

茉莉酸生物合成的调控及其信号通路

刘庆霞¹, 李梦莎¹, 国静^{2,1,*}

¹东北林业大学盐碱地生物资源环境研究中心, 东北油田盐碱植被恢复与重建教育部重点实验室, 哈尔滨150040; ²山东农业大学林学院, 山东泰安271018

摘要: 茉莉酸类化合物作为一种细胞信号分子, 在植物的生长发育、机械损伤、代谢调节及诱导防御相关基因表达等方面起着重要的作用。本文概述了茉莉酸的生物合成调控以及人们目前对茉莉酸信号通路的认识, 并对该研究领域存在的问题及今后可能的研究方向进行展望。

关键词: 茉莉酸; 生物合成; 调控; 信号通路

Regulation of Jasmonic Acid Biosynthesis and Jasmonic Acid Signaling Pathway

LIU Qing-Xia¹, LI Meng-Sha¹, GUO Jing^{2,1,*}

¹*Alkali Soil Natural Environmental Science Center, Northeast Forestry University, Key Laboratory of Saline-Alkali Vegetation Ecology Restoration in Oil Field, Ministry of Education, Harbin 150040, China;* ²*College of Forestry, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China*

Abstract: Jasmonic acid (JA) and its methyl ester are plant-specific signaling molecules that play important roles in many aspect of plant growth and development processes, such as mechanical damage resistance, metabolism regulation and induction of defense-related gene expression. In this review, we summarize the regulatory mechanism for JA biosynthesis and the current knowledge of JA signaling pathway, and finally, the problems remained to be studied and the possible research directions in this field are proposed.

Key words: jasmonic acid; biosynthesis; regulation; signaling pathway

植物营固着生活, 需要适应周围不断变化的环境。受外界刺激时, 植物通过信号网络做出响应, 这对其生存和进化具有重要意义。茉莉酸类物质(jasmonates, JAs)是茉莉酸(jasmonic acid, JA)及其挥发性甲酯衍生物茉莉酸甲酯(methyl-jasmonate, MeJA)和氨基酸衍生物的统称, 在植物信号网络中具有重要的作用。早在1971年, Aldridge等从香蕉黑腐病菌中分离出了游离的JA, 1980年, Ueda等发现JAs具有生长物质活性, 随后关于JA的生物学作用引起了人们广泛的关注。JAs是一类脂肪酸衍生物, 其结构类似于动物体内的前列腺素(prostaglandins) (Wasternack 2007), 在植物体内普遍存在。JAs作为信号分子, 不仅能有效地介导植物对病原菌、食草动物及非生物胁迫等的防御反应(潘怡欧等2010; 禹艳红等2005; Browse和Howe 2008; Pauwels等2008; Yoshida等2009), 还调节植物的生长发育, 如有性生殖、根的伸长、碳水化合物积累和果实成熟等(甘立军等2001; 江月玲和潘瑞焱1993; 李欢庆等2008; 宋平等2001; 吴文华和潘瑞焱1997, 1998; 曾晓春和周燮1999;

Acosta等2009)。

自1978年首次发现JA合成途径以来, 人们开展了对JAs生物合成及其信号转导途径的研究。到目前为止, 已认识到植物体内至少存在两条JAs生物合成途径, 即起始于亚麻酸(linolenic acid, LA 18:3)的十八烷途径和起始于十六碳三烯酸(16:3)的十六烷途径(蒋科技等2010; 陆续等2011; 李清清等2010; 宋平等2002; 吴劲松和种康2002; Dave等2011; Schaller和Stintzi 2009), 并发现植物体内JAs的生物合成受到严格的调控。由于JA介导植物对环境的响应, 国际上多个研究团队均对JA信号转导途径极为关注, 这方面的研究也取得了很大的进展。尽管国内已有综述文献报道过JA的信号转导通路(黄文峰等2009; 彭金英和黄勇平2005; 温小

收稿 2012-05-07 修定 2012-07-24

资助 中国博士后科学基金资助项目(20100480963)、黑龙江省博士后资助基金(LBH-Z10278)和国家自然科学基金(31070351)。

* 通讯作者(E-mail: jingguo@nefu.edu.cn; Tel: 0451-82192185)。

杰等2010; 杨东歌和张晓东2009; 朱家红和彭世清2006), 但近两年随着分子生物学研究的深入, 人们对JA信号通路有了更深的认识, 本文结合国内外最新的研究结果, 着重对JA的生物合成调控和信号转导相关内容进行综述。

1 JA生物合成调控

随着分子生物学的兴起, 人们对JA生物合成调控的分子机理进行了较为深入的研究, 发现JAs的生物合成途径受正反馈调节, 其合成受环境胁迫诱导。

JA的生物合成途径受正反馈调节。拟南芥基因芯片分析结果显示, 41个应答MeJA的基因中有5个是JA合成相关基因, 并且所有已知的编码JA合成酶的基因均受JA诱导(Wasternack 2006)。与之一致, 多项研究表明, JA生物合成相关基因如磷脂酶基因*DADI* (*defective in anther dehiscence 1*)、脂氧合酶(lipoxygenase)基因*LOX2*、丙二烯氧化物合酶(allene oxide synthase)基因*AOS*、丙二烯环氧化物合酶(allene oxide cyclase)基因*AOC*、12-氧代植二烯酸还原酶(12-oxophytodienoate reductase)基因*OPR3*和茉莉酸羧基甲基转移酶(jasmonic acid carboxyl methyltransferase)基因*JMT*的转录均受JA诱导, 而且创伤等能够诱导JA的胁迫反应, 也能促进这些基因表达(Agrawal等2003; Heitz等1997; Ishiguro等2001; Laudert和Weiler 1998; Müssig等2000; Seo等2001)。当植物受到伤诱导时, 脂氧合酶基因*LOX*被激活, 诱导JA及MeJA的合成和积累, 而生成的JAs又可进一步激活*LOX*, 促进JAs的积累(Grimes等1992)。*LOX3*表达受抑制后, JAs和防御相关物质的合成受阻, 植物易受食草动物的侵袭(Halitschke和Baldwin 2003; Li等2004b)。然而, Miersch和Wasternack (2000)研究表明, 在番茄叶片中, 内源JAs并不能诱导JA的生物合成, 暗示植物体内可能存在JA的胞外识别机制。Bücking等(2004)利用放射自显影技术对放射性标记的JA所处理的番茄叶片进行分析, 发现仅在番茄叶片质外体中检测到标记的JA, 进一步证实了该推测。

JAs的生物合成受环境胁迫诱导。昆虫取食及病原菌侵染等生物胁迫能够诱导JAs生物合成基因的表达。如烟草天蛾(*Manduca sexta*)取食渐窄叶烟草(*Nicotiana attenuata*)叶片后, 叶片中*AOS*

基因的转录水平开始增加, 同时JA含量明显增加(Ziegler等2001); 尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)侵染的拟南芥地上部分和根中JA合成相关基因*LOX3*表达水平上调(Thatcher等2009)。此外, 大量研究表明, 非生物胁迫因子也能够诱导JAs的生物合成。JA、12-氧代植二烯酸(12-oxophytodienoic acid, OPDA)、机械损伤和水杨酸等非生物因子可激活*AOS*基因的启动子(Laudert和Weiler 1998)。在伤诱导2 h的拟南芥花组织中检测到*AOS*的表达(Kubigsteltig等1999), *AOS*过表达转基因植株受到伤诱导后JA含量与对照相比大幅升高(Laudert等2000)。*AOC*在番茄伤诱导信号中起着关键作用(Stenzel等2003), 番茄植株受伤诱导后该基因表达迅速上升(Hause等2000), 表明*AOC*参与伤诱导的JA合成。另外, 拟南芥的酰基辅酶A氧化酶(acyl-CoA oxidase) *ACX1*和*ACX5*、3-酮脂酰辅酶A硫解酶-2 (3-ketoacyl-CoA thiolase-2) *KAT2/PED1/PKT3*及番茄的*ACX1A*均参与伤诱导的JA生物合成(Afitlhile等2005; Cruz Castillo等2004; Li等2005; Schillmiller等2007)。

2 JA信号通路

JAs是植物细胞间和细胞内的重要信号分子, 通过与转录因子间的相互作用来调控防御蛋白的表达以及次生物质的合成(Blée 2002)。JAZ (jasmonate ZIM-domain)蛋白家族的发现使人们对JA信号转导途径有了新的认识, 并提出JAZs调控的JA信号传递模式(Chico等2008; Chini等2007; Chung等2008)。在没有外界胁迫的情况下, JAZ蛋白与MYC2及其他转录因子结合使之处于失活状态, 不能启动基因转录; 一旦受到环境胁迫刺激, 植物体内合成大量JA, 在依赖ATP的腺苷酸形成酶JAR1 (jasmonic acid resistant 1)的作用下形成JA-Ile。JA-Ile促进SCF^{COI1}与JAZ结合, 使JAZ在26S蛋白酶体的作用下降解, 解除对MYC2的抑制作用, 从而启动JA响应基因的转录(图1)。目前推测除MYC2外, 可能还存在其他受JAZ调控的转录因子, 并且不同JAs可能介导不同JAZ与SCF的结合。

2.1 JA-Ile生物功能的发现

JA与异亮氨酸(isoleucine, Ile)可由JAR1催化形成共轭物JA-Ile (Suza和Staswick 2008)。酵母双杂交实验证明, 在含有JA-Ile的情况下, COI1和

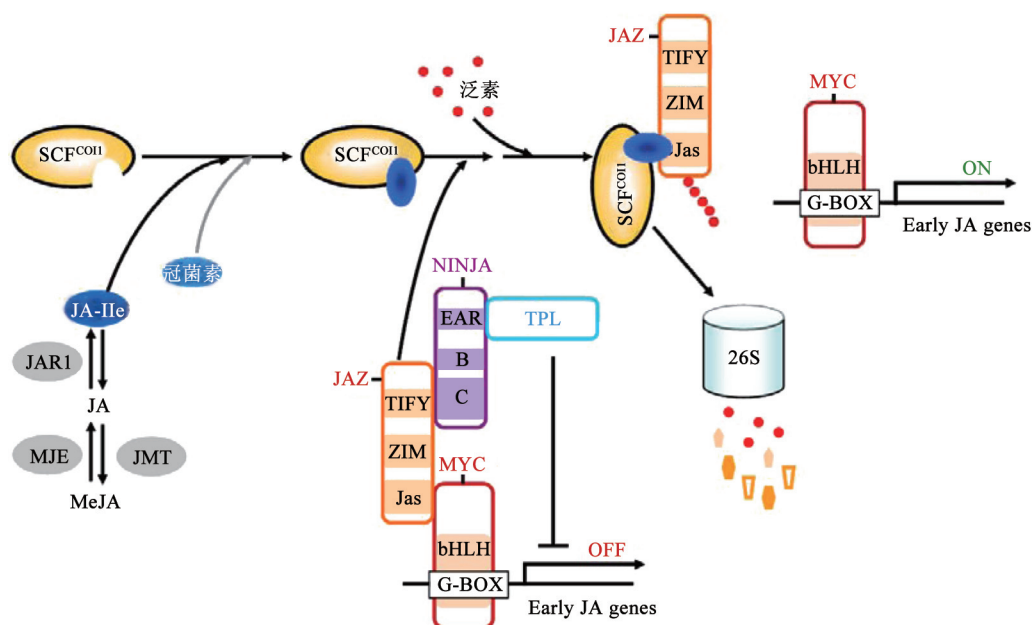


图1 JA信号转导模式

Fig.1 Model of JA signal transduction

根据文献(Katsir等2008a; Pauwels等2010)改画。在植物体内,活性与非活性JA衍生物之间可进行相互转化。茉莉酸羧基甲基转移酶(JMT)可催化JA形成挥发性的茉莉酸甲酯(MeJA),其逆反应由茉莉酸甲酯酯酶(MJE)催化;JA还可在依赖ATP的腺苷酸形成酶(JAR1)的作用下形成JA-Ile。在不存在JA的情况下,JAZ蛋白通过其Jas结构域与MYC2转录因子结合,通过TIFY基序与NINJA蛋白的结构域C结合,同时阻遏蛋白TPL与NINJA蛋白的EAR基序结合,从而形成MYC2-JAZ-NINJA-TPL复合物,通过阻遏蛋白TPL抑制JA早期响应基因的转录;在存在JA-Ile的情况下,JAZ蛋白通过Jas结构域与COI1结合,JAZ蛋白随后被降解,NINJA-TPL复合物与MYC2转录因子分离,从而启动JA响应基因的转录。

JA-Ile之间可直接相互作用,而其他JAs (JA和MeJA)及JA合成前体OPDA均无此作用(Katsir等2008a, b; Melotto等2008; Thines等2007)。JA-Ile及植物毒素 coronatine (COR,由几种致病型*Pseudomonas syringae*产生的植物毒素,是植物MeJA的模拟物,结构与JA-Ile类似)均促进不同植物COI1与多种JAZ蛋白相互作用,表明JA-Ile是一种具有生物功能的内源激素(Thines等2007)。Yan等(2009)利用表面等离子体共振和光亲和标记等技术分析表明JA-Ile/COR可与COI1-JAZ复合体直接结合,进一步证实了JA-Ile的生物功能。

除JA-Ile外,JAR1还可以以极低的效率催化JA与其他氨基酸(Val、Leu、Ala、Phe、Met、Thr、Trp和Gln)形成轭合物(Staswick和Tiryaki 2004)。与JA-Ile类似,JA-Val、JA-Leu和JA-Ala也能直接诱导番茄中COI1和JAZ蛋白间的互作(Katsir等2008b),但在拟南芥*jar1*突变体中,JA-Val、JA-Leu和JA-Ala均不能诱导产生JA依赖的根生长抑制现象(Chini等2009a),暗示在拟南芥中,这几种

JA-氨基酸轭合物没有生物活性。到目前为止,JA-Ile是拟南芥中分离出的唯一具有生物活性的JA-氨基酸轭合物,而JAR1是这一活性激素产生的关键酶(Suza和Staswick 2008)。

尽管JA-Ile非常重要,但它可能不是唯一具有生物活性的JAs。拟南芥*opr3*突变体中OPDA不能转化成JA,致使植株在JA调控的生长抑制作用以及育性方面存在缺陷(Stintzi和Browse 2000),但在防御反应中却无异常(Stintzi等2001)。OPDA既能诱导几种JA响应基因的表达,也能诱导不依赖JA的基因特异表达,表明OPDA能够引起植物产生不同于JA的响应(Ribot等2008; Stintzi等2001)。JAR4/6沉默的烟草转基因植株中不能形成JA-Ile,也不抗烟草天蛾;经JA-Ile处理后,转基因植株表现出对烟草天蛾的抗性,但在缺乏JA-Ile和其他氧化脂类的LOX3沉默的转基因植株中,用JA-Ile处理却无法恢复其防御反应(Wang等2008)。该研究表明,除JA-Ile外,可能还有其他氧化脂类参与JA介导的反应,因此,在植物体内很可能还存在其他有

生物活性的JAs。

2.2 JA信号受体的确认

JA受体识别的分子机理长期以来一直是人们关注的热点,对JA受体的认识经历了复杂的过程。拟南芥*COI1*基因编码一种F-box蛋白,在植物体内COI1与Skp1、Cullin和Rbx1蛋白结合形成SCF^{COI1}复合体,可使靶蛋白在26S蛋白酶体的作用下泛素化降解(Devoto等2002; Xu等2002)。COI1含有可被生物活性激素JA-Ile识别的开放式口袋结构(图1)(Sheard等2010),参与目前已知的所有依赖JA的反应(Devoto等2002; Xu等2002)。SCF^{COI1}复合体中其他组分或调控因子(如AXR1、COP9和SGT1b)的缺失均会导致植株表现出JA反应缺陷(Lorenzo和Solano 2005)。植物COI1蛋白序列与生长素受体TIR1蛋白序列非常相似, Tan等(2007)推测COI1与TIR1结构类似,可能是JA的受体。JA-Ile与COR对COI1/JAZ的诱导作用为鉴定JA受体提供了线索。JA-Ile和COR可被相同的受体识别(图1),番茄细胞提取物与放射性标记的COR的结合需要COI1的参与(Katsir等2008b)。coil无义突变体的细胞提取物不能与放射性标记的COR结合,而COI1中L418F位点突变后与COR的结合能力降低(Katsir等2008b),暗示COI1是JA-Ile与COR的受体。在酵母中,JA-Ile能够在无任何其他植物因子的情况下诱导COI1与JAZ之间的相互作用(Thines等2007),免疫沉淀实验证实COI1蛋白与其共沉淀蛋白能与不同的JAZ蛋白相互作用,JA-Ile共轭物能够参与这一作用,50 nmol·L⁻¹的JA-Ile即可促使该反应发生(Chini等2009a; Thines等2007),这表明COI1-JAZ复合体可能是JA-Ile的识别位点,COI1或COI1-JAZ可能是JA-Ile的受体(Thines等2007)。Sheard等(2010)分析了JA受体复合物的组分,证实COI1-JAZ复合物而非COI1自身是JA的高亲和受体。TIR1的晶体结构揭示在TIR1蛋白中心生长素结合口袋下面结合inositol hexakisphosphate (InsP₆)分子(Tan等2007),COI1与TIR1的序列同源性暗示COI1可能也结合类似的小分子,Sheard等(2010)采用纳米电喷雾质谱测定结果表明COI1-ASK1复合物中含有分子量不同于InsP₆的小分子,进一步研究发现这种小分子物质是inositol-1,2,4,5,6-pentakisphosphate [Ins(1,2,4,5,6)P₅]。以上结果表明,InsP₅

是COI1的辅助因子,也是JA共受体复合物中的一种关键组分,它可与COI1和JAZ相互作用,在JA信号转导过程中具有重要作用(Sheard等2010)。

2.3 JA信号通路的负向调控因子JAZ蛋白

JAZ蛋白家族的发现使人们对JA信号转导有了新的认识,将COI1、JAR1和JIN1的功能有机的联系起来,并将JA信号核心模块定义为COI1-JAZ-MYC2 (Chico等2008; Chini等2007; Katsir等2008a; Staswick 2008; Thines等2007)。拟南芥中JAZ蛋白家族含有12个成员,所有成员均含有两个高度保守的序列,即位于序列中央的ZIM结构域与C-端的Jas结构域, N-端序列保守性较低(图1) (Chini等2007; Thines等2007; Yan等2007; Memelink 2009)。JAI3是JAZ3的等位基因, jai3突变体中JAI3/JAZ3蛋白缺失Jas结构域,与野生型植株中的JAZ3蛋白相比,突变的JAI3/JAZ3蛋白比较稳定,不易被依赖COI1的26S蛋白酶体降解,因而jai3突变体对JA不敏感(Memelink 2009)。酵母双杂交和pull down实验证明,在存在激素的情况下,至少有3种JAZ蛋白(JAZ1、JAZ3和JAZ9)通过其Jas结构域与COI1作用,并且该作用具有剂量效应。以上结果表明,JAZ蛋白是COI1的靶蛋白,COI1通过识别Jas结构域与其直接作用(图1)。缺失Jas结构域的JAZ蛋白不与COI1作用,并且不会被JA诱导降解(Chini等2007; Katsir等2008b; Melotto等2008; Thines等2007)。因此,JAZ蛋白的降解是解除JA途径抑制的关键步骤。

JAZ蛋白缺少DNA结合的结构域,不能与启动子序列直接结合,但是可以通过Jas结构域与MYC2相互作用(图1) (Chini等2007, 2009a; Melotto等2008)。与COI1不同,JAZ蛋白与MYC2间的作用不依赖于激素(Chini等2007; Katsir等2008b; Melotto等2008),因此,COI1与MYC2可能会竞争性结合Jas结构域,竞争的结果取决于激素存在与否(Chini等2007)。在植物未受伤害的情况下,JAZ蛋白通过Jas结构域与MYC2或其他转录因子结合抑制JA反应;当植物受胁迫后,JA-Ile量增加,Jas结构域与COI1结合,JAZs随后被降解并释放MYC2或其他转录因子,参与JA反应的基因随之表达(图1) (Chini等2007)。

Pauwels等(2010)利用串联亲和纯化技术发现

了与JAZ互作的蛋白NINJA, 并通过酵母双杂交和 pull down等实验技术进行分析, 提出了阻遏蛋白TPL调控JA信号转导途径的作用模式: 在不存在JA的情况下, JAZ蛋白通过其Jas结构域与MYC2转录因子结合, 通过TIFY基序与NINJA蛋白的结构域C结合, 同时阻遏蛋白TPL与NINJA蛋白的EAR基序结合, 从而形成MYC2-JAZ-NINJA-TPL复合物, 通过阻遏蛋白TPL抑制JA早期响应基因的转录; 在存在JA-Ile的情况下, JAZ与SCF^{COI1}结合进而泛素化降解, 将NINJA-TPL复合物与MYC2转录因子分离, 从而启动JA响应基因的转录(图1)。MYC2-JAZ-NINJA-TPL复合物的发现加深了人们对JA信号途径的认识, 为进一步研究JA信号转导机制奠定了基础。

2.4 MYC2转录因子与JAZ蛋白之间的相互作用

AtMYC2属于bHLHzip类转录因子, 由JIN1基因编码, 在JA信号转导途径中位于COI1下游。该转录因子可与自身启动子的G-box结合, 调控自身的转录(Dombrecht等2007)。此外, MYC2以相反的方式调节JA信号转导途径的2个分支反应——正向调控伤诱导或JA激活的VSP和LOX3基因的表达, 负向调节病程相关基因PRI和防御基因PDF1.2的表达(Cheong等2002; Lorenzo等2004; Reymond等2000)。酵母双杂交和pull down实验表明, MYC2可以与JAZ蛋白家族中绝大多数成员相互作用(Chini等2007, 2009a; Melotto等2008)。JAZ蛋白的降解使MYC2转录因子得以释放, 从而启动基因的表达, 因此MYC2转录因子是将JAZ蛋白的降解与基因表达联系在一起的纽带, 保证了JA信号转导的正常进行(图1)。

到目前为止, 只有MYC2被确认为JAZ阻遏蛋白的靶蛋白, AtMYC2参与调控脱落酸响应、JA/乙烯响应及蓝光依赖的光形态建成等进程(Ander-son等2004; Dombrecht等2007; Lorenzo等2004; Yadav等2005), 但是MYC2不能调控所有JA依赖的反应, 由此推测JAZ蛋白可能还与其他转录因子结合调控JA信号反应, 据推测, 与MYC2结构类似的其他bHLHs转录因子可能与JAZs结合调控特异的JA下游响应基因的表达(Chini等2009b)。近年来研究表明, ERF (ERF1、ORA59、AtERF1、AtERF2和AtERF4)、MYB (MYB51、MYB34、

MYB122、MYB28、MYB29和MYB76)和WRKY (WRKY70和WRKY18)家族转录因子也参与JA信号途径(Li等2004a; Lorenzo等2003; Mandaokar等2006; McGrath等2005; Pré等2008; Xu等2006), 这些转录因子及其同源物可能与JAZs结合并调控特异的JA响应, 其中有些转录因子的表达间接受MYC2调节, 如ANAC019和ANAC055以MYC2依赖的方式受JA诱导(Bu等2008)。上述转录因子的发现, 为寻找JAZ的靶蛋白提供了线索。

3 结语

尽管JAZ蛋白的发现很好地描述了JA信号途径的核心模块, 使人们对JA信号通路的理解上升到了一个新的高度, 也为人们更加细致地研究JA信号通路的机制奠定了基础, 但是仍有许多问题有待于解决, 如JAZ蛋白家族成员的存在是否均有助于JA信号转导, JAZs蛋白是否可以形成更大的复合物, 非MYC2转录因子是否也可直接与JAZs蛋白结合调控JA早期响应基因的表达, 除JA-Ile外, 植物体内还有哪些JA-氨基酸共轭物具有生物活性。这些问题的解决, 将会为我们今后对JA信号通路进行更深层次的研究开辟新的天地。

参考文献

- 甘立军, 曾晓春, 夏凯, 周燮(2001). 茉莉酸甲酯与水杨酸在诱导黑麦草颖花开放中的拮抗效应. 植物生理学通讯, 37 (1): 9~11
- 黄文峰, 王立丰, 田维敏(2009). 茉莉酸反应基因转录抑制因子JAZ蛋白家族研究进展. 热带作物学报, 30 (9): 1383~1387
- 蒋科技, 皮妍, 侯嵘, 唐克轩(2010). 植物内源茉莉酸类物质的生物合成途径及其生物学意义. 植物学报, 45 (2): 137~148
- 江月玲, 潘瑞焱(1993). 茉莉酸甲酯对花生幼苗某些生理特性的影响. 植物生理学通讯, 29 (2): 95~97
- 李欢庆, 李桂玲, 崔香环, 安国勇, 宋纯鹏(2008). 茉莉酸甲酯抑制拟南芥根伸长生长电生理学机制. 广西植物, 28 (3): 414~419
- 李清清, 李大鹏, 李德全(2010). 茉莉酸和茉莉酸甲酯生物合成及其调控机制. 生物技术通报, (1): 53~62
- 陆续, 江伟民, 唐克轩(2011). 茉莉酸类物质在植物次生代谢调控方面的研究进展. 上海交通大学学报(农业科学版), 29 (6): 87~91
- 潘怡欧, 刘琳琳, 张炬红, 张静, 安少利, 许鹏, 靳军灵, 刘志伟, 席景会(2010). 茉莉酸诱导的拟南芥叶片蛋白质组分析. 华北农学报, 25 (2): 35~39
- 彭金英, 黄勇平(2005). 植物防御反应的两信号转导途径及其相互作用. 植物生理与分子生物学报, 31 (4): 347~353
- 宋平, 夏凯, 曹显祖(2002). 茉莉酸类化合物结构与活性之间的关系及参与茉莉酸生物合成的酶. 植物生理学通讯, 38 (1): 72~77
- 宋平, 夏凯, 吴传万, 包冬萍, 陈丽莉, 周燮, 曹显祖(2001). 雄性不育

- 和可育水稻开颖对茉莉酸甲酯响应的差异. 植物学报, 43 (5): 480~485
- 温小杰, 张学勇, 郝晨阳, 蒲文, 刘旭(2010). 植物激素信号传导途径研究进展. 中国农业科技导报, 12 (6): 10~17
- 吴劲松, 种康(2002). 茉莉酸作用的分子生物学研究. 植物学通报, 19 (2): 164~170
- 吴文华, 潘瑞焯(1997). 茉莉酸甲酯对水稻幼苗叶片中碳水化合物含量及苯丙氨酸解氢酶和多酚氧化酶活性的影响. 植物生理学通讯, 33 (3): 178~180
- 吴文华, 潘瑞焯(1998). 茉莉酸甲酯对水稻幼苗光合作用的影响. 植物学报, 40 (3): 256~262
- 杨东歌, 张晓东(2009). 茉莉酸类化合物及其信号通路研究进展. 生物技术通报, (2): 43~49
- 禹艳红, 徐曲毅, 宾金华(2005). 茉莉酸甲酯对烟草愈伤组织一些活性氧生成和相关酶活性的影响. 热带亚热带植物学报, 13 (3): 239~245
- 曾晓春, 周燮(1999). 茉莉酸甲酯(MeJA)诱导水稻颖花开放. 植物学报, 41(5): 560~562
- 朱家红, 彭世清(2006). 茉莉酸及其信号传导研究进展. 西北植物学报, 26 (10): 2166~2172
- Acosta IF, Laparra H, Romero SP, Schmelz E, Hamberg M, Mottinger JP, Moreno MA, Dellaporta SL (2009). *tasselseed1* is a lipoxygenase affecting jasmonic acid signaling in sex determination of maize. *Science*, 323: 262~265
- Afithile MM, Fukushige H, Nishimura M, Hildebrand DF (2005). A defect in glyoxysomal fatty acid β -oxidation reduces jasmonic acid accumulation in *Arabidopsis*. *Plant Physiol Biochem*, 43: 603~609
- Agrawal GK, Jwa NS, Shibato J, Han O, Iwahashi H, Rakwal R (2003). Diverse environmental cues transiently regulate *OsOPRI* of the "octadecanoid pathway" revealing its importance in rice defense/stress and development. *Biochem Biophys Res Commun*, 310: 1073~1082
- Anderson JP, Badruzaufari E, Schenk PM, Manners JM, Desmond OJ, Ehlert C, Maclean DJ, Ebert PR, Kazan K (2004). Antagonistic interaction between abscisic acid and jasmonate-ethylene signaling pathways modulates defense gene expression and disease resistance in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 16: 3460~3479
- Blée E (2002). Impact of phyto-oxylipins in plant defense. *Trends Plant Sci*, 7: 315~321
- Browse J, Howe GA (2008). New weapons and a rapid response against insect attack. *Plant Physiol*, 146: 832~838
- Bu Q, Jiang H, Li CB, Zhai Q, Zhang J, Wu X, Sun J, Xie Q, Li C (2008). Role of the *Arabidopsis thaliana* NAC transcription factors ANAC019 and ANAC055 in regulating jasmonic acid-signaled defense responses. *Cell Res*, 18: 756~767
- Bücking H, Förster H, Stenzel I, Miersch O, Hause B (2004). Applied jasmonates accumulate extracellularly in tomato, but intracellularly in barley. *FEBS Lett*, 562: 45~50
- Cheong YH, Chang HS, Gupta R, Wang X, Zhu T, Luan S (2002). Transcriptional profiling reveals novel interactions between wounding, pathogen, abiotic stress, and hormonal responses in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 129: 661~677
- Chico JM, Chini A, Fonseca S, Solano R (2008). JAZ repressors set the rhythm in jasmonate signaling. *Curr Opin Plant Biol*, 11: 486~494
- Chini A, Boter M, Solano R (2009a). Plant oxylipins: COI1/JAZs/MYC2 as the core jasmonic acid-signalling module. *FEBS J*, 276: 4682~4692
- Chini A, Fonseca S, Chico JM, Fernández-Calvo P, Solano R (2009b). The ZIM domain mediates homo- and heteromeric interactions between *Arabidopsis* JAZ proteins. *Plant J*, 59: 77~87
- Chini A, Fonseca S, Fernández G, Adie B, Chico JM, Lorenzo O, Garcia-Casado G, López-Vidriero I, Lozano FM, Ponce MR et al (2007). The JAZ family of repressors is the missing link in jasmonate signalling. *Nature*, 448: 666~671
- Chung HS, Koo AJK, Gao X, Jayanty S, Thines B, Jones AD, Howe GA (2008). Regulation and function of *Arabidopsis* JASMONATE ZIM-domain genes in response to wounding and herbivory. *Plant Physiol*, 146: 952~964
- Cruz Castillo M, Martinez C, Buchala A, Metraux JP, León J (2004). Gene-specific involvement of β -oxidation in wound-activated responses in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 135: 85~94
- Dave A, Hernández ML, He Z, Andriotis VM, Vaistij FE, Larson TR, Graham IA (2011). 12-oxo-phytodienoic acid accumulation during seed development represses seed germination in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 23: 583~599
- Devoto A, Nieto-Rostro M, Xie D, Ellis C, Harmston R, Patrick E, Davis J, Sherratt L, Coleman M, Turner JG (2002). COI1 links jasmonate signalling and fertility to the SCF ubiquitin-ligase complex in *Arabidopsis*. *Plant J*, 32: 457~466
- Dombrecht B, Xue GP, Sprague SJ, Kirkegaard JA, Ross JJ, Reid JB, Fitt GP, Sewelam N, Schenk PM, Manners JM et al (2007). MYC2 differentially modulates diverse jasmonate-dependent functions in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 19: 2225~2245
- Grimes HD, Koetje DS, Fanceschi VR (1992). Expression, activity, and cellular accumulation of methyl jasmonate-responsive lipoxygenase in soybean seedlings. *Plant Physiol*, 100: 433~443
- Halitschke R, Baldwin IT (2003). Antisense LOX expression increases herbivore performance by decreasing defense responses and inhibiting growth-related transcriptional reorganization in *Nicotiana attenuate*. *Plant J*, 36: 794~807
- Hause B, Stenzel I, Miersch O, Maucher H, Kramell R, Ziegler J, Wasternack C (2000). Tissue-specific oxylipin signature of tomato flowers: allene oxide cyclase is highly expressed in distinct flower organs and vascular bundles. *Plant J*, 24: 113~126
- Heitz T, Bergey DR, Ryan CA (1997). A gene encoding a chloroplast-targeted lipoxygenase in tomato leaves is transiently induced by wounding, systemin, and methyl jasmonate. *Plant Physiol*, 114: 1085~1093
- Ishiguro S, Kawai-Oda A, Ueda J, Nishida I, Okada K (2001). The *DEFECTIVE IN ANther DEHISCENCE1* gene encodes a novel phospholipase A1 catalyzing the initial step of jasmonic acid biosynthesis, which synchronizes pollen maturation, anther

- dehiscence, and flower opening in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 13: 2191~2209
- Katsir L, Chung HS, Koo AJ, Howe GA (2008a). Jasmonate signaling: a conserved mechanism of hormone sensing. *Curr Opin Plant Biol*, 11: 428~435
- Katsir L, Schillmiller AL, Staswick PE, He SY, Howe GA (2008b). COI1 is a critical component of a receptor for jasmonate and the bacterial virulence factor coronatine. *Proc Natl Acad Sci USA*, 105: 7100~7105
- Kubigsteltig I, Laudert D, Weiler EW (1999). Structure and regulation of the *Arabidopsis thaliana* allene oxide synthase gene. *Planta*, 208: 463~471
- Laudert D, Schaller F, Weiler EW (2000). Transgenic *Nicotiana tabacum* and *Arabidopsis thaliana* plants overexpressing allene oxide synthase. *Planta*, 211: 163~165
- Laudert D, Weiler EW (1998). Allene oxide synthase: a major control point in *Arabidopsis thaliana* octadecanoid signaling. *Plant J*, 15: 675~684
- Li CY, Schillmiller AL, Liu G, Lee GI, Jayanty S, Sageman C, Vrebalov J, Giovannoni JJ, Yagi K, Kobayashi Y et al (2005). Role of β -oxidation in jasmonate biosynthesis and systemic wound signaling in tomato. *Plant Cell*, 17: 971~986
- Li J, Brader G, Palva ET (2004a). The WRKY70 transcription factor: a node of convergence for jasmonate-mediated and salicylate-mediated signals in plant defense. *Plant Cell*, 16: 319~331
- Li L, Zhao Y, McCaig BC, Wingerd BA, Wang J, Whalon ME, Pichersky E, Howe GA (2004b). The tomato homolog of CORONATINE-INSENSITIVE1 is required for the maternal control of seed maturation, jasmonate-signaled defense responses, and glandular trichome development. *Plant Cell*, 16: 126~143
- Lorenzo O, Chico JM, Sánchez-Serrano JJ, Solano R (2004). *JASMONATE-INSENSITIVE1* encodes a MYC transcription factor essential to discriminate between different jasmonate-regulated defense responses in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 16: 1938~1950
- Lorenzo O, Piqueras R, Sánchez-Serrano JJ, Solano R (2003). ETHYLENE RESPONSE FACTOR1 integrates signals from ethylene and jasmonate pathways in plant defense. *Plant Cell*, 15: 165~178
- Lorenzo O, Solano R (2005). Molecular players regulating the jasmonate signalling network. *Curr Opin Plant Biol*, 8: 532~540
- Mandaokar A, Thines B, Shin B, Lange BM, Choi G, Koo YJ, Yoo YJ, Choi YD, Choi G, Browse J (2006). Transcriptional regulators of stamen development in *Arabidopsis* identified by transcriptional profiling. *Plant J*, 46: 984~1008
- McGrath KC, Dombrecht B, Manners JM, Schenk PM, Edgar CI, Maclean DJ, Scheible WR, Udvardi MK, Kazan K (2005). Repressor- and activator-type ethylene response factors functioning in jasmonate signaling and disease resistance identified via a genome-wide screen of *Arabidopsis* transcription factor gene expression. *Plant Physiol*, 139: 949~959
- Melotto M, Mecey C, Niu Y, Chung HS, Katsir L, Yao J, Zeng W, Thines B, Staswick P, Browse J et al (2008). A critical role of two positively charged amino acids in the Jas motif of *Arabidopsis* JAZ proteins in mediating coronatine- and jasmonoyl isoleucine-dependent interactions with the COI1 F-box protein. *Plant J*, 55: 979~988
- Memelink J (2009). Regulation of gene expression by jasmonate hormones. *Phytochemistry*, 70: 1560~1570
- Miersch O, Wasternack C (2000). Octadecanoid and jasmonate signaling in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) leaves: endogenous jasmonates do not induce jasmonate biosynthesis. *Biol Chem*, 381: 715~722
- Müssig C, Biesgen C, Lisso J, Uwer U, Weiler EW, Altmann T (2000). A novel stress-inducible 12-oxophytodienoate reductase from *Arabidopsis thaliana* provides a potential link between brassinosteroid-action and jasmonic-acid synthesis. *J Plant Physiol*, 157: 143~152
- Pauwels L, Barbero GF, Geerinck J, Tilleman S, Grunewald W, Pérez AC, Chico JM, Bossche RV, Sewell J, Gil E et al (2010). NINJA connects the co-repressor TOPLESS to jasmonate signaling. *Nature*, 464: 788~791
- Pauwels L, Morreel K, De Witte E, Lammertyn F, Van Montagu M, Boerjan W, Inzé D, Goossens A (2008). Mapping methyl jasmonate mediated transcriptional reprogramming of metabolism and cell cycle progression in cultured *Arabidopsis* cells. *Proc Natl Acad Sci USA*, 105: 1380~1385
- Pré M, Atallah M, Champion A, De Vos M, Pieterse CMJ, Memelink J (2008). The AP2/ERF domain transcription factor ORA59 integrates jasmonic acid and ethylene signals in plant defense. *Plant Physiol*, 147: 1347~1357
- Reymond P, Weber H, Damond M, Farmer EE (2000). Differential gene expression in response to mechanical wounding and insect feeding in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 12: 707~719
- Ribot C, Zimmerli C, Farmer EE, Reymond P, Poirier Y (2008). Induction of the *Arabidopsis* *PHO1;H10* gene by 12-oxo-phytodienoic acid but not jasmonic acid via a CORONATINE INSENSITIVE1-dependent pathway. *Plant Physiol*, 147: 696~706
- Schaller A, Stintzi A (2009). Enzymes in jasmonate biosynthesis, structure, function, regulation. *Phytochemistry*, 70: 1532~1538
- Schillmiller AL, Koo AJK, Howe GA (2007). Functional diversification of acyl-coenzyme A oxidases in jasmonic acid biosynthesis and action. *Plant Physiol*, 143: 812~824
- Seo HS, Song JT, Cheong JJ, Lee YH, Lee YW, Hwang I, Lee JS, Choi YD (2001). Jasmonic acid carboxyl methyltransferase: a key enzyme for jasmonate-regulated plant responses. *Proc Natl Acad Sci USA*, 98: 4788~4793
- Sheard LB, Tan X, Mao H, Withers J, Ben-Nissan G, Hinds TR, Kobayashi Y, Hsu FF, Sharon M, Browse J et al (2010). Jasmonate perception by inositol-phosphate-potentiated COI1-JAZ co-receptor. *Nature*, 18: 400~405
- Staswick PE (2008). JAZing up jasmonate signaling. *Trends Plant Sci*, 13: 66~71
- Staswick PE, Tiriyaki I (2004). The oxylipin signal jasmonic acid is activated by an enzyme that conjugates it to isoleucine in *Arabi-*

- dopsis*. *Plant Cell*, 16: 2117~2127
- Stenzel I, Hause B, Miersch O, Kurz T, Maucher H, Weichert H, Ziegler J, Feussner I, Wasternack C (2003). Jasmonate biosynthesis and the allene oxide cyclase family of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol Biol*, 51: 895~911
- Stintzi A, Browse J (2000). The *Arabidopsis* male-sterile mutant, *opr3*, lacks the 12-oxophytodienoic acid reductase required for jasmonate synthesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 97 (19): 10625~10630
- Stintzi A, Weber H, Reymond P, Browse J, Farmer EE (2001). Plant defense in the absence of jasmonic acid: the role of cyclopentenones. *Proc Natl Acad Sci USA*, 98: 12837~12842
- Suza WP, Staswick PE (2008). The role of JAR1 in jasmonoyl-L-isoleucine production during *Arabidopsis* wound response. *Planta*, 227: 1221~1232
- Tan X, Calderon-Villalobos LIA, Sharon M, Zheng C, Robinson CV, Estelle M, Zheng N (2007). Mechanism of auxin perception by the TIR1 ubiquitin ligase. *Nature*, 446: 640~645
- Thatcher LF, Manners JM, Kazan K (2009). *Fusarium oxysporum* hijacks COI1-mediated jasmonate signaling to promote disease development in *Arabidopsis*. *Plant J*, 58: 927~939
- Thines B, Katsir L, Melotto M, Niu Y, Mandaokar A, Liu G, Nomura K, He SY, Howe GA, Browse J (2007). JAZ repressor proteins are targets of the SCF^{COI1} complex during jasmonate signalling. *Nature*, 448: 661~665
- Wang L, Allmann S, Wu J, Baldwin IT (2008). Comparisons of LIPOXYGENASE3- and JASMONATERESISTANT4/6-silenced plants reveal that jasmonic acid and jasmonic acid-amino acid conjugates play different roles in herbivore resistance of *Nicotiana attenuate*. *Plant Physiol*, 146: 904~915
- Wasternack C (2006). Oxylipins: biosynthesis, signal transduction and action. In: Hedden P, Thomas S (eds). *Plant Hormone Signaling*. Annual Plant Reviews. Oxford: Blackwell Publishing Ltd, 185~228
- Wasternack C (2007). Jasmonates: an update on biosynthesis, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. *Ann Bot*, 100: 681~697
- Xu L, Liu F, Lechner E, Genschik P, Crosby WL, Ma H, Peng W, Huang D, Xie D (2002). The SCF^{COI1} ubiquitin-ligase complexes are required for jasmonate response in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 14: 1919~1935
- Xu X, Chen C, Fan B, Chen Z (2006). Physical and functional interactions between pathogen-induced *Arabidopsis* WRKY18, WRKY40, and WRKY60 transcription factors. *Plant Cell*, 18: 1310~1326
- Yadav V, Mallappa C, Gangappa SN, Bhatia S, Chattopadhyay S (2005). A basic helix-loop-helix transcription factor in *Arabidopsis*, MYC2, acts as a repressor of blue light-mediated photomorphogenic growth. *Plant Cell*, 17: 1953~1966
- Yan J, Zhang C, Gu M, Bai Z, Zhang W, Qi T, Cheng Z, Peng W, Luo H, Nan F et al (2009). The *Arabidopsis* CORONATINE INSENSITIVE1 protein is a jasmonate receptor. *Plant Cell*, 21: 2220~2236
- Yan Y, Stolz S, Chételat A, Reymond P, Pagni M, Dubugnon L, Farmer EE (2007). A downstream mediator in the growth repression limb of the jasmonate pathway. *Plant Cell*, 19: 2470~2483
- Yoshida Y, Sano R, Wada T, Takabayashi J, Okada K (2009). Jasmonic acid control of GLABRA3 links inducible defense and trichome patterning in *Arabidopsis*. *Development*, 136: 1039~1048
- Ziegler J, Keinänen M, Baldwin IT (2001). Herbivore-induced allene oxide synthase transcripts and jasmonic acid in *Nicotiana attenuate*. *Phytochemistry*, 58: 729~738