer(5'-3') |
|-----------------|-------------------------------|-------------------------------|
| <i>Ef1α</i>     | AGGCTGACTGTGCTGTCCTT          | ACGTGCCTTGGAGTATTTGG          |
| <i>ZmWRKY79</i> | GACATAGATCTAGACGACATCGC       | CGGTCACATACTACGCCACA          |
| <i>An2</i>      | GATGATGAGCCATGTCCGATG         | GAAAGGTCTGCCTTGTCTCG          |
| <i>TPS6</i>     | TAATTGTGCCACGAACGGTA          | TGCCTCCTTGGAGTAGTGCT          |
| <i>CYP71Z18</i> | TGGACAGGAGCCTAAGGATG          | ACAGGAGCAAACCTGGTTCGT         |
| <i>TPS1</i>     | CGGTGATCAATGAGCCACTA          | TGACAACATGTGCCAACTCC          |
| <i>KSL5</i>     | TTCTGGAATGTGCAAGGTC           | GCTCGTTGATCACTGCATTC          |

2 结果与分析

2.1 MAPK 抑制剂对玉米叶片响应禾谷镰刀菌侵染的影响

为探究 MAPK 级联在玉米响应病原菌侵染中的作用,MAPK 抑制剂被加入到离体叶片保绿液中,并在叶片上接种禾谷镰刀菌孢子,在 24 和 48 h 后观察

发病情况。图 1 表明,侵染 12 h 后,对照组中禾谷镰刀菌已经侵染叶片并导致病斑的产生。在加入 MAPK 抑制剂处理后,发病情况明显严重,叶片表面形成更大的病斑。通过对病斑大小的统计,发现抑制剂处理后的玉米叶片发病率显著高于对照。表明 MAPK 级联被抑制后,玉米叶片抗病能力减弱,说明 MAPK 级联途径在玉米抗病反应中起正调控作用。



注: \*表示  $P<0.05$  水平差异显著。下图同。  
Note: \* indicated significant difference ( $P<0.05$ ).

图 1 禾谷镰刀菌侵染离体叶片发病情况

Fig.1 The inoculation of *Fusarium graminearum* spores on maize detached leaves

2.2 MAPK 抑制剂对玉米转录因子 *ZmWRKY79* 基因表达的影响

近期研究表明, *ZmWRKY79* 参与了玉米植保素 zealexin 和 kauralexin 合成调控过程中,且在玉米叶片中,禾谷镰刀菌侵染能够诱导玉米转录因子

*WRKY79* 的表达,病原菌侵染 12 h 后, *ZmWRKY79* 的诱导表达依旧显著。在玉米根部,植物激素 ABA 也能够显著诱导 *ZmWRKY79* 的表达积累<sup>[7]</sup>。本研究通过 MAPK 抑制剂阻断 MAPK 信号传导,利用 qRT-PCR 分别检测经禾谷镰刀菌处理 12 h 的离体叶片与经



ABA处理12 h的根系中 *ZmWRKY79* 的相对表达量(图2)。结果表明,在玉米离体叶片和根系中,MAPK级联阻断过后, F.g 和 ABA 诱导 *ZmWRKY79* 积累表

达受到显著抑制。说明在响应胁迫的过程中, *ZmWRKY79* 基因的表达受到 MAPK 级联信号的调控。

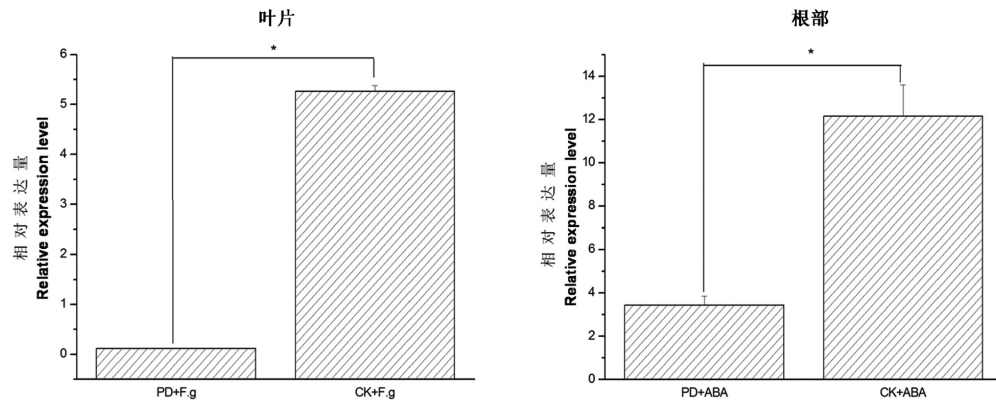
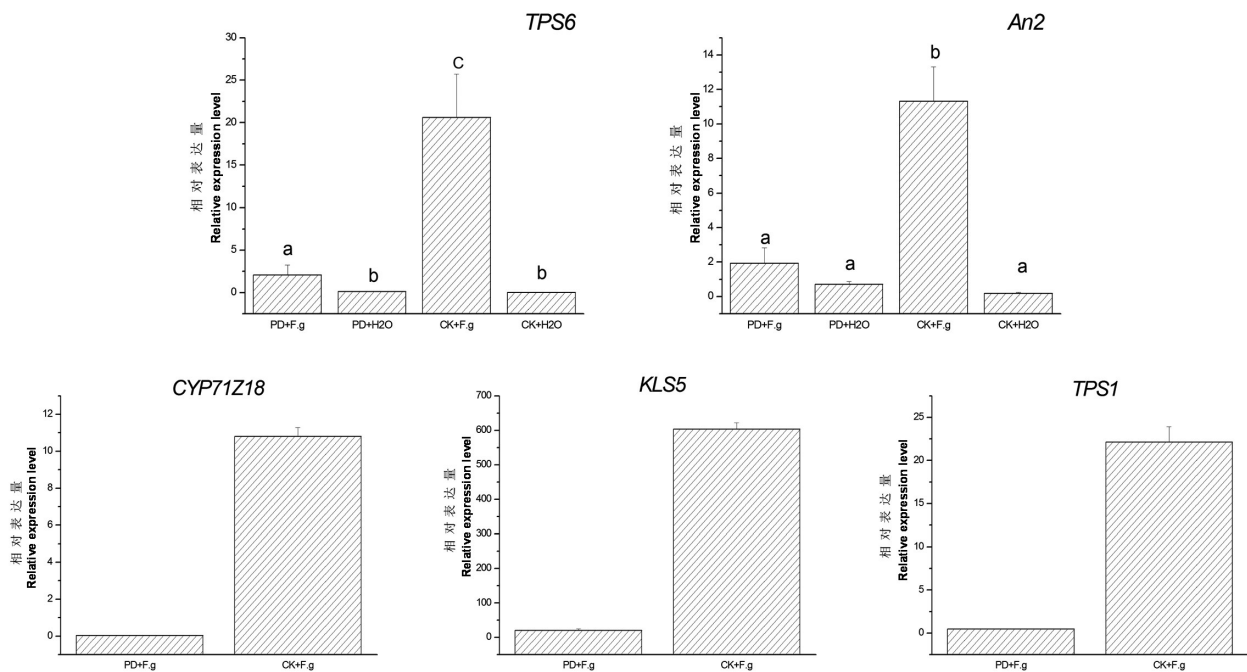


图2 MAPK抑制剂处理后玉米离体叶片及根系 *ZmWRKY79* 表达分析

Fig.2 Expression analysis of *ZmWRKY79* in maize leaves and roots after treated by MAPK cascade inhibitors

### 2.3 MAPK抑制剂对玉米叶片植保素合成相关基因表达的影响



注:不同字母表示在  $P<0.05$  水平差异显著。下同。

Note: Different letters mean significant difference ( $P<0.05$ ).

图3 禾谷镰刀菌孢子侵染离体叶片后植保素关键基因的表达分析

Fig.3 Expression analysis of phytoalexin biosynthetic genes in maize detached leaves inoculated with of *Fusarium graminearum* spores

前人研究表明,禾谷镰刀菌侵染能够显著诱导玉米植保素的积累,关键基因 *TPS6* 和 *An2* 诱导表达量在12 h时达到最高<sup>[1,2]</sup>,且 *ZmWRKY79* 能直接作用于这两个基因的启动子区域。为了确认是否MAPK级联的阻断影响了玉米植保素的合成,对2.1中的玉米离体叶片中植保素关键基因的qRT-PCR分析显示(图3),对照组中两个关键基因 *TPS6* 和 *An2* 均被禾

谷镰刀菌侵染显著诱导。阻断MAPK信号传导后,这两个植保素关键基因 *TPS6* 和 *An2* 的诱导明显下降,表明在玉米叶片中植保素代谢受到MAPK级联的调控。为了充分确认 zealexin 和 kauralexin 合成受MAPK级联调控,利用qRT-PCR检测其他相关合成基因的表达变化,与对照相比,MAPK通路被抑制后 *CYP71Z18*、*KSL5* 和 *TPS1* 相对表达量明显下降,说

明玉米叶片中植保素的合成受 MAPK 级联信号的正调控。

## 2.4 MAPK 抑制剂对玉米根部植保素关键基因表达的影响

前人研究表明,玉米植保素也能在根部积累,关键基因 *TPS6* 和 *An2* 经 ABA 诱导 12 h 后显著上调。本研究在使用 MAPK 抑制剂预处理后,再用 ABA 处理玉米根部,通过 qRT-PCR 分析玉米植保素关键基因的表达。图 4 表明,在未施加 MAPK 抑制剂的情

况下,ABA 能显著诱导玉米植保素关键基因 *An2* 和 *TPS6* 的表达。在 MAPK 抑制剂处理下,ABA 不能诱导 *An2* 和 *TPS6* 表达。为了充分证明 MAPK 在根系中对玉米植保素合成的影响,进一步检测 *CYP71Z18*、*KSL5* 和 *TPS1* 的表达情况,MAPK 抑制剂处理后,这 3 个基因并不能诱导表达。以上结果表明,ABA 诱导玉米植保素合成依赖于 MAPK 级联途径。

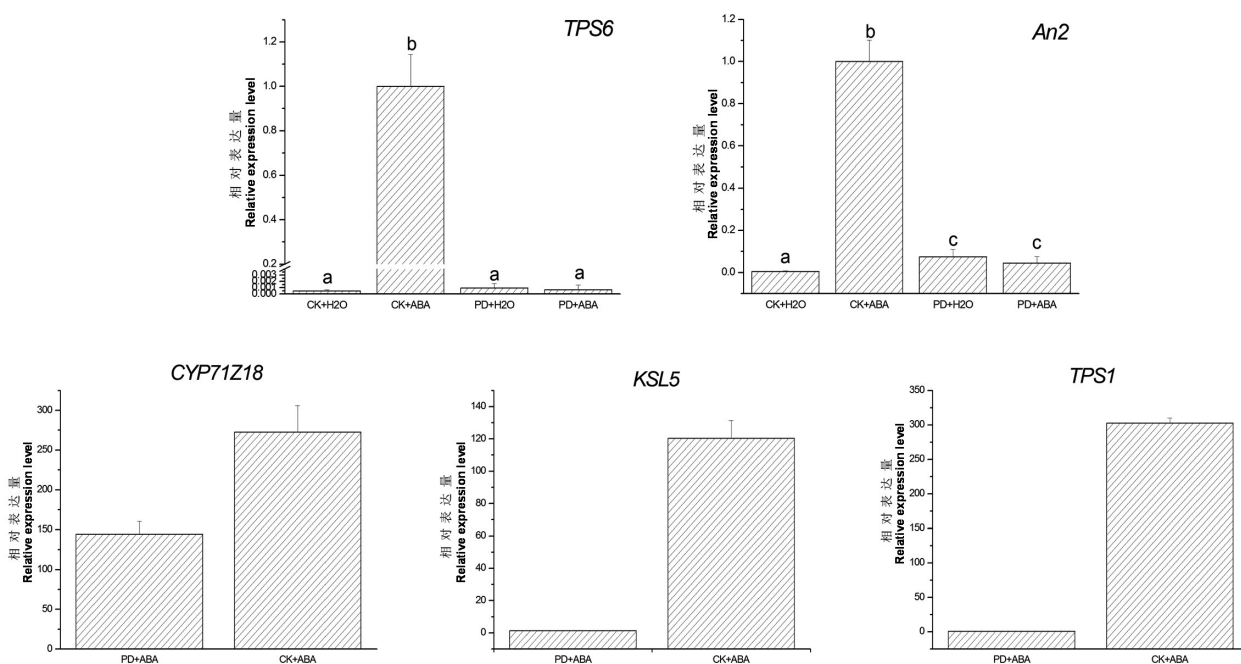


图 4 MAPK 级联抑制剂与 ABA 影响玉米根部植保素关键基因表达

Fig.4 The expression of phytoalexin biosynthetic genes in maize roots treated by MAPK cascade inhibitors and sequential ABA

## 3 结论与讨论

植物的固生性,使其面对着多种多样的生物及非生物胁迫<sup>[16]</sup>。在病原菌侵染的过程中,植物产生植保素来参与抗病反应。本研究使用 MAPK 级联通路的专属抑制剂 U0126 和 PD98059 处理玉米幼苗叶片和根系,分别在禾谷镰刀菌侵染和 ABA 处理下检测玉米植保素代谢调控因子 *ZmWRKY79*,合成相关基因 *TPS6*、*CYP71Z18*、*An2*、*KSL5* 和 *TPS1* 的表达变化,探究 MAPK 在玉米胁迫响应中的作用。

在禾谷镰刀菌侵染后,玉米叶片中 zealexin 和 kauralexin 相关合成基因被明显诱导表达。本研究抑制 MAPK 级联信号后,玉米叶片对禾谷镰刀菌侵染更加敏感,通过检测转录因子 *ZmWRKY79*,发现 *ZmWRKY79* 受到 MAPK 级联的调控,进一步检测植保素合成相关基因的表达变化发现, *TPS6* 和 *An2* 等关键合成基因诱导表达也受到抑制,说明 MAPK 级

联可能通过调控 *ZmWRKY79* 参与玉米叶片植保素代谢,进而参与玉米叶片抗病反应。

就植物激素与抗病而言,前人研究发现,烟草中的 MPK6 的活性受到水杨酸(SA)的调节<sup>[17]</sup>。拟南芥 *mpk4* 突变体相比于野生型的 SA 积累量明显增高,对病原菌的抗性也显著提高<sup>[18]</sup>。相比于水杨酸(SA)、茉莉酸(JA)和乙烯(ETH)对植物 MAPKs 的影响<sup>[19,20]</sup>,ABA 与 MAPK 通路之间的相互关系研究很少。ABA 作为胁迫激素参与植物对外界胁迫的响应过程中,外援施加 ABA 可明显诱导玉米植保素的积累和其代谢关键基因的表达。有报道称,玉米受到氧化胁迫时,ABA 体内积累量直接影响 *ZmMPK5* 的活性状态<sup>[21]</sup>。在本研究中,玉米根系 MAPK 通路被抑制后,转录因子 *ZmWRKY79*、*TPS6* 和 *An2* 等植保素代谢过程中的关键基因表达明显受到抑制,说明在根系响应 ABA 过程中,MAPK 通路作为信号的中间传导者,通过对下游效应子调控<sup>[22]</sup>,影响转录因

子 *ZmWRKY79* 的表达, 从而影响了 *TPS6* 和 *An2* 基因表达, 进而调控植保素的合成。

本研究在根中观测到 MAPK 通路和植物激素 ABA 信号之间存在信号交流, 外援施加 ABA 处理能提高植物对植物病原菌的抗性<sup>[23, 24]</sup>。相关研究表明, 一些病原菌自身能产生 ABA 进而刺激活性氧的产生, 使得植物对病原菌更加敏感<sup>[25, 26]</sup>。所以 ABA 信号与 MAPK 通路的互作在植物抗病反应中的作用需深入研究。

植物的抗逆防御机制复杂而庞大, 对外界胁迫的响应有着精细的调控网络。MAPK 通路作为高度保守的真核生物信号传导通路, 在植物抵御外界胁迫的过程中, 从感受外界胁迫信号并转导至下游靶基因的过程中起重要作用。本研究发现, MAPK 通路参与到玉米对病原菌的防御响应, 并通过对玉米离体叶片和根系植保素调控及合成关键基因的表达分析, 发现 MAPK 级联通路可能是通过转录因子 *ZmWRKY79* 调控玉米植保素代谢, 为后续阐明 MAPK 途径在玉米胁迫响应中的调控机理奠定基础。

#### 参考文献:

- [1] Alisa H, Fatma K, Martha M, et al. Novel acidic sesquiterpenoids constitute a dominant class of pathogen-induced phytoalexins in maize[J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(4): 2082–2097.
- [2] Eric A S, Fatma K, Alisa H, et al. Identity, regulation and activity of inducible diterpenoid phytoalexins in maize[J]. *PNAS*, 2011, 108(13): 5455–5460.
- [3] Köllner T G, Schnee C, Degenhardt J, et al. Protonation of a neutral (S)- $\beta$ -bisabolene intermediate is involved in (S)- $\beta$ -macrocarpene formation by the maize sesquiterpene synthases *TPS6* and *TPS11*[J]. *The Journal of Biological Chemistry*, 2008, 283: 20779–20788.
- [4] Mao H, Peters R J, Wang Q, et al. Characterization of CYP71Z18 indicates a role in maize zealexin biosynthesis[J]. *Phytochemistry*, 2016, 121: 4–10.
- [5] Harris L J, Saparno A, Peters R J, et al. The maize *An2* gene is induced by *Fusarium* attack and encodes an ent-copalyl diphosphate synthase[J]. *Plant Molecular Biology*, 2005, 59: 881–894.
- [6] Fu J, Peters R J, Wang Q, et al. A tandem array of ent-Kaurene synthases in maize with roles in gibberellin and more specialized metabolism[J]. *Plant Physiology*, 2016, 170: 742–751.
- [7] Fu J, Liu Q, Wang C, et al. *ZmWRKY79* positively regulates maize phytoalexin biosynthetic gene expression and is involved in stress response[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017.
- [8] Xiong L Z, Yang Y N. Disease resistance and abiotic stress tolerance in rice are inversely modulated by an abscisic acid-inducible mitogen-activated protein kinase[J]. *The Plant Cell*, 2003, 15: 745–759.
- [9] Yuasa T, Ichimura K, Mizoguchi T, et al. Oxidative stress activates AtMPK6, an Arabidopsis homologue of MAP kinase[J]. *Plant Cell Physiology*, 2001, 42: 1012–1016.
- [10] Wang P C, Du Y Y, Li Y, et al. Hydrogen peroxide-mediated activation of MAP kinase 6 modulates nitric oxide biosynthesis and signal transduction in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2010, 22: 2981–2998.
- [11] Sidonskaya E, Schweighofer A, Shubchynskyy V, et al. Plant resistance against the parasitic nematode *Heterodera schachtii* is mediated by MPK3 and MPK6 kinase, which are controlled by the MAPK phosphatase AP2C1 in *Arabidopsis*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(1): 107–118.
- [12] Berriri S, Garcia A V, Frey N F, et al. Constitutively active mitogen-activated protein kinase versions reveal functions of *Arabidopsis* MPK4 in pathogen defense signaling[J]. *The Plant Cell*, 2012, 24: 4281–4293.
- [13] Li G J, Meng X Z, Wang R G, et al. Dual-level regulation of ACC synthase activity by MPK3/MPK6 cascade and its downstream WRKY transcription factor during ethylene induction in *Arabidopsis* [J]. *Plos Genetic*, 2012, 8(6): 1002767.
- [14] Wang J, Ding H, Zhang A, et al. A novel mitogen-activated protein kinase gene in maize (*Zea mays*), *ZmMPK3*, is involved in response to diverse environmental cues[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2010, 52: 442–452.
- [15] Zhu Y, Liu W J, Sheng Y, et al. ABA affects brassinosteroid-induced antioxidant defense via *ZmMAP65-1a* in maize plants[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2015, 56(7): 1442–1455.
- [16] Latrasse D, Jégu T, Li H CH, et al. MAPK-triggered chromatin reprogramming by histone deacetylase in plant innate immunity[J]. *Genome Biology*, 2017, 18: 131–150.
- [17] Zhang S, Klessig D F. Salicylic acid activates a 48-kD MAP kinase in tobacco [J]. *The Plant Cell*, 1997, 9: 809–824.
- [18] Petersen M, Brodersen P, Naested H, et al. Arabidopsis MAP kinase 4 negatively regulates systemic acquired resistance[J]. *Cell*, 2000, 103(7): 1111–20.
- [19] Bari R, Jones J D. Role of plant hormones in plant defence responses[J]. *Plant Molecular Biology*, 2009, 69(4): 473–488.
- [20] Yoo S D, Cho Y H, Tena G, et al. Dual control of nuclear EIN3 by bifurcate MAPK cascades in C2H4 signaling[J]. *Nature*, 2008, 451(7180): 789.
- [21] Schmelz E A, Huffaker A, Sims J W, et al. Biosynthesis, elicitation and roles of monocot terpenoid phytoalexins[J]. *Plant Journal*, 2014, 79(4): 659–78.
- [22] Sukno S A, García V M, Shaw B D, et al. Root infection and systemic colonization of maize by *Colletotrichum graminicola*[J]. *Applied & Environmental Microbiology*, 2008, 74(3): 823.
- [23] Ton J, Flors V, Mauchman B. The multifaceted role of ABA in disease resistance[J]. *Trends in Plant Science*, 2009, 14(6): 310–317.
- [24] Mauchman B, Mauch F. The role of abscisic acid in plant-pathogen interactions[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2005, 8(4): 409–414.
- [25] Balmer D, Papajewski D V D, Planchamp C, et al. Induced resistance in maize is based on organ-specific defence responses[J]. *Plant Journal*, 2013, 74(2): 213–25.
- [26] Bethke G, Unthan T, Uhrig J F, et al. Flg22 regulates the release of an ethylene response factor substrate from MAP kinase 6 in *Arabidopsis thaliana* via ethylene signaling[J]. *PNAS*, 2009, 106(19): 8067–8072.

(责任编辑:姜媛媛)