

# 植物水杨酸代谢及其调控的研究进展

李佳佳

浙江师范大学生命科学学院, 浙江 金华

收稿日期: 2023年4月20日; 录用日期: 2023年5月19日; 发布日期: 2023年5月29日

## 摘要

水杨酸(SA)属于九大类植物激素之一, 是一种广泛存在于植物体内的酚类激素。SA在植物的抗病、抗逆等生物和非生物胁迫以及根系生长发育过程中起到重要作用。目前已鉴定的水杨酸的合成途径主要有两条: 一条是存在于叶绿体的异分支酸合成酶(Isochorismate Synthase, ICS)合成代谢途径, 另外一条是存在于细胞质的苯丙氨酸解氨酶(Phenylalanine Ammonia Lyase, PAL)合成代谢途径。在不同的植物中这两条途径合成水杨酸的占比是不同的。SA在合成后以不同的方式被修饰合成SA衍生物以达到分解代谢或者获得新功能等作用。此外, SA的代谢途径相关基因受到病原菌诱导和转录因子调控, 精确调控SA的时空和胁迫条件下的合成模式。本文综述了SA生物代谢及其调控的研究进展, 并对水杨酸代谢未来的研究方向进行了展望。

## 关键词

水杨酸, 合成代谢, 分解代谢, 信号转导

# Research Progress in Salicylic Acid Metabolism and Regulation in Plants

Jiajia Li

School of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang

Received: Apr. 20<sup>th</sup>, 2023; accepted: May 19<sup>th</sup>, 2023; published: May 29<sup>th</sup>, 2023

## Abstract

Salicylic acid (SA) is one of the nine major categories of plant hormones, which is a widely phenolic hormone in plants. SA plays an important role in the disease resistance, stress resistance and other biotic and abiotic stresses of plants, as well as in root growth and development. There are two main pathways known for the synthesis of salicylic acid: one is the Isochorismate Synthase (ICS) pathway in the chloroplast, and the other is the Phenylalanine Ammonia Lyase (PAL) pathway in

the cytoplasm. However, the proportion of salicylic acid synthesized by these two pathways is different in different plants. After synthesis, SA is modified to synthesize SA derivatives in different ways to achieve catabolism or obtain new functions. In addition, SA is modified in different ways after synthesis to achieve catabolism or obtain new functions. This paper reviews the latest pathways and regulatory processes of SA biosynthesis and modification, and prospects for the future metabolic research directions of salicylic acid.

## Keywords

Salicylic Acid, Anabolism, Catabolism, Signal Transduction

Copyright © 2023 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

水杨酸(Salicylic acid, SA)又称为邻羟基苯甲酸,是一种脂溶性的有机酸。基于阿司匹林非凡的药用价值,SA在植物体内的功能及合成代谢过程也备受重视,因此探究这种植物激素参与的生理过程及其与其他激素间的相互作用具有重要意义。

植物体内具有有效的免疫系统能对抗大多数微生物的攻击,而水杨酸作为一种被广泛认识的植物激素能够在植物体受到病原菌攻击时诱导免疫反应的产生。早在1979年就有报道指出它作为植物抗病的诱导剂,能够提高植物的抗病能力,并且通过实验证明了外源施加SA到烟草中能够提高植物对烟草花叶病毒的抵抗能力[1]。SA诱导的免疫反应有助于植物生长-免疫反应之间的平衡,即增强免疫反应会抑制植物的生长和发育,反之生长和发育过程也会抑制免疫反应[2]。并且参与调节植物的种子萌发、根发育、开花诱导、果实成熟以及衰老等过程[3][4][5][6]。

## 2. 水杨酸的合成代谢途径

植物中水杨酸的合成主要是通过两条独立的途径产生的,一条是异分支酸合成(ICS)途径,另一条是苯丙氨酸(PAL)途径[7][8],这两条途径都是起始于莽草酸的次生代谢途径的产物。

### 2.1. ICS 途径

在早先的报道中就有指出某些细菌,例如铜绿假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*)能够通过异分支酸合成酶(ICS)和丙酮酸裂解酶(pyruvate lyase)来合成水杨酸[9],即异分支酸丙酮酸裂解酶(IPL)来催化异分支酸转化为丙酮酸和SA。而植物中不含IPL直系同源物,则需要通过其它途径来合成SA。对拟南芥的SA缺失突变体(SA-deficient 2, sid2)的研究表明由病原菌诱导的水杨酸的合成主要是通过ICS途径实现的[10]。在拟南芥的基因组中包含有两个异分支酸合成酶(ICS)基因,分别是ICS1 (At1g74710)和ICS2 (At1g18870)。其中ICS1是能够被病原菌诱导的[10],经过该途径产生的SA是LAR和SAR(local and systemic acquired resistance)反应所必需的[10]。将ICS1和ICS2编码序列融合到GFP并在烟草细胞中瞬时表达这些构建体,通过激光共聚焦显微镜清楚的表明了这两种融合蛋白都定位于叶绿体中[11]。质体产生的分支酸盐是SA生物合成的分支点代谢产物,大多数病原体诱导产生的SA来源于异分支酸,它是由分支酸经ICS1催化产生的。通过比较ics1、ics2和ics1ics2突变体中SA的积累,表明ICS2能够参与到

SA 的合成,但数量有限,只有在缺少 *ICS1* 时才能清楚地检测到。此外,在完全没有叶醌的 *ics1lics2* 双突变体中也能够检测到 SA,也表明了拟南芥中存在除 ICS 途径以外还有其他生物合成途径[11]。

在拟南芥中,ICS 酶催化合成的异分支酸经由转运蛋白 EDS5 (ENHANCED DISEASE SUSCEPTIBILITY5)从质体中转运到细胞基质中,由氨基转移酶 PBS3 催化生成异分支酸-9-谷氨酸 (ISC-9-Glu) [12],然后通过自发衰变或由 EPS1 (ENHANCED PSEUDOMONAS SUSCEPTIBILITY) 催化生成 SA [13]。因此,PBS3 是植物合成 SA 途径中的不可或缺的关键酶。

PBS3 蛋白也被称为 GH3.12,在 1999 年被首次报道,属于 GH3 酰基酰胺合成酶家族[14],可以催化水杨酸前体异分支酸与谷氨酸的 ATP 依赖性结合。*pbs3* 突变后会部分地抑制所有四个 *P. syringae* 抗性基因(RPS5、RPS2 和 RPS4),对 RPP 基因具有不同程度的影响。此外,*pbs3* 突变株表现出对丁香假单胞菌病原菌较弱的抵抗力,与作为 SA 生物合成必需酶的功能一致。PBS3 还通过抑制脱落酸对 SA 介导的植物免疫的抑制作用,参与拟南芥非生物和生物胁迫反应之间的平衡。PBS3 位于 SA 和 NPR1 的上游,因为 PBS3 突变后所影响的基因表达比 SA 生物合成和信号传导有关的突变体 *ics1* (*sid2*)、*eds5* 和 *npr1* 多 [15]。在 SA 水平较低的情况下,PBS3 能够控制缀合物形成(例如,4HBA-Glu),这种信号后续会启动 SA 生物合成。一旦 SA 合成已经充分启动,则不再需要 PBS3 活性。而且 SA 又能对 PBS3 的抑制,这种抑制是 SA 不再被需要时通过快速减少缀合物合成来完成的[16]。

除了上述的抗病等反应外,PBS3 也在植物发育中发挥作用。在长日照条件下,PBS3 通过调节开花调节因子 FLOWERING LOCUS C 和 FLOWERING LOCUS T 的表达来影响拟南芥的开花时间[13],对这一生长发育过程的调控作用并非前文所述的依赖于 SA 含量改变而发挥的作用。

EPS1 是一种 BAHD 酰基转移酶家族蛋白,它与病原体侵袭时的 SA 积累有关,具有非经典的活性位点和前所未有的异花生四烯酸-谷氨酸裂解酶(isochorismoyl-glutamate A pyruvoyl-glutamate lyase, IPGL) 活性,可以以异草酰谷氨酸 A 为底物产生 SA。研究表明了 PBS3 和 EPS1 共同形成了一个后续的两步代谢途径,从拟南芥中的异分支酸产生 SA [17]。

与拟南芥不同的是,水稻具有高水平的内源性 SA 比拟南芥高几乎 100 倍,并且这些 SA 并非由病原体感染诱导的[18]。然而,目前关于水稻中的 SA 合成途径和相关代谢关键基因功能仍不清楚。

## 2.2. PAL 途径

目前,通过 PAL (phenylalanine ammonia-lyase)合成水杨酸的途径已经在水稻、烟草和大豆等多种植物中进行了研究[19] [20] [21] [22] [23]。以水稻为例,目前普遍认为的 PAL 路径如下:CA 在叶绿体中转化为 Phe,并且 Phe 通过 PAL 或基于 AAAT (Amino acid aminotransferase)和 PPAR (Phenylpyruvic acid reductase)的替代途径(目前暂不清晰)转化为反式分支酸(*t*-CA)。之后再通过基于 AIM1 的  $\beta$ -氧化将 *t*-CA 进一步转化为苯甲酸(BA),再由 BA 进一步合成 SA。但是将 BA 转化为 SA 的关键蛋白尚未鉴定[24]。拟南芥中存在 4 个 PAL 基因[25],在四突变体 *pal1 pal2 pal3 pal4* 的水杨酸积累量是野生型 25%并且表现为发育迟缓且不育。但是需要注意的是这里的四突变材料仍然含有约 10%的野生型 PAL 活性,这可能是由一个或多个泄漏的 PAL 突变基因或其他未知的 PAL 基因引起的。[26]大豆中存在 5 个 PAL 基因和 2 个 ICS 基因,但是只有 Glyma03g33880 (GmPAL)、Glyma0125690 (GmICSa)和 Glyma03g17420 (GmICSb)可以响应病菌。将这三个基因分别沉默后,其基本生理特征如株高、开花时间等没有发生改变,但是在病菌诱导后植物体内水杨酸含量均显著低于野生型,因此 PAL 路径和 ICS 路径在大豆抗病过程中具有相同的贡献[23]。水稻中的 PAL 研究现状如何?但是,最近赵乔课题组通过同位素标记在拟南芥中检测发现苯丙氨酸不能生成 SA,而是合成其同分异构体 4-HBA;因此拟南芥中 BA 可以生成 SA,可能是由于其体内的其他基因的存在[27]。有关苯丙氨酸是否直接参与 SA 合成有待深入研究。

除了 PAL 途径外, AIM1 编码一种羟酰辅酶 A 水解酶可以将 t-CA 转化为 BA [22]。在对绿色植物的共同祖先绿藻的突变体分析发现: AIM1 的  $\beta$ -氧化而非 ICS 蛋白在绿藻中 SA 的合成中发挥关键作用[24]。在拟南芥中, AIM1 功能丧失性突变能够抑制拟南芥中黑暗诱导下的衰老, 其具体机制便是 AIM1 的  $\beta$ -氧化依赖于 SA 的产生在 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 影响细胞死亡[28]。在单子叶水稻中, OsICS1 突变后其体内的 SA 水平相较于野生型是几乎不变的, 而 OsAIM1 突变体在水稻芽中能够出现 SA 水平显著降低[29]。

### 3. 水杨酸的修饰与分解代谢

水杨酸代谢处于一个精确的调控网络中, 维持激素动态平衡不仅需要精确控制激素的合成代谢, 还需要精确控制激素的分解代谢。水杨酸在合成之后, 除一部分以自由态存在以外大部分会被生物酶所修饰, 发生糖基化、甲基化、羟基化、氨基化、磺化等。大部分修饰都会降低水杨酸活性, 同时又能很好的协调水杨酸的积累、功能和转运[30]。

#### 3.1. 羟基化

SA 可以清除羟基自由基, 从而在体外形成 2,3-DHBA 和 2,5-DHBA, 这些产物的比例取决于铁离子浓度和 pH 值[31] [32]。在拟南芥中, 2,3-DHBA 和 2,5-DHBA 主要是通过 ICS 途径合成的。ICS1 突变显著降低了 2,3-DHBA 和 2,5-DHBA 的积累。Bartsch 等人推测 2,3-DHBA 和 2,5-DHBA 在植物体内的合成依赖于酶促反应, 而不依赖于活性氧, 暗示在植物体内存在负责生成 2,3-DHBA 的 SA 3-羟基化酶和负责生成 2,5-DHBA 的 SA 5-羟基化酶[26]。对 2,5-DHBA 的分析表明, 它对系统性、非坏死性病原体和病原体特异性的感染具有强烈的诱导作用。在番茄、黄瓜等植物中外源性应用 2,5-DHBA, 导致 SA 诱导 PR 基因的表达, 这一发现表明 2,5-DHBA 和 SA 在激活植物防御系统中起着互补的信号通道作用[33]。Zhang 等利用一个叶片早衰突变体鉴定了水杨酸-3-羟化酶(SA 3-hydroxylase, S3H) S3H 参与水杨酸的代谢途径, 在植物的衰老中起重要作用。S3H 受 SA 的诱导, 并且可以负反馈调节 SA 的含量。S3H 可以在体内与体外调节 SA 羟基化形成 2,3-DHBA。S3H 基因敲除突变体不能产生 2,3-DHBA 糖缀合物, 并积累了非常高水平的 SA 及其糖缀合物, 植物表现出明显的早衰表型。相反, 超表达 S3H 基因, 则在植物中能检测到较高水平的 2,3-DHBA 糖缀合物和极低水平的 SA, 植物表现出叶片寿命显著延长[34]。在此基础上, Zhang 等利用反向遗传学和生物信息学分析以及体外酶活方法筛选到了 SA 5-羟化酶(S5H/DMR6), S5H 羟基化水杨酸的能力要远超过先前报道过的 S3H 的催化效率。有意思的是, S5H/DMR6 具有底物抑制特性, 可以自动调节其酶活性。同样, 在 S5H 缺失突变体中以及 S3H, S5H 都缺失的双突变体(*s3hs5h*)中有 SA 的大量积累, 植株的叶片严重变小且衰老显著增强, 抗病性也显著增加。S5H/DMR6 在经 SA 诱导或者病原菌处理后, 在植物的整个生命周期都有表达, 但是 S3H 基因只在成熟或者衰老的植物中表达[35]。植物可以通过介导 SA-3 羟化酶及 SA-5 羟化酶来调节 SA 的稳态。UGT76D1/UGT89A2 是糖基化酶, UGT76D1 可以催化 2,3-DHBA 和 2,5-DHBA 形成其葡糖形式 2,3-DHBA 糖苷和 2,5-DHBA 糖苷; UGT89A2 可以催化 2,3-DHBA 和 2,5-DHBA 形成其木糖形式 2,3-DHBA 木糖甙和 2,5-DHBA 木糖甙。UGT76D1 受病原菌以及 SA 的诱导, 过量表达 UGT76D1 会导致 SA 的积累, PR 基因也会随之上调, 出现超敏反应, 产生类病斑等表型。总之, S3H 和 S5H 可以使 SA 发生羟基化形成 2,3-DHBA 和 2,5-DHBA; 2,3-DHBA 和 2,5-DHBA 在 UGT76D1/UGT89A2 的催化下发生糖基化形成其糖苷形式; 进一步 2,3-DHBA 和 2,5-DHBA 糖苷形式的积累抑制 SA 的合成, PR 基因的表达和细胞的程序性死亡等[36]。

#### 3.2. 糖基化

糖基化是将水杨酸通过水杨酸糖基转移酶(SAGT)转化为水杨酸葡糖苷(SAG)的过程, 使大量水杨酸

以糖苷形式储存在液泡中，从而降低水杨酸对植物的毒害作用。拟南芥中存在两个 UDP-糖基化基因：*UGT74F1* 和 *UGT74F2* [37] [38] [39]，其中 *UGT74F1* 由 At2g43840 编码，*UGT74F2* 由 At2g43820 编码，这两种酶都可催化 SA 在其羟基处的结合，从而形成 2-o-β-d-葡萄糖苷(SAG)。此外，*UGT74F2* 还可催化 SA 与羧基的结合，形成水杨酸葡萄糖酯(SGE) [40]。与野生型相比，*ugt74f1* 在病菌处理时水杨酸积累降低，同时水杨酸响应基因 *PR1* 和信号转导基因 *EDS1* 在转录水平上也都有不同程度的降低，从而表现为增强的敏感表型；而拟南芥突变体 *ugt74f2* 则积累了较多的游离态水杨酸，信号转导基因 *EDS1* 表达量增加，对病原菌不敏感且抗性明显增强[41]。水稻中 *OsSGT1* 也具有 SA 糖基化修饰活性，可以催化游离态水杨酸转变成 SAG。使用噻菌灵或者 1,2-苯并异噻唑啉-3-酮(BIT)等化学物质处理水稻时可以增强其抗病性，同时在转录水平上高度诱导 *OsSGT1* 表达；当对其进行 RNA 干扰实验时，依赖于噻菌灵的抗病性减弱，同时 SAG 含量降低，表明 *OsSGT1* 确实参与过水稻的抗病。研究表明，水杨酸糖基化修饰在植物抗病反应中具有重要意义。在烟草产生 SAR 反应过程中，游离态水杨酸和 SAG 含量都增加，推测 SAG 可能参与烟草的抗病反应[42]。此外，SAG 可能只是游离水杨酸的一种储藏形式，在响应抗病时，SAG 通过转变为游离态水杨酸来起作用[43]。

### 3.3. 甲基化

在拟南芥中，BA/SA 羧基甲基转移酶 1 (BSMT1, AT3G11480)催化 SA 形成水杨酸甲酯(MeSA)，BSMT1 的底物并不专一，也可以以苯甲酸、间羟基苯甲酸和邻氨基苯甲酸等为底物[7]。在正常生长条件下，花中 *BSMT1* 的表达高于叶中 *BSMT1* 的表达[42]，这与 MeSA 在花发育中的功能一致[44]。当用 MeSA 处理 *bsmt1*(MeSA 合成突变体)时，*bsmt1* 表现比对照组减弱的感虫表型，但是虫卵处理并没有增强 *BSMT1* 的表达，表明抗虫机制并不依赖于 MeSA，它可能只是作为一种屏障来抑制虫卵，从而达到抗虫的目的[45]。此外，BSMT1 催化生成的水杨酸甲酯是一种常见的易挥发化合物，它可以吸引传粉者，同时也可以通过吸引昆虫捕食者来抵抗某些昆虫的伤害[44]。

### 3.4. 氨基酸化

水杨酰天冬氨酸(SA-Asp)是植物中唯一报道的内源性 SA-氨基酸缀合物，在病原体感染后在拟南芥激活标签突变体 *gh3.5-1D* 中高度积累。体外生化实验表明，GH3.5 蛋白可以催化 SA 与天冬氨酸的结合，形成 SA-Asp，它不会转化为游离 SA，但可以诱导致病相关(PR)基因表达并增加对致病性丁香假单胞菌的抗病性[46]。Staswick 预测 *GH3.5* (At4g27260)具有催化水杨酸的活性[47]。当病菌侵染时，过表达 *GH3.5* 植株中天冬氨酸化的水杨酸(SA-Asp)含量增加了 3.5 倍，天冬氨酸化的生长素(IAA-Asp)含量增加了 7 倍，而 *gh3.5-2* 突变体内糖基化的水杨酸和氨基酸化的水杨酸无明显变化[48]。IAA-Asp 积累量降低，表现出缺失生长素的表型[49]。这表明 *GH3.5* 并非直接催化水杨酸，可能是通过影响 IAA 来影响水杨酸的代谢。Wildermuth 等人在 *GH3.12* 突变体中，SA 向 AA-ASP 的转化率的提高将使 SA 的水平降低[50]。

### 3.5. 磺化反应

磺化反应普遍存在于哺乳动物和植物中，它对于激活或者降低激素活性是不可缺少的。体外实验证明磺基转移酶 SOT 家族成员中的 *SOT12* 可以催化水杨酸的磺化反应[51]。与野生型相比，拟南芥突变体 *sot12* 在病菌处理条件下体内水杨酸含量减低，表现为易感病性，而在 *SOT12* 过表达植株体内水杨酸含量增加，同时 *PR1* 基因表达水平增加，表现出抗病性表型[52]。缺失 *SOT12* (AT2G03760)的 T-DNA 插入型突变体表现出 SA 对初生根生长的抑制作用，并且在病原体诱导时表现出 SA 降低。相比之下，*SOT12* 的过度表达增强了叶片中 SA 的积累和抵抗力[51]。

## 4. 水杨酸的调控

### 4.1. 表观遗传调控

NPR 作为 SAR 过程中的关键调节因子也参与到了 SA 的信号调控过程中[53]。水杨酸有 NPR1 和 NPR3/NPR4 这两种类型的受体,但是它们在调控水杨酸响应基因方面的功能是相对的[54]。水杨酸能抑制 NPR3/NPR4 的转录抑制活性,同时它也能促进 NPR1 的转录激活活性[55]。SA 与 NPR1 结合能够进一步诱导相关防御基因的表达,从而激活 PTI、ETI 和 SAR,抑制 ETI (effector-triggered immunity)诱导的细胞死亡[54]。NPR3/NPR4 作为转录共抑制因子发挥作用,SA 会抑制这两个蛋白的活性从而促进下游免疫基因的表达。一个 *npr4* 等位基因功能获得性突变体 *npr4-4D* 会使得 NPR4 不能结合 SA,组成型抑制了 SA 诱导的免疫响应。相反,NPR1 的等效突变会影响其与 SA 结合的能力,然而却促进了 SA 诱导的免疫响应。通过使用完整的拟南芥转录组微阵列(CATMAv2)芯片分析拟南芥的野生型和 *npr1-1* 突变体幼苗对 SA 的早期遗传反应鉴定到了由 SA 快速诱导的 217 个基因(早期 SAIG)。其中依赖于 NPR1 的途径有 193 个,不依赖 NPR1 的途径有 24 个。对这两类基因进行分析发现它们被 SA 激活需要转录因子 TGA2/5/6 亚类。这些基因也被丁香假单胞菌激活,这些都证明了它们可能在防御细菌方面能够发挥作用[56]。

叶片衰老是植物必须经历的生物学过程,在不断的研究过程中已经了解到植物激素水杨酸(SA)和乙烯(ET)会促进衰老。已有研究发现 EIN3 和 EIL1 是乙烯信号转导中的两个关键转录因子,是拟南芥中 SA 诱导的叶片衰老所必需的。此外,他们的研究也指出 ET 增强了 SA 促进衰老的作用,NPR1 作为 SA 信号的主要调节因子,它与 EIN3 相互作用以促进其转录活性[57]。ANAC017, ANAC082 和 ANAC090 对衰老促进过程有共同的抑制作用,包括水杨酸(SA)和活性氧(ROS)响应,但分别由 ANAC090 和 ANAC017 主导 SA 和 ROS 响应的调节[58]。拟南芥 CBP60 基因家族的一个成员 CBP60g 有助于 MAMP (microbe-associated molecular pattern)触发的 SA 积累,MAMP 处理后 *cbp60g* 突变体的表达谱与 *sid2* 和 *pad4* 相似,当用 MAMP flg22 或丁香假单胞菌 hrcC 菌株处理 MAMP flg22 激活的 MAMP 信号后,*cbp60g* 突变体积累的 SA 较少。此外,CBP60g 是钙调蛋白结合蛋白,其钙调蛋白结合结构域位于 N 端附近,取消钙调蛋白结合的 CBP60g 突变阻止了 *cbp60g* 突变体的 SA 产生和细菌生长缺陷的互补,这表明 CBP60g 是一种介导钙调蛋白依赖性水杨酸信号转导响应病原体识别的蛋白质[59]。

### 4.2. WRKY 转录因子参与调控 SA

WRKY 蛋白是一类 DNA 结合蛋白,可识别在大量植物防御相关基因的启动子中发现的 TTGAC (C/T) W-box 元件。通过 Northern 印迹分析方法显示了 72 个 *AtWRKY* 基因中的 49 个在被无毒力的细菌病原体假单胞菌感染或经 SA 处理的植物中受到不同的调节。这表明,WRKY 基因的防御调控表达涉及转录因子超家族自身成员的广泛转录激活和抑制[60]。最新的研究表明,丙二唑(PBZ)处理能够诱导的内源性 SA 的生物合成,经 PBZ 处理后 *wrky46* 突变体显示出明显的叶片衰老延迟,WRKY46 与核中的 NPR1 相互作用,与 WRKY6 启动子的 W-box 结合,以响应 SA 信号传导诱导其表达,这表明 WRKY6 可能是多个叶片衰老信号通路的整合节点,并且 NPR1-WRKY46-WRKY6 的信号级联反应在拟南芥 PBZ/SA 介导的叶片衰老中起着关键作用[61]。WRKY42 在叶片衰老过程中被高度诱导表达,功能缺失的 *wrky42* 突变体则表现出叶片衰老延迟的表型[62]。在接收到外界刺激信号时,FLS 受体(一种富含 Leu 的蛋白激酶)被激活并触发 MAP 激酶级联(MAPKKK/MEKK1, MKK4/5, MPK3/6),进而激活 WRKY28 基因的转录[63]。线粒体 ATP 依赖性蛋白酶 FtsH4 可能通过改变活性氧和 WRKY 转录因子的水平来调节 WRKY 基因的表达,这些转录因子则能够控制自噬和衰老过程中 SA 的合成和信号传导[64]。WRKY75 过表达能够促进叶片衰老,并且这种衰老表型可以在 SID2 突变或者过氧化氢酶活性增强时被抑制[65],表明 WRKY75 也是

通过 SA 信号途径参与植物的衰老过程中。

### 4.3. MYB 转录因子对 SA 的调控

虽然水杨酸(SA)在对病原体侵袭的防御过程中起着核心作用,但其在超敏反应(HR)(一种与植物抗性相关的程序性细胞死亡形式)的激活中的作用尚待阐明。*AtMYB30* 是 R2R3-MYB 转录因子,可作为 HR 的正向调节剂,*AtMYB30* 表达的改变可以调节 SA 水平和与 SA 相关基因的表达,说明了 *AtMYB30* 参与了一个放大环或信号级联反应,从而调节 SA 合成,进而调节细胞死亡[66]。在烟草中利用烟草花叶病毒(TMV)进行处理后,随着 SA 的增高,myb1 基因表现出增加的趋势,并且 myb1 的表达使 PR 基因也随之被诱导。因此可以推断 myb1 在 SA 诱发的抗病过程中是一个重要的信号元件[67]。

### 4.4. 其他激素参与对 SA 的调控

SA 作为一大激素在发挥其功能时受到多种成分的影响。在烟草和拟南芥中同时采用 SA 和 JA 处理,监测发现 SA 可以拮抗茉莉酸的生物合成和信号传导[68]。SA 激活的 NONEXPRESSION OF PR GENES1 (NPR1)与 ETHYLENE INSENSITIVE3 (EIN3)发生相互作用并干扰 EIN3 与靶基因启动子 HLS1 的结合,进而影响拟南芥早期根形态建成过程[69]。根据这一发现可以推测 SA 与 ET 在拟南芥幼苗时期可能发挥着相反的调控作用。Tetiana Kalachova 等人发现脱落酸(ABA)和水杨酸(SA)都抑制了拟南芥悬浮细胞中的体内基础磷酸肌醇特异性磷脂酶 C (PI-PLC)活性[70],PI-PLC 是肌醇磷脂信号系统中的关键酶之一[71]。因此,在这一信号系统中 SA 与 ABA 发挥相似的功能。一种钙调素 *AtSRI* (CAMTA3)能够和 EDS1 (一种已知的水杨酸水平调节因子)相互作用参与水杨酸介导的免疫应答,由此可见钙信号对水杨酸水平有一定的调控作用[72]。

## 5. 总结与展望

水杨酸在植物响应生物胁迫和非生物胁迫具有重要作用,在这里我们对水杨酸的两条主要合成途径以及多条修饰代谢途径进行了综述。目前以拟南芥、大豆、水稻等植物作为研究对象发现了 SA 的相关突变体,使 SA 的信号转导途径得到了较好的阐述。近年来,有关 SA 受体和转运蛋白研究也取得了突破性进展,相对于水杨酸在拟南芥中的研究,在其他物种如水稻中有待进一步加强。对 SA 代谢途径及其分子机理的全面了解将帮助我们更好的了解 SA 在抗病和植物生长发育过程中的作用机制。

目前通过同位素示踪实验,对拟南芥、大豆等植物进行研究克隆到了一系列的 SA 合成和分解代谢基因,发现了 SA 合成的 PAL 途径和 ICS 途径以及代谢酶的催化反应等,但仍有一些重要的代谢路径和转运途径中的关键因子尚未解析。不同作物中 SA 合成的关键途径已被揭示,但是一些非首要过程仍待深入探究;SA 发挥调控作用中的重要受体及信号分子如 NPR1、PBS3、PAD4、EDS1 等受到多种转录因子的调控,但是其翻译后修饰还有待解答;SA 与多种激素间存在协同或拮抗的作用,在发挥某种激素正向作用的同时相对应的负面效果是否值得被应用到现实生产中。解决上述问题,不仅能完善 SA 合成和代谢途径,深入阐明 SA 合成和代谢的调控机理,而且有利于系统阐明不同激素间的互作网络,进而指导作物遗传改良,协助实现高产、优质、高抗的育种目标。

## 参考文献

- [1] White, R.F. (1979) Acetylsalicylic Acid (Aspirin) Induces Resistance to Tobacco Mosaic Virus in Tobacco. *Virology*, **99**, 410-412. [https://doi.org/10.1016/0042-6822\(79\)90019-9](https://doi.org/10.1016/0042-6822(79)90019-9)
- [2] Van Butselaar, T. and Van Den Ackerveken, G. (2020) Salicylic Acid Steers the Growth-Immunity Tradeoff. *Trends in Plant Science*, **25**, 566-576. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.02.002>
- [3] Kong, X., Zhang, C., Zheng, H., et al. (2020) Antagonistic Interaction between Auxin and SA Signaling Pathways Re-

- gulates Bacterial Infection through Lateral Root in Arabidopsis. *Cell Reports*, **32**, Article ID: 108060. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2020.108060>
- [4] Shi, Z., Maximova, S., Liu, Y., *et al.* (2013) The Salicylic Acid Receptor NPR3 Is a Negative Regulator of the Transcriptional Defense Response during Early Flower Development in Arabidopsis. *Molecular Plant*, **6**, 802-816. <https://doi.org/10.1093/mp/sss091>
- [5] Ajami, C. (1974) Identification of the Flower-Inducing Factor Isolated from Aphid Honeydew as Being Salicylic Acid. *Plant Physiology*, **54**, 904-906.
- [6] Morris, K., Mackerness, S.A., Page, T., *et al.* (2000) Salicylic Acid Has a Role in Regulating Gene Expression during Leaf Senescence. *The Plant Journal*, **23**, 677-685. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2000.00836.x>
- [7] Dempsey, D.A., Vlot, A.C., Wildermuth, M.C., *et al.* (2011) Salicylic Acid Biosynthesis and Metabolism. *The Arabidopsis Book*, **9**, e0156. <https://doi.org/10.1199/tab.0156>
- [8] Hartmann, M. and Zeier, J. (2019) N-hydroxypipicolinic Acid and Salicylic Acid: A Metabolic Duo for Systemic Acquired Resistance. *Current Opinion in Plant Biology*, **50**, 44-57. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2019.02.006>
- [9] Serino, L., Reimann, C., Baur, H., *et al.* (1995) Structural Genes for Salicylate Biosynthesis from Chorismate in *Pseudomonas aeruginosa*. *Molecular Genetics and Genomics*, **249**, 217-228. <https://doi.org/10.1007/BF00290369>
- [10] Wildermuth, M.C., Dewdney, J., Wu, G., *et al.* (2001) Isochorismate Synthase Is Required to Synthesize Salicylic Acid for Plant Defence. *Nature*, **414**, 562-565. <https://doi.org/10.1038/35107108>
- [11] Garcion, C., Lohmann, A., Lamodièrè, E., *et al.* (2008) Characterization and Biological Function of the Isochorismate Synthase2 Gene of Arabidopsis. *Plant Physiology*, **147**, 1279-1287. <https://doi.org/10.1104/pp.108.119420>
- [12] Rekhter, D., Ludke, D., Ding, Y., *et al.* (2019) Isochorismate-Derived Biosynthesis of the Plant Stress Hormone Salicylic Acid. *Science*, **365**, 498-502. <https://doi.org/10.1126/science.aaw1720>
- [13] Li, W., He, J., Wang, X., *et al.* (2022) PBS3: A Versatile Player in and beyond Salicylic Acid Biosynthesis in Arabidopsis. *New Phytologist*, **237**, 414-422. <https://doi.org/10.1111/nph.18558>
- [14] Innes, R.W., *et al.* (1999) Identification of Three Putative Signal Transduction Genes Involved in R Gene-Specified Disease Resistance in Arabidopsis. *Genetics*, **152**, 401-412. <https://doi.org/10.1093/genetics/152.1.401>
- [15] Cohen, J.D., *et al.* (2008) The Genetic Network Controlling the Arabidopsis Transcriptional Response to *Pseudomonas syringae* pv. *maculicola*: Roles of Major Regulators and the Phytotoxin Coronatine. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, **21**, 1408-1420.
- [16] Okrent, R.A., Brooks, M.D. and Wildermuth, M.C. (2009) Arabidopsis GH3.12 (PBS3) Conjugates Amino Acids to 4-Substituted Benzoates and Is Inhibited by Salicylate. *Journal of Biological Chemistry*, **284**, 9742-9754. <https://doi.org/10.1074/jbc.M806662200>
- [17] Torrens-Spence, M.P., Bobokalonova, A., Carballo, V., *et al.* (2019) PBS3 and EPS1 Complete Salicylic Acid Biosynthesis from Isochorismate in Arabidopsis. *Molecular Plant*, **12**, 1577-1586. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2019.11.005>
- [18] Silverman, P., Kanter, D., Schweizer, P., *et al.* (1995) Salicylic Acid in Rice (Biosynthesis, Conjugation, and Possible Role). *Plant Physiology*, **108**, 633-639. <https://doi.org/10.1104/pp.108.2.633>
- [19] Yalpani, N., Leon, J., Lawton, M.A., *et al.* (1993) Pathway of Salicylic Acid Biosynthesis in Healthy and Virus-Inoculated Tobacco. *Plant Physiology*, **103**, 315-321. <https://doi.org/10.1104/pp.103.2.315>
- [20] Zhang, Y., Wang, H.L., Li, Z., *et al.* (2020) Genetic Network between Leaf Senescence and Plant Immunity: Crucial Regulatory Nodes and New Insights. *Plants (Basel)*, **9**, Article No. 495. <https://doi.org/10.3390/plants9040495>
- [21] Yang, J.-W., El-Habbak, M., *et al.* (2016) Cooperative Functioning between Phenylalanine Ammonia Lyase and Isochorismate Synthase Activities Contributes to Salicylic Acid Biosynthesis in Soybean. *New Phytologist*, **212**, 627-636. <https://doi.org/10.1111/nph.14078>
- [22] Xu, L., Zhao, H., Ruan, W., *et al.* (2017) ABNORMAL INFLORESCENCE MERISTEM1 Functions in Salicylic Acid Biosynthesis to Maintain Proper Reactive Oxygen Species Levels for Root Meristem Activity in Rice. *Plant Cell*, **29**, 560-574. <https://doi.org/10.1105/tpc.16.00665>
- [23] Pascual, M.B., El-Azaz, J., De La Torre, F.N., *et al.* (2016) Biosynthesis and Metabolic Fate of Phenylalanine in Conifers. *Frontiers in Plant Science*, **7**, Article No. 1030. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01030>
- [24] Jia, X., Wang, L., Zhao, H., *et al.* (2023) The Origin and Evolution of Salicylic Acid Signaling and Biosynthesis in Plants. *Molecular Plant*, **16**, 245-259. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2022.12.002>
- [25] Cochrane, F.C., Davin, L.B. and Lewis, N.G. (2004) The Arabidopsis Phenylalanine Ammonia Lyase Gene Family: Kinetic Characterization of the Four PAL Isoforms. *Phytochemistry*, **65**, 1557-1564. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2004.05.006>



- [26] Bartsch, M., Bednarek, P., Vivancos, P.D., *et al.* (2010) Accumulation of Isochorismate-Derived 2,3-Dihydroxybenzoic 3-O-beta-D-xyloside in Arabidopsis Resistance to Pathogens and Ageing of Leaves. *Journal of Biological Chemistry*, **285**, 25654-25665. <https://doi.org/10.1074/jbc.M109.092569>
- [27] Wu, J., Zhu, W. and Zhao, Q. (2022) Salicylic Acid Biosynthesis Is Not from Phenylalanine in Arabidopsis. *Journal of Integrative Plant Biology*, **65**, 881-887.
- [28] Van der Meer, T., Verlee, A., Willems, P., *et al.* (2020) Chemical Genetics Approach Identifies Abnormal Inflorescence Meristem 1 as a Putative Target of a Novel Sulfonamide That Protects Catalase2-Deficient Arabidopsis against Photorespiratory Stress. *Cells*, **9**, Article No. 2026. <https://doi.org/10.3390/cells9092026>
- [29] Xu, L., Wang, J.B., Wang, X.M., *et al.* (2022) AIM1-Dependent High Basal SA Accumulation Modulates Stomatal Aperture in Rice. *New Phytologist*, **238**, 1420-1430. <https://doi.org/10.1101/2022.06.23.497111>
- [30] Jones, J.D.G. and Dangl, J.L. (2006) The Plant Immune System. *Nature*, **444**, 323-329. <https://doi.org/10.1038/nature05286>
- [31] Maskos, Z., Rush, J.D. and Koppenol, W.H. (1990) The Hydroxylation of the Salicylate Anion by a Fenton Reaction and T-Radiolysis: A Consideration of the Respective Mechanisms. *Free Radical Biology and Medicine*, **8**, 153-162. [https://doi.org/10.1016/0891-5849\(90\)90088-Z](https://doi.org/10.1016/0891-5849(90)90088-Z)
- [32] Chang, C.-Y., Hsieh, Y.-H., Cheng, K.-Y., *et al.* (2008) Effect of pH on Fenton Process Using Estimation of Hydroxyl Radical with Salicylic Acid as Trapping Reagent. *Water Science and Technology: A Journal of the International Association on Water Pollution Research*, **58**, 873-879. <https://doi.org/10.2166/wst.2008.429>
- [33] Belles, J.M., Garro, R., Pallas, V., *et al.* (2006) Accumulation of Gentisic Acid as Associated with Systemic Infections but Not with the Hypersensitive Response in Plant-Pathogen Interactions. *Planta*, **223**, 500-511. <https://doi.org/10.1007/s00425-005-0109-8>
- [34] Zhang, K., Halitschke, R., Yin, C., *et al.* (2013) Salicylic Acid 3-Hydroxylase Regulates Arabidopsis Leaf Longevity by Mediating Salicylic Acid Catabolism. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **110**, 14807-14812. <https://doi.org/10.1073/pnas.1302702110>
- [35] Zhang, Y., Zhao, L., Zhao, J., *et al.* (2017) S5H/DMR6 Encodes a Salicylic Acid 5-Hydroxylase That Fine-Tunes Salicylic Acid Homeostasis. *Plant Physiology*, **175**, 1082-1093. <https://doi.org/10.1104/pp.17.00695>
- [36] Huang, X.X., Zhu, G.Q., Liu, Q., *et al.* (2018) Modulation of Plant Salicylic Acid-Associated Immune Responses via Glycosylation of Dihydroxybenzoic Acids. *Plant Physiology*, **176**, 3103-3119. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01530>
- [37] Lim, E.K., Doucet, C.J, Li, Y., *et al.* (2002) The Activity of Arabidopsis Glycosyltransferases toward Salicylic Acid, 4-Hydroxybenzoic Acid, and Other Benzoates. *Journal of Biological Chemistry*, **277**, 586-592. <https://doi.org/10.1074/jbc.M109287200>
- [38] Song, J.T. (2006) Induction of a Salicylic Acid Glucosyltransferase, AtSGT1, Is an Early Disease Response in *Arabidopsis thaliana*. *Molecules and Cells*, **22**, 233-238.
- [39] Dean, J.V. and Delaney, S.P. (2008) Metabolism of Salicylic Acid in Wild-Type, ugt74f1 and ugt74f2 Glucosyltransferase Mutants of *Arabidopsis thaliana*. *Physiologia Plantarum*, **132**, 417-425. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2007.01041.x>
- [40] Song, J.T., Koo, Y.J., Seo, H.S., *et al.* (2008) Overexpression of AtSGT1, an Arabidopsis Salicylic Acid Glucosyltransferase, Leads to Increased Susceptibility to *Pseudomonas syringae*. *Phytochemistry*, **69**, 1128-1134. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2007.12.010>
- [41] Boachon, B., Gamir, J., Pastor, V., *et al.* (2014) Role of Two UDP-Glycosyltransferases from the L Group of Arabidopsis in Resistance against *Pseudomonas syringae*. *European Journal of Plant Pathology*, **139**, 707-720. <https://doi.org/10.1007/s10658-014-0424-7>
- [42] Chen, F., D'auria, J.C., Tholl, D., *et al.* (2003) An *Arabidopsis thaliana* Gene for Methylsalicylate Biosynthesis, Identified by a Biochemical Genomics Approach, Has a Role in Defense. *The Plant Journal*, **36**, 577-588. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01902.x>
- [43] Chen, Z.X., Malamy, J., Henning, J., *et al.* (1995) Induction, Modification, and Transduction of the Salicylic Acid Signal in Plant Defense Responses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **92**, 4134-4137. <https://doi.org/10.1073/pnas.92.10.4134>
- [44] Effmert, U., Saschenbrecker, S., Ross, J., *et al.* (2005) Floral Benzenoid Carboxyl Methyltransferases: From *in Vitro* to *in Planta* Function. *Phytochemistry*, **66**, 1211-1230. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2005.03.031>
- [45] Groux, R., Hilfiker, O., Gouhier-Darimont, C., *et al.* (2014) Role of Methyl Salicylate on Oviposition Deterrence in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Chemical Ecology*, **40**, 754-759. <https://doi.org/10.1007/s10886-014-0470-9>
- [46] Chen, Y., Shen, H., Wang, M., *et al.* (2013) Salicyloyl-Aspartate Synthesized by the Acetyl-Amido Synthetase GH3.5 Is a Potential Activator of Plant Immunity in Arabidopsis. *Acta Biochimica et Biophysica Sinica*, **45**, 827-836. <https://doi.org/10.1093/abbs/gmt078>

- [47] Staswick, P.E., Tiryaki, I. and Rowe, M.L. (2002) Jasmonate Response Locus JAR1 and Several Related Arabidopsis Genes Encode Enzymes of the Firefly Luciferase Superfamily That Show Activity on Jasmonic, Salicylic, and Indole-3-Acetic Acids in an Assay for Adenylation. *Plant Cell*, **14**, 1405-1415. <https://doi.org/10.1105/tpc.000885>
- [48] Zhang, Z., Li, Q., Li, Z., et al. (2007) Dual Regulation Role of GH3.5 in Salicylic Acid and Auxin Signaling during Arabidopsis-*Pseudomonas syringae* Interaction. *Plant Physiology*, **145**, 450-464. <https://doi.org/10.1104/pp.107.106021>
- [49] Jagadeeswaran, G., Raina, S., Acharya, B.R., et al. (2007) Arabidopsis GH3-Like Defense Gene 1 Is Required for Accumulation of Salicylic Acid, Activation of Defense Responses and Resistance to *Pseudomonas syringae*. *The Plant Journal*, **51**, 234-246. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03130.x>
- [50] Robert-Seilaniantz, A., Grant, M. and Jones, J.D. (2011) Hormone Crosstalk in Plant Disease and Defense: More than Just Jasmonate-Salicylate Antagonism. *Annual Review of Phytopathology*, **49**, 317-343. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-073009-114447>
- [51] Klein, M. and Papenbrock, J. (2004) The Multi-Protein Family of Arabidopsis Sulphotransferases and Their Relatives in Other Plant Species. *Journal of Experimental Botany*, **55**, 1809-1820. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh183>
- [52] Baek, D., Pathange, P., Chung, J.S., et al. (2010) A Stress-Inducible Sulphotransferase Sulphonates Salicylic Acid and Confers Pathogen Resistance in Arabidopsis. *Plant, Cell & Environment*, **33**, 1383-1392. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02156.x>
- [53] Pajerowska-Mukhtar, K.M., Emerine, D.K. and Mukhtar, M.S. (2013) Tell Me More: Roles of NPRs in Plant Immunity. *Trends in Plant Science*, **18**, 402-411. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.04.004>
- [54] Zhang, Y. and Li, X. (2019) Salicylic Acid: Biosynthesis, Perception, and Contributions to Plant Immunity. *Current Opinion in Plant Biology*, **50**, 29-36. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2019.02.004>
- [55] Ding, Y., Sun, T., Ao, K., et al. (2018) Opposite Roles of Salicylic Acid Receptors NPR1 and NPR3/NPR4 in Transcriptional Regulation of Plant Immunity. *Cell*, **173**, 1454-1467e15. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2018.03.044>
- [56] Blanco, F., Salinas, P., Cecchini, N.M., et al. (2009) Early Genomic Responses to Salicylic Acid in Arabidopsis. *Plant Molecular Biology*, **70**, 79-102. <https://doi.org/10.1007/s11103-009-9458-1>
- [57] Yu, X., Xu, Y. and Yan, S. (2021) Salicylic Acid and Ethylene Coordinately Promote Leaf Senescence. *Journal of Integrative Plant Biology*, **63**, 823-827. <https://doi.org/10.1111/jipb.13074>
- [58] Kim, H.J., Park, J.H., Kim, J., et al. (2018) Time-Evolving Genetic Networks Reveal a NAC Troika That Negatively Regulates Leaf Senescence in Arabidopsis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **115**, E4930-E4939. <https://doi.org/10.1073/pnas.1721523115>
- [59] Wang, L., Tsuda, K., Sato, M., et al. (2009) Arabidopsis CaM Binding Protein CBP60g Contributes to MAMP-Induced SA Accumulation and Is Involved in Disease Resistance against *Pseudomonas syringae*. *PLOS Pathogens*, **5**, e1000301. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1000301>
- [60] Dong, J., Chen, C. and Chen, Z. (2003) Expression Profiles of the Arabidopsis WRKY Gene Superfamily during Plant Defense Response. *Plant Molecular Biology*, **51**, 21-37. <https://doi.org/10.1023/A:1020780022549>
- [61] Zhang, D., Zhu, Z., Gao, J., et al. (2020) The NPR1-WRKY46-WRKY6 Signaling Cascade Mediates Probenazole/Salicylic Acid-Elicited Leaf Senescence in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Integrative Plant Biology*, **63**, 924-936. <https://doi.org/10.1111/jipb.13044>
- [62] Niu, F., Cui, X., Zhao, P., et al. (2020) WRKY42 Transcription Factor Positively Regulates Leaf Senescence through Modulating SA and ROS Synthesis in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, **104**, 171-184. <https://doi.org/10.1111/tpj.14914>
- [63] Navarro, L., Zipfel, C., Rowland, O., et al. (2004) The Transcriptional Innate Immune Response to flg22. Interplay and Overlap with Avr Gene-Dependent Defense Responses and Bacterial Pathogenesis. *Plant Physiology*, **135**, 1113-1128. <https://doi.org/10.1104/pp.103.036749>
- [64] Zhang, S., Li, C., Wang, R., et al. (2017) The Arabidopsis Mitochondrial Protease FtSH4 Is Involved in Leaf Senescence via Regulation of WRKY-Dependent Salicylic Acid Accumulation and Signaling. *Plant Physiology*, **173**, 2294-2307. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00008>
- [65] Guo, P., Li, Z., Huang, P., et al. (2017) A Tripartite Amplification Loop Involving the Transcription Factor WRKY75, Salicylic Acid, and Reactive Oxygen Species Accelerates Leaf Senescence. *Plant Cell*, **29**, 2854-2870. <https://doi.org/10.1105/tpc.17.00438>
- [66] Raffaele, S., Rivas, S. and Roby, D. (2006) An Essential Role for Salicylic Acid in AtMYB30-Mediated Control of the Hypersensitive Cell Death Program in Arabidopsis. *FEBS Letters*, **580**, 3498-3504. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2006.05.027>
- [67] Klessig, Y. (1996) Isolation and Characterization of a Tobacco Mosaic Virus-Inducible Myb Oncogene Homolog from Tobacco.

- 
- [68] Mur, L.A., Kenton, P., Atzorn, R., *et al.* (2006) The Outcomes of Concentration-Specific Interactions between Salicylate and Jasmonate Signaling Include Synergy, Antagonism, and Oxidative Stress Leading to Cell Death. *Plant Physiology*, **140**, 249-262. <https://doi.org/10.1104/pp.105.072348>
- [69] Huang, P., Dong, Z., Guo, P., *et al.* (2020) Salicylic Acid Suppresses Apical Hook Formation via NPR1-Mediated Repression of EIN3 and EIL1 in Arabidopsis. *Plant Cell*, **32**, 612-629. <https://doi.org/10.1105/tpc.19.00658>
- [70] Kalachova, T., Puga-Freitas, R., Kravets, V., *et al.* (2016) The Inhibition of Basal Phosphoinositide-Dependent Phospholipase C Activity in Arabidopsis Suspension Cells by Abscisic or Salicylic Acid Acts as a Signalling Hub Accounting for an Important Overlap in Transcriptome Remodelling Induced by These Hormones. *Environmental and Experimental Botany*, **123**, 37-49. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.11.003>
- [71] Hong, Y., Zhao, J., Guo, L., *et al.* (2016) Plant Phospholipases D and C and Their Diverse Functions in Stress Responses. *Progress in Lipid Research*, **62**, 55-74. <https://doi.org/10.1016/j.plipres.2016.01.002>
- [72] Du, L., Ali, G.S., Simons, K.A., *et al.* (2009) Ca<sup>2+</sup>/Calmodulin Regulates Salicylic-Acid-Mediated Plant Immunity. *Nature*, **457**, 1154-1158. <https://doi.org/10.1038/nature07612>