

泛素化修饰关键酶在植物抗逆反应中的功能研究进展

郭慧妍 董雪 安梦楠 夏子豪 吴元华

(沈阳农业大学植物保护学院, 沈阳 110866)

摘要: 泛素化修饰是植物蛋白质翻译后修饰的重要组成部分, 通过对蛋白质的选择性降解, 参与调控植物生长发育和多种逆境胁迫反应。泛素化修饰反应由3种关键酶协同作用完成。泛素分子通过与泛素激活酶的巯基酯键连接从而被激活, 被激活的泛素分子再与泛素结合酶形成复合体, 最后在泛素连接酶的作用下完成与靶蛋白的结合。随着蛋白质组学测序技术的不断发展, 人们对泛素化修饰的研究更加普遍和深入。大量被泛素化修饰的蛋白及其修饰位点被鉴定出来, 有助于深入了解蛋白质的调控机制, 进一步解析蛋白质的功能。本文介绍了泛素-蛋白酶体系统的反应过程, 泛素化修饰关键酶的结构、数量及分类, 并重点围绕泛素激活酶、泛素结合酶和泛素连接酶在植物应对非生物及生物胁迫中的功能研究开展论述, 同时也对植物泛素化修饰关键酶的功能研究所面临的问题进行总结, 并对泛素化修饰与其他修饰之间的串扰进行了讨论与展望, 对于泛素化修饰在植物逆境胁迫领域的深入研究具有重要意义。

关键词: 泛素化修饰; 泛素激活酶; 泛素结合酶; 泛素连接酶; 非生物胁迫; 生物胁迫

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2023-1095

Research Progress in the Functions of Key Enzymes of Ubiquitination Modification in Plant Stress Responses

GUO Hui-yan DONG Xue AN Meng-nan XIA Zi-hao WU Yuan-hua

(College of Plant Protection, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866)

Abstract: Ubiquitination is one of post-translational modifications of plant proteins, which is involved in the regulation of plant growth, development and various stress responses by selective degradation of proteins. The reaction of ubiquitination modification is carried out by the synergistic action of three key enzymes. Ubiquitin molecules are activated by linking to thiol ester bonds of ubiquitin-activating enzymes, and the activated ubiquitin molecules form a complex with ubiquitin-conjugating enzymes, and finally bind to the target protein under the action of ubiquitin-ligase enzymes. With the development of proteomics sequencing technology, the research on ubiquitination modification has become more widespread and deeper. A large number of ubiquitination modified proteins and their modification sites have been identified, which is conducive to further understanding the regulatory mechanism of proteins and further analyzing the function of proteins. In this paper, we mainly introduced the reaction process of the ubiquitin-proteasome system, the structure, quantity and classification of key enzymes of ubiquitination modification, and focused on the functions of ubiquitin-activating enzymes, ubiquitin-binding enzymes and ubiquitin-ligases in plant response to abiotic and biotic stresses. Concurrently, we summarized the issues in studying functions of the key enzymes in plant ubiquitination modification, and discussed the crosstalk between ubiquitination and other modifications, which is of great significance for further research on ubiquitination modification in the field of plant responses to various environmental stresses.

Key words: ubiquitination modification; ubiquitin-activating enzyme; ubiquitin-conjugating enzyme; ubiquitin-ligase enzyme; abiotic stress; biotic stress

收稿日期: 2023-11-21

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31801702)

作者简介: 郭慧妍, 女, 博士研究生, 研究方向: 植物病毒学; E-mail: 2022200149@stu.syau.edu.cn

通讯作者: 夏子豪, 男, 博士, 副教授, 研究方向: 植物病毒学; E-mail: zihao8337@syau.edu.cn;

吴元华, 男, 博士, 教授, 研究方向: 植物病毒学和生物农药; E-mail: wuyh09@syau.edu.cn

1 泛素-蛋白酶体系统

成酰基磷酸酐键，之后与 E1 的巯基酯键连接，从而被激活。然后，被激活的泛素被转移到 E2 中的半胱氨酸上，形成复合体。最后，E3 将 E2 与泛素组成的复合体传递到特异性的底物上，并与底物中的一个或者多个赖氨酸残基包括 Lys-6、Lys-11、Lys-27、Lys-29、Lys-33、Lys-48 和 Lys-63 等形成异肽键。被泛素标记的蛋白最终被 26S 蛋白酶体降解，而泛素在去泛素化酶的作用下与底物蛋白分离，进入细胞质循环利用（图 1）^[7]。

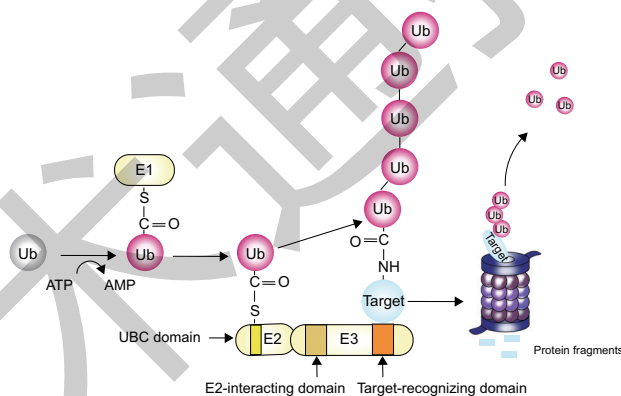


Fig. 1 Ubiquitin-proteasome system

E1 是激活泛素的起始酶, 对泛素化的特异性无决定作用, 种类也极少。在拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 中仅鉴定到两种 E1 亚型, 分别是 AtUBA1 和 AtUBA2^[8]。E1 蛋白具有 4 个保守的结构域, 分别是催化半胱氨酸结构域、腺苷化结构域、四螺旋束结构域和 C 端泛素折叠结构域, 蛋白大小在 110–125 kD 之间。由于其种类较少, 因此对其功能的研究也较少。在植物抗病毒反应中, 烟草 (*Nicotiana tabacum*) 的泛素激活酶 *NtUBA1* 和 *NtUBA2* 基因在受烟草花叶病毒 (tobacco mosaic virus, TMV) 和番茄花叶病毒 (tomato mosaic virus, ToMV) 侵染时表达量上调^[9]。在高温胁迫下, 龙须菜 (*Gracilaria lemaneiformis*) 的耐热品种中 E1 的表达量始终高于野生型^[10]。以上研究证明了 E1 在植物应对生物和非生物胁迫下的调控作用, 暗示了泛素蛋白酶体系在植物抗逆中的重要意义。

3 E2 的蛋白结构及其在植物抗逆中的功能

E2 具有典型的泛素偶联结构域 (Ub-conjugating domain, UBC), 作为将泛素蛋白由 E1 传递到 E3 的重要中间媒介, 在泛素级联系统中充当桥梁作用, 并且决定底物蛋白的泛素化类型。E2 基因家族已在多种植物中被鉴定, 目前在拟南芥基因组中已鉴定出 37 个 E2 基因, 并且发现了几种缺乏催化所需半胱氨酸残基的蛋白质, 被称为泛素结合酶变体 (ubiquitin-enzyme variants, UEVs), 与 E2 结合共同促进泛素链的形成^[11]。大量 E2 基因在其他植物中也被鉴定出来, 如在玉米 (*Zea mays*) 中共鉴定到了 75 个 E2 基因, 在大豆 (*Glycine max*) 中共鉴定出了 71 个 E2 基因 (表 1)。

表 1 不同植物中 E2 基因数目

Species	Number of E2 genes	Reference
<i>Dimocarpus longan</i>	40	[12]
<i>Glycine max</i>	71	[13]
<i>Maninot esculenta</i>	62	[14]
<i>Oryza sativa</i>	48	[15]
<i>Ricinus communis</i>	33	[16]
<i>Solanum lycopersicum</i>	59	[17]
<i>Solanum tuberosum</i>	57	[18]
<i>Sorghum bicolor</i>	53	[19]
<i>Zea mays</i>	75	[20]

3.1 E2在植物应对非生物胁迫中的作用

E2 已在多种植物中被报道响应高温、高盐、干旱等非生物胁迫, 其转录水平受各种逆境胁迫诱导且其表达量影响植株抗逆性。研究表明, 拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 中的 AtUBC7、AtUBC13 和 AtUBC14 基因与酵母 (*Saccharomyces cerevisiae*) 的 ScUBC7 亲缘关系较近, 这 3 个 E2 基因的拟南芥突变体已被证明响应高盐胁迫、氧化胁迫和脱落酸胁迫, 并且可能在内质网蛋白错误折叠降解过程中发挥作用^[21]。StUBC9 基因的表达量在马铃薯 (*Solanum tuberosum*) 受干旱、盐胁迫、脱落酸处理中下调, 而马铃薯 StUBC30 基因受干旱、盐、脱落酸和水杨酸的诱导表达, 呈现先上升后下降的趋势^[18]。番茄 (*Solanum lycopersicum*) 的 LeUBC1, 与酵母 ScUBC1

序列相似度最高, 在热胁迫和重金属镉胁迫下, 转录水平显著提高^[22]。大豆 GmUBC1 在受干旱、低温及茉莉酸和脱落酸处理下均下调表达^[23]。香蕉 (*Musa nana*) 泛素结合酶基因 MaUCE2 的表达水平受干旱、高温、低温、盐胁迫而上调表达^[24]。以上研究结果均证明了 E2 参与植物的非生物胁迫反应。

E2 参与植物非生物胁迫响应主要是通过泛素化影响激素信号转导和脯氨酸合成等途径来完成的。拟南芥 AtUBC32、AtUBC33 和 AtUBC34 与 U-box 型的 AtPUB19 相互作用, 共同负调控植物的耐旱性^[25]。AtUBC32 是内质网相关蛋白降解的组成成分, 具有调控未折叠蛋白反应的功能, 与植物应对氧化胁迫相关^[26]。AtMYB42 可以与盐过度敏感调节途径 AtSOS2 的启动子结合并诱导其表达, 拟南芥 AtUBC1 和 AtUBC2 通过介导组蛋白单泛素化提高转录因子 AtMYB42 和丝裂原活化蛋白激酶 AtMPK4 的甲基化水平来调控耐盐性^[27]。花生 (*Arachis hypogaea*) 泛素结合酶基因 AhUBC2 在拟南芥中过表达可以促进脯氨酸形成来提高抗旱能力^[28]。烟草 NtUBC1 通过泛素化系统提升对重金属镉的抗性, 并提高抗氧化酶的活性, 降低氧化损伤^[29]。大豆 GmUBC2 基因受干旱和盐胁迫上调, 在拟南芥中过表达 GmUBC2 使脯氨酸合成相关基因如 Na⁺/H⁺ 逆向转运蛋白基因 AtNHX1 和氯离子通道蛋白基因 AtCLCa 等表达量上调, 从而提高耐盐性^[30]。这些结果表明, E2 在不同植物响应干旱、氧化、盐、重金属等胁迫中发挥重要的作用, 可以通过提高 E2 的表达调控植物应对非生物胁迫的能力。

3.2 E2在植物应对生物胁迫中的作用

E2 在植物免疫中的功能研究较少, 只有少数 E2 在植物抗病过程中的作用机制被报道。例如, 野生稻 (*Oryza rufipogon*) OgUBC1 基因表达水平受外源水杨酸和紫外线照射诱导, 在拟南芥中异源表达 OgUBC1 可以促进花青素的积累, 并诱导病程相关基因的表达, 提高对灰霉病的抗性^[31]。OsUBC26 基因突变会降低水稻 (*O. sativa*) 对稻瘟病菌 (*Magnaporthe oryzae*) 的抗性, 使 OsWRKY45 表达下调, 影响 OsUBC26 与 E3 OsAPIP6 互作, 降低稻瘟病菌效应蛋白的泛素化水平^[32]。丁香假单胞杆菌

(*Pseudomonas syringae*) 中的三型分泌系统可高效抑制植物先天免疫反应, 而番茄 SIUBC13 与其辅助因子 (*S. lycopersicum* Uev, Suv) 在番茄受丁香假单胞杆菌番茄致病变种侵染时与蛋白激酶 SIFen 相互作用, 并通过泛素化途径激活寄主抗性基因表达和细胞程序性死亡。E2 不仅参与植物对病原物的抗性, 也可被病原物利用对抗寄主植物的免疫反应从而促进自身的侵染。研究表明, 丁香假单胞杆菌番茄致病变种的效应蛋白 AvrPtoB, 可以利用寄主 SIUBC11、SIUBC28、SIUBC29、SIUBC39 和 SIUBC40 的泛素活性来抑制免疫反应^[33-34]。木尔坦棉花曲叶病毒 (cotton leaf curl Multan virus, CLCuMV) 的 β C1 可与寄主番茄的 SIUBC3 相互作用, 从而降低泛素化水平, 促进病毒侵染^[35]。拟南芥的 *AtUBC2* 基因与酵母的 *ScRad6* 基因同源, 并可回补酵母 *Scrad6* 突变体的基因功能, 研究表明, 拟南芥 *AtUBC2* 可与番茄丛矮病毒 (tomato bushy stunt virus, TBSV) 编码的 P33 复制蛋白相互作用, 促进 TBSV 复制^[36]。以上结果表明, E2 作为一把“双刃剑”, 在植物应对生物胁迫中, 既可参与寄主植物的抗病反应, 也可被病原物利用促进自身的侵染。

4 E3 的蛋白结构及其在植物抗逆中的功能

E3 是泛素级联系统中最后发挥作用的酶, 也是泛素化途径中唯一一类具有特异性识别功能的酶。E3 可以将 E2 与泛素结合形成的复合体或直接将激活的泛素转移到其特异性选择的靶蛋白上, 从而完成目标蛋白的泛素标记, 使其最终被 26S 蛋白酶体降解, 完成整个泛素化进程。与 E1 和 E2 相比, E3 的数量在植物中是最多的, 可以达到上千种, 且蛋白结构有所不同。植物中的 E3 根据现有的研究主要分为 4 个类型的亚家族, 包括 HECT (homologous to E6-associated carboxy-terminus) 型、U-box 型、RING (really interesting new gene) 型和 CRL (cullin-RING ligase) 型结构域亚家族。其中 CRL 型为多亚基 E3, 包括 4 种多亚基复合体: SCF (SKP1-Cullin1-F-box)、BTB (Bric-a-brac-Tram track-Broad)、DDB (DNA damage-binding domain-containing) 和 APC (anaphase-promoting complex)^[37-38]。根据特定的结构域不同, 不同类型的 E3 在传递泛素过程中的作用方式

也有所不同 (表 2)。正是由于 E3 的种类丰富且数量繁多, 提高了底物蛋白选择的多样性, 从而决定了泛素化调控的广泛性。2022 年, 植物中的首个 E3 文库在水稻中构建, 为鉴定泛素化蛋白所对应的 E3 奠定基础^[39]。

表 2 植物中 E3 的分类

Table 2 Classification of E3 in plants		
E3 的类型	结构特征	与底物的结合方式
E3 type	Structural feature	Binding mode
HECT	单亚基 (具有 HECT 结构域)	先与被 E2 激活的泛素结合形成 E3-泛素硫酯中间体, 最后再将泛素转移到靶蛋白上
RING	单亚基 (具有 RING 结构域, 在结构域核心具有与锌离子结合的保守半胱氨酸和组氨酸残基)	不与泛素结合, 直接将泛素从 E2-泛素复合体转移到底物上
U-box	单亚基 (具有 U-box 结构域)	不与泛素结合, 直接将泛素从 E2-泛素复合体转移到底物上
CRL	多亚基 (由 Cullin 蛋白、RING-box 蛋白和底物募集蛋白组成)	RING-box 蛋白与 E2-泛素复合体识别结合, Cullin 蛋白发挥支架作用

4.1 E3 在植物应对非生物胁迫中的作用

4.1.1 E3 在植物应对干旱胁迫中的作用 干旱在所有非生物胁迫中对植物生长发育影响最大, 不仅导致植物的营养生长受阻, 还会破坏光合作用和细胞功能。在近年来的研究中, 大量的植物 E3 被证明参与干旱胁迫响应 (表 3)。脱落酸是一种重要的植物激素, 通过调节抗逆相关基因表达和气孔开关来调控植物的抗旱性, 对于植物的适应和生存具有重要意义。E3 常通过直接靶向或间接靶向脱落酸信号通路的重要调控因子在植物抗旱响应中发挥作用。小麦 (*Triticum aestivum*) 的 RING 型 E3 基因 *TaSDIR1* 是干旱响应的正调控因子, 通过与转录因子 TaWRKY29 的互作, 促进 TaWRKY29 与脱落酸不敏感蛋白 TaABI5 启动子结合, 正调控脱落酸信号通路^[56]。水稻 RING 型 E3 OsRF1 与脱落酸信号转导的负调控因子 2C 型蛋白磷酸酶 OsPP2C 互作, 促进 OsPP2C 的泛素化降解, 增强水稻耐旱性和耐盐性^[49]。辣椒 (*Capsicum annuum*) 的 RING 型 E3 CaAIRE1 与 2C 型蛋白磷酸酶 CaAITP1 相互作用并

使其泛素化，抑制其磷酸酶活性，正调控植物耐旱性^[44]。干旱会引起植物渗透胁迫，离子通道蛋白通过调节细胞内外的离子浓度差维持植物正常生理状态。E3 可直接与离子通道蛋白互作，调节植物耐旱性。水稻 RING 型 E3 OsRINGzf1 靶向水通道蛋白 OsPIP2，促进其降解，正调控水稻耐旱性^[50]。水稻 U-box 型 E3 OsPUB41 被 E2 结合酶 OsUBC25 激活，并与氯离子通道蛋白 OsCLC6 互作，是水稻响

应干旱胁迫的负调控因子^[51]。此外，还有一些研究发现 E3 基因的表达与活性氧水平相关。小麦的 RING 型 E3 基因 *TaSADR1* 在拟南芥中过表达，下调了抗氧化酶的活性，负调控干旱胁迫反应^[57]。过表达大豆 U-box 型 E3 *GmPUB21* 基因的本生烟 (*N. benthamiana*) 植株对脱落酸信号更加敏感，活性氧积累升高，负调控耐旱性^[46]。这些结果表明，E3 可通过调控脱落酸、离子通道蛋白、氧化还原反应

表 3 E3 在植物抗非生物胁迫中的功能

Table 3 Functions of E3 in plant resistance to abiotic stresses

物种 Species	E3 连接酶 E3 ligase	类型 Type	靶标 Target	功能 Function	参考文献 Reference
<i>Arabidopsis thaliana</i>	AtATL31、AtATL6	RING	未知	负调控耐盐性	[40]
	AtPUB25、AtPUB26	U-box	AtICE1	负调控耐寒性	[41]
	AtSDR	SCF	未知	负调控耐旱性，正调控耐盐性	[42]
	AtAIRP5	RING	AtGELP22、AtGELP23	正调控耐旱性	[43]
<i>Capsicum annuum</i>	CaAIRE1	RING	CaAIP1	正调控耐旱性	[44]
<i>Cucumis sativus</i>	CsCHYR1	RING	CsATAF1	正调控耐旱性	[45]
<i>Glycine max</i>	GmPUB21	U-box	未知	负调控耐旱性	[46]
<i>Ipomoea batatas</i>	IbATL38	RING	未知	正调控耐盐性	[47]
<i>Malus pumila</i>	MdPUB23	U-box	MdICE1	负调控耐寒性	[48]
<i>Oryza sativa</i>	OsRF1	RING	OsPP2C	正调控耐旱性和耐盐性	[49]
	OsRINGzf1	RING	OsPIP2	正调控耐旱性	[50]
	OsPUB41	U-box	OsCLC6	负调控耐旱性	[51]
	OsSIRP4	RING	OsPEX11	负调控耐盐性	[52]
	OsATL38	RING	OsGF14d	负调控耐寒性	[53]
	PalPUB79	U-box	PalWRKY77	正调控耐旱性	[54]
<i>Solanum nigrum</i>	StATL2	RING	StCBF1、StCBF2	负调控耐寒性	[55]
<i>Triticum aestivum</i>	TaSDIR1	RING	TaWRKY29	正调控耐旱性	[56]
	TaSADR1	RING	未知	负调控耐旱性	[57]
	TaPUB2、TaPUB3	U-box	未知	正调控耐旱性	[58]
	TaPUB4	U-box	未知	正调控耐旱性	[59]
<i>Vitis vinifera</i>	VyRCHC114	RING	未知	正调控耐旱性	[60]

等途径参与植物的抗旱反应。

4.1.2 E3 在植物应对盐胁迫中的作用 很多信号被报道参与植物对盐胁迫的响应，包括钙离子信号通路，脱落酸信号通路等^[61]。这些信号通路串扰，形成复杂的调控网络，提高植物对盐胁迫的耐性（表 3）。甘薯 (*Ipomoea batatas*) RING 型 E3 基因 *IbATL38* 在拟南芥中过表达增强其耐盐性，以脱落酸信号依赖的方式上调胁迫响应基因表达，并降低活性氧的积累^[47]。拟南芥 RING 型 E3 基因 *AtATL31*

和 *AtATL6* 负调控植物耐盐性，但与脱落酸信号通路无关^[40]。水稻 RING 型 E3 基因 *OsSIRP4* 在盐胁迫下高度表达，过表达 *OsSIRP4* 的转基因水稻活性氧清除相关酶活性降低，脯氨酸和可溶性糖的积累量显著降低，钾离子 / 钠离子稳态相关基因的表达降低，并且 *OsSIRP4* 可以与过氧化物酶体生物发生因子 *OsPEX11* 互作，负调控盐胁迫反应^[52]。因此，E3 以脱落酸信号依赖或非依赖的方式，调节抗盐胁迫相关基因表达，在耐盐胁迫反应中发挥重要作用。

4.1.3 E3 在植物应对低温胁迫中的作用 低温影响植物对水分和营养物质的吸收,影响光合作用,造成植物冻伤^[62]。拟南芥 U-box 型 E3 基因 *AtPUB25* 和 *AtPUB26* 影响冷诱导基因 *AtICE1* 的表达,负调控植物的耐寒性^[41]。龙葵 (*Solanum nigrum*) RING 型 E3 *StATL2* 通过与 C-端重复结合因子 *StCBF1* 和 *StCBF4* 互作,在低温胁迫中发挥负调控作用^[55]。苹果 (*Malus pumila*) U-box 型 E3 *MdPUB23* 通过与冷胁迫反应正调节因子 *MdICE1* 互作,从而负调控冷胁迫耐受性^[48]。以上研究表明,E3 主要通过降解冷胁迫响应因子来调节植物耐寒性。

综上所述,E3 通过不同的调控方式在植物响应干旱、盐、冷害等非生物胁迫中发挥重要作用。因此研究 E3 的具体作用机制有助于理解植物适应不同环境胁迫的能力,对提高农作物产量具有重要意义。

4.2 E3在植物应对生物胁迫中的作用

4.2.1 E3 直接与病原微生物致病蛋白互作 植物生长发育过程中会面临多种病原微生物的侵染,因此植物进化出一套复杂的免疫系统以应对生物胁迫。泛素化可以降解蛋白质,改变蛋白质的功能,而病

原物也可以操控 26S 蛋白酶体系统,从而有利于病害的发展。E3 作为泛素化修饰的关键酶之一,在植物抗病过程中发挥重要作用。研究表明,植物中的 E3 可以通过与病原物致病关键蛋白相互作用,促进其泛素化而被降解,从而抑制病害侵染(表 4)。如中国番茄黄化曲叶病毒 (tomato yellow leaf curl China virus, TYLCCNV) 的 β 卫星编码的 β C1 蛋白是其致病决定因子,可与烟草 RING 型 E3 *NtRFP1* 相互作用而被泛素化,从而减轻烟草发病^[67]。本氏烟的 RING 型 E3 *NbubE3R1* 与竹花叶病毒 (bamboo mosaic virus, BaMV) 的复制酶相互作用,从而抑制 BaMV 复制^[69]。此外,病原物编码的致病蛋白也可与 E3 互作调控寄主泛素化,进而促进自身侵染(表 4)。小麦叶枯病菌 (*Zymoseptoria tritici*) 分泌的一种与定殖密切相关的小蛋白可与小麦 U-box 型 E3 *TaE3UBQ* 相互作用,抑制小麦的泛素系统和免疫反应,从而促进病害发展^[78]。水稻黑条矮缩病毒 (rice black-streaked dwarf virus, RBSDV) 编码的 P7-2 蛋白是潜在的 F-box 蛋白,可以与包括玉米、水稻、甘蔗 (*Saccharum officinarum*) 多种植物在内的 SCF 型泛素连接酶亚基 *SKP1* 相互作用,参与调控泛素蛋

表 4 E3 在植物抗生物胁迫中的功能

Table 4 Functions of E3 in plant resistance to biotic stresses

物种 Species	E3 连接酶 E3 ligase	类型 Type	靶标 Target	功能 Function	参考文献 Reference
<i>Arabidopsis thaliana</i>	AtMUSE16	RING	AtRPS2	正调控免疫反应	[63]
	AtPUB4	U-box	AtCERK1	正调控活性氧产生	[64]
	AtKEG	RING	AtMKK4、AtMKK5	正调控免疫反应	[65]
<i>Glycine max</i>	GmSAUL1	U-box	未知	负调控抗大豆花叶病毒	[66]
<i>Nicotiana tabacum</i>	NtRFP1	RING	β C1	正调控抗中国番茄黄曲叶病毒侵染	[67]
	NtRNF217	RING	未知	正调控过氧化氢酶和过氧化物酶活性	[68]
<i>Nicotiana benthamiana</i>	NbubE3R1	RING	α a	正调控抗竹花叶病毒侵染	[69]
	NbSKP1	SCF	β C1	负调控抗木尔坦棉花曲叶病毒侵染	[70]
	NbSKP1	SCF	P22	负调控抗番茄褪绿病毒侵染	[71]
<i>Oryza sativa</i>	OsMEL	RING	OsSHMT1	正调控广谱抗病性	[72]
	OsAPIP10	RING	OsVOZ1、OsVOZ2	正调控广谱抗病性	[73]
	OsSKP1	SCF	P7-2	负调控抗黑条矮缩病毒侵染	[74]
	OsPUB73	U-box	OsVQ25	正调控抗稻瘟病和白叶枯病	[75]
	OsPIE3	U-box	OsPID2	负调控抗稻瘟病	[76]
	OsAPIP6	RING	OsCATC	负调控免疫反应	[77]
	TaE3UBQ	U-box	ZtSSP2	负调控抗小麦叶枯病菌侵染	[78]
<i>Zea mays</i>	ZmMIEL1	RING	ZmMYB83	负调控过敏性坏死反应	[79]

白酶体途径,促进其侵染^[74]。

4.2.2 E3 调控寄主植物抗病基因表达 E3 还可直接作用于植物抗病相关基因,调节植物防御反应(表4)。水稻中微管相关的 C4HC3 型 E3 OsMEL 可与丝氨酸羟甲基转移酶 OsSHMT1 互作,并介导其通过 26S 蛋白酶体途径降解,导致活性氧的爆发并诱导防御相关基因表达,有利于水稻的广谱抗性^[72]。水稻维管植物单锌指蛋白 OsVOZ1 和 OsVOZ2 均与水稻抗病蛋白 Piz-t 互作,削弱 *Piz-t* 的转录水平,而 RING 型 E3 OsAPIP10 与 OsVOZ1 和 OsVOZ2 均互作,并通过 26S 蛋白酶体途径促进其降解,从而正调控水稻的抗病性^[73]。拟南芥 RING 型 E3 AtMUSE16 可以与 NB-LRR 蛋白 AtRPS2 发生互作并将其泛素化,从而调节植物免疫反应的准确激活^[63]。

4.2.3 E3 调控寄主植物 MAPK 信号通路 促分裂原活化蛋白激酶(MAPK)信号通路与植物免疫密切相关,是高度保守的细胞信号转导途径。拟南芥 Raf 类蛋白激酶 *AtEDR1* 通过调控丝裂原活化蛋白激酶 *AtMKK4* 和 *AtMKK5* 的表达负调控植物免疫,而 *AtMKK4* 和 *AtMKK5* 的蛋白水平受 RING 型 E3 AtKEG 调控,同时 *AtEDR1* 负调控 AtKEG 的磷酸化,抑制 AtKEG 的积累^[65]。研究发现,在大豆中沉默 U-box 型 E3 基因 *GmSAUL1* 可增强对大豆花叶病毒(soybean mosaic virus, SMV)和丁香假单胞杆菌的抗性并激活下游 *GmMPK6* 基因的表达^[66]。以上结果表明,E3 可以通过调控 MAPK 信号通路影响植物的抗病反应(表4)。

4.2.4 E3 调控寄主植物活性氧平衡 植物中适量的活性氧可抑制病原菌积累并作为信号分子快速激活防御反应,而活性氧的过量积累会导致植物的氧化损伤甚至死亡,E3 可通过影响活性氧平衡调控植物的抗病性(表4)。水稻 E3 OsAPIP6 通过与过氧化氢酶 OsCATC 互作,促进 OsCATC 的降解,并减弱其活性氧清除效率^[77]。*NtRNF217* 是烟草的 RING 型 E3,过表达 *NtRNF217* 的烟草中过氧化氢酶和超氧化物歧化酶的活性显著上调,增强烟草对青枯病菌(*Ralstonia solanacearum*)的抗性^[68]。

综上所述,E3 可以通过降解病原物致病因子,与抗病相关基因互作,调控植物 MAPK 信号通路、活性氧平衡等多种方式参与植物的抗病反应,也可

被病原物利用抑制抗病基因促进侵染。因此,E3 在植物抗生物胁迫中发挥重要作用。

5 问题与展望

泛素蛋白参与真核生物的多种生物学过程,随着蛋白质组学技术的发展,泛素化在植物抗逆过程中的作用已被广泛认知。在植物抗非生物胁迫过程中,泛素化通过影响脱落酸水平及胁迫响应基因的表达等发挥正向或负向的调控功能。在植物-病原物互作中泛素化途径同样发挥“双刃剑”的作用:在受病原物侵染的过程中,植物可以通过泛素化靶向病原物,使其蛋白发生降解,也可以通过激活抗病信号途径,增强自身免疫;而病原物也可利用泛素化途径抑制寄主植物的抗病反应,从而促进自身的侵染。通过泛素化蛋白质组学可以研究泛素化蛋白和作用位点,为从蛋白水平上阐明植物生长发育调控和响应胁迫反应的机制提供了新方法。但目前仍存在着很多问题需要进一步探究。

(1) 在植物抗非生物胁迫方面,由于植物生长发育过程中常受到高温、干旱、严寒等不良环境条件的胁迫,通过泛素化修饰调控某些功能蛋白表达可使植物快速适应环境。目前已发现 E1、E2 和 E3 均响应非生物胁迫,其中 E3 在植物中的数量最为庞大,但仅有少数 E3 的功能被鉴定。并且,目前的研究主要是围绕泛素化修饰关键酶调控某一基因的表达开展的,而这些酶本身是否直接发挥抗逆作用尚不清楚。此外,这些酶的具体作用机制仅在拟南芥、水稻等模式植物中的研究较为明确,在其他作物中的研究较少。

(2) 在植物抗生物胁迫方面,E3 泛素连接酶是主要的研究热点。E3 泛素连接酶种类丰富多样,但目前的研究主要集中在 RING 型、U-box 型和 CRL 型的 E3 上,对 HECT 型 E3 泛素连接酶的研究较少,其是否参与植物抗病尚不清楚。虽然已有研究证明 E3 泛素连接酶可以与病原物致病关键蛋白互作使其泛素化降解,但具体的识别位点和泛素化发生的时期仍需进一步研究。植物激素受免疫信号诱导,当植物被病原物侵染时,脱落酸、乙烯等激素表达水平发生变化,但目前的研究主要集中在脱落酸上,而其他激素受泛素化调控的机制研究较少。

(3) 由于蛋白的泛素化是在3种酶的级联作用下完成的,目前在植物中对单个E3的功能研究较多。而在哺乳动物中的很多研究除了证明E3靶向的寄主因子外,也鉴定到了很多与E3共同发挥作用的E2伴侣。而在植物中,E3与其E2伴侣的协同作用在调节植物生长发育及应对非生物胁迫方面有所报道,因此找到E3的E2伴侣探究他们的结合方式和作用机制将是未来研究的热点之一。

(4) 泛素-蛋白酶体和溶酶体-自噬是真核生物中保守的蛋白质降解途径,这两种途径可以相互作用,相互调节。一些泛素化的蛋白最终通过自噬途径被降解,蛋白酶体也可以通过自噬途径降解。近年来的研究也发现一些与ATG8相互作用的蛋白包含高度保守的泛素互作基序。自噬途径与蛋白酶体途径在植物中交互调控机制十分复杂,需要进一步探究。

(5) 随着蛋白质组学和分子生物学技术的发展,大量发挥泛素化修饰关键酶作用的基因以及被泛素化修饰的靶蛋白被鉴定出来,为进一步明确泛素化修饰关键酶的功能提供了新思路。植物体内稳态是多种PTMs协同调控的结果,多种PTMs串扰进一步增加了蛋白功能的多样性。PTMs串扰在动物中早已展开研究,如泛素化与磷酸化、乙酰化、糖基化之间的相互作用,而在植物领域仍属于起步阶段,所以未来还应从泛素化与其他翻译后修饰的相互协作网络等方面继续深入开展研究,从而明确不同逆境条件下起关键作用的PTMs,为作物分子育种提供理论依据。

参考文献

- [1] Ozkaynak E, Finley D, Solomon MJ, et al. The yeast ubiquitin genes: a family of natural gene fusions [J]. *EMBO J*, 1987, 6 (5): 1429-1439.
- [2] Schwartz AL, Ciechanover A. Ubiquitin-mediated protein modification and degradation [J]. *Am J Respir Cell Mol Biol*, 1992, 7 (5): 463-468.
- [3] Glickman MH, Ciechanover A. The ubiquitin-proteasome proteolytic pathway: destruction for the sake of construction [J]. *Physiol Rev*, 2002, 82 (2): 373-428.
- [4] Adams EHG, Spoel SH. The ubiquitin-proteasome system as a transcriptional regulator of plant immunity [J]. *J Exp Bot*, 2018, 69 (19): 4529-4537.
- [5] Shu K, Yang WY. E3 ubiquitin ligases: ubiquitous actors in plant development and abiotic stress responses [J]. *Plant Cell Physiol*, 2017, 58 (9): 1461-1476.
- [6] Xu FQ, Xue HW. The ubiquitin-proteasome system in plant responses to environments [J]. *Plant Cell Environ*, 2019, 42 (10): 2931-2944.
- [7] Zientara-Rytter K, Sirko A. To deliver or to degrade - an interplay of the ubiquitin-proteasome system, autophagy and vesicular transport in plants [J]. *FEBS J*, 2016, 283 (19): 3534-3555.
- [8] Hatfield PM, Gosink MM, Carpenter TB, et al. The ubiquitin-activating enzyme (E1) gene family in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant J*, 1997, 11 (2): 213-226.
- [9] Takizawa M, Goto A, Watanabe Y. The tobacco ubiquitin-activating enzymes NtE1A and NtE1B are induced by tobacco mosaic virus, wounding and stress hormones [J]. *Mol Cells*, 2005, 19 (2): 228-231.
- [10] Li GQ, Zang XN, Zhang XC, et al. Cloning of ubiquitin-activating enzyme and ubiquitin-conjugating enzyme genes from *Gracilaria lemaneiformis* and their activity under heat shock [J]. *Gene*, 2014, 538 (1): 155-163.
- [11] Herskho A, Ciechanover A. The ubiquitin system [J]. *Annu Rev Biochem*, 1998, 67: 425-479.
- [12] Jue DW, Sang XL, Liu LQ, et al. The ubiquitin-conjugating enzyme gene family in Longan (*Dimocarpus longan* Lour.): genome-wide identification and gene expression during flower induction and abiotic stress responses [J]. *Molecules*, 2018, 23 (3): 662.
- [13] Zhang CY, Song L, Choudhary MK, et al. 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 [J]. *BMC Plant Biol*, 2018, 18 (1): 149.
- [14] 贾利强. 木薯泛素结合酶的生物信息学分析 [J]. *基因组学与应用生物学*, 2021, 40 (S2): 2765-2774.
Jia LQ. Bioinformatics analysis of cassava ubiquitin-binding enzyme [J]. *Genom Appl Biol*, 2021, 40 (S2): 2765-2774.
- [15] Bae H, Kim WT. Classification and interaction modes of 40 rice E2 ubiquitin-conjugating enzymes with 17 rice ARM-U-box E3 ubiquitin ligases [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 2014, 444 (4): 575-580.
- [16] 张洪雨, 王晓宇, 段琼, 等. 蓖麻 E2 基因家族鉴定及生物信息学分析 [J]. *内蒙古民族大学学报: 自然科学版*, 2020, 35 (6): 489-496.
Zhang HY, Wang XY, Duan Q, et al. Identification and

- bioinformatics analysis of E2 gene family in *Ricinus communis* L [J]. J Inn Mong Univ Natl Nat Sci, 2020, 35 (6): 489-496.
- [17] Sharma B, Bhatt TK. Author Correction: Genome-wide identification and expression analysis of E2 ubiquitin-conjugating enzymes in tomato [J]. Sci Rep, 2018, 8 (1): 6782.
- [18] 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 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2019.
- Liu WG. Genome-wide identification of ubiquitin conjugating enzymes E2 gene family and cloning and functional analysis of *StUBC9* in potato [D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2019.
- [19] Jia LQ, Zhao QF, Chen S. Evolution and expression analysis of the sorghum ubiquitin-conjugating enzyme family [J]. Funct Plant Biol, 2019, 46 (3): 236-247.
- [20] Jue DW, Sang XL, Lu SQ, et al. Genome-wide identification, phylogenetic and expression analyses of the ubiquitin-conjugating enzyme gene family in maize [J]. PLoS One, 2015, 10 (11): e0143488.
- [21] Feng H, Wang S, Dong DF, et al. *Arabidopsis* ubiquitin-conjugating enzymes UBC7, UBC13, and UBC14 are required in plant responses to multiple stress conditions [J]. Plants, 2020, 9 (6): 723.
- [22] Feussner K, Feussner I, Leopold I, et al. Isolation of a cDNA coding for an ubiquitin-conjugating enzyme UBC1 of tomato—the first stress-induced UBC of higher plants [J]. FEBS Lett, 1997, 409 (2): 211-215.
- [23] 毛卓卓, 宫宇, 史贵霞, 等. 大豆 E2 泛素结合酶基因 *GmUBC1* 的克隆及在拟南芥中的异源表达 [J]. 遗传, 2020, 42 (8): 788-798.
- Mao ZZ, Gong Y, Shi GX, et al. Cloning of the soybean E2 ubiquitin-conjugating enzyme *GmUBC1* and its expression in *Arabidopsis thaliana* [J]. Hereditas, 2020, 42 (8): 788-798.
- [24] 王安邦, 金志强, 刘菊华, 等. 香蕉泛素结合酶基因 *MaUCE2* 在非生物胁迫下的表达分析 [J]. 生物技术通报, 2013 (5): 77-80.
- Wang AB, Jin ZQ, Liu JH, et al. Expression analysis of a banana ubiquitin-conjugating enzyme gene *MaUCE2* under abiotic stress [J]. Biotechnol Bull, 2013 (5): 77-80.
- [25] Ahn MY, Oh TR, Seo DH, et al. *Arabidopsis* group XIV ubiquitin-conjugating enzymes AtUBC32, AtUBC33, and AtUBC34 play negative roles in drought stress response [J]. J Plant Physiol, 2018, 230: 73-79.
- [26] Cui F, Liu LJ, Zhao QZ, et al. *Arabidopsis* ubiquitin conjugase UBC32 is an ERAD component that functions in brassinosteroid-mediated salt stress tolerance [J]. Plant Cell, 2012, 24 (1): 233-244.
- [27] Sun YH, Zhao J, Li XY, et al. E2 conjugases UBC1 and UBC2 regulate MYB42-mediated SOS pathway in response to salt stress in *Arabidopsis* [J]. New Phytol, 2020, 227 (2): 455-472.
- [28] Wan XR, Mo AQ, Liu S, et al. Constitutive expression of a peanut ubiquitin-conjugating enzyme gene in *Arabidopsis* confers improved water-stress tolerance through regulation of stress-responsive gene expression [J]. J Biosci Bioeng, 2011, 111 (4): 478-484.
- [29] Bahmani R, Kim D, Lee BD, et al. Over-expression of tobacco UBC1 encoding a ubiquitin-conjugating enzyme increases cadmium tolerance by activating the 20S/26S proteasome and by decreasing Cd accumulation and oxidative stress in tobacco (*Nicotiana tabacum*) [J]. Plant Mol Biol, 2017, 94 (4/5): 433-451.
- [30] Zhou GA, Chang RZ, Qiu LJ. Overexpression of soybean ubiquitin-conjugating enzyme gene *GmUBC2* confers enhanced drought and salt tolerance through modulating abiotic stress-responsive gene expression in *Arabidopsis* [J]. Plant Mol Biol, 2010, 72 (4/5): 357-367.
- [31] Jeon EH, Pak JH, Kim MJ, et al. Ectopic expression of ubiquitin-conjugating enzyme gene from wild rice, OgUBC1, confers resistance against UV-B radiation and *Botrytis* infection in *Arabidopsis thaliana* [J]. Biochem Biophys Res Commun, 2012, 427 (2): 309-314.
- [32] Liu X, Song LL, Zhang H, et al. Rice ubiquitin-conjugating enzyme OsUBC26 is essential for immunity to the blast fungus *Magnaporthe oryzae* [J]. Mol Plant Pathol, 2021, 22 (12): 1613-1623.
- [33] Mural RV, Liu Y, Rosebrock TR, et al. The tomato Fni3 lysine-63-specific ubiquitin-conjugating enzyme and suv ubiquitin E2 variant positively regulate plant immunity [J]. Plant Cell, 2013, 25 (9): 3615-3631.
- [34] Zhou BJ, Mural RV, Chen XY, et al. A subset of ubiquitin-conjugating enzymes is essential for plant immunity [J]. Plant Physiol, 2017, 173 (2): 1371-1390.
- [35] Eini O, Dogra S, Selth LA, et al. Interaction with a host ubiquitin-conjugating enzyme is required for the pathogenicity of a geminiviral DNA beta satellite [J]. Mol Plant Microbe Interact, 2009, 22 (6): 737-746.
- [36] Imura Y, Molho M, Chuang C, et al. Cellular Ubc2/Rad6 E2 ubiquitin-conjugating enzyme facilitates tombusvirus replication in yeast and plants [J]. Virology, 2015, 484: 265-275.
- [37] Stone SL, Callis J. Ubiquitin ligases mediate growth and development by promoting protein death [J]. Curr Opin Plant Biol, 2007, 10 (6): 624-632.

- [38] Nguyen HC, Wang W, Xiong Y. Cullin-RING E3 ubiquitin ligases: bridges to destruction [J]. *Subcell Biochem*, 2017, 83: 323-347.
- [39] Wang RY, You XM, Zhang CY, et al. An ORFeome of rice E3 ubiquitin ligases for global analysis of the ubiquitination interactome [J]. *Genome Biol*, 2022, 23 (1): 154.
- [40] Du MS, Lu DP, Liu XT. The *Arabidopsis* ubiquitin ligases ATL31 and ATL6 regulate plant response to salt stress in an ABA-independent manner [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 2023, 685: 149156.
- [41] Wang X, Zhang XY, Song CP, et al. PUB25 and PUB26 dynamically modulate ICE1 stability via differential ubiquitination during cold stress in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2023, 35 (9): 3585-3603.
- [42] Li BW, Gao S, Yang ZM, et al. The F-box E3 ubiquitin ligase AtSDR is involved in salt and drought stress responses in *Arabidopsis* [J]. *Gene*, 2022, 809: 146011.
- [43] Cho NH, Kim EY, Park K, et al. Cosuppression of AtGELP22 and AtGELP23, two ubiquitinated target proteins of RING E3 ligase AtAIRP5, increases tolerance to drought stress in *Arabidopsis* [J]. *Plant Mol Biol*, 2023, 112 (6): 357-371.
- [44] Baek W, Lim CW, Lee SC. Pepper E3 ligase CaAIRE1 promotes ABA sensitivity and drought tolerance by degradation of protein phosphatase CaAIP1 [J]. *J Exp Bot*, 2021, 72 (12): 4520-4534.
- [45] Guo LQ, Cao M, Li YF, et al. RING finger ubiquitin E3 ligase CsCHYR1 targets CsATAF1 for degradation to modulate the drought stress response of cucumber through the ABA-dependent pathway [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2023, 202: 107928.
- [46] Yang YH, Karthikeyan A, Yin JL, et al. The E3 ligase GmPUB21 negatively regulates drought and salinity stress response in soybean [J]. *Int J Mol Sci*, 2022, 23 (13): 6893.
- [47] Du B, Nie N, Sun SF, et al. A novel sweetpotato RING-H2 type E3 ubiquitin ligase gene IbATL38 enhances salt tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. *Plant Sci*, 2021, 304: 110802.
- [48] Wang DR, Zhang XW, Xu RR, et al. Apple U-box-type E3 ubiquitin ligase MdPUB23 reduces cold-stress tolerance by degrading the cold-stress regulatory protein MdICE1 [J]. *Hortic Res*, 2022, 9: uhac171.
- [49] Kim S, Park SI, Kwon H, et al. The rice abscisic acid-responsive RING finger E3 ligase OsRF1 targets OsPP2C09 for degradation and confers drought and salinity tolerance in rice [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 12: 797940.
- [50] Chen SJ, Xu K, Kong DY, et al. Ubiquitin ligase OsRINGzf1 regulates drought resistance by controlling the turnover of OsPIP2;1 [J]. *Plant Biotechnol J*, 2022, 20 (9): 1743-1755.
- [51] Seo DH, Lee A, Yu SG, et al. OsPUB41, a U-box E3 ubiquitin ligase, acts as a negative regulator of drought stress response in rice (*Oryza Sativa* L.) [J]. *Plant Mol Biol*, 2021, 106 (4/5): 463-477.
- [52] Kim JH, Jang CS. E3 ligase, the *Oryza sativa* salt-induced RING finger protein 4 (OsSIRP4), negatively regulates salt stress responses via degradation of the OsPEX11-1 protein [J]. *Plant Mol Biol*, 2021, 105 (3): 231-245.
- [53] Cui LH, Min HJ, Yu SG, et al. OsATL38 mediates mono-ubiquitination of the 14-3-3 protein OsGF14d and negatively regulates the cold stress response in rice [J]. *J Exp Bot*, 2022, 73 (1): 307-323.
- [54] Tong SF, Chen NN, Wang DY, et al. The U-box E3 ubiquitin ligase PalPUB79 positively regulates ABA-dependent drought tolerance via ubiquitination of PalWRKY77 in *Populus* [J]. *Plant Biotechnol J*, 2021, 19 (12): 2561-2575.
- [55] Song QP, Wang XP, Wu FC, et al. StATL2-like could affect growth and cold tolerance of plant by interacting with StCBFs [J]. *Plant Cell Rep*, 2022, 41 (9): 1827-1841.
- [56] Skubacz A, Daszkowska-Golec A, Szarejko I. The role and regulation of ABI5 (ABA-insensitive 5) in plant development, abiotic stress responses and phytohormone crosstalk [J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 1884.
- [57] Sun HM, Li JT, Li X, et al. RING E3 ubiquitin ligase TaSADR1 negatively regulates drought resistance in transgenic *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2022, 170: 255-265.
- [58] Kim MS, Kim JH, Amoah JN, et al. Wheat (*Triticum aestivum* L.) Plant U-box E3 ligases TaPUB2 and TaPUB3 enhance ABA response and salt stress resistance in *Arabidopsis* [J]. *FEBS Lett*, 2022, 596 (23): 3037-3050.
- [59] Kim JH, Kim MS, Seo YW. Overexpression of a plant U-box gene *TaPUB4* confers drought stress tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2023, 196: 596-607.
- [60] Yu YH, Yang SD, Bian L, et al. Identification of C3H2C3-type RING E3 ubiquitin ligase in grapevine and characterization of drought resistance function of VvRCHC114 [J]. *BMC Plant Biol*, 2021, 21 (1): 422.
- [61] Zhao SS, Zhang QK, Liu MY, et al. Regulation of plant responses to salt stress [J]. *Int J Mol Sci*, 2021, 22 (9): 4609.
- [62] Soualieu S, Duan FY, Li X, et al. Crop production under cold stress: an understanding of plant responses, acclimation processes, and management strategies [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2022, 190: 47-61.

- [63] Huang Y, Li JH, Huang TT, et al. Homeostasis of *Arabidopsis* R protein RPS2 is negatively regulated by the RING-type E3 ligase MUSE16 [J] . J Exp Bot, 2023, 74 (6) : 2160-2172.
- [64] Desaki Y, Takahashi S, Sato K, et al. PUB4, a CERK1-interacting ubiquitin ligase, positively regulates MAMP-triggered immunity in *Arabidopsis* [J] . Plant Cell Physiol, 2019, 60 (11) : 2573-2583.
- [65] Gao CY, Sun PW, Wang W, et al. *Arabidopsis* E3 ligase KEG associates with and ubiquitinates MKK4 and MKK5 to regulate plant immunity [J] . J Integr Plant Biol, 2021, 63 (2) : 327-339.
- [66] Li JM, Ye MY, Wang CF, et al. Soybean *Gm* SAUL1, a bona fide U-box E3 ligase, negatively regulates immunity likely through repressing the activation of *Gm* MPK3 [J] . Int J Mol Sci, 2023, 24 (7) : 6240.
- [67] Shen QT, Hu T, Bao M, et al. Tobacco RING E3 ligase NtRFP1 mediates ubiquitination and proteasomal degradation of a geminivirus-encoded β C1 [J] . Mol Plant, 2016, 9 (6) : 911-925.
- [68] Liu Y, Tang YM, Tan X, et al. *NtRNF217*, encoding a putative RBR E3 ligase protein of *Nicotiana tabacum*, plays an important role in the regulation of resistance to *Ralstonia solanacearum* infection [J] . Int J Mol Sci, 2021, 22 (11) : 5507.
- [69] Chen IH, Chang JE, Wu CY, et al. An E3 ubiquitin ligase from *Nicotiana benthamiana* targets the replicase of Bamboo mosaic virus and restricts its replication [J] . Mol Plant Pathol, 2019, 20 (5) : 673-684.
- [70] Jia Q, Liu N, Xie K, et al. CLCuMuB β C1 subverts ubiquitination by interacting with NbSKP1s to enhance geminivirus infection in *Nicotiana benthamiana* [J] . PLoS Pathog, 2016, 12 (6) : e1005668.
- [71] Liu SJ, Wang CL, Liu XD, et al. Tomato chlorosis virus-encoded p22 suppresses auxin signalling to promote infection via interference with SKP1-Cullin-F-box^{TIR1} complex assembly [J] . Plant Cell Environ, 2021, 44 (9) : 3155-3172.
- [72] Fu S, Wang K, Ma TT, et al. An evolutionarily conserved C4HC3-type E3 ligase regulates plant broad-spectrum resistance against pathogens [J] . Plant Cell, 2022, 34 (5) : 1822-1843.
- [73] Wang JY, Wang RY, Fang H, et al. Two VOZ transcription factors link an E3 ligase and an NLR immune receptor to modulate immunity in rice [J] . Mol Plant, 2021, 14 (2) : 253-266.
- [74] Wang Q, Tao T, Han YH, et al. Nonstructural protein P7-2 encoded by Rice black-streaked dwarf virus interacts with SKP1, a core subunit of SCF ubiquitin ligase [J] . Virol J, 2013, 10: 325.
- [75] Hao ZY, Tian JF, Fang H, et al. A VQ-motif-containing protein fine-tunes rice immunity and growth by a hierarchical regulatory mechanism [J] . Cell Rep, 2022, 40 (7) : 111235.
- [76] Wang K, Li S, Chen LX, et al. E3 ubiquitin ligase OsPIE3 destabilises the B-lectin receptor-like kinase PID2 to control blast disease resistance in rice [J] . New Phytol, 2023, 237 (5) : 1826-1842.
- [77] You XM, Zhang F, Liu Z, et al. Rice catalase OsCATC is degraded by E3 ligase APIP6 to negatively regulate immunity [J] . Plant Physiol, 2022, 190 (2) : 1095-1099.
- [78] Karki SJ, Reilly A, Zhou BB, et al. A small secreted protein from *Zymoseptoria tritici* interacts with a wheat E3 ubiquitin ligase to promote disease [J] . J Exp Bot, 2021, 72 (2) : 733-746.
- [79] Karre S, Kim SB, Samira R, et al. The maize ZmMIEL1 E3 ligase and ZmMYB83 transcription factor proteins interact and regulate the hypersensitive defence response [J] . Mol Plant Pathol, 2021, 22 (6) : 694-709.

(责任编辑 高洁)