



植物遗传资源学报
Journal of Plant Genetic Resources
ISSN 1672-1810, CN 11-4996/S

《植物遗传资源学报》网络首发论文

题目: 泛素化调控植物免疫反应研究进展
作者: 郭铭, 司二静, 王燕绣, 姚立蓉, 汪军成, 张宏, 李葆春, 孟亚雄, 马小乐, 王化俊
DOI: 10.13430/j.cnki.jpgr.20241009002
收稿日期: 2024-10-09
网络首发日期: 2025-02-08
引用格式: 郭铭, 司二静, 王燕绣, 姚立蓉, 汪军成, 张宏, 李葆春, 孟亚雄, 马小乐, 王化俊. 泛素化调控植物免疫反应研究进展[J/OL]. 植物遗传资源学报. <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20241009002>



网络首发: 在编辑部工作流程中, 稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定, 且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式(包括网络呈现版式)排版后的稿件, 可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定; 学术研究成果具有创新性、科学性和先进性, 符合编辑部对刊文的录用要求, 不存在学术不端行为及其他侵权行为; 稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准, 正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性, 录用定稿一经发布, 不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容, 只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

出版确认: 纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊(光盘版)》电子杂志社有限公司签约, 在《中国学术期刊(网络版)》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版, 以单篇或整期出版形式, 在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊(网络版)》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物(ISSN 2096-4188, CN 11-6037/Z), 所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

泛素化调控植物免疫反应研究进展

郭铭^{1,2}, 司二静^{1,2}, 王燕绣^{1,2}, 姚立蓉^{1,2}, 汪军成^{1,2}, 张宏^{1,2}, 李葆春^{1,3},
孟亚雄^{1,2}, 马小乐^{1,2}, 王化俊^{1,2}

(¹甘肃省干旱生境作物学重点实验室/甘肃省作物遗传改良与种质创新重点实验室, 兰州 730070; ²甘肃农业大学农学院, 兰州 730070; ³甘肃农业大学生命科学技术学院, 兰州 730070)

摘要: 真菌病害作为农作物产量下降的重要因素之一, 对全球农业生产和粮食安全构成了严重威胁。当植物遭遇病原真菌侵害时, 其防御机制主要涉及复杂的抗病相关蛋白合成调控以及蛋白质翻译后修饰过程。近年来, 泛素化在调控植物免疫反应中的作用成为了植物病理学和分子生物学的热点领域。泛素化作为一种关键的蛋白质翻译后修饰机制, 参与了模式识别受体介导的信号传导路径, 影响这些受体的内吞、降解及再循环过程, 从而增强植物对病原菌的识别能力。此外, 泛素化还与植物激素信号通路相互作用, 共同调节植物的抗病性。特别是E3泛素连接酶作为泛素化过程中的核心成分, 其多样性和特异性为植物提供了精确调控免疫反应的能力。本文介绍了泛素-蛋白酶体系统的反应过程, 并重点围绕蛋白质泛素化修饰在植物免疫应答中的调控作用以及泛素连接酶在植物应对病原菌感染后的功能研究开展论述, 旨在为深入理解植物自身的抗性调节机制以及培育具有更强抗性的作物品种提供新的策略和技术手段, 对于泛素化修饰在植物免疫应答领域的深入研究具有重要意义。

关键词: 植物免疫; 泛素化修饰; E3泛素连接酶

Research Progress on Ubiquitination Regulation of Plant Immune Response to Pathogen

GUO Ming^{1,2}, SI Erjing^{1,2}, WANG Yanxiu^{1,2}, YAO Lirong^{1,2}, WANG Juncheng^{1,2}, ZHANG Hong^{1,2},
LI Baochun^{1,3}, MENG Yaxiong^{1,2}, MA Xiaole^{1,2}, WANG Huajun^{1,2}

(¹Gansu Provincial Key Lab of Arid Land Crop Science / Gansu Provincial Key Lab of Crop Improvement & Germplasm Enhancement, Lanzhou 730070; ²College of Agronomy, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070; ³College of Life Sciences and Technology, Gansu Agriculture University, Lanzhou 730070)

Abstract: As one of the key factors contributing to the decline in crop yields, fungal diseases pose a serious threat to global agricultural production and food security. When plants are attacked by pathogenic fungi, their defense mechanisms primarily involve the complex regulation of disease resistance - related protein synthesis and post - translational modifications of proteins. In recent years, the role of ubiquitination in regulating plant immune responses has become a hot topic in the fields of plant pathology and molecular biology. Ubiquitination, as a critical mechanism of post - translational modification, participates in the signal transduction pathways mediated by pattern recognition receptors (PRRs), influencing the endocytosis, degradation, and recycling of these receptors, thereby enhancing the plant's ability to recognize pathogens. Furthermore, ubiquitination also interacts with plant hormone signaling pathways, working together to regulate the plant's disease resistance. As a central component of the ubiquitination process, the diversity and specificity of E3 ubiquitin ligases provide plants with the ability to precisely regulate their immune responses. In this paper, we mainly introduce the reaction process of the ubiquitin - proteasome system and focus on the regulatory role of protein ubiquitination in plant immune responses, as well as the functional studies of ubiquitin ligases in plants' response to pathogen infection. The aim is to provide new strategies and technical means for a deeper understanding of the mechanisms regulating plant resistance and for breeding crop varieties with enhanced resistance. Investigating ubiquitination in the context of plant immune responses is of great significance for advancing this field.

Key words: plant immunity; ubiquitination modification; E3 ubiquitin ligases

当植物在自然界中面临各类病原菌的挑战时, 为了确保其正常的生长发育, 植物体内会经历一系列的代谢变化以保持并调整细胞的正常生理机能。植物先天免疫反应系统主要包括由病原物相关分子模式 (PAMPs, pathogen-associated molecular patterns) 激发的免疫反应 (PTI, PAMP-triggered immunity) 与效应因子激发的免疫反应 (ETI, effector-triggered immunity), 二者协同防御病原菌的侵害, 其中过敏反应 (HR,

收稿日期: 2024-10-09

第一作者研究方向为作物遗传育种, E-Mail: 1830212364@qq.com

通信作者: 王化俊, 研究方向为麦类作物遗传育种研究, E-Mail: huajunwang@sina.com

基金项目: 国家现代农业产业技术体系 (CARS-05-03B-03); 国家自然科学基金 (32160496, 32460517, 30771331, 31960426, 31860377); 甘肃省教育厅产业支撑计划 (2021CYZC-12); 甘南州科技计划项目 (2022JY1NC001, 22CX8NA047); 甘肃省青年科技基金计划 (20JR5RA010); 甘肃省省级大学生创新创业训练计划 (S202410733033)

Foundation projects: China Agriculture Research System (CARS-05-03B-03); National Natural Science Foundation (32160496, 32460517, 30771331, 31960426, 31860377); Industry Support Program of Gansu Provincial Education Department (2021CYZC-12); Gannan Technology Plan Project (2022JY1NC001, 22CX8NA047); Gansu Province Youth Science and Technology Fund (20JR5RA010); Provincial College Students Innovation and Entrepreneurship Training Program of Gansu Province (S202410733033)

hypersensitive response) 是最典型的一种表现^[1]。目前, 已报道的植物 E3 泛素连接酶在调控抗性中的靶标蛋白类型包含 PTI 反应中的 PRR (pattern recognition receptor) 蛋白 FLS2 (flagellin sensing 2)、ETI 反应中的 NB-LRR (NLR, nucleotide-binding site-leucine rich repeat) 类 R 蛋白 SNC1 (suppressor of npr1-1, constitutive 1) 和 RPS2 (resistance to pseudomonas syringae 2)、激活抗病相关基因转录的转录因子 MYB30 (MYB transcription factor 30) 等, 此外还参与调控茉莉酸 (JA, jasmonic acid)、脱落酸 (ABA, abscisic acid)、赤霉素 (GA, gibberellins)、水杨酸 (SA, salicylic acid) 及乙烯 (ET, ethylene) 等信号分子的产生, 并影响活性氧 (ROS, reactive oxygen species) 的产生及抗病相关基因的激活^[2]。

值得注意的是, 植物在免疫应答中, 泛素介导的蛋白质降解起着关键作用。泛素化修饰 (Ub, ubiquitination) 途径简称 Ub 途径或泛素/26S 蛋白酶体通路, 作为一种常见的转录后调控, 广泛参与到植物体内各种生理生化活动的调节中^[3]。在真核生物体内, 泛素化系统涉及泛素激活酶 (E1, ubiquitin-activating enzyme)、泛素结合酶 (E2, ubiquitin-conjugating enzyme)、泛素连接酶 (E3, ubiquitin ligase) 以及 26S 蛋白酶体等组分。这一系统通过选择性地降解特定蛋白质来调节植物的生长发育、衰老与死亡及对病害和逆境的响应等代谢过程。本文主要综述了泛素化在植物免疫应答调控中的功能及其分子机制, 旨在强调泛素化修饰在探究植物与病原微生物相互作用研究中的重要意义。

1 植物对病原菌的免疫机制

1.1 植物PTI免疫反应

在病原菌与植物的相互作用过程中, 病原菌要想成功侵染植物, 必须跨越两道防线: 一是克服植物表层的物理障碍, 二是突破植物的免疫系统。为此, 植物建立了两个核心的免疫防御体系—PTI和ETI^[4]。PTI 的识别主要通过细胞膜上的模式识别受体 (PRRs, pattern recognition receptors) 和伤害相关分子模式 (DAMPs, damage associated molecular patterns) 来实现, 这一过程主要是病原菌保守蛋白分子 flg22 (flagellin 22-mer) 和 elf18 (elongation factor Tu, 18-mer) 与模式识别受体 FLS2 和共受体 BAK1 (BRI1-Associated Kinase 1) 的胞外结构域结合, 进而形成活性复合体 FLS2/EFR-BAK1, 激活植物免疫系统^[5]。比如拟南芥 (*Arabidopsis thaliana* L.) 中的 AtFLS2 (胞外 LRR 功能域) 通过结合细菌鞭毛蛋白或者鞭毛蛋白的 flg22 引起活性氧迸发, 胼胝质积累^[6]。青枯病菌 (*Ralstonia solanacearum*) 是一种能够感染多种植物的病原菌, 虽然不能直接激发植物的免疫反应, 但其冷休克蛋白的一个特定的 22 个氨基酸短肽 (csp22) 可以作为一种微生物相关分子模式, 对一些茄科植物具有高度致病性^[7]。在植物免疫研究领域, 模式识别受体的作用机制备受关注。其中, 以真菌细胞壁主要成分几丁质为例, 在水稻 (*Oryza sativa* L.) 和拟南芥中分别鉴定出了含有两种类型 Lys M (lysozyme-like, N-acetyl glucosamine binding, or lysin motif) 结构域类似受体激酶。此外, PRRs 受体的活性还受到转录调控、泛素化以及磷酸化等多种机制的调节, 某些受体激酶还能与 PRRs 相互作用, 以调控植物的免疫反应。例如, 丁香假单胞菌 (*Pseudomonas syringae*) 分泌的一种效应蛋白 AvrPtoB, 具备 E3 泛素连接酶功能, 能够特异性地结合 FLS2 和 CERK1 (chitin-elicited receptor kinase 1) 蛋白并促进其降解, 从而干扰 PRRs 介导的免疫信号传递^[8]。另一种效应蛋白 HopA1 (HopA effector 1) 编码一种蛋白磷酸酶, 该酶能够使 MPK3 (mitogen-activated protein kinase 3) 和 MPK6 (mitogen-activated protein kinase 6) 去磷酸化, 从而抑制丝裂原活化蛋白激酶 (MAPKs, Mitogen-Activated Protein Kinases) 信号通路, 增强植物对病原菌的敏感性^[9]。水稻的受体类似激酶 XA21 (*Xanthomonas resistance 21*) 可通过识别 Ax21 有效抵御水稻黄单胞菌 (*Xanthomonas oryzae pv.oryzae*) 的侵害, 从而激发水稻的免疫应答^[10]。病原菌为了抑制植物的抵抗力, 会采取多元化的策略对植物进行攻击, 其目的就是干扰植物免疫信号传导路径下游的抗病基因功能, 进而增强植物对病原菌的易感性。

1.2 植物ETI免疫反应

效应子诱导免疫 (ETI) 是植物的一种关键防御机制, 它通过植物进化出的抗性蛋白 (R 蛋白) 来识别病原菌分泌的效应子。前人研究表明, 大部分能够识别病原体效应分子的蛋白质属于富含亮氨酸重复的核苷酸结合受体 (NLR) 家族, 而 NLR 蛋白是植物细胞内主要的免疫受体, 通过识别病原微生物效应蛋白引发免疫反应和细胞程序性死亡^[11]。植物的 NLR 根据其 N 端的信号转导结构域可以分为三类: TIR-NB-LRR (TNL, toll/interleukin-1 receptor nucleotide binding leucine rich repeat)、CC-NB-LRR (CNL, coiled coil

nucleotide binding leucine rich repeat) 和CCR-NB-LRR (RNL, coiled coil nucleotide binding leucine rich repeat) [12]。TNL主要依赖于EDS1 (Enhanced Disease Susceptibility 1) 识别病原菌效应蛋白, CNL则依赖于NDR1 (Non-race specific Disease Resistance 1) 来激活免疫应答反应, RNL不直接识别病原菌效应蛋白, 而是作用于TNL和CNL下游, 因此称为helper NLR [13]。泛素化对R蛋白的功能有着多方面的调控。在静息状态下, R蛋白的泛素化状态可能有助于维持其在细胞内的正确定位和折叠。当R蛋白识别到病原菌效应子时, 其泛素化状态会迅速改变。一些E3泛素连接酶会被招募到R蛋白-效应子复合物附近, 对R蛋白进行泛素化修饰, 从而有效激活ETI信号通路。此外, 在ETI反应过程中, 正确的泛素化可以保护R蛋白免受蛋白酶体的降解, 使其能够持续发挥作用, 确保ETI信号的持续传递 [14]。例如, 一些特殊的泛素化修饰模式可以阻止R蛋白与E3泛素连接酶的结合, 从而避免其被标记为降解信号, 维持R蛋白的活性, 以支持ETI引发的细胞程序性死亡 (PCD, programmed cell death) 和系统性获得性抗性 (SAR, systemic acquired resistance) 等免疫反应 [15]。在水稻中, *Pigm*基因编码了两个相互作用的NLR (nucleotide-binding domain and leucine-rich repeat containing receptors) 蛋白——PigmS (pigment system S) 和PigmR (pigment system R), 它们以拮抗的方式共同调控对由稻瘟病菌 (*Magnaporthe oryzae*) 引起的植物抗性和产量性状之间的平衡 [16]。在拟南芥中, 病原体效应子AvrAC (avirulence protein from *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria*) 修饰植物中的诱饵蛋白PBL2 (peroxidase-like receptor-like kinase 2), 促进其与静息状态下的ZAR1-RKS1受体复合物结合, 进而激活ZAR1 (zinc activation receptor 1), 从而增强植株对野油菜黄单胞菌 (*Xanthomonas campestris* pv. *campestris*) 的抗病性 [17]。总之, 植物与病原菌之间存在着一种动态的相互作用关系, 这种关系促进了双方的共同进化。与此同时, 病原菌也在不断进化新的效应子, 试图逃避植物的免疫系统。这种相互影响和制约的过程推动了植物与病原菌之间的持续进化竞争。

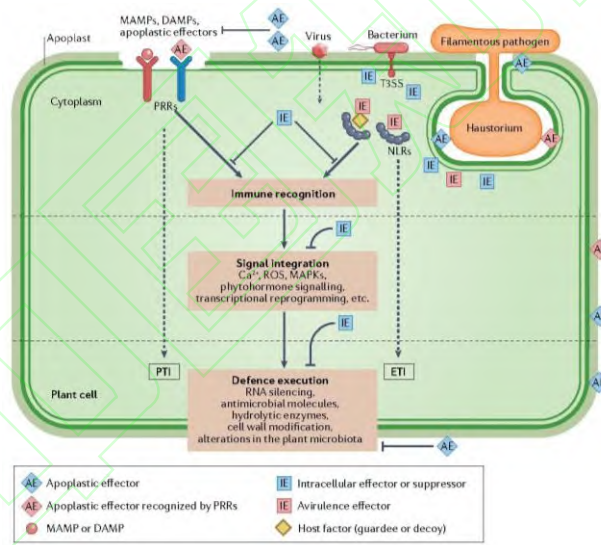


图1 植物先天免疫系统 [4]

Fig.1 The plant innate immune system [4]

1.3 植物免疫中PTI与ETI的协同作用

长期以来, 在植物免疫机制的研究中, PTI和ETI因在识别机制以及早期信号转导方面存在着颇为显著的差异, 故而一直被视作两条相互平行的免疫通路, 它们之间仿佛有着清晰的界限, 互不干扰且各自独立运行。但随着植物免疫学研究的广泛和深入发现, PTI和ETI并不是两个相互独立的免疫系统。ETI能够增强PTI的反应强度, 包括ROS迸发、H₂O₂积累、胼胝质积累和PTI相关基因的诱导表达。不仅如此, PTI反应中BIK1 (botrytis-induced kinase 1) 和RBOHD (respiratory burst oxidase homolog D) 的磷酸化保证了ETI反应的正常发生 [18]。例如, Yuan等 [19]借助拟南芥的PTI缺失系统展开研究, 发现NADPH (nicotinamide adenine dinucleotide phosphate-hydrogen) 氧化酶RBOHD的磷酸化作用能够有效促进活性氧的生成, 而这一过程恰恰是连接由模式识别受体 (PRR) 和核苷酸结合寡聚化结构域样受体 (NLR) 所介导的免疫系统在早期阶段的关键信号事件。Ngou等 [18]研究发现, 植物细胞表面受体在识别病原菌时, 会激活多种蛋白激酶以及NADPH

氧化酶。最新的研究发现，泛素化在PTI和ETI信号转导途径间建立交叉对话机制。PTI过程中产生的泛素化标记的信号蛋白可作为ETI启动的预处理信号，如PTI激活的某些E3泛素连接酶完成对PTI相关蛋白的泛素化修饰后，处于“待命”状态，ETI触发时可迅速识别并泛素化ETI相关蛋白，加速ETI信号启动。反之，ETI触发后的信号也会影响PTI信号通路中蛋白的泛素化，如ETI引发的细胞内钙离子浓度变化等信号可激活或抑制PTI信号通路中的E3泛素连接酶，改变PRRs或MAPK信号通路相关蛋白的泛素化状态，使PTI与ETI信号协同工作，增强免疫反应。

2 泛素-蛋白酶体系统

近年来，蛋白质翻译后修饰（PTM, post-translational modification）在植物应对生物和非生物逆境中的作用已被广泛报道。常见的翻译后修饰包括磷酸化修饰、泛素化修饰、甲基化修饰、乙酰化修饰、糖基化修饰、小分子泛素相关修饰物蛋白（SUMO, small ubiquitin-related modifier protein）修饰等^[20]。其中泛素化修饰作为真核生物重要的翻译后修饰，在调节生长发育和多种信号传导途径中发挥作用，如细胞周期控制、应激反应和病原菌防御信号途径等一系列生理过程。在植物的生长发育过程中，它们经常面临干旱、低温和病原菌侵染等多种生物和非生物胁迫，这些胁迫可能导致植物的代谢过程、活性氧平衡以及DNA复制、转录和翻译等活动发生紊乱^[21]。为了应对这些胁迫，植物进化出了多种防御机制，其中包括及时清除或降解不需要的或功能异常的蛋白质。这些机制有助于维持植物的正常生理功能和提高其对环境胁迫的耐受性。研究表明，蛋白质的清除和降解主要通过两种途径实现：自噬-溶酶体途径（ALP, autophagy-lysosomal pathway）和泛素-蛋白酶体系统（UPS, ubiquitin-proteasome system）。其中，UPS途径因其具有高度的选择性，成为了最主要的蛋白质降解途径，80%以上的细胞内蛋白降解是通过这一途径完成的^[22]。

泛素化是一种常见的蛋白质翻译后修饰方式，大约80%~90%的细胞内蛋白质在经过泛素化后，会通过26S蛋白酶体途径被降解，这是真核细胞中蛋白质处理的主要机制之一。此系统主要由Ub、E1、E2、E3以及26S蛋白酶体和靶蛋白组成。靶蛋白的泛素化主要是由E1、E2和E3的协同参与和依次作用下完成，最终形成泛素-蛋白质复合物^[23]。整个过程为：首先，在三磷酸腺苷（ATP, adenosine triphosphate）的作用下，泛素分子通过E1泛素激活酶进行活化，形成泛素-E1复合物。然后，活化的泛素通过E2泛素结合酶转移到E2上，生成泛素-E2复合物。随后，E3泛素连接酶通过识别目标蛋白，并与E2相互作用，将泛素分子附着到目标蛋白的赖氨酸位点上，形成异肽键。此外，E3还可以促进多个泛素分子串联形成多泛素链，以此标记待降解的蛋白质。最终，这些被标记的蛋白质会被26S蛋白酶体识别并分解成短肽或氨基酸^[24]（图2）。

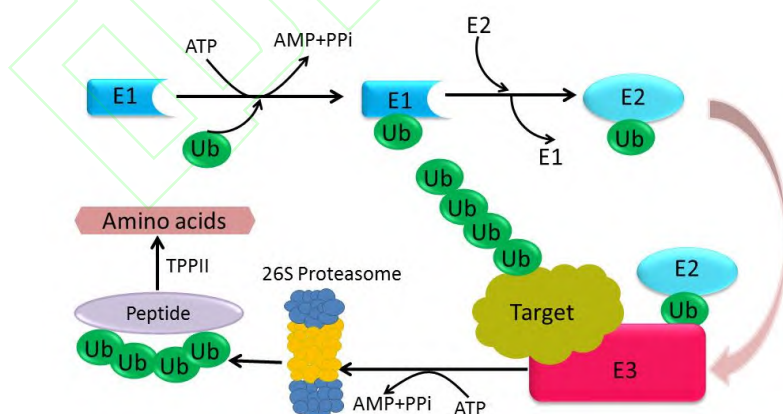


图2 泛素化修饰及蛋白酶体降解过程^[24]

Fig.2 Ubiquitination and proteasomal degradation process^[24]

E1作为启动泛素化的激活酶，并不决定泛素化的特异性，其种类较为有限，因此关于E1的功能研究相较于泛素化系统的其他组分要少。尽管如此，E1在泛素化过程中扮演着至关重要的角色。部分研究已经鉴定了两种E1泛素激活酶：UBA1(ubiquitin-activating enzyme 1)和UBA2(ubiquitin-activating enzyme 2)，且分别在拟南芥^[25]和烟草(*Nicotiana tabacum* L.)^[26]中进行了抗病鉴定。对于E2泛素结合酶，具有典型的泛素偶联结构域(UBC, Ub-conjugating domain)，主要起到桥梁的作用，将泛素从E1转移到E3或者直

接转移到目标蛋白上。目前，E2 基因家族已经在多种植物中被报道。例如，在玉米 (*Zea mays* L.) [27]中共鉴定到了 75 个 E2 基因，大豆 (*Glycine max* L.) [28]中共鉴定出了 71 个 E2 基因，拟南芥[29]中已鉴定出 37 个 E2 基因，番茄 (*Solanum lycopersicum* L.) [30]中已鉴定出 59 个 E2 基因，木薯 (*Manihot esculenta* C.) [31]中已鉴定出 62 个 E2 基因，水稻[32]中已鉴定出 48 个 E2 基因，蓖麻 (*Ricinus communis* L.) [33]中已鉴定出 33 个 E2 基因，马铃薯 (*Solanum tuberosum* L.) [34]中已鉴定出 57 个 E2 基因以及高粱 (*Sorghum bicolor* L.) [35]中已鉴定出 53 个 E2 基因。E3 酶在泛素化级联反应中扮演着至关重要的角色，它们是整个过程中唯一具有特定底物识别能力的酶类。相较于 E1 和 E2 酶，E3 酶在植物体内的种类和数量都更为丰富，数量可达数千种，并且它们的蛋白结构也呈现多样性。根据现有研究，植物中的 E3 酶主要分为以下几个亚家族：HECT (homologous to E6-associated carboxy-terminus) 型、CRL (cullin-RING ligase) 型、RING (really interesting new gene) 型 U-box 型和结构域亚家族[36]。E3 酶的这种多样性和丰富的数量是植物细胞能够精确调控泛素化途径的关键，它们使得细胞能够针对广泛的底物蛋白进行选择性的泛素化，进而调控蛋白质的降解和细胞内的多种生物学过程。这种广泛的底物选择性是植物适应多变环境和应对各种生物及非生物胁迫的重要机制之一。

3 植物泛素化系统参与调控植物免疫反应

在植物的生长过程中，它们经常面临各种生物和非生物胁迫。为了应对这些胁迫，植物主要依赖体内的蛋白质来触发相应的防御机制。而蛋白质的种类及其在细胞内的丰度直接影响植物的抗逆能力，因此，泛素化在植物应对不同类型胁迫的过程中发挥着重要作用。蛋白质泛素化是一种保守的翻译后修饰过程，在植物抗病机制中扮演重要角色[37] (图 3)。这一过程作为调控细胞内吞的关键机制，主要包括单泛素化和多泛素化。其中，发生在泛素 K48 和 K63 位点的多泛素化通常与膜蛋白的内吞及其在细胞内膜系统的分选有关。例如，在植物免疫系统中，PEPR1 (pep receptor 1) 和 PEPR2 (pep receptor 2) 作为 PEP (plant elicitor peptides) 的受体，EFR (EF-Tu receptor) 作为 EF-TU 的受体，FLS2 作为 flg22 的受体，它们在配体激活后会经历内吞过程[38]。在番茄中，组蛋白单泛素化基因 *SIHUB1* 和 *SIHUB2* 能够对组蛋白 H2B (histone H2B) 进行单泛素化，且沉默 *SIHUB1* 或 *SIHUB2* 基因会增强番茄对番茄灰霉病 (*Botrytis cinerea*) 菌的敏感性[39]。在拟南芥中，E3 泛素连接酶 AtPUB13 (*Arabidopsis thaliana* plant U-Box 13) 能够对 FLS2 进行多泛素化，导致其随后的降解[40]。在水稻中，RING 型 E3 泛素连接酶 XB3 与膜受体激酶 XA21 相互作用，这种互作增强了水稻对由水稻黄单胞菌引发的枯萎病的抗性[41]。此外，细胞自噬是一种关键的细胞机制，负责清除老化的蛋白质和受损的细胞器，以维持细胞内部环境的稳定。在真菌病原体中，如稻瘟病菌的研究表明，自噬影响着真菌的营养生长、繁殖、次生代谢和致病性等功能。

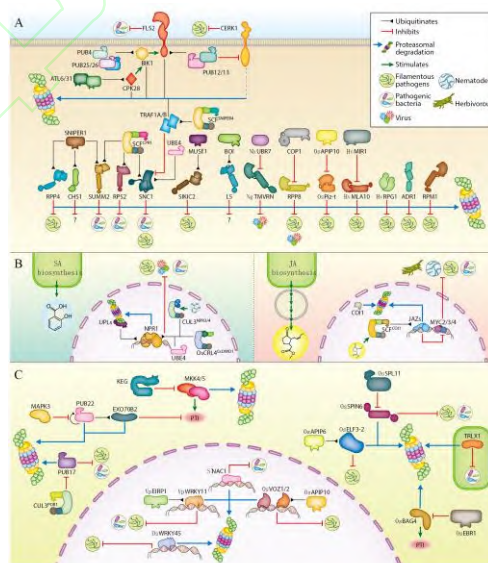


图 3 泛素/26S 蛋白酶体途径参与植物与病原菌互作过程[37]

Fig. 3 Ubiquitin /26S proteasome pathway is involved in the interaction between plant and pathogen[37]

3.1 泛素系统在病原真菌与寄主植物互作过程中的作用

PTI 和 ETI 是植物防御机制的两个层面，植物能够通过识别 PAMPs 和效应子来激活这两种防御途径，从而引发质膜或细胞内的信号转导。多种 E3 泛素连接酶作为正向或负向调节因子参与到这些过程中(表 1)。U-box 型 E3 泛素连接酶最初是在酵母 UFD2 (Ubiquitin fusion degradation 2) 蛋白被发现的，在植物 U-box (PUB, plant U-Box) 蛋白中，U-box 结构域是一个约由 70 个氨基酸组成的保守区域，它与经典的环指结构域有相似之处但又独具特色。U-box 并不直接结合锌离子，尽管它在三维结构上类似于含锌的环指结构域。这个结构域赋予 PUB 蛋白 E3 泛素连接酶活性，使得它们能够通过泛素化修饰调控目标蛋白的命运，如降解、激活或抑制^[42]。研究发现 PUB 类蛋白在不同植物中的数量有所不同，例如在拟南芥中至少有 66 个^[43]，水稻中有 77 个^[44]，小麦 (*Triticum aestivum* L.) 中有 213 个^[45]，大豆中有 125 个^[46]，油菜 (*Brassica napus* L.) 中有 101 个^[47]，番茄中有 62 个^[48]。近年来的研究表明，PUB 蛋白在植物抗病中发挥重要作用。例如，在拟南芥中，当 flg22 与 FLS2 结合时，U-box 泛素连接酶 PUB12 和 PUB13 被协同受体 BAK1 磷酸化，然后直接泛素化 FLS2 以促进其降解^[49]。而水稻中的 AtPUB13 同源基因 Spl11 (spotted Leaf 11) 与稻瘟病菌的互作中同样会被诱导表达^[50]。在另一项研究中，拟南芥中的 PUB22、PUB23 和 PUB24 这三个 E3 泛素连接酶在调控 PAMPs 诱导的 PTI 反应中起负向调控作用。当这些基因发生突变时，拟南芥对丁香假单胞菌 (*Pseudomonas syringae*) 表现出增强的抗性^[51]。在苹果 (*Malus domestica* M.) 中，通过过表达和沉默 *MdPUB29* 基因来提高对真菌病原物的抗性^[52]。*GhPUB17* 是棉花 (*Gossypium hirsutum* L.) 对黄萎病 (*Verticillium dahliae*) 抗性的负调控因子，通过敲除 *GhPUB17* 基因后，可以提高棉花对黄萎病菌的抗性。进一步研究表明，*GhPUB17* 能与 *GhCyP3* 互作，而 *GhCyP3* 主要通过抑制 *GhPUB17* 的连接酶活性，从而减弱棉花植株对黄萎病的抗性^[53]。在番茄中，植物磺胺素受体 PSKR1 (phytosulfokine receptor) 能够增强对由灰霉菌 (*Botrytis cinerea*) 引起的抗性。PSKR1 的活性受到泛素/蛋白酶体降解途径的调控。具体来说，PUB12 和 PUB13 与 PSKR1 相互作用，并通过泛素化修饰显著抑制了 PSKR1 所介导的防御反应^[54]。晚疫病病菌 (*Phytophthora infestans*) 效应子 AVR3a 主要通过调控 U-box E3 连接酶 CMPG1 (cluster mildew resistance gene 1) 的功能，抑制由 *INF1* 引起的细胞程序性死亡，进而促进了晚疫病病菌的侵染^[55]。在马铃薯中，U-box 类 E3 连接酶 StPUB17 不仅促进了 PTI 信号通路中关键基因的表达，还能促进特定的 PTI 途径以及由 Cf4/AVR4 触发的细胞程序性死亡途径，从而增强植物对晚疫病的抗性^[56]。在水稻中，*SPL11* 基因编码的 U-box 和 ARM 结构域蛋白通过与 SPIN6 相互作用来影响水 SA 的合成，调节细胞程序性死亡，并抑制 PAMPs 诱导的信号传递及 PTI 免疫响应^[57]。U-box/ARM 类 E3 泛素连接酶 OsPUB15 在植物体内和体外都能与 PID2 (phosphodiesterase 2) 的激酶功能域 PID2K 相互作用，*OsPUB15* 的过度表达导致转基因水稻幼苗期出现细胞死亡，同时提升了抗病相关基因的表达，并增强了对稻瘟病的抵抗力^[58]。在烟草中，利用 RNAi (RNA interference) 技术抑制 U-box/ARM 类 E3 泛素连接酶 ACRE276 会导致由 Cf 抗性基因调控的过敏反应丧失，并减弱烟草花叶病毒激发子 p50 引发的过敏反应^[59]。同样，在拟南芥中的 *AtPUB17* 和其在烟草中的同源基因 *NtACRE276* 都参与并增强了由 Cf9/AVR9 和 Cf4/AVR4 引起的过敏反应，从而正向调控植物的免疫抗性^[60]。

表 1 植物免疫信号途径中参与调控作用的 E3 泛素连接酶

Table 1 E3 ubiquitin ligases involved in the regulation of plant immune signaling pathways

物种 Species	E3 泛素连接酶 E3 Ub ligase	类型 Type	靶蛋白 Target	功能 Function	参考文献 References
拟南芥 (<i>Arabidopsis thaliana</i> L.)	PUB25/26	U-box	BIK1	负调控免疫反应	[53]
	MUSE1/2	F-box	SIKIC2	负调控免疫反应	[61]
	MUSE16	RING	RPS2	正调控免疫反应	[62]
	CPR1	F-box	SNC1, SUMM2	负调控免疫反应	[63]
	SAUL1	U-box	未知	负调控免疫反应	[64]
	SUSA2	F-box	ARP8	正调控免疫反应	[65]
	PIRE	RING	RbohD	负调控免疫反应	[66]
	SNIPER1/2	U-box	SNC1, RPS2, RPS4, RPM1, RPP4, SUMM2	负调控免疫反应	[67]
	RHA3A/3B	RING	BIK1, PBL1,	正调控抗假单胞菌和灰霉病	[68]

			PBL10		
	SNIPER7	F-box	CDC48	正调控 NLR 类抗病蛋白	[69]
	ATL31/6	RING	CPK28	正调控免疫反应	[70]
	BOI1	RING	BOS1	负调控免疫反应	[71]
	KEG	RING	MKK4, MKK5	负调控免疫反应	[72]
	PUB4	U-box	CERK1	正调控活性氧产生	[73]
	PUB12/13	U-box	FLS2	负调控 PTI 反应	[74]
	PUB22	U-box	Exo70B2	负调控 PTI 反应	[75]
	PUB23/24	U-box	未知	负调控 PTI 反应	[76]
	ATL9	RING	未知	正调控免疫反应	[77]
	RIN2/3	RING	RPM1	正调控免疫反应	[78]
	SON1	F-box	未知	负调控免疫反应	[79]
	MAC3A/B	U-box	MOS12	正调控免疫反应	[80]
	BAH1	RING	未知	负调控免疫反应	[81]
水稻 (<i>Oryza sativa</i> L.)	EL5	RING	UBC5b	正调控抗白叶枯病	[82]
	DRF1	F-box	未知	正调控抗番茄花叶病毒	[83]
	PUB44	U-box	XopPxxo	正调控抗白叶枯病	[84]
	PUB73	U-box	VQ25	正调控抗稻瘟病和白叶枯病	[85]
	XB3	RING	XA21	正调控抗白叶枯病	[86]
	SPL11	U-box	SPIN6	负调控抗稻瘟病和白叶枯病	[50]
	PIE3	U-box	PID2	负调控抗稻瘟病	[87]
	SKP1	SCF	P7-2	负调控抗黑条矮缩病毒侵染	[88]
	RIP1, APIP6	RING	AvrPiz-t	正调控免疫反应	[89]
	APIP10	RING	VOZ1/2	负调控广谱抗病性	[90]
烟草 (<i>Nicotiana tabacum</i> L.)	CMPG1	U-box	AVR3a	正调控免疫反应	[42]
	ACRE74	U-box	未知	正调控抗叶霉病	[91]
	ACRE276	U-box	SRK1-Like kinase	正调控抗番茄叶霉病	[55]
	MEL	RING	SHMT1	正调控广谱抗病性	[92]
玉米 (<i>Zea mays</i> L.)	MIEL1	RING	MYB83	负调控过敏性坏死反应	[93]
马铃薯 (<i>Solanum tuberosum</i> L.)	PUB17	U-box	KH17	正调控抗马铃薯枯萎病	[94]
大豆 (<i>Glycine max</i> L.)	BTB/POZ	RING	AP2	正调控抗大豆疫霉根腐病和茎腐病	[95]
	SAUL1	U-box	未知	负调控抗大豆花叶病毒	[96]
油菜 (<i>Brassica napus</i> L.)	ARC1	U-box	SRK2-Like kinase	正调控免疫反应	[97]
小麦 (<i>Triticum aestivum</i> L.)	E3UBQ	U-box	SSP2	负调控抗小麦叶枯病侵染	[98]
	RING1	RING	RIP92	正调控免疫反应	[99]
	CMPG1-V	U-box	未知	正调控抗小麦白粉病	[100]
葡萄 (<i>Vitis vinifera</i> L.)	EIRP1	RING	WRKY11	正调控抗葡萄白粉病	[101]

3.2 泛素系统参与调控植物抗病相关信号途径

泛素化在植物细胞中参与调控多种生理活动，如细胞周期、激素信号转导、衰老、细胞死亡及抗病反应等。目前，泛素化在植物抗病反应中的作用机制是研究的热点之一。泛素化与多种植物激素如 SA、JA、ABA 和 ET 等的产生、感知、信号转导和输出有关。研究发现，较多的 E3 泛素连接酶参与调控植物抗病途径中，它们主要通过泛素化靶标蛋白来影响抗病信号的传递。

3.2.1 泛素化与丝裂原激活蛋白激酶信号途径调节

在植物细胞中，丝裂原激活蛋白激酶（MAPK, mitogen-activated protein kinase）信号通路是响应外界刺激（如病原体攻击）并引发免疫反应的关键信号传导途径。MAPK 级联反应包括 MAPK 激酶激酶（MAPKKK）、MAPK 激酶（MAPKK）和 MAPK 本身。这些激酶通过磷酸化级联反应激活下游的转录因子和其他效应分子，从而调节植物的免疫反应。近年来，研究者们发现泛素化修饰与植物免疫信号途径中的 MAPK 信号通路有着密切的联系。例如，在拟南芥中，大约有 20 个基因编码 MAPKs，10 个基因编码 MAP2Ks，以及 60 个基因编码 MAP3Ks^[102]。其中，当使用 flg22 处理后，在 AtMKK1 的功能缺失突变体植株中观察到 MPK4 以及其他两个由 flg22 诱导的 MAPKs（即 MPK3 和 MPK6）的活性减弱；而且在这些突变体植株中，WRKY22、WRKY40 和 WRKY53 的表达水平显著增加，同时一些与氧化胁迫相关的基因及细胞壁相关基因的表达也显著上调，这些结果表明 AtMKK1 在植物免疫反应中扮演着重要的角色^[103]。此外，某些泛素连接酶（E3 ligases）可以特异性地泛素化 MAPK 相

关蛋白，进而促进或抑制其活性，影响下游信号传递。例如，在大豆中，沉默 U-box 类型的 E3 泛素连接酶基因 *GmSAUL1*，导致对大豆花叶病毒（SMV, soybean mosaic virus）和丁香假单胞杆菌的致病性减弱，并激活下游 *GmMPK6* 基因的表达^[96]。

3.2.2 泛素化与 SA 信号途径调节 SA 是一种重要的植物激素，参与调控植物对生物胁迫，特别是对真菌和细菌病原体的防御反应。泛素化作为一种关键的蛋白质翻译后修饰，在 SA 信号途径中通过多种机制发挥作用。例如，泛素化修饰可能参与了 PRRs 介导的信号途径与 NLR 介导的信号途径之间的交互作用，这可能涉及到 MAPK 信号通路的激活或调节^[104]。近年来，对 SA 信号途径中的 EDS1 (enhanced disease susceptibility 1)、PAD4 (phytoalexin deficient 4) 和 NPR1 (nonexpresser of pathogenesis-related protein 1) 蛋白进行了广泛研究。其中，NPR1 作为 SA 信号传导中的一个调控元件，含有一个 CRLBTB 型 E3 泛素连接酶的 BTB 结构域，这表明 NPR1 很可能参与自身的泛素化过程。NPR1 还包含一个锚蛋白重复序列，能够与 SA 信号途径中的 PR 基因抑制蛋白 TGA2 (TGA binding Protein 2)、NIMIN1 (Non-expressor of PR genes associated minus INhibitor 1) 等相互作用^[105]。研究表明，突变 NPR1 位点会导致植物无法激活系统获得性抗性 (SAR)，从而使植物对病原体更加敏感。相反，过量表达 NPR1 的转基因植物则表现出对细菌和真菌等病原体的抗性增强^[106]。在胡椒 (*Piper nigrum* L.) 中，胡椒 E3 泛素连接酶 CaRING1 在被 RNAi 后，当接种辣椒疮痂病菌 (*Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria*) 时，叶片中 SA 水平显著下降，并伴随亲和性细胞死亡发生，最终导致抗病相关基因 PR1 的表达呈现下降的趋势^[107]。

3.2.3 泛素化与 JA 信号途径调节 泛素化作为蛋白质降解的主要途径，参与了 JA 的合成和信号传导等过程。研究表明，F-box 类型的 E3 泛素连接酶 COI1 (coronatine insensitive 1) 是 JA 信号途径中的一个重要组成部分，它参与 JA 信号转导并调控植物的抗病性。JA 抑制蛋白 JAZ (jasmonate ZIM-domain) 对 JA 信号通路具有负调控作用，它是 E3 泛素连接酶 SCFCOI1 (skp1-cullin1-F-box protein COI1 complex) 的直接靶标，并与 COI1 相互作用。在这个过程中，JA 的活性形式 JA-Ile 能够被 SCFCOI1 复合体识别，从而促进 JAZ 蛋白的降解，并促使转录激活因子 MYC2 (myelocytomatosis oncogene homolog 2) 的释放，进而激活 JA 防御途径^[108]。在拟南芥中，E3 泛素连接酶 RGLG3 (RGA-like 3) 和 RGLG4 (RGA-like 4) 作为 JA 反应的正调节因子，增强了植株对镰刀菌 (*Fusarium moniliforme*) 感染的抵抗力^[109]。在藜苜蓿 (*Medicago sativa* L.) 中，JA 能够促进三萜皂苷的合成，而 E3 泛素连接酶 MtMKB1 (*Medicago truncatula* mitogen-activated protein kinase binding protein 1) 则参与调控由 JA 触发的三萜皂苷合成途径^[110]。以上结果表明，E3 泛素连接酶在调控 MAPK 信号通路及抗病相关激素 SA/JA 等信号途径中发挥重要作用。

3.2.4 泛素化与 ET 信号途径调节 ET 信号途径与植物体内的其他激素信号途径 (如 SA、JA 等) 存在复杂的交互作用。泛素化通过调节 ET 信号途径中的关键蛋白，帮助植物平衡和协调不同类型的防御机制。研究表明，当植物受到病原相关分子模式 (PAMPs) 诱导时，活化的丝裂原活化蛋白激酶 6 (MPK6) 可通过磷酸化作用保护乙烯合成酶 ACS2 (1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase 2) 和 ACS6 (1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase 6) 免于被蛋白酶体途径降解。此外，II 型的 ACS 蛋白质成员，包括 ACS4、ACS5 和 ACS9，其稳定性也受到 E3 泛素连接酶 BTB (broad-complex, tramtrack, and bric-a-brac) 结构域蛋白 ETO1 (ethylene overproducer 1)、EOL1 (ethylene overproducer-like 1) 和 EOL2 (ethylene overproducer-like 2) 的调控，这些连接酶负责 ACS 蛋白质的泛素化降解过程^[111]。这种泛素化依赖的蛋白降解过程对于精细调控植物体内蛋白的水平 and 活性至关重要，进而影响植物对环境信号的响应和防御策略的调整。ET 信号传导中的关键转录因子 EIN3 (ethylene insensitive 3) 在植物对乙烯的响应中起着核心作用。研究表明，EIN3 蛋白的稳定性受到 MAPK 级联反应的调控。具体来说，MPK6 能够磷酸化 EIN3 蛋白的 Thr174 位点，这一磷酸化事件导致 EIN3 更容易被 E3 泛素连接酶 SCFEBF1/EBF2 (skp1-cullin-F-box complex with EBF1/EBF2) 识别并促进其泛素化降解。这种泛素化依赖的蛋白降解是调节 EIN3 稳定性和 ET 信号传导的重要机制。另一方面，EIN3 蛋白中的 Thr592 位点的磷酸化并不依赖于 MPK6 的作用，该磷酸化有助于增强 EIN3 蛋白的稳定性，防止其被泛素化并降解。另外，作为 ET 信号通路中的一个负调控因子 CTR1 (constitutive triple response 1)，同样促进 Thr592 位点的磷酸化，从而帮助在细胞内维持 EIN3 蛋白水平的平衡^[112]。

通过这些机制,泛素化不仅在调节 ET 信号途径中发挥作用,还在植物体内激素信号途径的交互作用中扮演着关键角色,帮助植物适应和响应不同的环境压力。这些发现为理解植物如何通过泛素化途径来调节其复杂的防御网络提供了重要的分子机制,并可能为作物改良和病害管理提供新的策略。

4 展望

泛素化是动植物中最重要和最普遍的蛋白质后修饰之一。近年来,在泛素化如何调控免疫信号传导方面取得了显著进展。E3 泛素连接酶家族庞大且功能复杂,是当前研究的热点。作为泛素化-蛋白酶体途径中的关键成分,E3 泛素连接酶在特异性识别目标蛋白方面发挥着重要作用,因此成为研究植物生长发育及应对逆境机制的一个重点。在 PTI 反应中,E3 泛素连接酶参与免疫受体和受体样胞质激酶 (RLCKs) 的更新换代,以精细调节下游免疫反应,包括活性氧 (ROS) 爆发、MAPK 级联激活和钙信号传导。泛素化还在 ETI 反应中发挥重要作用,通过调控 NLR 蛋白和正向调控 NLR 介导抗性的转录因子的稳定性来实现。此外,泛素化通过降解负向免疫调控因子和被 NLR 保护的蛋白质,正向调控植物免疫反应。

尽管近期的遗传学研究为人类提供了关于泛素化功能的基本了解,但其详细的运作机制仍有待进一步探索。例如,已有报道表明 NLR 介导的 ETI 免疫完全激活依赖于模式识别受体 (PRRs) [113]。泛素化是否有助于 PTI 与 ETI 之间的联系、相互作用或协同增强? E3 泛素连接酶是如何调控 NLR 蛋白的积累,以及被激活的 NLRs 是否会被泛素化并降解? 我们能否通过修改 E3 泛素连接酶及其底物来调控植物的抗性,并在生长与防御之间取得平衡,进而培育出抗病高产作物? 此外,虽然许多研究已经探讨了泛素化与其他蛋白质后修饰在植物免疫中的相互作用,但更深入的研究仍需探究这些修饰如何协调作用以调控植物免疫,这对于作物改良非常重要。

参考文献

- [1] Sun J, Song W Z, Chang Y, Wang Y W, Lu T G, Zhang Z G. OsLMP1, encoding a deubiquitinase, regulates the immune response in rice. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 12: 814465
- [2] 王磊, 高晓清, 朱苓华, 周永力, 黎志康. 植物 WRKY 转录因子家族基因抗病相关功能的研究进展. *植物遗传资源学报*, 2011, 12(1): 80-85
Wang L, Gao X Q, Zhu Q H, Zhou Y L, Li Z K. Advances in research on function of WRKY transcription factor genes in plant resistance. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2011, 12(1): 80-85
- [3] 张佳玲, 王景一, 奚亚军, 景蕊莲. 小麦 E3 泛素连接酶基因 *TaAIRP2-1B* 克隆及功能分析. *植物遗传资源学报*, 2020, 21(5): 1237-1244
Zhang J L, Wang J Y, Xi Y J, Jing R L. Cloning and functional analysis of an E3 ubiquitin ligase gene *TaAIRP2-1B* from wheat. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2020, 21(5): 1237-1244
- [4] Wang Y, Pruitt R N, Nuernberger T, Wang Y C. Evasion of plant immunity by microbial pathogens. *Nature Reviews Microbiology*, 2022, 20(8): 449-464
- [5] Sun Y, Li L, Macho A P, Han Z, Hu Z, Zipfel C, Zhou J M, Chai J. Structural basis for flg22-induced activation of the Arabidopsis FLS2-BAK1 immune complex. *Science*, 2013, 342(6158): 624-628
- [6] Chinchilla D, Bauer Z, Regenass M, Boller T, Felix G. The *Arabidopsis* receptor kinase FLS2 binds flg22 and determines the specificity of flagellin perception. *The Plant Cell*, 2006, 18(2): 465-476
- [7] Wei Y L, Caceres-Moreno C, Jimenez-Gongora T, Wang K K, Sang Y Y, Lozano-Duran R, Macho A P. The *Ralstonia solanacearum* csp22 peptide, but not flagellin-derived peptides, is perceived by plants from the *Solanaceae* family. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16(7): 1349-1362
- [8] Saur I M L, Kadota Y, Sklenar J, Rathjen J P. NbCSPR underlies age-dependent immune responses to bacterial cold shock protein in *Nicotiana benthamiana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2016, 113(12): 3389-3394
- [9] Turek I, Tischler N, Lassig R, Trujillo M. Multi-tiered pairing selectivity between E2 ubiquitin-conjugating enzymes and E3 ligases. *Journal of Biological Chemistry*, 2018, 293(42): 16324-16336
- [10] Park J, Kim T H, Takahashi Y, Schwab R, Dressano K, Stephan A B, Ceciliato P H O, Ramirez E, Garin V, Huffaker A, Schroeder J I. Chemical genetic identification of a lectin receptor kinase that transduces immune responses and interferes with abscisic acid signaling. *The Plant Journal*, 2019, 3(98): 492-510
- [11] Jones C A, Greer-Phillips S E, Borkovich K A. The response regulator RRG-1 functions upstream of a mitogen-activated protein kinase pathway impacting asexual development, female fertility, osmotic stress, and fungicide resistance in *Neurospora crassa*. *Molecular Biology of the Cell*, 2007, 18(6): 2123-2136
- [12] Wan L, Essuman K, Anderson R G, Chung E H, Nishimura E O, Diantonio A, Milbrandt J, Dangl J L, Nishimura M T. TIR domains of plant immune receptors are NAD⁺-cleaving enzymes that promote cell death. *Science*, 2019, 365(6455): 799-803
- [13] Saile S C, El Kasmi F. Small family, big impact: RNL helper NLRs and their importance in plant innate immunity. *PLoS Pathogens*, 2023, 19(4): e1011315
- [14] Henry E, Yadeta K A, Coaker G. Recognition of bacterial plant pathogens: local, systemic and transgenerational immunity. *New Phytologist*, 2013, 199(4): 908-915
- [15] Valandro F, Menguer P K, Cabreira-Cagliari C, Margis-Pinheiro M, Cagliari A. Programmed cell death (PCD) control in plants: New insights from the *Arabidopsis thaliana* deathosome. *Plant Science*, 2020, 299: 110603
- [16] Deng Y, Zhai K, Xie Z, Yang D, Zhu X, Liu J, Wang X, Qin P, Yang Y, Zhang G, Li Q, Zhang J, Wu S, Milazzo J, Mao B, Wang E, Xie H, Tharreau D, He Z. Epigenetic regulation of antagonistic receptors confers rice blast resistance with yield balance. *Science*, 2017, 355(6328): 962-965
- [17] Wang G, Roux B, Feng F, Guy E, Li L, Li N, Zhang X, Lautier M, Jardinaud M F, Chabannes M, Arlat M, Chen S, He C, Noë L D, Zhou J M. The decoy substrate of a pathogen effector and a pseudokinase specify pathogen-induced modified-self recognition and immunity in plants. *Cell Host and Microbe*, 2015, 18(3): 285-295
- [18] Ngou B P M, Ahn H K, Ding P T, Jones J D G. Mutual potentiation of plant immunity by cell-surface and intracellular receptors. *Nature*, 2021, 592(7852):

- [19] Yuan M H, Jiang Z Y, Bi G Z, Nomura K, Liu M H, Wang Y P, Cai B Y, Zhou J M, He S Y, Xin X F. Pattern-recognition receptors are required for NLR-mediated plant immunity. *Nature*, 2021, 592(7852): 105-109
- [20] 刘静, 李亚超, 周梦岩, 吴鹏飞, 马祥庆, 李明. 植物蛋白质翻译后修饰组学研究进展. *生物技术通报*, 2021, 37(1): 67-76
Liu J, Li Y C, Zhou M Y, Wu P F, Ma X Q, Li M. Advances in the studies of plant protein post-translational modification. *Biotechnology Bulletin*, 2021, 37(1): 67-76
- [21] 张雅文, 沈祥娟, 朱美娇, 张海玲, 王全伟. 大豆 E3 泛素连接酶基因 *GmAIRP1* 的同源克隆及在烟草中的功能鉴定. *植物遗传资源学报*, 2019, 20(4): 1011-1019
Zhang Y W, Shen X J, Zhu M J, Zhang H L, Wang Q W. Homologous cloning of soybean E3 ubiquitin ligase gene *GmAIRP1* and its functional identification in tobacco. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20(4): 1011-1019
- [22] 王瑞同, 王景一, 毛新国, 吕小平, 刘惠民, 景蕊莲. 小麦 RING 型 E3 泛素连接酶基因 *TaSDIR1-D* 克隆与功能分析. *植物遗传资源学报*, 2018, 19(5): 951-958
Wang R T, Wang J Y, Mao X G, Chang X P, Liu H M, Jing R L. Cloning and functional analysis of a RING-type E3 ubiquitin ligase gene *TaSDIR1-D* in wheat. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2018, 19(5): 951-958
- [23] Yan S S, Wang Y X, Yu B W, Gan Y W, Lei J J, Chen C M, Zhu Z S, Qiu Z K, B H. A putative E3 ubiquitin ligase substrate receptor degrades transcription factor SmNAC to enhance bacterial wilt resistance in eggplant. *Horticulture Research*, 2024, 11(1): uhad246
- [24] Zientara-Ryttter K, Sirko A. To deliver or to degrade-an interplay of the ubiquitin-proteasome system, autophagy and vesicular transport in plants. *The FEBS Journal*, 2016, 283(19): 3534-3555
- [25] 郭慧妍, 董雪, 安梦楠, 夏子豪, 吴元华. 泛素化修饰关键酶在植物抗逆反应中的功能研究进展. *生物技术通报*, 2024, 40(4): 1-11
Guo H Y, Dong X, An M M, Xia Z H, Wu Y H. Research progress in the roles of key enzymes of ubiquitination modification in plant stress responses. *Biotechnology Bulletin*, 2024, 40(4): 1-11
- [26] Takizawa M, Goto A, Watanabe Y. The tobacco ubiquitin-activating enzymes NtE1A and NtE1B are induced by tobacco mosaic virus, wounding and stress hormones. *Molecules and Cells*, 2005, 19(2): 228-231
- [27] Li X N, Zhu L M, Wu Z X, Chen J J, Wang T Z, Zhang X L, Mei G F, Wang J, Lyu G H. Classification and expression profile of the U-box E3 ubiquitin ligase enzyme gene family in maize (*Zea mays* L.). *Plants*, 2022, 11(19): 2459
- [28] Zhang C Y, Song L, Choudhary M K, Zhou B J, Sun G C, Broderick K, Giesler L, Zeng L R. Genome-wide analysis of genes encoding core components of the ubiquitin system in soybean (*Glycine max*) reveals a potential role for ubiquitination in host immunity against soybean cyst nematode. *BMC Plant Biology*, 2018, 18: 149
- [29] Kraft E, Stone S L, Ma L, Su N, Gao Y, Lau O S, Deng X W, Callis J. Genome analysis and functional characterization of the E2 and RING-type E3 ligase ubiquitination enzymes of *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 2005, 139(4): 1597-1611
- [30] Sharma B, Bhatt T K. Genome-wide identification and expression analysis of E2 ubiquitin-conjugating enzymes in tomato. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 6782
- [31] 贾利强. 木薯泛素结合酶的生物信息学分析. *基因组学与应用生物学*, 2021, 40(S2): 2765-2774
Jia L Q. Bioinformatic analysis of the ubiquitin conjugating enzyme gene family in cassava. *Genomics and Applied Biology*, 2021, 40(S2): 2765-2774
- [32] Bae H, Kim W T. Classification and interaction modes of 40 rice E2 ubiquitin-conjugating enzymes with 17 rice ARM-U-box E3 ubiquitin ligases. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2014, 444(4): 575-580
- [33] 张洪雨, 王晓宇, 段琼, 刘翎铭, 孟迪, 张继星. 蓖麻 E2 基因家族鉴定及生物信息学分析. *内蒙古民族大学学报*, 2020, 35(6): 489-496
Zhang H Y, Wang X Y, Duan Q, Liu X M, Meng D, Zhang J X. Identification and bioinformatics analysis of E2 gene family in *Ricinus communis* L. *Journal of Inner Mongolia Minzu University*, 2020, 35(6): 489-496
- [34] 刘维刚. 马铃薯泛素结合酶 E2 基因家族鉴定和 *StUBC9* 基因克隆及功能研究. 兰州: 甘肃农业大学, 2019
Liu W G. Genome-wide identification of ubiquitin conjugating enzymes E2 gene family and cloning and functional analysis of *StUBC9* in potato. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2019
- [35] Jia L Q, Zhao Q F, Chen S. Evolution and expression analysis of the sorghum ubiquitin-conjugating enzyme family. *Functional Plant Biology*, 2019, 46(3): 236-247
- [36] Yi S Y, Lee M, Kwon S Y, Kim W T, Lim Y P, Kang S Y. RING-type E3 ubiquitin ligases AtRDUF1 and AtRDUF2 positively regulate the expression of *PR1* gene and pattern-triggered immunity. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(23): 14525
- [37] Langin G, González-Fuente M, Üstün S. The plant ubiquitin-proteasome system as a target for microbial manipulation. *Annual Review of Phytopathology*, 2023, 61(1): 351-375
- [38] Mbengue M, Bourdais G, Gervasi F, Robatzek S. Clathrin-dependent endocytosis is required for immunity mediated by pattern recognition receptor kinases. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2016, 113(39): 11034-11039
- [39] Cheng Y T, Li Y Z, Huang S, Li X. Stability of plant immune-receptor resistance proteins is controlled by SKP1-CULLIN1-F-box(SCF)-mediated protein degradation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2011, 108(35): 14694-14699
- [40] Martins S, Dohmann E M N, Cayrel A, Johnson A, Fischer W, Pojer F, Satiat-Jeunemaître B, Jaillais Y, Chory J, Geldner N, Vert G. Internalization and vacuolar targeting of the brassinosteroid hormone receptor BRI1 are regulated by ubiquitination. *Nature Communications*, 2015, 6(1): 6151
- [41] Dong W, Nowara D, Schweizer P. Protein polyubiquitination plays a role in basal host resistance of barley. *The Plant Cell*, 2006, 18(11): 3321-3331
- [42] Ma A, Zhang D, Wang G, Wang K, Li Z, Gao Y H, Li H C, Bian C, Cheng J K, Han Y N, Yang S H, Gong Z Z, Qi J S. *Verticillium dahliae* effector VDAL protects MYB6 from degradation by interacting with PUB25 and PUB26 E3 ligases to enhance *Verticillium* wilt resistance. *The Plant Cell*, 2021, 33(12): 3675-3699
- [43] Mudgil Y, Shiu S H, Stone S L, Salt J N, Goring D R. A large complement of the predicted *Arabidopsis* ARM repeat proteins are members of the U-box E3 ubiquitin ligase family. *Plant Physiology*, 2004, 134(1): 59-66
- [44] Zeng L R, Park C H, Venu R C, Gou J L, Wang G L. Classification, expression pattern, and E3 ligase activity assay of rice U-box-containing proteins. *Molecular Plant*, 2008, 1(5): 800-815
- [45] Kim D Y, Lee Y J, Hong M J, Kim J H, Seo Y W. Genome wide analysis of U-box E3 ubiquitin ligases in wheat (*Triticum aestivum* L.). *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(5): 2699
- [46] Wang N, Liu Y, Cong Y, Wang T T, Zhong X J, Yang S P, Li Y, Gai J Y. Genome-wide identification of soybean U-box E3 ubiquitin ligases and roles of GmPUB8 in negative regulation of drought stress response in *Arabidopsis*. *Plant and Cell Physiology*, 2016, 57(6): 1189-1209
- [47] Wang C, Duan W, Riquicho A R M, Jing Z G, Liu T K, Hou X L, Li P. Genome-wide survey and expression analysis of the *PUB* family in Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*). *Molecular Genetics and Genomics*, 2015, 290: 2241-2260
- [48] Sharma B, Taganna J. Genome-wide analysis of the U-box E3 ubiquitin ligase enzyme gene family in tomato. *Scientific Reports*, 2020, 10(1): 9581

- [49] Ryu M Y, cho S K, Hong Y, Kim J, Kim J H, Kim G M, Chen Y J, Knoch E, Møller B L, Kim W T, Lyngkjær M F, Yang S W. Classification of barley U-box E3 ligases and their expression patterns in response to drought and pathogen stresses. *BMC Genomics*, 2019, 20: 326
- [50] Zeng L R, Park C H, Venu R C, Gough J L, Wang G L. Classification, expression pattern, and E3 ligase activity assay of rice U-box-containing proteins. *Molecular Plant*, 2008, 1(5): 800-815
- [51] Zhou J G, Liu D R, Wang P, Shan L B. Regulation of *Arabidopsis* brassinosteroid receptor BRI1 endocytosis and degradation by plant U-box PUB12/PUB13-mediated ubiquitination. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2018, 115(8): E1906-E1915
- [52] Han P L, Wang C K, Liu X J, Dong Y H, Jiang H, Hu D G, Hao Y J. BTB-BACK domain E3 ligase MdPOB1 suppresses plant pathogen defense against *Botryosphaeria dothidea* by ubiquitinating and degrading MdPUB29 protein in apple. *Plant and Cell Physiology*, 2019, 60(10): 2129-2140
- [53] 秦涛. GhPUB17 在棉花抗黄萎病中的功能鉴定. 武汉: 华中农业大学, 2019
- [54] Qin T. Functional identification of E3 ligase GhPUB17 in cotton resistance to *Verticillium dahliae*. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2019
- [55] Hu Z, Fang H, Zhu C, Gu S H, Ding S T, Yu J Q, Shi K. Ubiquitylation of phytosulfokine receptor 1 modulates the defense response in tomato. *Plant Physiology*, 2023, 192(3): 2507-2522
- [56] Gilroy E M, Taylor R M, Hein I, Boevink P, Sadanandom A, Birch P R. CMPG1-dependent cell death follows perception of diverse pathogen elicitors at the host plasma membrane and is suppressed by *Phytophthora infestans* RXLR effector AVR3a. *New Phytologist*, 2011, 190(3): 653-666
- [57] He Q, Mcllellan H, Boevink P C, Sadanandom A, Xie C, Birch P R, Tian Z. U-box E3 ubiquitin ligase PUB17 acts in the nucleus to promote specific immune pathways triggered by *Phytophthora infestans*. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(11): 3189-3199
- [58] Li W, Ahn I P, Ning Y S, Park C H, Zeng L R, Whitehill J G A, Lu H B, Zhao Q Z, Ding B, Xie Q, Zhou J M, Dai L Y, Wang G L. The U-Box/ARM E3 ligase PUB13 regulates cell death, defense, and flowering time in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 2012, 159(1): 239-250
- [59] Wang J, Qu B Y, Dou S J, Li L Y, Yin D D, Pang Z Q, Zhou Z Z, Tian M M, Liu G Z, Xie Q, Tang D Z, Chen X W, Zhu L H. The E3 ligase OsPUB15 interacts with the receptor-like kinase PID2 and regulates plant cell death and innate immunity. *BMC Plant Biology*, 2015, 15: 49
- [60] Yang C W, González-Lamothe R, Ewan R A, Rowland O, Yoshioka H, Shenton M, Ye H, O'donnell E, Jones J D G, Sadanandom A. The E3 ubiquitin ligase activity of *Arabidopsis* PLANT U-BOX17 and its functional tobacco homolog ACRE276 are required for cell death and defense. *The Plant Cell*, 2006, 18(4): 1084-1098
- [61] Rowland O, Ludwig A A, Merrick C J, Baillieux F, Tracy F E, Durrant W E, Fritz-Laylin L, Nekrasov V, Sjölander K, Yoshioka H, Jones J D. Functional analysis of *AVR9/Cf-9* rapidly elicited genes identifies a protein kinase, ACIK1, that is essential for full Cf-9-dependent disease resistance in tomato. *Plant Cell*, 2005, 17(1): 295-310
- [62] Dong O X O, Ao K, Xu F, Johnson K C M J, Wu Y X, Li L, Xia S T, Liu Y N, Huang Y, Rodriguez E, Chen X J, Chen S, Zhang Y L, Petersen M, Li X. Individual components of paired typical NLR immune receptors are regulated by distinct E3 ligases. *Nature Plants*, 2018, 4(9): 699-710
- [63] Huang Y, Li J H, Huang T T, Bai X, Li Q, Gong Y H, Hoy R, He Z Q, Liu J, Liao J Q, Yuan M, Ding C B, Li X, Cai Y. Homeostasis of *Arabidopsis* R protein RPS2 is negatively regulated by the RING-type E3 ligase MUSE16. *Journal of Experimental Botany*, 2023, 74(6): 2160-2172
- [64] Liu J, Huang Y Y, Kong L, Yu X, Feng B M, Liu D R, Zhao B Y, Mendes G C, Yuan P G, Ge D D, Wang W M, Fontes E P B, Li P W, Shan L B, He P. The malectin-like receptor-like kinase LETUM1 modulates NLR protein SUMM2 activation via MEKK2 scaffolding. *Nature Plants*, 2020, 6(9): 1106-1115
- [65] Liang W W, Van W S, Tong M X Z, Li X. TIR-NB-LRR immune receptor SOC 3 pairs with truncated TIR-NB protein CHS 1 or TN 2 to monitor the homeostasis of E3 ligase SAUL 1. *New Phytologist*, 2019, 221(4): 2054-2066
- [66] Liang W W, Tong M X Z, Li X. SUSAA2 is an F-box protein required for autoimmunity mediated by paired NLRs SOC3-CHS1 and SOC3-TN2. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 5190
- [67] Lee D H, Lal N K, Lin Z J D, Ma S S, Liu J, Castro B, Toruño T, Dinesh-Kumar S P, Coaker G. Regulation of reactive oxygen species during plant immunity through phosphorylation and ubiquitination of RBOHD. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 1838
- [68] Wu Z S, Tong M X Z, Tian L, Zhu C P, Liu X R, Zhang Y L, Li X. Plant E3 ligases SNIPER 1 and SNIPER 2 broadly regulate the homeostasis of sensor NLR immune receptors. *The EMBO Journal*, 2020, 39(15): e104915
- [69] Ma X Y, Claus L A N, Leslie M E, Tao K, Wu Z P, Liu J, Yu X, Li B, Zhou J G, Savatin D V, Peng J M, Tyler B M, Heese A, Russinova E, He P, Shan L B. Ligand-induced monoubiquitination of BIK1 regulates plant immunity. *Nature*, 2020, 581(7807): 199-203
- [70] Ao K, Tong M X Z, Li L, Lüdke D, Lipka V, Chen S, Wiermer M, Li X. SCF^{SNIPER7} controls protein turnover of unfoldase CDC48A to promote plant immunity. *New Phytologist*, 2021, 229(5): 2795-2811
- [71] Liu X T, Zhou Y U, Du M S, Liang X L, Fan F G, Huang G Z, Zou Y M, Bai J J, Lu D P. The calcium-dependent protein kinase CPK28 is targeted by the ubiquitin ligases ATL31 and ATL6 for proteasome-mediated degradation to fine-tune immune signaling in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 2022, 34(1): 679-697
- [72] Huang J Z, Wu X Q, Gao Z Y. The RING-type protein BOI negatively regulates the protein level of a CC-NBS-LRR in *Arabidopsis*. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2021, 578: 104-109
- [73] Gao C Y, Sun P W, Wang W, Tang D Z. *Arabidopsis* E3 ligase KEG associates with and ubiquitinates MKK4 and MKK5 to regulate plant immunity. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63(2): 327-339
- [74] Desaki Y, Takahashi S, Sato K, Maeda K, Matsui S, Yoshimi I, Miura T, Jumonji J I, Takeda J, Yashima K, Kohari M, Suenaga T, Terada H, Narisawa T, Shimizu T, Yumoto E, Miyamoto K, Narusaka M, Narusaka Y, Kaku H, Shibuya N. PUB4, a CERK1-interacting ubiquitin ligase, positively regulates MAMP-triggered immunity in *Arabidopsis*. *Plant and Cell Physiology*, 2019, 60(11): 2573-2583
- [75] Lu D P, Lin W W, Gao X Q, Wu S J, Cheng C, Avila J, Heese A, Devarenne T P, He P, Shan L B. Direct ubiquitination of pattern recognition receptor FLS2 attenuates plant innate immunity. *Science*, 2011, 332(6036): 1439-1442
- [76] Stegmann M, Anderson R G, Ichimura K, Pecenkova T, Reuter P, Žárský V, McDowell J M, Shirasu K, Trujillo M. The ubiquitin ligase PUB22 targets a subunit of the exocyst complex required for PAMP-triggered responses in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 2012, 24(11): 4703-4716
- [77] Trujillo M, Ichimura K, Casais C, Shirasu K. Negative regulation of PAMP-triggered immunity by an E3 ubiquitin ligase triplet in *Arabidopsis*. *Current Biology*, 2008, 18(18): 1396-1401
- [78] Berrocal-Lobo M, Stone S, Yang X, Antico J, Callis J, Ramonell K M, Somerville S. ATL9, a RING zinc finger protein with E3 ubiquitin ligase activity implicated in chitin-and NADPH oxidase-mediated defense responses. *PloS One*, 2010, 5(12): e14426
- [79] Kawasaki T, Nam J, Boyes D C, Holt III B F, Hubert D A, Wiig A, Dangl J L. A duplicated pair of *Arabidopsis* RING-finger E3 ligases contribute to the RPM1-and RPS2-mediated hypersensitive response. *The Plant Journal*, 2005, 44(2): 258-270
- [80] Kim H S, Delaney T P. *Arabidopsis* SON1 is an F-box protein that regulates a novel induced defense response independent of both salicylic acid and systemic acquired resistance. *The Plant Cell*, 2002, 14(7): 1469-1482
- [81] Xu F, Xu S H, Wiermer M, Zhang Y L, Li X. The cyclin L homolog MOS12 and the MOS4-associated complex are required for the proper splicing of plant resistance genes. *The Plant Journal*, 2012, 70(6): 916-928
- [82] Yaeno T, Iba K. BAH1/NLA, a RING-type ubiquitin E3 ligase, regulates the accumulation of salicylic acid and immune responses to *Pseudomonas syringae* DC3000. *Plant Physiology*, 2008, 148(2): 1032-1041

- [82] Takai R, Matsuda N, Nakano A, Hasegawa K, Akimoto C, Shibuya N, Minami E. EL5, a rice *N*-acetylchitoooligosaccharide elicitor-responsive RING-H2 finger protein, is a ubiquitin ligase which functions *in vitro* in co-operation with an elicitor-responsive ubiquitin-conjugating enzyme, OsUBC5b. *The Plant Journal*, 2002, 30(4): 447-455
- [83] Cao Y F, Yang Y Y, Zhang H J, Li D Y, Zheng Z, Song F M. Overexpression of a rice defense-related F-box protein gene *OsDRF1* in tobacco improves disease resistance through potentiation of defense gene expression. *Physiologia Plantarum*, 2008, 134(3): 440-452
- [84] Ishikawa K, Yamaguchi K, Sakamoto K, Yoshimura S, Inoue K, Tsuge S, Kojima C, Kawasaki T. Bacterial effector modulation of host E3 ligase activity suppresses PAMP-triggered immunity in rice. *Nature Communications*, 2014, 5(1): 5430
- [85] Hao Z Y, Tian J F, Fang H, Fang L, Xu X, He F, Li S Y, Xie W Y, Du Q, You X M, Wang D B, Chen Q H, Wang R Y, Zuo S M, Yuan M, Wang G L, Xia L Q, Ning Y S. A VQ-motif-containing protein fine-tunes rice immunity and growth by a hierarchical regulatory mechanism. *Cell Reports*, 2022, 40(7): 111235
- [86] Wang Y S, Pi L Y, Chen X H, Chakrabarty P K, Jiang J D, Leon A L D, Liu G Z, Li L C, Benny U, Oard J, Ronald P C, Song W Y. Rice *Xa21* binding protein 3 is a ubiquitin ligase required for full *Xa21*-mediated disease resistance. *The Plant Cell*, 2006, 18(12): 3635-3646
- [87] Wang K, Li S, Chen L X, Tian H R, Chen C, Fu Y H, Du H T, Hu Z, Li R T, Du Y X, Li J Z, Zhao Q Z, Du C Q. E3 ubiquitin ligase OsPIE3 destabilises the B-lectin receptor-like kinase PID2 to control blast disease resistance in rice. *New Phytologist*, 2023, 237(5): 1826-1842
- [88] Wang Q, Tao T, Han Y H, Chen X R, Fan Z F, Li D E, Yu J L, Han C G. Nonstructural protein P7-2 encoded by *Rice black-streaked dwarf virus* interacts with SKP1, a core subunit of SCF ubiquitin ligase. *Virology Journal*, 2013, 10: 1-12
- [89] Gao M J, He Y, Yin X, Zhong X B, Yan B X, Wu Y, Chen J, Li X Y, Zhai K R, Huang Y F, Gong X Y, Chang H Z, Xie S H, Liu J Y, Yue J X, Xu J L, Zhang G Q, Deng Y W, Wang E T, Tharreau D, Wang G L, Yang W B, He Z H. Ca²⁺ sensor-mediated ROS scavenging suppresses rice immunity and is exploited by a fungal effector. *Cell*, 2021, 184(21): 5391-5404
- [90] Wang J Y, Wang R Y, Fang H, Zhang C Y, Zhang F, Hao Z Y, You X M, Shi X T, Park C H, Hua K Y, He F, Maria B M, Vo K T X, Jeon J S, Ning Y S, Wang G L. Two VOZ transcription factors link an E3 ligase and an NLR immune receptor to modulate immunity in rice. *Molecular Plant*, 2021, 14(2): 253-266
- [91] González-Lamothe R, Tsitsigiannis D I, Ludwig A A, Panicot M, Shirasu K, Jones J D G. The U-box protein CMPG1 is required for efficient activation of defense mechanisms triggered by multiple resistance genes in tobacco and tomato. *The Plant Cell*, 2006, 18(4): 1067-1083
- [92] Fu S, Wang K, Ma T T, Liang Y, Ma Z H, Wu J X, Xu Y, Zhou X P. An evolutionarily conserved C₄HC₃-type E3 ligase regulates plant broad-spectrum resistance against pathogens. *The Plant Cell*, 2022, 34(5): 1822-1843
- [93] Karre S, Kim S B, Samira R, Balint-Kurti P. The maize ZmMIEL1 E3 ligase and ZmMYB83 transcription factor proteins interact and regulate the hypersensitive defence response. *Molecular Plant Pathology*, 2021, 22(6): 694-709
- [94] McLellan H, Chen K, He Q, Wu X T, Boevink P C, Tian Z D, Birch P R J. The ubiquitin E3 ligase PUB17 positively regulates immunity by targeting a negative regulator, KH17, for degradation. *Plant Communications*, 2020, 1(4): 1-10
- [95] Zhang C Z, Gao H, Sun Y, Jiang L Y, He S F, Song B, Liu S S, Zhao M, Wang L, Liu Y G, Wu J J, Xu P F, Zhang S Z. The BTB/POZ domain protein GmBTB/POZ promotes the ubiquitination and degradation of the soybean AP2/ERF-like transcription factor GmAP2 to regulate the defense response to *Phytophthora sojae*. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(22): 7891-7908
- [96] Li J M, Ye M Y, Wang C F, Ma X H, Wu N N, Zhong C L, Zhang Y J, Cheng N H, Nakata P A, Zeng L R, Liu J Z. Soybean GmSAUL1, a bona fide U-box E3 ligase, negatively regulates immunity likely through repressing the activation of GmMPPK3. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(7): 6240
- [97] Cabrilla D, Cock J M, Dumas C, Gaude T. The S-locus receptor kinase is inhibited by thioredoxins and activated by pollen coat proteins. *Nature*, 2001, 410(6825): 220-223
- [98] Karki S J, Reilly A, Zhou B, Mascarello M, Burke J, Doohan F, Douchkov D, Schweizer P, Feechan A. A small secreted protein from *Zymoseptoria tritici* interacts with a wheat E3 ubiquitin ligase to promote disease. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(2): 733-746
- [99] 王金棉, 韩璐昕, 康振生, 刘杰. 小麦 E3 泛素连接酶 TaRING1 互作靶标筛选与验证. *西北植物学报*, 2024, 44(9):14111-1419
Wang J M, Han L X, Kang Z S, Liu J. Screening and validation of interaction targets for wheat E3 ubiquitin ligase TaRING1. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2024, 1-9
- [100] Zhu Y F, Li Y B, Fei F, Wang Z K, Wang W, Cao A Z, Liu Y, Han S, Xing L P, Wang H Y, Chen W, Tang S Y, Huang X H, Shen Q H, Xie Q, Wang X. E3 ubiquitin ligase gene *CMPG 1-V* from *Haynaldia villosa* L. contributes to powdery mildew resistance in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *The Plant Journal*, 2015, 84(1): 154-168
- [101] Yu Y H, Xu W R, Wang J, Wang L, Yao W K, Yang Y Z, Xu Y, Ma F L, Du Y J, Wang Y J. The Chinese wild grapevine (*Vitis pseudoreticulata*) E3 ubiquitin ligase *Erysiphe necator*-induced RING finger protein 1 (EIRP1) activates plant defense responses by inducing proteolysis of the *VpWRKY11* transcription factor. *New Phytologist*, 2013, 200(3): 834-846
- [102] 张丹, 周严, 孔祥培, 潘教文, 李德全. 拟南芥 AtMPK6 的信号转导功能和参与发育调控的研究进展. *植物生理学报*, 2012, 48(6): 527-536
Zhang D, Zhou Y, Kong X P, Pan J W, Li D Q. The research progress of signal transduction functions and participation in developmental regulation of AtMPK6 in *Arabidopsis*. *Plant Physiology Journal*, 2012, 48(6): 527-536
- [103] 蔡国华, 王丽, 潘教文, 孔祥培, 李德全. 拟南芥 AtMKK1 结构特征和信号转导功能研究进展. *植物生理学报*, 2013, 49(3): 225-233
Cai G H, Wang L, Pan J W, Kong X P, Li D Q. Research progress of structure characteristics and signal transduction functions of AtMKK1 in *Arabidopsis*. *Plant Physiology Journal*, 2013, 49(3): 225-233
- [104] 田小曼, 李朝红. 铝胁迫下水杨酸对西瓜幼苗生长的影响. *西北农业学报*, 2021, 30(3): 406-412
Tian X M, Li Z H. Effect of salicylic acid on growth of watermelon seedlings under aluminum stress. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2021, 30(3): 406-412
- [105] Spoel S H, Mou Z L, Tada Y, Spivey N W, Genschik P, Dong X N. Proteasome-mediated turnover of the transcription coactivator NPR1 plays dual roles in regulating plant immunity. *Cell*, 2009, 137(5): 860-872
- [106] 严金平, 杨华. 泛素化修饰与植物免疫应答. *生物技术通报*, 2011 (2): 18-22
Yan J P, Yang H. Ubiquitination in plant immunity. *Biotechnology Bulletin*, 2011(2): 18-22
- [107] Lee D H, Choi H W, Hwang B K. The pepper E3 ubiquitin ligase RING1 gene, *CaRING1*, is required for cell death and the salicylic acid-dependent defense response. *Plant Physiology*, 2011, 156(4): 2011-2025
- [108] Goossens J, Swinnen G, Vanden B R, Pauwels L, Goossens A. Change of a conserved amino acid in the MYC 2 and MYC 3 transcription factors leads to release of JAZ repression and increased activity. *New Phytologist*, 2015, 206(4): 1229-1237
- [109] Zhang X, Wu Q, Cui S, Ren J, Qian W Q, Yang Y, He S P, Chu J F, Sun X H, Yan C Y, Yu X C, An C C. Hijacking of the jasmonate pathway by the mycotoxin fumonisin B1 (FB1) to initiate programmed cell death in *Arabidopsis* is modulated by RGLG3 and RGLG4. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(9): 2709-2721

- [110] Nagels D A, Pauwels L, Goossens A. The ubiquitin system and jasmonate signaling. *Plants*, 2016, 5(1): 6
- [111] Christians M J, Gingerich D J, Hansen M, Binder B M, Kieber J J, Vierstra R D. The BTB ubiquitin ligases ETO1, EOL1 and EOL2 act collectively to regulate ethylene biosynthesis in Arabidopsis by controlling type-2 ACC synthase levels. *The Plant Journal*, 2009, 57(2): 332-345
- [112] Yoo S D, Cho Y H, Tena G, Xiong Y, Sheen J. Dual control of nuclear EIN3 by bifurcate MAPK cascades in C₂H₄ signalling. *Nature*, 2008, 451(7180): 789-795
- [113] Yuan M H, Jiang Z Y, Bi G Z, Nomura K, Liu M H, Wang Y P, Cai B Y, Zhou J M, He S Y, Xin X F. Pattern-recognition receptors are required for NLR-mediated plant immunity. *Nature*, 2021, 592(7852): 105-109

