



植物和病原真菌乙烯合成及感应研究进展

任丹丹, 任纬恒, 王聪聪, 许玲, 朱品宽*

华东师范大学生命科学学院, 上海200241

*通信作者(pkzhu@bio.ecnu.edu.cn)

摘要: 乙烯是重要的植物激素之一, 它的作用贯穿植物生长发育的各个阶段, 并能显著调节植物对非生物或生物胁迫的响应。真菌与陆生植物关系密切, 二者不仅能互利共生, 而且真菌是植物的主要病原类群。植物病原真菌不仅能合成乙烯, 乙烯也能调节病原真菌的物质代谢与生长发育等过程。本文概述了病原真菌乙烯合成的途径以及感受乙烯信号的潜在途径, 通过比较植物与真菌合成感应乙烯的异同, 为深入研究和理解乙烯在植物与病原真菌互作中的作用机理提供参考。

关键词: 乙烯; 病原真菌; 合成; 信号传导; 病害防治

Progresses in ethylene biosynthesis and sensing in plant and pathogenic fungi

REN Dandan, REN Weiheng, WANG Congcong, XU Ling, ZHU Pinkuan*

School of Life Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China

*Corresponding author (pkzhu@bio.ecnu.edu.cn)

Abstract: Ethylene is one of the important plant hormones, playing versatile roles in regulating almost all the growth and development stages throughout the plant life cycles. Moreover, ethylene can significantly influence plant responses to abiotic and biotic stresses. Fungi and terrestrial plants are closely related, and they can be mutually beneficial via symbiosis. Meanwhile, fungi also represent the main pathogen groups of plants. Plant pathogenic fungi commonly retain the ability to synthesize ethylene, while ethylene can also be sensed by fungal pathogens to regulate their metabolism, growth, and other processes. This paper summarizes the ethylene biosynthesis pathway and potential ethylene signal pathway of plant pathogenic fungi. By comparing the similarities and differences of ethylene synthesis and sensing in plants and fungi, it provides a reference for in-depth research and understanding of the roles of ethylene in the interaction between plants and pathogenic fungi.

Key words: ethylene; pathogenic fungi; synthesis; signal transduction; disease control

乙烯(ethylene, ET)是唯一的气态植物激素, 在植物生长发育的各个方面发挥着重要的作用, 同时植物可以通过乙烯的生物合成和信号转导, 协调乙烯信号途径与其他信号途径互作, 完成各种生理活动和应答反应, 包括促进种子萌发、抑制植物根的伸长、促进植物根毛发育、花和叶片的衰老脱落以及对生物和非生物胁迫反应等生理过程

(Binder 2020; Chang 2016)。植物在受到病原真菌侵染的过程中会释放大量乙烯, 而乙烯在病害发展过程中对植物具有双重作用: 一方面, 乙烯介导的信号可以在植物体内快速传递, 协同水杨酸、茉莉酸

收稿 2022-06-15 修定 2022-10-20

资助 上海市自然科学基金(21ZR1421600)。

茉莉酸途径调节植物的抗病反应(Berens等2017); 另一方面, 乙烯可以加速植物的成熟衰老, 可能有利于病原真菌的进一步侵染(Saltveit 1999)。同时, 乙烯可以作为病原真菌的信号, 促进病原真菌的萌发、侵染结构形成及致病力(Flaishman和Kolattukudy 1994; Kępczyńska 1993, 1994; El-Kazza等1983)。因此关于乙烯在“植物-病原真菌”互作体系中的合成来源、作用机制以及调控通路, 可能都需要从互作双方的视角才能形成完整的理解, 从而对植物抗病调控以及病原真菌防治产生指导意义。

目前, 已有大量研究揭示了植物乙烯的合成途径及乙烯信号传导机制, 而对于病原真菌的乙烯合成与感应研究相对较缓慢。为了更好地理解乙烯在病原真菌与植物互作过程中的合成及作用机制, 本文对植物与病原真菌合成和感受乙烯途径的研究现状进行总结, 并对病原真菌与植物互作体系中的乙烯合成和信号传导作用进行比较和讨论。

1 植物乙烯生物合成途径

早在20世纪初就发现用煤气灯照明时有一种气体能促进绿色柠檬变黄而成熟, 这种气体就是乙烯。但直至20世纪50年代初期用气相层析仪从未成熟的果实中检测出极微量的乙烯后, 乙烯才被列为植物激素。1966年, Lieberman等(1966)人首次提出并证实乙烯生物合成途径的前体为蛋氨酸/甲硫氨酸(methionine, Met); 随后, Adams和Yang (1979)研究发现1-氨基环丙烷-1-羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ACC)为乙烯生物合成的直接前体。首先, S-腺苷甲硫氨酸合成酶(S-adenosylmethionine synthetase, SAMS)催化ATP的腺苷基团与Met生成S-腺苷甲硫氨酸(S-adenosylmethionine, SAM); SAM在ACC合成酶(1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase, ACS)的催化作用下形成ACC以及5'-甲硫腺苷(5'-methylthioadenosine, MTA); 随后, 一方面ACC在1-氨基环丙烷-1-羧酸氧化酶(1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase, ACO)催化作用下生成乙烯, 另一方面MTA进一步被水解为甲硫核糖(methylthioribose, MTR), 通过Met途径重新生成Met, 为乙烯合成提供原料, 该过程被称为“杨氏循环”(Adams和Yang 1979; 田世平等

2011)。此外, Met水平受磷酸吡哆醛(pyridoxal 5-phosphate monohydrate, PLP)依赖性转氨酶(reversal of sav3 phenotype 1, VAS1)控制, VAS1通过降低Met和吲哚-3-丙酮酸(indole-3-pyruvic acid, IPA)来同时控制乙烯和生长素的生物合成(Zheng等2013)。

另外, 在受到非生物或生物胁迫时, 植物的乙烯合成往往会加速, 例如在拟南芥中, ACS基因表达受到各种生物和非生物胁迫的调控, 进而使植物体内的乙烯含量发生变化(吕淑芳等2017; Arteca和Arteca 1999)。在龙葵中, 盐浓度诱导乙烯合成的显著爆发, 并伴随着ACS2基因的诱导(Gharbi等2016)。真菌是植物主要的病原类群, 对于呼吸跃变型和非呼吸跃变型果实, 当受到病原真菌侵染时均会释放较多乙烯, 例如香蕉炭疽菌(*Colletotrichum musae*)侵染香蕉果实(Daundasekera等2008)、指状青霉(*Penicillium digitatum*)侵染柑橘果实(González-Candelas等2010)以及灰葡萄孢菌(*Botrytis cinerea*)侵染葡萄果实(Zhu等2012)后乙烯释放量均显著增加。在稻瘟病菌(*Magnaporthe oryzae*)接种早期, 水稻抗病植株可以诱导ACS2和ACO7基因表达, 促进乙烯合成进一步抑制稻瘟病菌的扩展(Iwai等2006)。最新研究表明, PigmR互作及几丁质诱导蛋白1 (PigmR-interacting and chitin-induced protein 1, PIC11)通过增强蛋氨酸合酶的蛋白稳定性, 强化蛋氨酸合成, 促进防卫激素乙烯的生物合成, 从而调控水稻的基础抗病性(pattern-triggered immunity, PTI)。有意思的是, 病原菌通过分泌毒性蛋白直接降解PIC11, 抑制水稻的基础抗病性, 使之有利于病原菌的入侵(Zhai等2022)。因此, 在植物与病原真菌互作过程中, 植物可能通过诱导乙烯合成相关基因表达促进乙烯合成, 进一步调控植物基础抗性抑制病原真菌侵染。然而, 病原真菌同样具有乙烯合成能力, 那么在互作过程中, 病原真菌是否参与乙烯合成?

2 病原真菌合成乙烯的途径

1968年, Ilag和Curtis (1968)通过添加多种氨基酸作为合成底物, 对228种真菌进行检测, 经过筛选得出其中58个菌株具有乙烯合成能力。与植物乙烯合成途径不同的是, 真菌具有3条乙烯合成途径: ACC途径(1-aminocyclopropane-1 carboxylic acid

pathway)、KMBA途径(2-keto-4-methylt-hiobutyric acid pathway)及EFE途径(ethylene forming enzyme pathway)。其中仅有极少数真菌通过与植物相似的ACC途径合成乙烯;少数真菌能以EFE途径合成乙烯,而且该途径也是细菌合成乙烯的主要途径;大部分真菌,尤其是植物病原真菌能以KMBA途径合成乙烯,具体如表1。

2.1 ACC途径

ACC途径在植物和微生物中同时存在,例如ACC途径在柑桔青霉(*Penicillium citrinum*)和毛霉状网柄菌(*Dictyoselium mucoroides*)中有报道。1992年,Amagai和Maeda (1992)研究表明毛霉状网柄菌中乙烯的有效作用浓度以及乙烯生物合成途径与高等植物类似,例如,使用Met类似物乙硫氨基酪酸(ethionine)可以干扰乙烯生物合成,进而抑制毛霉状网柄菌的有性生殖,而乙烯、SAM或ACC的应用可以抵消乙硫氨基酪酸的抑制作用。Jia等(1999)人通过分析柑桔青霉培养基中ACC含量以及ACC合酶和ACC脱氧酶蛋白特性表明,柑桔青霉的乙烯生物合成途径为ACC途径,但与高等植物乙烯生物合成途径不同的是,柑桔青霉中ACC主要代谢去路不是分解为乙烯,而是分解形成氨气和2-氧化戊二酸(2-oxobutyrate)。2001年,Kakuta等(2001)人从柑桔青霉中克隆并鉴定了ACS基因,将该基因在酿酒酵母中异源表达会导致ACC积累。然而,在禾谷镰刀菌(*Fusarium graminearum*)中鉴定的3个

ACS基因异源表达后,均不具有ACS酶活性(Svoboda等2019)。因此,真菌中仅有极少数物种通过ACC途径合成乙烯,而大多数真菌可能会以不同于高等植物通路进行乙烯合成。

2.2 EFE途径

1941年,Biale和Shepherd (1941)首次报道指状青霉可以产生乙烯。Fukuda等(1989a)从指状青霉IF-09372菌株中,分离纯化得到乙烯形成酶(ethylene-forming enzyme, EFE),并对该乙烯合成系统及体外酶系统进行分析。EFE途径由一个单一的多功能乙烯形成酶EFE催化,该酶属于2-酮戊二酸(2-oxoglutarate, 2-OG)加氧酶家族,其活性需要氧气和Fe²⁺的维持,根据真菌种类的不同以精氨酸或赖氨酸等其他氨基酸作为辅助因子,以α-酮戊二酸(2-oxoglutarate, OXO)为唯一底物合成乙烯。尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)也可通过EFE途径合成乙烯(Hottiger和Boller 1991)。2014年,Johansson等(2014)确定了指状青霉中EFE的同源物,并显示了其在酵母中介导乙烯合成的能力。Ballester和González-Candelas (2020)研究证明指状青霉的efeA基因在酿酒酵母中异源表达会导致酵母获得合成乙烯的能力,该基因缺失不影响菌丝生长和分生孢子发育,但能导致指状青霉乙烯合成能力丧失。

2.3 KMBA途径

KMBA途径为真菌乙烯合成的主要途径,尤其

表1 病原真菌乙烯合成途径
Table 1 Pathogenic fungi ethylene synthesis pathway

菌株名称	途径	参考文献
柑桔青霉(<i>Penicillium citrinum</i>)	ACC	Jia等1999
毛霉状网柄菌(<i>Dictyoselium mucoroides</i>)	ACC	Amagai和Maeda 1992
指状青霉(<i>Penicillium digitatum</i>)	EFE	Fukuda等1989a
尖孢镰刀菌(<i>Fusarium oxysporum</i>)	EFE	Hottiger和Boller 1991
灰葡萄孢菌(<i>Botrytis cinerea</i>)	KMBA	Chagué等2002
链格孢菌(<i>Alternaria alternata</i>)	KMBA	Zhu等2017
尖孢镰刀菌(<i>Fusarium oxysporum</i>)	KMBA	Tzeng和DeVay 1984
黑线炭疽菌(<i>Colletotrichum dematium</i>)	KMBA	Tzeng和DeVay 1984
轮枝孢属(<i>Verticillium</i> spp.)	KMBA	Tzeng和DeVay 1984
香蕉炭疽菌(<i>Colletotrichum musae</i>)	KMBA	Daundasekera等2003
柑桔青霉(<i>Penicillium citrinum</i>)	KMBA	Billington等1979; Jia等1999

是植物病原真菌, 该途径以L-Met为底物, 在转氨酶作用下脱氨形成中间产物KMBA, 进一步利用氧自由基氧化形成乙烯(Chagué 2010)。通常情况下, 体外培养的真菌只有在外源添加合成底物L-Met、KMBA或植物组织的情况下才能检测到乙烯的释放(Chagué等2002)。在浅白隐球酵母(*Cryptococcus albidus*)中, Fe(III)EDTA氧化还原酶(oxidoreductase)催化羟基自由基(hydroxyl radicals)的形成, 用于KMBA氧化(Fukuda等1989b)。另有研究指出在黑暗条件下KMBA经过缓慢的酶促反应, 氧化分解形成乙烯; 而在光照条件下KMBA的分解是一个快速、不依赖酶催化的光解过程。例如, 在灰葡萄孢菌中, KMBA在黑暗培养基中积累, 在光照下转化为乙烯, 光照条件下的乙烯生成率比黑暗条件下高一个数量级(Chagué等2002)。

此外, KMBA途径还被认为是尖孢镰刀菌、黑线炭疽菌(*Colletotrichum dematium*)、部分轮枝孢属(*Verticillium* spp.)真菌、链格孢菌(*Alternaria alternata*)的乙烯合成途径, 并且在光照条件下具有较高的乙烯生成率(Zhu等2017; Tzeng和DeVay 1984)。Daundasekera等(2003)研究表明, 在Met存在的情况下, 香蕉炭疽菌通过KMBA途径合成乙烯。有趣的是, KMBA也是植物通过ACC途径进行乙烯生物合成相关的Met再循环途径的中间体。在柑桔青霉中, 乙烯生物合成的KMBA途径和ACC途径同时存在(Jia等1999; Billington等1979)。然而, 目前在真菌中尚未明确与KMBA途径合成乙烯相关的基因(Ballester和González-Candelas 2020)。本课题组从灰葡萄孢菌中预测了5个与植物VAS1同源的转氨酶, 经单基因敲除验证功能, 表明不同转氨酶基因在乙烯合成中发挥的作用不同(郭晗2020), 灰葡萄孢菌的KMBA途径第一步转氨基反应可能为限速步骤, 受多种转氨酶基因共同调节, 存在功能冗余, 后续需要多基因敲除突变体的构建, 或者通过正向遗传学手段筛选真菌KMBA途径的关键调控基因。

3 病原真菌与植物互作过程中乙烯的生物合成

乙烯在病原真菌-植物互作过程中的作用是多

样的, 根据植物微生物互作的性质不同, 乙烯可能在植物抵抗病原真菌的过程中发挥积极作用, 也可能促进病原真菌侵染结构的形成及致病力(Vander Ent和Pieterse 2012; van Loon等2006)。然而, 关于病原真菌是否参与互作过程中乙烯的合成仍缺乏定论。李欣允等(2006)人研究表明胶孢炭疽菌(*Colletotrichum gloeosporioides*)侵染荔枝果实后, 病原真菌诱导的果实代谢变化导致乙烯释放量提高, 而病原真菌本身的乙烯释放可忽略不计。用植物的乙烯生物合成抑制剂氨基氧乙酸(aminooxyacetate, AOA)处理灰葡萄孢菌侵染的番茄果实, 发现侵染点的乙烯释放量降低了55%~60%, 而*nor*突变果实的乙烯释放量降低了80%, 由此表明, 野生型和突变体果实的乙烯来源于组织本身及病原物的诱导(Barkai-Golan等1989)。在对指状青霉侵染柑橘果实乙烯来源的研究中发现, 腐烂部位高浓度的乙烯部分来源于病原真菌(Achilea等1985)。本课题组研究表明, 光照可迅速促进病原真菌培养物中KMBA光解, 导致乙烯产量急剧增加, 但是对健康植物无此作用; 用ACO抑制剂吡嗪酰胺(pyrazinamide, PZA)处理的拟南芥受病原菌侵染时, 互作体系中的乙烯合成量仍受到光照诱导急剧增加, 表明真菌在侵染宿主过程中参与乙烯的产生, 此外, 灰葡萄孢菌与番茄和葡萄的互作体系中也能观察到类似现象(Guo等2020)。因此, 植物在受到病原真菌侵染后, 植物本身和病原真菌可能都对乙烯释放的增加作出贡献, 并且以植物的乙烯合成为主, 但仍有待借助对植物和病原真菌乙烯合成途径缺陷突变体的分析, 进一步明确植物与病原真菌互作过程中乙烯合成被大量诱导的机制。

4 植物乙烯信号转导研究进展

乙烯在调节植物生物胁迫或病害互作的过程发挥了重要作用, 对该作用的认识, 需要建立在理解植物对乙烯的感受及信号传导机制的基础上。在模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)幼苗中观察到对乙烯敏感的标志性“三重反应”, 即根和胚芽鞘的伸长受到抑制, 胚芽鞘和根横向加粗, 并且顶端的弯钩明显加剧(Guzmán和Ecker 1990; Bleeker等1988)。Chang等(1993)人进而通过拟南芥的“三

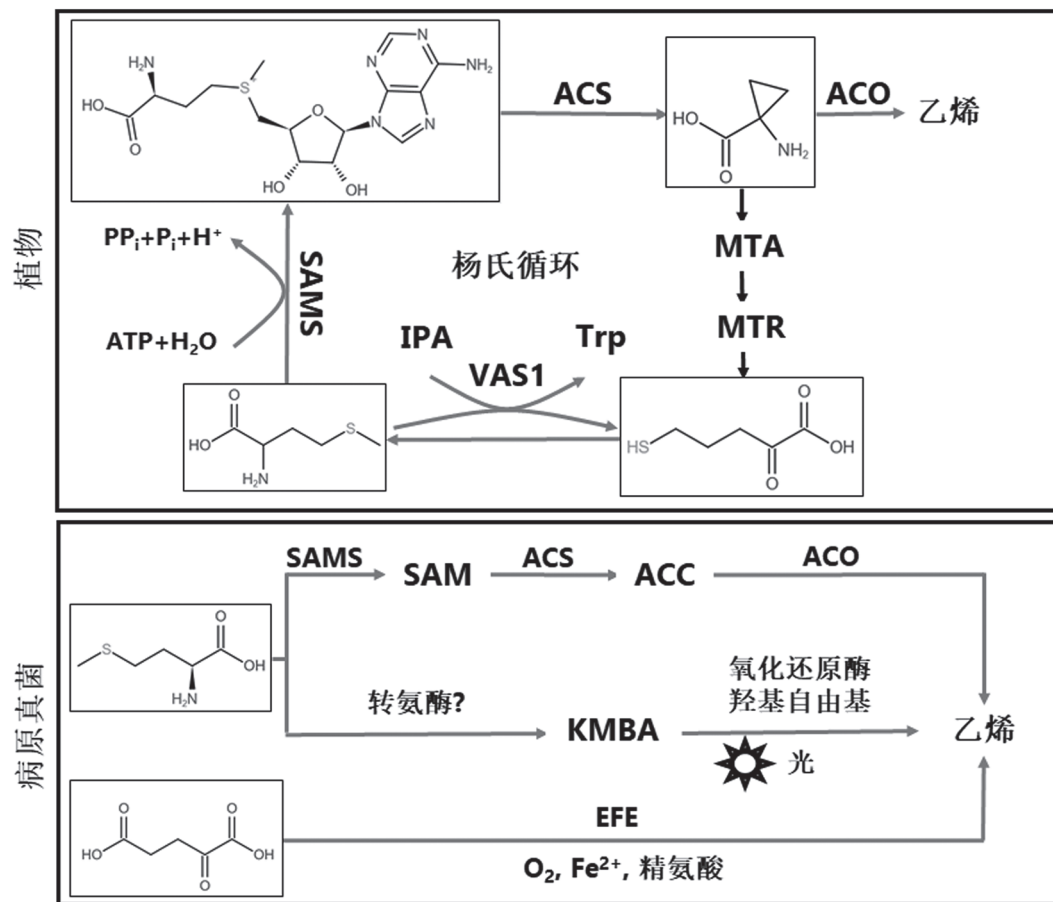


图1 高等植物及植物病原真菌的乙烯合成通路图

Fig. 1 Model of ethylene synthesis pathway in higher plants and phytopathogenic fungi

Met: 蛋氨酸/甲硫氨酸; SAMS: S-腺苷甲硫氨酸合成酶; SAM: S-腺苷甲硫氨酸; ACS: 1-氨基环丙烷-1-羧酸合成酶; ACC: 1-氨基环丙烷-1-羧酸; ACO: 1-氨基环丙烷-1-羧酸氧化酶; MTA: 5'-甲硫腺苷; MTR: 甲硫核糖; KMBA: 2-酮-4-甲基硫代丁酸; IPA: 吡啶-3-丙酮酸; VAS1: PLP依赖性转氨酶; Trp: 色氨酸; OXO: α -酮戊二酸; EFE: 乙烯形成酶。

重反应”筛选乙烯不敏感突变体, 成功克隆得到第一个乙烯受体ETR1。随后对拟南芥突变体的继续筛选以及反向遗传学研究, 陆续发现了ERS1、ETR2、EIN4及ERS2乙烯受体家族(Hua等1995, 1998; Sakai等1998), 以及乙烯受体下游组分, 构建了乙烯信号传导的遗传模式和分子机制, 形成了核心的线性途径模型: 乙烯—ETR家族—CTR家族—EIN2—EIN3/EILs—ERF—乙烯反应相关基因的表达, 激活下游乙烯反应(Binder 2020; Li等2015; Yang等2015)。根据该模型, 在没有乙烯的情况下, CTR1被受体激活, 磷酸化EIN2的C端, 磷酸化的EIN2被F-box蛋白ETP1/2降解, 抑制信号向下游传

递; 乙烯作为反向激动剂抑制其受体, 导致较低的CTR1活性, 释放EIN2抑制, 调节EIN3和EIL1 (类似EIN3)转录因子的水平, 进而直接调控乙烯响应基因的表达, 使植物作出对乙烯的反应。在番茄、猕猴桃、苹果和香蕉等植物果实中也发现了ETR家族乙烯受体的基因, 并证明乙烯信号途径参与了对果实成熟与衰老的调控(Liu等2020; Chen等2018; Alexander和Grierson 2002)。

乙烯信号在植物抗病过程中发挥了非常重要的作用, 对于坏死营养型病原真菌, 乙烯信号途径中ETR1和EIN2组分的缺失会导致植物抗性下降(Geraats等2003; Thomma等1999)。在拟南芥中,

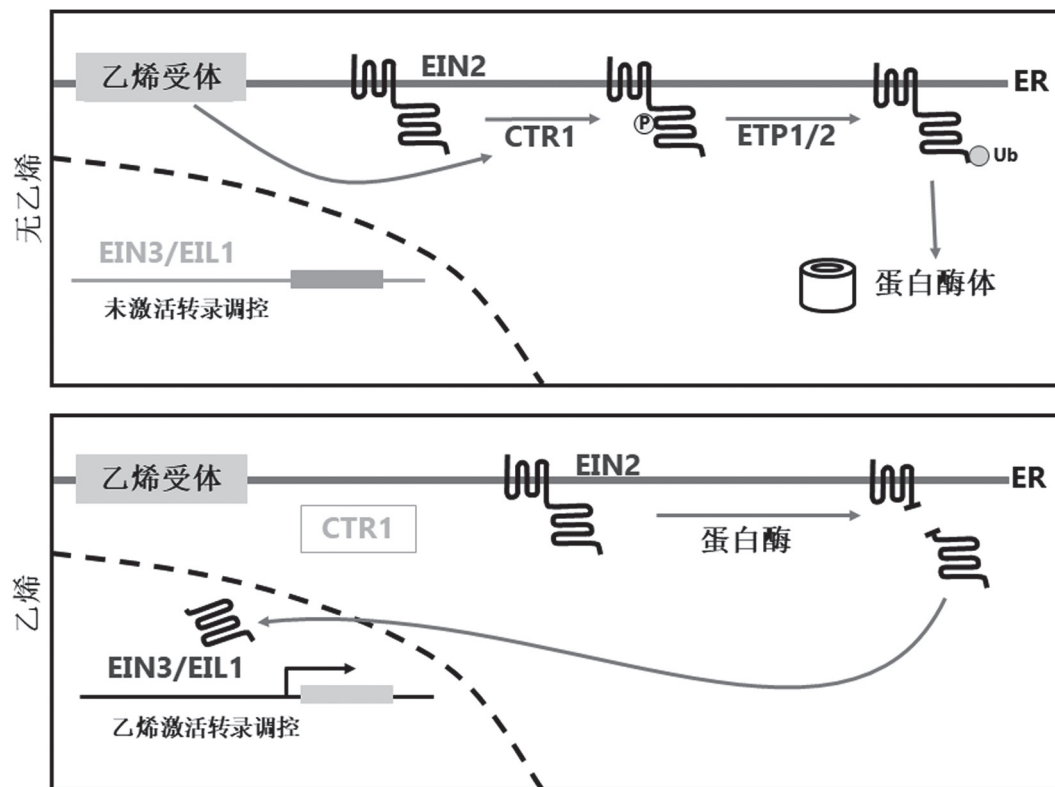


图2 高等植物乙烯信号转导通路图

Fig. 2 Model of the ethylene signal transduction pathway in higher plants

EIN2: 乙烯不敏感蛋白2; CTR1: Raf类激酶; ETP1/2: F-box蛋白EIN2 TARGETING PROTEIN 1/2; EIN3/EIL1: 乙烯信号途径的初级转录因子; ER: 内质网。

*AtERF1*的过表达植株对灰葡萄孢菌、黄瓜萎蔫菌(*Plectosphaerella cucumerina*)和尖孢镰刀菌的抗性得到增强(Berrocal-Lobo等2002)。在而对于活体营养型病原细菌和半活体营养型病原真菌的研究表明,不同植物的乙烯不敏感突变体的抗性存在差异。例如, Lawton等(1995)和Pieterse等(1998)研究报道EIN2不影响植物对活体营养型卵菌霜霉病菌(*Hyaloperonospora parasitica*)以及半活体营养型细菌番茄细菌性斑点病菌(*Pseudomonas syringae* pv. *tomato*)的感病性。Bent等(1992)和Wubben等(2001)却认为EIN2提高了拟南芥对番茄细菌性斑点病菌以及十字花科蔬菜黑腐病菌(*Xanthomonas campestris* pv. *campestris*)的抗性。由此可见,乙烯信号途径对活体营养型病原菌的抗性可能还受到其他因素的影响,需要进一步深入研究。在拟南芥中研究发现,MPK3/MPK6通过磷酸化一个ERF6转录因子,

调控了植物防御基因诱导表达和真菌抗性(Meng等2013)。最新研究表明,拟南芥中乙烯、茉莉酸(jasmonic acid, JA)和MPK3/MPK6信号通路通过ERF1和WRKY33转录因子对camalexin生物合成进行多层协同调控,进一步抵抗病原真菌的侵染(Zhou等2022)。综上所述,乙烯信号途径在不同种植物中都在防卫应答过程中发挥了重要的作用,它们对植物抗病性的影响取决于植物与何种病原菌互作。

5 病原真菌感受乙烯的信号通路

乙烯作为重要的植物激素,不仅可以调控植物的生长发育,也能广泛地影响病原真菌的生长发育及物质代谢。为了更完整地了解乙烯在植物与病原真菌互作中的作用,探究病原真菌感受乙烯的分子机制至关重要,然而目前仍缺乏对病原

真菌感受乙烯的机制的理解。根据最新的研究报道,本文初步推测植物病原真菌可能具有与植物不同的乙烯信号感应途径。

5.1 乙烯对病原真菌的影响

有大量研究报道表明,植物病原真菌存在对乙烯敏感的表型,包括调节孢子萌发、菌丝生长发育与致病力。例如,El-Kazzaz等(1983)人研究表明,乙烯可以促进指状青霉、扩展青霉(*Penicillium expansum*)和奇异根串珠霉(*Thielaviopsis paradoxa*)萌发和萌芽管伸长;另有研究表明乙烯对于灰葡萄孢菌和链格孢菌的生长发育是必不可少的(Kępczyńska 1993, 1994);胶孢炭疽菌和香蕉炭疽菌中报道乙烯能显著促进其孢子萌发、侵染结构附着胞的形成(Flaishman和Kolattukudy 1994)。同时,乙烯应用后的分子变化也被注意到,例如,乙烯可以抑制黄曲霉(*Aspergillus flavus*)和寄生曲霉(*Aspergillus parasiticus*)中黄曲霉毒素的合成并下调相关基因和的表达(Huang等2009; Gunterus等2007); Chagué等(2006)人研究表明灰葡萄孢菌中应激元件**bc-hsp30**以及致病基因**bcspl1**的表达受乙烯诱导。

乙烯能调节病原真菌生长发育和致病力的典型代表为炭疽属真菌(Flaishman等1995; Flaishman和Kolattukudy 1994)。该菌在侵染寄主过程中需要调整自身的生长发育和致病策略,去适应寄主不断变化的抗性水平(Prusky等2013)。当果实尚未成熟并维持了较强的抗性时,胶孢炭疽菌以活体营养为主形成潜伏感染;当果实成熟软化、抗性下降,该病害则转变为死体型,导致炭疽病症状(De Silva等2017; Alkan等2015)。胶孢炭疽菌的孢子萌发和侵染结构发育对乙烯高度敏感,暗示病原真菌可能通过感受乙烯来识别植物的成熟衰老进程,从而诱导并促进病原真菌向寄主发动侵染。本课题组研究发现,乙烯可显著促进胶孢炭疽菌黑色素合成、几丁质去乙酰化、疏水面结合蛋白以及角质酶等附着胞发育和致病力相关基因的表达(Ren等2022)。然而,病原真菌对乙烯的感应机制尚不明确。

5.2 乙烯竞争性结合抑制剂对病原真菌的影响

1-甲基环丙烯(1-methylcyclopropene, 1-MCP)能够竞争性结合植物的乙烯受体,阻断植物的乙烯作用(Sisler 2006; Watkins 2006)。1-MCP已在40多

个国家和相对大量的水果和观赏物种中获得批准,以延长货架期和保持采后质量(Able等2003; Patiño等2018; Saltveit 2004)。对病原真菌而言,1-MCP处理可以显著抑制扩展青霉的孢子萌发及菌落生长降低苹果病害(Li等2017),1-MCP也可以抑制胶孢炭疽菌孢子萌发及菌落生长降低芒果的炭疽病害(Xu等2017),同时1-MCP还可以抑制柑橘类水果中指状青霉的生长(Wang等2020),但1-MCP是否能抑制病原真菌对乙烯的感应能力仍有待研究验证。在前人的报道中,用另一种乙烯受体竞争抑制剂2,5-降冰片二烯(2,5-norbornadiene)处理灰葡萄孢菌可以抑制孢子的萌发,而乙烯可以消除2,5-降冰片二烯的抑制作用(Kępczyńska 1989)。在链格孢菌中也发现了类似的现象(Kępczyńska 1994)。

5.3 乙烯受体在真菌与植物中的演化

2017年,Hérivaux等(2017)人通过对已报道的不同类群真菌基因组数据分析发现,植物根系专性内生菌[如丛枝菌根真菌(*Rhizophagus irregularis*)]及腐生真菌[如蛙粪霉属真菌(*Basidiobolus* spp.)、耳霉属真菌(*Conidiobolus* spp.)、链枝菌属真菌(*Catenaria* spp.)、节水霉属真菌(*Gonapodya* spp.)及水壶菌属(*Spizellomyces* spp.)]的组氨酸激酶家族(Histidine kinases, HKs)存在与植物乙烯受体结构高度同源的受体蛋白;另外,在水生物种大壶菌属(*Alloomyces macrogynus*)和其专用寄生虫异水霉罗兹壶菌(*Rozella allomycis*)中也观察到植物ETR家族受体的同源物。这些含有植物乙烯受体同源物的真菌物种均与植物存在共生或腐生关系,或者存在于两种水生寄生真菌之间。因此推断,乙烯在多种植物-真菌或真菌-真菌生物系统中协调相互作用,植物可能利用乙烯影响与它有联系的微生物。

另外,在大型真菌双孢蘑菇(*Agaricus bisporus*)中,不仅具有乙烯响应表型,还存在与高等植物同源的乙烯受体AbS1以及AbT2(Li等2019)。然而,在目前已公布的植物病原真菌基因组中,均未发现编码符合植物ETRs家族蛋白特征的同源基因(Papon和Binder 2019)。由此可见,虽然部分真菌中存在与植物乙烯受体结构相似的蛋白,但这些基因的功能尚未验证;同时在植物病原真菌中未发现植物乙烯受体同源蛋白,证明真菌中可能存在与植

物不同的乙烯受体及信号传导途径。

5.4 植物病原真菌中潜在的乙烯受体及乙烯信号通路

为了探明乙烯在植物病原真菌中的信号传导机制, 早期在胶孢炭疽菌中研究发现乙烯可以诱导29和43 kDa的蛋白磷酸化(Flaishman等1995), 丝裂原活化蛋白激酶(MAPK)级联途径的组分MEK1(MAPKK)与介导乙烯信号调节附着胞发育有关(Kim等2000), 但MAPK级联反应只是真菌胞内传导多种信号调节附着胞发育的核心途径(Wang等2021; He等2017), 其上游负责特异性响应乙烯的组分仍然未知。在灰葡萄孢菌中缺失异源三聚体鸟苷酸调控蛋白(G蛋白) α 亚基的**bcg1**突变体表现出对乙烯敏感性缺陷的表型(Chagué等2006), 暗示病原真菌可能依赖G蛋白介导的信号通路调控乙烯响应。

与G蛋白相关的G蛋白偶联受体(G protein-coupled receptors, GPCRs)超家族, 是真核生物中最大的一类细胞表面受体, 能感知大量的环境或寄主信号, 对真菌生长发育、代谢、毒力等方面具有重

要调节作用(Brown等2018)。典型的GPCRs信号由GPCRs偶联的G蛋白以及诱导产生胞内第二信使的效应蛋白组成。当GPCRs与信号物质结合, 促进 $G\alpha$ 亚基上的GDP替换为GTP, 造成 $G\alpha$ 亚基发生构象改变, 从而与 $G\beta\gamma$ 亚基分离。结合GTP的 $G\alpha$ 亚基和分离的 $G\beta\gamma$ 亚基都可以与下游的效应蛋白互作产生第二信使, 进而调节细胞对信号物质产生响应。GPCRs-G蛋白介导的信号通路下游效应蛋白包括cAMP-dependent protein kinase A (PKA)、磷脂酶、MAPK和离子通道等, 而其中MAPK和PKA等信号通路对于调控病原真菌的附着胞发育和致病力往往至关重要(刘昕宇等2020; Jiang等2019; Li等2007)。有研究发现, 灰葡萄孢菌的G蛋白偶联受体BcGPR3具有结合植物源乙烯和苯甲醛的能力, 并通过cAMP途径进行信号传递, 下调致病相关基因的表达(Lin等2019)。本实验室研究表明, 胶孢炭疽菌中G蛋白偶联受体以及MAKP信号通路组分缺失同样表现出乙烯敏感型缺陷(Ren等2022)。这些研究暗示病原真菌可能通过特异的GPCRs与

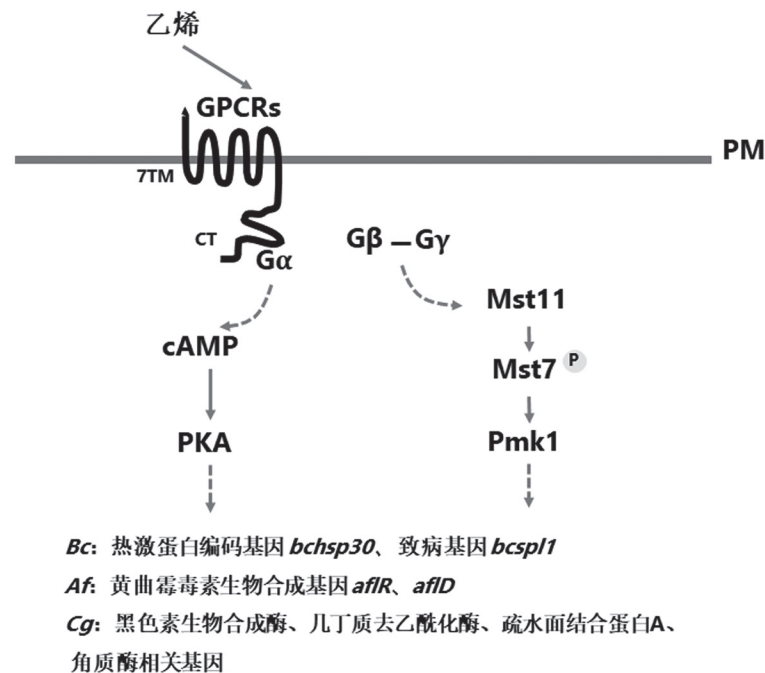


图3 植物病原真菌可能的乙烯信号通路

Fig. 3 Model of possible ethylene signaling pathways in plant pathogenic fungi

GPCRs: G蛋白偶联受体; $G\alpha$ 、 $G\beta$ 、 $G\gamma$: G蛋白 α 、 β 、 γ 亚基; cAMP: 环磷酸腺苷; PKA: 蛋白激酶A; Mst11: MAPKKK激酶; Mst7: MAPKK激酶; Pmk1: MAPK激酶; PM: 质膜; Bc: *B. cinerea*; Af: *A. flavus*; Cg: *C. gloeosporioides*。

G蛋白信号途径偶联响应乙烯,但相关途径仍有待通过遗传学和生化实验进一步予以验证。

6 总结与展望

高等植物的乙烯合成途径为ACC途径,以Met为底物,在ACS和ACO催化作用下形成乙烯。微生物中也存在与高等植物类似的ACC合成途径,但是占比较少,并且对于ACC的代谢去向也不相同;另外EFE途径与KMBA途径为微生物特有的乙烯合成途径,其中EFE的序列结构、催化机制及工程菌异源合成乙烯的应用方面已有较多研究,而KMBA途径中氧化还原反应限制了乙烯合成效率,但目前有关于KMBA途径的分子机制仍不清楚。另外,KMBA作为植物Met再合成的中间产物,病原真菌在侵染过程中是否可以利用植物源KMBA进行乙烯合成还需进一步探究。

在模式植物拟南芥中,乙烯信号转导通路已经被解析清楚,在早期分化真菌以及双胞菇中也存在植物乙烯受体同源物,而具有乙烯响应表型的病原真菌中并不存在植物ETR同源物。从进化角度来看,病原真菌中的乙烯受体基因可能因为适应不同生态位消失或发生突变(Hérivaux等2017)。因此这些能响应乙烯的植物病原真菌,很可能具有完全不同于植物的乙烯受体及信号通路。最近的研究表明,病原真菌可能通过特异的G蛋白偶联受体与G蛋白信号途径偶联响应乙烯。G蛋白偶联受体是真核生物中最大的一类细胞表面受体,由于其在细胞表面的位置和在细胞信号转导中的中心作用,G蛋白偶联受体可作为潜在的药物靶点(Wacker等2017; Eglen等2007)。真菌GPCRs在发育和毒力中发挥了核心作用,并且与哺乳动物的受体显著不同,使它们具有成为真菌特异性靶点的潜力,可用于干预真菌疾病和真菌毒素污染(Dijck 2009)。

总之,通过获取植物与病原真菌各自在乙烯合成与信号传导途径相关的突变体,进一步了解病害互作体系中的乙烯合成与作用的分子机制,不仅有利于我们更加深刻和全面地理解乙烯在植物和病原真菌互作体系中的产生规律及其所发挥的作用,对于植物抗病以及病原真菌防治同样具有重要意义。

参考文献(References)

- Able AJ, Wong LS, Prasad A, et al (2003). The effects of 1-methylcyclopropane on the shelf life of minimally processed leafy asian vegetables. *Postharvest Biol Tec*, 27: 157–161
- Achilea O, Chalutz E, Fuchs Y, et al (1985). Ethylene biosynthesis and related physiological changes in *Penicillium digitatum*-infected grapefruit (*Citrus paradisi*). *Physiol Plant Pathol*, 26 (2): 125–134
- Adams DO, Yang SF (1979). Ethylene biosynthesis: Identification of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid as an intermediate in the conversion of methionine to ethylene. *Proc Natl Acad Sci USA*, 76 (1): 170–174
- Alexander L, Grierson D (2002). Ethylene biosynthesis and action in tomato: a model for climacteric fruit ripening. *J Exp Bot*, 53 (377): 2039–2055
- Alkan N, Friedlander G, Ment D, et al (2015). Simultaneous transcriptome analysis of *Colletotrichum gloeosporioides* and tomato fruit pathosystem reveals novel fungal pathogenicity and fruit defense strategies. *New Phytol*, 205 (2): 801–815
- Amagai A, Maeda Y (1992). The ethylene action in the development of cellular slime molds: an analogy to higher plants. *Protoplasma*, 167 (3): 159–168
- Arteca JM, Arteca RN (1999). A multi-responsive gene encoding 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase (ACS6) in mature *Arabidopsis* leaves. *Plant Mol Biol*, 39 (2): 209–219
- Ballester AR, González-Candelas L (2020). EFE-Mediated ethylene synthesis is the major pathway in the citrus postharvest pathogen *Penicillium digitatum* during fruit infection. *J Fungi*, 6 (3): 175
- Barkai-Golan R, Lavy-Meir G, Kopeliovitch E (1989). Stimulation of fruit ethylene production by wounding and by *Botrytis cinerea* and *Geotrichum candidum* infection in normal and non-ripening tomatoes. *J Phytopathol*, 125: 148–156
- Bent AF, Innes RW, Ecker JR, et al (1992). Disease development in ethylene-insensitive *Arabidopsis thaliana* infected with virulent and avirulent *Pseudomonas* and *Xanthomonas* pathogens. *Mol Plant Microbe In*, 5 (5): 372–378
- Berens ML, Berry HM, Mine A, et al (2017). Evolution of hormone signaling networks in plant defense. *Annu Rev Phytopathol*, 55: 401–425
- Berrocal-Lobo M, Molina A, Solano R (2002). Constitutive expression of ethylene-response-factor1 in *Arabidopsis*

- confers resistance to several necrotrophic fungi. *Plant J*, 29 (1): 23–32
- Biale JB, Shepherd AD (1941). Respiration of citrus fruits in relation to metabolism of fungi. I. effects of emanations of *Penicillium digitatum*, SACC, on lemons. *Am J Bot*, 28 (4): 263–270
- Billington DC, Golding BT, Primrose SB (1979). Biosynthesis of ethylene from methionine. Isolation of the putative intermediate 4-methylthio-2-oxobutanoate from culture fluids of bacteria and fungi. *Biochem J*, 182 (3): 827–836
- Binder BM (2020). Ethylene signaling in plants. *J Biol Chem*, 295 (22): 7710–7725
- Bleecker AB, Estelle MA, Somerville C, et al (1988). Insensitivity to ethylene conferred by a dominant mutation in *Arabidopsis thaliana*. *Science*, 241 (4869): 1086–1089
- Brown NA, Schrevens S, van Dijk P, et al (2018). Fungal G-protein-coupled receptors: mediators of pathogenesis and targets for disease control. *Nat Microbiol*, 3 (4): 402–414
- Chagué V (2010). Ethylene production by fungi: biological questions and future developments towards a sustainable polymers industry. In: Timmis KN (ed). *Handbook of Hydrocarbon and Lipid Microbiology*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 3011–3020
- Chagué V, Danit LV, Siewers V, et al (2006). Ethylene sensing and gene activation in *Botrytis cinerea*: a missing link in ethylene regulation of fungus-plant interactions? *Mol Plant Microbe In*, 19 (1): 33–42
- Chagué V, Elad Y, Barakat R, et al (2002). Ethylene biosynthesis in *Botrytis cinerea*. *FEMS Microbiol Ecol*, 40 (2): 143–149
- Chang C (2016). Q&A: How do plants respond to ethylene and what is its importance? *BMC Biol*, 14: 7
- Chang C, Kwok SF, Bleecker AB, et al (1993). *Arabidopsis* ethylene-response gene ETR1: similarity of product to two-component regulators. *Science*, 262 (5133): 539–544
- Chen Y, Grimplet J, David K, et al (2018). Ethylene receptors and related proteins in climacteric and non-climacteric fruits. *Plant Sci*, 276: 63–72
- Daundasekera M, Joyce DC, Akeed J, et al (2003). Ethylene production by *Colletotrichum musae* *in vitro*. *Physiol Mol Plant Pathol*, 62 (1): 21–28
- Daundasekera WAM, Joyce DC, Adikaram NKB, et al (2008). Pathogen-produced ethylene and the *Colletotrichum musae*-banana fruit pathosystem. *Australas Plant Path*, 37 (5): 448–453
- De Silva DD, Crous PW, Ades PK, et al (2017). Life styles of *Colletotrichum* species and implications for plant biosecurity. *Fungal Biol Rev*, 31 (3): 155–168
- Dijk PV (2009). Nutrient sensing G protein-coupled receptors: interesting targets for antifungals? *Med Mycol*, 47 (7): 671–680
- Eglen RM, Bosse R, Reisine T (2007). Emerging concepts of guanine nucleotide-binding protein-coupled receptor (GPCR) function and implications for high throughput screening. *Assay Drug Dev Techn*, 5 (3): 425–452
- El-Kazzaz MK, Sommer NF, Kader AA (1983). Ethylene effects on *in vitro* and *in vivo* growth of certain postharvest fruit-infecting fungi. *Phytopathology*, 73 (7): 998–1001
- Flaishman MA, Hwang CS, Kolattukudy PE (1995). Involvement of protein phosphorylation in the induction of appressorium formation in *Colletotrichum gloeosporioides* by its host surface wax and ethylene. *Physiol Mol Plant Pathol*, 47 (2): 103–117
- Flaishman MA, Kolattukudy PE (1994). Timing of fungal invasion using host's ripening hormone as a signal. *Proc Natl Acad Sci USA*, 91 (14): 6579–6583
- Fukuda H, Kitajima H, Fujii T, et al (1989a). Purification and some properties of a novel ethylene-forming enzyme produced by *Penicillium digitatum*. *FEMS Microbiol Lett*, 59 (1): 1–5
- Fukuda H, Takahashi M, Fujii T, et al (1989b). An NADH: Fe (III)EDTA oxidoreductase from *Cryptococcus albidus*: an enzyme involved in ethylene production *in vivo*? *FEMS Microbiol Lett*, 51 (1): 107–111
- Geraats BP, Bakker PA, Lawrence CB, et al (2003). Ethylene-insensitive tobacco shows differentially altered susceptibility to different pathogens. *Phytopathology*, 93 (7): 813–821
- Gharbi E, Martínez JP, Benahmed H, et al (2016). Salicylic acid differently impacts ethylene and polyamine synthesis in the glycophyte *Solanum lycopersicum* and the wild-related halophyte *Solanum chilense* exposed to mild salt stress. *Physiol Plant*, 158 (2): 152–167
- González-Candelas L, Alamar S, Sánchez-Torres P, et al (2010). A transcriptomic approach highlights induction of secondary metabolism in citrus fruit in response to *Penicillium digitatum* infection. *BMC Plant Biol*, 10: 194
- Gunterus A, Roze LV, Beaudry R, et al (2007). Ethylene inhibits aflatoxin biosynthesis in *Aspergillus parasiticus* grown on peanuts. *Food Microbiol*, 24 (6): 658–663
- Guo H (2020). Study on the mechanism of *Botrytis cinerea* participation in disease ethylene synthesis (dissertation). Shanghai: East China Normal University (in Chinese with

- English abstract) [郭晗(2020). 灰霉菌参与“植物-真菌”互作体系病害乙烯合成的机制研究(学位论文). 上海: 华东师范大学]
- Guo H, Liu A, Wang Y, et al (2020). Measuring light-induced fungal ethylene production enables non-destructive diagnosis of disease occurrence in harvested fruits. *Food Chem*, 310: 125827
- Guzmán P, Ecker JR (1990). Exploiting the triple response of *Arabidopsis* to identify ethylene-related mutants. *Plant Cell*, 2 (6): 513–523
- He P, Wang Y, Wang X, et al (2017). The mitogen-activated protein kinase CgMK1 governs appressorium formation, melanin synthesis, and plant infection of *Colletotrichum gloeosporioides*. *Front Microbiol*, 8: 2216
- Hérivaux A, Dugé de Bernonville T, Roux C, et al (2017). The identification of phytohormone receptor homologs in early diverging fungi suggests a role for plant sensing in land colonization by fungi. *mBio*, 8 (1): e01739–16
- Hottiger T, Boller T (1991). Ethylene biosynthesis in *Fusarium oxysporum* f. sp. *tulipae* proceeds from glutamate/2-oxoglutarate and requires oxygen and ferrous ions *in vivo*. *Arch Microbiol*, 157 (1): 18–22
- Hua J, Chang C, Sun Q, et al (1995). Ethylene insensitivity conferred by *Arabidopsis* ERS gene. *Science*, 269 (5231): 1712–1714
- Hua J, Sakai H, Nourizadeh S, et al (1998). EIN4 and ERS2 are members of the putative ethylene receptor gene family in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 10 (8): 1321–1332
- Huang JQ, Jiang HF, Zhou YQ, et al (2009). Ethylene inhibited aflatoxin biosynthesis is due to oxidative stress alleviation and related to glutathione redox state changes in *Aspergillus flavus*. *Int J Food Microbiol*, 130 (1): 17–21
- Ilag L, Curtis RW (1968). Production of ethylene by fungi. *Science*, 159 (3821): 1357–1358
- Iwai T, Miyasaka A, Seo S, et al (2006). Contribution of ethylene biosynthesis for resistance to blast fungus infection in young rice plants. *Plant Physiol*, 142 (3): 1202–1215
- Jia Y-J, Kakuta Y, Sugawara M, et al (1999). Synthesis and degradation of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid by *Penicillium citrinum*. *Biosci Biotech Bioch*, 63 (3): 542–549
- Jiang C, Cao S, Wang Z, et al (2019). An expanded subfamily of G-protein-coupled receptor genes in *Fusarium graminearum* required for wheat infection. *Nat Microbiol*, 4 (9): 1582–1591
- Johansson N, Persson KO, Larsson C, et al (2014). Comparative sequence analysis and mutagenesis of ethylene forming enzyme (EFE) 2-oxoglutarate/Fe(II)-dependent dioxygenase homologs. *BMC Biochem*, 15: 22
- Kakuta Y, Igarashi T, Murakami T, et al (2001). 1-Aminocyclopropane-1-carboxylate synthase of *Penicillium citrinum*: primary structure and expression in *Escherichia coli* and *Saccharomyces cerevisiae*. *Biosci Biotechnol Bioch*, 65 (7): 1511–1518
- Kępczyńska E (1989). Ethylene requirement during germination of *Botrytis cinerea* spores. *Physiol Plantarum*, 77: 369–372
- Kępczyńska E (1993). Involvement of ethylene in the regulation of growth and development of the fungus *Botrytis cinerea* Pers. ex. Fr. *Plant Growth Regul*, 13 (1): 65–69
- Kępczyńska E (1994). Involvement of ethylene in spore germination and mycelial growth of *Alternaria alternata*. *Mycol Res*, 98 (1): 118–120
- Kim YK, Kawano T, Li D, et al (2000). A mitogen-activated protein kinase kinase required for induction of cytokinesis and appressorium formation by host signals in the conidia of *Colletotrichum gloeosporioides*. *Plant Cell*, 12 (8): 1331–1343
- Lawton K, Weymann K, Friedrich L, et al (1995). Systemic acquired resistance in *Arabidopsis* requires salicylic acid but not ethylene. *Mol Plant Microbe In*, 8 (6): 863–870
- Li J, Lei H, Song H, et al (2017). 1-methylcyclopropene (1-MCP) suppressed postharvest blue mold of apple fruit by inhibiting the growth of *Penicillium expansum*. *Postharvest Biol Tec*, 125: 59–64
- Li L, Wright SJ, Krystofova S, et al (2007). Heterotrimeric G protein signaling in filamentous fungi. *Annu Rev Microbiol*, 61 (1): 423–452
- Li T, Zhang J, Gao X, et al (2019). The molecular mechanism for the ethylene regulation of postharvest button mushrooms maturation and senescence. *Postharvest Biol Tec*, 156: 110930
- Li W, Ma M, Feng Y, et al (2015). EIN2-directed translational regulation of ethylene signaling in *Arabidopsis*. *Cell*, 163 (3): 670–683
- Li XY, Chen WX, Liu AY (2006). Effects of *Colletotrichum gloeosporioides* infection on physiological and biochemical changes of litchi fruit. *Subtropic Plant Sci*, 35 (1): 1–4 (in Chinese with English abstract) [李欣允, 陈维信, 刘爱媛(2006). 炭疽病菌侵染对荔枝果实生理生化变化的影响. 亚热带植物科学, 35 (1): 1–4]
- Lieberman M, Kunishi A, Mapson LW, et al (1966). Stimulation of ethylene production in apple tissue slices by methionine. *Plant Physiol*, 41 (3): 376–382

- Lin Y, Ruan H, Akutse KS, et al (2019). Ethylene and benzaldehyde emitted from postharvest tomatoes inhibit *Botrytis cinerea* via binding to G-Protein coupled receptors and transmitting with cAMP-signal pathway of the fungus. *J Agric Food Chem*, 67 (49): 13706–13717
- Liu XY, Liu MX, Yin ZY, et al (2020). How do pathogens achieve infection into host: insight into the pathogenesis of *Magnaporthe oryza*. *Bull Natl Nat Sci Found China*, 34 (4): 411–422 (in Chinese with English) [刘昕宇, 刘木星, 尹梓屹等(2020). 稻瘟病菌与水稻互作早期侵染机制研究进展. *中国科学基金*, 34 (4): 411–422]
- Liu Y, Tang M, Liu M, et al (2020). The molecular regulation of ethylene in fruit ripening. *Small Methods*, 4 (8): 1900485
- Lü SF, Peng Y, Jiang J (2017). The involvement of ACS2 in low phosphate-mediated root growth of *Arabidopsis* seedling. *Plant Physiol J*, 53 (8): 1435–1443 (in Chinese with English) [吕淑芳, 彭媛, 江静(2017). ACS2参与拟南芥幼苗根生长响应低磷反应的机制. *植物生理学报*, 53 (8): 1435–1443]
- Meng X, Xu J, He Y, et al (2013). Phosphorylation of an ERF transcription factor by *Arabidopsis* MPK3/MPK6 regulates plant defense gene induction and fungal resistance. *Plant Cell*, 25 (3): 1126–1142
- Papon N, Binder BM (2019). An evolutionary perspective on ethylene sensing in microorganisms. *Trends in Microbiol*, 27 (3): 193–196
- Patiño LS, Castellanos DA, Herrera AO (2018). Influence of 1-MCP and modified atmosphere packaging in the quality and preservation of fresh basil. *Postharvest Biol Tec*, 136: 57–65
- Pieterse CMJ, van Wees SCM, van Pelt JA, et al (1998). A novel signaling pathway controlling induced systemic resistance in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 10 (9): 1571–1580
- Prusky D, Alkan N, Mengiste T, et al (2013). Quiescent and necrotrophic lifestyle choice during postharvest disease development. *Annu Rev Phytopathol*, 51: 155–176
- Ren D, Wang T, Zhou G, et al (2022). Ethylene promotes expression of the appressorium- and pathogenicity-related genes via GPCR- and MAPK-dependent manners in *Colletotrichum gloeosporioides*. *J Fungi*, 8 (6): 570
- Sakai H, Hua J, Chen QG, et al (1998). ETR2 is an ETR1-like gene involved in ethylene signaling in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 95 (10): 5812–5817
- Saltveit ME (1999). Effect of ethylene on quality of fresh fruits and vegetables. *Postharvest Biol Tec*, 15 (3): 279–292
- Saltveit ME (2004). Effect of 1-methylcyclopropene on phenylpropanoid metabolism, the accumulation of phenolic compounds, and browning of whole and fresh-cut “iceberg” lettuce. *Postharvest Biol Tec*, 34: 75–80
- Sisler EC (2006). The discovery and development of compounds counteracting ethylene at the receptor level. *Biotechnol Adv*, 24: 357–367
- Svoboda T, Parich A, Güldener U, et al (2019). Biochemical characterization of the *Fusarium graminearum* candidate ACC-deaminases and virulence testing of knockout mutant strains. *Front Plant Sci*, 10: 1072
- Thomma BP, Eggermont K, Tierens KF, et al (1999). Requirement of functional ethylene-insensitive 2 gene for efficient resistance of *Arabidopsis* to infection by *Botrytis cinerea*. *Plant Physiol*, 121 (4): 1093–1102
- Tian SP, Luo YB, Wang GX (2011). *Postharvest Biological Basis of Horticultural Products*. Beijing: Science Press (in Chinese) [田世平, 罗云波, 王贵禧主编(2011). *园艺产品采后生物学基础*. 北京: 科学出版社]
- Tzeng DD, DeVay JE (1984). Ethylene production and toxicity of methionine and its derivatives with riboflavin in cultures of *Verticillium*, *Fusarium* and *Colletotrichum* species exposed to light. *Physiol Plantarum*, 62 (4): 545–552
- Van der Ent S, Pieterse CMJ (2012). Ethylene: multi-tasker in plant-attacker interactions. *Ann Plant Rev*, 44: 343–377
- van Loon LC, Geraats BPJ, Linthorst HJM (2006). Ethylene as a modulator of disease resistance in plants. *Trends Plant Sci*, 11 (4): 184–191
- Wacker D, Stevens RC, Roth BL (2017). How ligands illuminate GPCR molecular pharmacology. *Cell*, 170 (3): 414–427
- Wang X, Lu D, Tian C (2021). Mucin Msb2 cooperates with the transmembrane protein Sho1 in various plant surface signal sensing and pathogenic processes in the poplar anthracnose fungus *Colletotrichum gloeosporioides*. *Mol Plant Pathol*, 22 (12): 1553–1573
- Wang Z, Yuan G, Pu H, et al (2020). 1-Methylcyclopropene suppressed the growth of *Penicillium digitatum* and inhibited the green mould in citrus fruit. *J Phytopathol*, 169 (2): 83–90
- Watkins CB (2006). The use of 1-methylcyclopropene (1-MCP) on fruits and vegetables. *Biotechnol Adv*, 24: 389–409
- Wubben MJE, Su H, Rodermel SR, et al (2001). Susceptibility to the sugar beet cyst nematode is modulated by ethylene signal transduction in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Plant*

- Microbe In, 14 (10): 1206–1212
- Xu X, Lei H, Ma X, et al (2017). Antifungal activity of 1-methylcyclopropene (1-MCP) against anthracnose (*Colletotrichum gloeosporioides*) in postharvest mango fruit and its possible mechanisms of action. *Int J Food Microbiol*, 241: 1–6
- Yang C, Lu X, Ma B, et al (2015). Ethylene signaling in rice and *Arabidopsis*: conserved and diverged aspects. *Mol Plant*, 8 (4): 495–505
- Zhai K, Liang D, Li H, et al (2022). NLRs guard metabolism to coordinate pattern- and effector-triggered immunity. *Nature*, 601 (7892): 245–251
- Zheng Z, Guo Y, Novák O, et al (2013). Coordination of auxin and ethylene biosynthesis by the aminotransferase VAS1. *Nat Chem Biol*, 9 (4): 244–246
- Zhou J, Mu Q, Wang X, et al (2022). Multilayered synergistic regulation of phytoalexin biosynthesis by ethylene, jasmonate, and MAPK signaling pathways in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 34 (8): 3066–3087
- Zhu P, Xu L, Zhang C, et al (2012). Ethylene produced by *Botrytis cinerea* can affect early fungal development and can be used as a marker for infection during storage of grapes. *Postharvest Biol Tec*, 66: 23–29
- Zhu P, Xu ZP, Cui Z, et al (2017). Ethylene production by *Alternaria alternata* and its association with virulence on inoculated grape berries. *Phytoparasitica*, 45: 273–279