

植物SABATH甲基转移酶研究进展

黄铭坤, 何杰玲, 范燕萍*

华南农业大学园艺学院, 花卉研究中心, 广州510642

摘要: 近年来对植物甲基转移酶(methyltransferases, MTs)的研究发现了新一类成员, 并用最初发现的3个酶将其命名为SABATH甲基转移酶(SABATHMTs), 这3个酶分别是水杨酸羧基甲基转移酶(salicylic acid carboxyl methyltransferases, SAMT)、苯甲酸羧基甲基转移酶(benzoic acid carboxyl methyltransferases, BAMT)和可可碱合酶(theobromine synthase)。SABATHMTs能对植物激素和其他一些小分子物质进行N位或O位甲基化形成相应的甲基化产物, 在植物次生代谢、发育及防御中起重要作用。本文从SABATHMTs潜在底物、进化及调控等方面综述了近年来对该家族的研究。

关键词: SABATHMTs; 甲基转移酶; 次生代谢

Current Reviews of Plant SABATH Methyltransferases

HUANG Ming-Kun, HE Jie-Ling, FAN Yan-Ping*

Center of Flower Research, College of Horticulture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

Abstract: Recently, a new class of methyltransferases (MTs) has been found in plants. They are named SABATHMTs by the first three identified enzymes namely salicylic acid carboxyl methyltransferases (SAMT), benzoic acid carboxyl methyltransferases (BAMT) and theobromine synthase. The SABATHMT proteins are able to catalyze both *O*-methylation and *N*-methylation of phytohormones and other small molecules with the formation of corresponding methylated ester. These esters play an important role in regulation of plant secondary metabolism, development and defenses. Here, we summarize the progress of SABATHMT research on identification of substrates, expression patterns and evolution in plants.

Key words: SABATHMTs; methyltransferases; secondary metabolism

甲基化作用广泛存在于生物体内, 包括细菌、真菌、植物及哺乳动物, 由甲基转移酶(methyltransferases, MTs)依赖S-腺苷-蛋氨酸(*S*-adenosyl-adenyl-L-methionine, SAM)作为甲基供体, 催化形成相对应的甲基化形式产物及S-腺苷-同型半胱氨酸(*S*-adenosyl-L-homocysteine, SAH) (Lam等2007)。MTs可根据甲基转移到受体分子上不同的原子而分为C、N、S和O位甲基转移酶。其中O位甲基转移酶(*O*-methyltransferases, OMTs)尽管序列及功能都非常相似, 甲基基团的连接也主要发生在受体分子的羟基及羧基上的O位(小部分也能催化N位的甲基化) (Effmert等2005), 但OMTs在蛋白结构上及作用的底物还是有很大的区别, Zubieta等(2001, 2002)及Noel等(2003)根据不同植物OMTs的三维结构及X-射线晶体学将其分为3个不同的类群: (1)催化苯丙脂类上羟基基团上的甲基化, 如查尔酮氧位甲基转移酶(chalcone *O*-methyltransferase, ChOMT)、异黄酮氧位甲基转移酶(isoflavone *O*-methyltransferase, IOMT); (2)特定催化所有产生木

质素植物中辅酶A类的苯丙脂类, 如咖啡酰辅酶A氧位甲基转移酶(caffeoyl-CoA *O*-methyltransferase, CcoAOMT); (3)催化一些小分子羧基和生物碱的甲基化, 这个类群在最初发现鉴定的3个酶的基础上共同命名为SABATH甲基转移酶(SABATHMTs)。这3个酶分别是水杨酸羧基甲基转移酶(salicylic acid carboxyl methyltransferases, SAMT)、苯甲酸羧基甲基转移酶(benzoic acid carboxyl methyltransferases, BAMT)和可可碱合酶(theobromine synthase) (Kato等1999, 2000; Ross等1999; Murfitt等2000)。

1 SABATHMTs的发现

1.1 SAMT

水杨酸甲酯(methyl salicylate, MeSA)广泛存

收稿 2011-06-09 修定 2011-07-26

资助 广东省花卉产业技术体系专项资金项目。

* 通讯作者(E-mail: fanyanping@scau.edu.cn; Tel: 020-85288267)。

在植物界中, 是花香的重要组成成分, 参与植物防御, 调控植物发育进程, 而催化水杨酸(salicylic acid, SA)甲基化的酶一直没有被发现。Ross等(1999)从仙女扇(*Clarkia breweri*)花瓣中分离出一个40.3 kDa大小的蛋白。在体外, 用SAM及SA作为底物证明其催化形成MeSA, 并利用蛋白质序列设计兼并引物克隆出cDNA的全长, 用大肠杆菌进行体外表达, 发现原核表达蛋白与天然的蛋白有相同的活性, 因此命名为SAMT。

1.2 BAMT

金鱼草(*Antirrhinum majus*)的BAMT的发现与SAMT的发现相似, Murfitt等(2000)在花瓣中分离纯化出一个49 kDa大小的蛋白质, 并用不同的底物, 如苯甲酸(benzoic acid, BA)、SA等进行测试, 在体外证明了其具有催化BA形成苯甲酸甲酯(methyl benzoate, MeBA)的功能。随后通过该蛋白质的氨基酸序列及cDNA文库的筛选, 克隆得到其全长。

1.3 可可碱合酶

可可碱(theobromine)是生成咖啡因(caffeine)的重要前体物质。Kato等(1999)从茶叶中分离到一种依赖SAM的N位甲基转移酶, 一开始命名为咖啡因合酶(caffeine synthase, CS), 具有1-N和3-N位的甲基化, 而没有7-N位的甲基化活性, 催化7-甲基黄嘌呤(7-methylxanthine)甲基化生成可可碱, 而后再将可可碱进一步甲基化而成咖啡因。随后, Kato等(2000)利用兼并引物及RACE技术克隆得到其全长, 并证明其催化功能。

这三个酶的发现与其他植物已知的MTs在序列上有很大的区别, 暗示着新一类的MTs的发现, 因此命名为SABATHMTs (D'Auria等2003)。SABATHMTs利用SAM作为甲基供体, 进行O位或者N位上的甲基化并生成SAH。SABATHMTs编码40~49 kDa大小的蛋白质, 目前已发现的SABATHMTs蛋白催化作用都在细胞质进行, Kolosova等(2001)利用免疫荧光对BAMT进行亚细胞定位, 证实其在胞质大量表达。值得一提的是, 对SABATHMTs基因序列进行比对分析表明在拟南芥和水稻基因组中分别存在24及41个该家族基因成员(Zhao等2007, 2008, 2010)。目前, 在越来越多的物种中发现该类酶, 并且具有不同的功能, 表明该家

族催化底物的多样性。SABATHMTs的命名除了之前发现的可可碱合酶外, 现在主要以发现物种拉丁名的前两个字母加上行使的功能进行命名, 如仙女扇(*C. breweri*)的SAMT则称为CbSAMT, 表1列出了目前在不同物种中发现的SABATHMTs。

表1 不同物种的SABATHMTs成员

Table 1 Members of SABATHMTs in several species

名字	发现物种	参考文献
SAMT	仙女扇(<i>Clarkia breweri</i>)	Ross等1999
	金鱼草(<i>Antirrhinum majus</i>)	Negre等2002
	茉莉球兰(<i>Stephanotis floribunda</i>)	Pott等2004
	水稻(<i>Oryza sativa</i>)	Xu等2006
	西红柿(<i>Solanum lycopersicum</i>)	Tieman等2010
	花烟草(<i>Nicotiana alata</i>)	Hippauf等2010
	<i>Nicotiana suaveolens</i>	Hippauf等2010
BAMT	金鱼草(<i>Antirrhinum majus</i>)	Murfitt等2000
TCS1	茶(<i>Camellia sinensis</i>)	Kato等2000
JMT	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	Seo等2001
BSMT	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	Chen等2003
	矮牵牛(<i>Petunia×hybrida</i>)	Negre等2003
	<i>Nicotiana suaveolens</i>	Pott等2004
	花烟草(<i>Nicotiana alata</i>)	Hippauf等2010
IAMT	<i>Nicotiana sylvestris</i>	Hippauf等2010
	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	Zubieta等2003
	毛杨果(<i>Populus trichocarpa</i>)	Zhao等2007
FAMT	水稻(<i>Oryza sativa</i>)	Zhao等2008
	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	Yang等2006
GAMT	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	Varbanova等2007
XMT	咖啡(<i>Coffea canephora</i>)	McCarthy等2007
DXMT	咖啡(<i>Coffea canephora</i>)	McCarthy等2007
AAMT	玉米(<i>Zea mays</i>)	Kollner等2010
NAMT	<i>Nicotiana gossei</i>	Hippauf等2010

BSMT: 苯甲酸/水杨酸羧基甲基转移酶(benzoic/salicylic acid carboxyl methyltransferases); NAMT: 烟酸羧基甲基转移酶(nicotinic acid carboxyl methyltransferase); IAMT: 吲哚乙酸羧基甲基转移酶(indole-acetic acid carboxyl methyltransferase); XMT: 7-甲基黄嘌呤甲基转移酶(methylxanthine methyltransferases); DXMT: 3,7-二甲基黄嘌呤甲基转移酶(dimethylxanthine methyltransferases); AAMT: 邻氨基苯甲酸羧基甲基转移酶(anthrnilic acid carboxyl methyltransferase); GAMT: 赤霉素羧基甲基转移酶(gibberellin acid carboxyl methyltransferase); JMT: 茉莉酸羧基甲基转移酶(jasmonic acid carboxyl methyltransferase); FAMT: 法尼稀酸羧基甲基转移酶(farnesoic acid carboxyl methyltransferase); TCS1: 咖啡因合成酶(tea caffeine synthase1)。

2 SABATHMTs酶活性位点的研究及反应底物的预测

仙女扇的CbSAMT是第一个通过X射线研究

晶体结构的SABATHMTs家族的酶。在三维晶体学研究中, CbSAMT有一个螺旋、封闭的活性区域和一个二聚化作用区域, 这种结构维持着一个 α/β 折叠区域, 这个是SAM的结合位点, 在SABATHMTs中极度保守。在体外实验中, CbSAMT表现出高度的SA催化活性, 这个是酶本身保守的氨基酸残基和SA自身的化学结构相互作用的结构。在CbSAMT中, Asp98、Asn65、Asp57和Ser129通过氢键及范德华力的作用稳定的与SAM结合, Met150和Met308形成一个“夹子”迫使SA与SAM相互靠近, 同时Trp151和Cln25则起到固定SA羧基基团的作用。突变实验也证实这些保守的氨基酸残基的改变会引起催化底物的变化或者改变甲基转移的位点, 如由原来的O位变成N位。在中性pH下, CbSAMT中的SA羧基基团极易电离化并且在空间结构上与SAM的带电的甲基基团互相靠近, 在这种情况下, 甲基转移非常迅速, 并且新形成的不带电的SAH和MeSA更有利于整体结构的稳定(Zubieta等2003)。

随后, 茉莉球兰(*S. floribunda*)的SfSAMT和*N. suaveolens*的NsBSMT的三维晶体结构研究也展开, 研究表明SfSAMT和NsBSMT活性底物结合位点上的氨基酸残基组成分别是Val319、Val316、Phe355、Ala231、Leu232、Met216、Met156、Tyr153和Phe307、Met304、Ser344、Ile233、Leu234、Met218、His158、Phe155(表2)。同时, 数据表明SfSAMT催化SA(2-羟基-BA)活性最高是由于SA 2号位的羟基在稳定底物与酶的结合起重要作用, 而催化4-羟基-BA的效率最低是由于4-羟基在空间上与保守的氨基酸残基Phe355、Leu232和Val316起冲突, 因此不难推测2,4-二羟基-BA的催化效率居中, 并且这些预测在测试的11种底物催化效率后得到了证实。相比较下, NsBSMT则表现出相似的SA和BA的催化活性, 并且也表现出较高的4-羟基-BA催化活性, 这很大原因是这两个酶的保守底物结合位点不同的氨基酸残基组成的不同(Pott等2004)。

Zhao等(2008)解析了拟南芥AtIAMT的三维晶体结构, 研究结果表明AtIAMT在三维结构上与CbSAMT比较类似。从序列上看, AtIAMT与水稻OsIAMT和毛杨果PtIAMT最为相似, 并推测IAMT

表2 酶活性中心氨基酸残基的比较

Table 2 Comparison of amino acid residue in active site

CbSAMT	SfSAMT	NsBSMT	AtIAMT
Asp98	Val316	Phe307	Lys10
Asp57	Val319	Met304	Gln25
Asn65	Phe355	Ser344	Trp162
Ser129	Ala231	Ile233	Phe158
Met150	Leu232	Leu234	Leu226
Met308	Met216	Met218	Phe243
Trp151	Met156	His158	Val326
Gln25	Tyr153	Phe155	Phe364

在进化上是最为古老的SABATHMTs成员。

晶体学上的研究对预测SABATHMTs的作用底物有深远的意义(Zubieta等2003)。目前已经了解到SABATHMTs酶活性中心保守氨基酸对底物结合、稳定并进行催化起到重要的作用。因此, 考虑到这些因素及对植物体内带有羧基或者N位基团的物质进行筛选, 得到59种潜在底物, 并按照溶剂和底物化学结构分为11个组, 每组含有5或6种物质(表3), 方便大规模筛选酶的反应底物(Yang等2006)。

3 SABATHMTs的进化

在次生代谢途径中, 酶的进化一般认为是从广泛的作用底物伴随低效率的产物向底物专一性和高效的催化产物方向进行。然而, 在许多生物中, 这些酶往往保留广泛作用底物的原始特征, 以便快速应对不断变化的环境而赖以生存。因此, 从另一方面讲, 酶的这种多底物催化作用可能也是进化的特征之一(Pichersky和Gang 2000)。

已发现的这些SABATHMTs中的酶, 除了少数成员(如AtIAMT)催化单一底物外, 基本能催化2种以上底物。SABATHMTs是否对环境变化而保留的这种多底物催化功能还是本身这些酶就处于原始阶段, 目前尚无定论。然而许多研究发现SABATHMTs家族似乎在往不同的方向进化。如茉莉球兰能挥发MeSA和MeBA两种成分, 而其近亲球兰(*H. carnososa*)仅挥发MeSA, 令人感到意外的是HcSAMT序列上与茉莉球兰的SfSAMT相似性高达90%, 但球兰的HcSAMT却表现出专一的SA催化活性; 同样在烟草属不同种也存在许多相似的SABATHMTs, 它们不仅在活性而且合成的产物也

表3 SABATHMTs可能作用的底物
Table 3 Potential substrate for SABATHMTs

组号	组分	溶剂
1	苯甲酸, 咖啡酸, 3,5-二甲氧基-4-羟基苯丙烯酸(芥子酸, 咖啡酸反式异构体), 绿原酸, 苯丙酮酸	乙醇
2	水杨酸, 法瓦尼酸, 香草酸, 4-羟基-苯丙酮酸, 没食子酸	乙醇
3	3-羟基苯甲酸, 邻氨基苯甲酸, 对香豆酸, 茉莉酸, 莽草酸	乙醇
4	4-羟基苯甲酸, 4-氨基苯甲酸, 肉桂酸, 3-羟基-4-甲氧基肉桂酸, 迷迭香酸, 4-羟基-苯基乳酸	乙醇
5	脱落酸, 赤霉素, 吲哚乙酸, 吲哚丁酸, 2,4-D, 吲哚	乙醇
6	玉米素, 激动素, 6-卞腺嘌呤, γ -氨基丁酸(GABA), 色氨酸, 3,4-二羟基苯基丙氨酸(DOPA)	二甲基亚砷
7	半乳糖醛酸, 胞壁酸	二甲基亚砷
8	氨基辛酸, 癸酸, 月桂酸, 肉豆蔻酸, 棕榈酸, 硬脂酸	乙醇/氯仿(1:1)
9	黄腺嘌呤核苷, 7-甲基黄嘌呤, 可可碱, 二甲基黄嘌呤, β -丙氨酸, 亚麻芥素	二甲基亚砷
10	谷氨酸, 缬氨酸, 丙氨酸, 苯基丙氨酸, 天冬氨酸, 天门冬酰胺	纯水
11	烟碱酸, 烟碱, 假木贼碱, 降烟碱, 色胺, 酪胺	乙醇

不同(Pott等2004; Hippauf等2010)。另外, 拟南芥的AtFAMT、AtBSMT和水稻的OsBSMT等只有在诱导的情况下才表现出相应的活性。金鱼草的AmSAMT受SA和JA诱导而表达, 体外实验结果显示其SA的活性是BA的80倍, 然而金鱼草挥发大量的MeBA却检测不到有MeSA的生成(Negre等2002)。虽然这些研究结果对讨论该家族进化是有一定的理论意义的, 但种间或者种内相似的或者同功能的SABATHMTs之间的进化关系依旧难以确定。系统进化树(图1)分析也表明, (1)同属植物中SABATHMTs尽管功能不相同, 但同源性依然很高, 如烟草属; (2)功能相同的SABATHMTs同源性可能不是很高, 如SAMT。这说明种内具有新催化功能的SABATHMTs可能是通过本身该家族较为原始的酶突变或者重组而产生的。

4 SABATHMTs的调控模式

4.1 节律性与组织特异性表达

花香成分如MeSA和MeBA的合成或者释放往往受到各种发育和环境因素的影响, 并且通常具有节律性。如金鱼草花香是以MeBA为主, 除了其释放量与花后天数有关外, 同一天中不同时间段也不相同; 金鱼草花后4 d要比花后1~2 d MeBA释放量更多, 因其花粉囊裂开更加完全, 从而更容易吸引大黄蜂进行有效的传粉; 另一方面, 金鱼草同一朵花上, MeBA在白天的释放量达到最大, 这个也与大黄蜂的活动时间互相对应。同时, 基因表达定量分析也表明BAMT在体内表达与MeBA的合成与释放存在一定的平行关系。类似的情况也出现在矮牵牛(*Petunia×hybrida*)中(Dudareva等

2000; Negre等2003)。建兰(*Cymbidium ensifolium*)释放大量的茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MeJA), 不同时期的花以及不同部位的花器官释放量均有明显的节律性和组织特异性(侯佳和范燕萍2009)。马翠平(2009)进一步从花中克隆了一个SABATHMTs基因, 该基因的表达规律与花朵茉莉酸甲酯释放规律大体上一致, 在上午9:00表达最强, 晚上9:00表达最弱, 在释放量最多的蕊柱表达最强, 在不释香的唇瓣不表达。目前, 该基因功能已在体外证实具有催化茉莉酸(jasmonic acid, JA)甲基化成MeJA的功能(未发表资料)。节律性的研究在拟南芥中花结构发育的光周期途径是最为清楚的, 包括光受体、生物节律钟(circadian clock)及其下游调节基因三个重要组件, 以及通过由4个生物钟核心成分TOC1 (TIMING OF CAB EXPRESSION 1)、LHY (LATE ELONGATED HYPOCOTYL)、CCA1 (CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1)、ELF4 (EARLY FLOWERING 4)所组成的反馈调节环共同调节拟南芥花发育(Yakir等2007; Harmer 2009)。然而, 目前尚无SABATHMTs与生物节律钟关系的报道。

在不同组织中, SABATHMTs的表达也存在差异, 说明SABATHMTs参与调节广泛的生物学进程。在拟南芥中, AtIAMT催化吲哚乙酸(indoleacetic acid, IAA)的甲酯化, 形成吲哚乙酸甲酯(methyl indole3-acetate, MeIAA)。IAA是高等植物含量最多的内源性激素之一, 参与植物生长与发育如胚胎、侧根、不定根及维管等组织与器官的分化, 而MeIAA具有抑制下胚轴的伸长的作用, 另

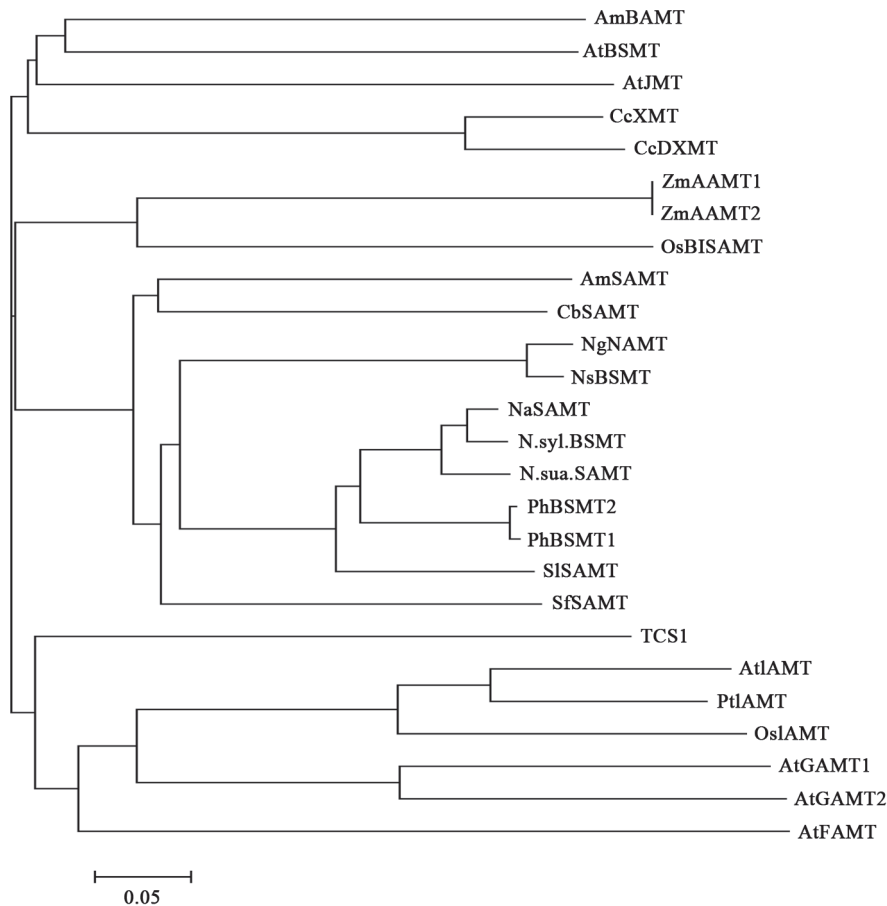


图1 SABATHMTs的系统进化树

Fig.1 Phylogenetic tree of SABATHMTs

AmBAMT (*A. majus*, 登录号AF198492); AmSAMT (*A. majus*, 登录号AF515284); AtBSMT (*A. thaliana*, 登录号NM_111981); AtFAMT (*A. thaliana*, 登录号NM_114355); AtGAMT1 (*A. thaliana*, 登录号NM_118775); AtGAMT2 (*A. thaliana*, 登录号NM_125013); AtIAMT (*A. thaliana*, 登录号NM_124907); AtJMT (*A. thaliana*, 登录号NM_119810); CbAMT (*C. breweri*, 登录号AF133053); CcDXMT (*C. canephora*, 登录号DQ422955); CcXMT (*C. canephora*, 登录号DQ422954); NaSAMT (*N. alata*, 登录号GU014482); NgNAMT (*N. gossei*, 登录号GU169286); NsSAMT (*N. suaveolens*, 登录号GU014479); N.sua.BSMT (*N. suaveolens*, 登录号AJ628349); N.syl.BSMT (*N. sylvestris*, 登录号AGU014485); OsBISAMT (*O. sativa*, 登录号AY524975); OsIAMT (*O. sativa*, 登录号EU375746); PhBSMT1 (*Petunia×hybrida*, 登录号AY233465); PhBSMT2 (*Petunia×hybrida*, 登录号AY233466); PtlIAMT (*P. trichocarpa*, 登录号XM_002298807); SfsAMT (*S. floribunda*, 登录号AJ308570); SISAMT (*S. lycopersicum*, 登录号GU299532); TCS1 (*C. sinensis*, 登录号AB031280); ZmAAMT1 (*Z. mays*, 登录号HM242245); ZmAAMT2 (*Z. mays*, 登录号HM242244)。

外萘乙酸(naphthylacetic acid, NAA)与MeIAA能使黑暗中的拟南芥重新获得向地性(Qin等2005; Li等2008)。基于这两种物质(IAA、MeIAA)的不同生物学功能,可以推测AtIAMT在调节这两者的动态平衡中发挥重要的作用,现有研究结果显示在新的叶片中的AtIAMT比老的叶片表达要高;降低AtIAMT基因表达产生叶片的偏上性等表型表明AtIAMT在调节叶片发育起到重要的作用。而毛杨果PtlIAMT在幼嫩叶片和茎中表达都非常高,可能与次生木质部的形成有关(Zhao等2007)。水稻

OsIAMT则被发现在根与圆锥花序中表达最高,推测其与初生根、不定根等形成相关(Zhao等2008)。杨胜男(2010)从姜花(*Hedychium coronarium*)花瓣中克隆到一个与SABATHMTs家族序列相似性达55%的基因。其表达呈现出明显的时空特异性,在花瓣、雄蕊、花萼和茎中表达较高,而叶片和苞片中不表达;花朵盛开期表达最强,花蕾期几乎不表达;推测该基因可能参与花发育或者花香释放的调控。值得一提的是许多SABATHMTs的表达与环境胁迫密切相关,如AtBSMT、AtFAMT及

*OsBSMT*等。*AtBSMT*和*AtFAMT*在正常生长的拟南芥中表达量并不高, 并且*AtFAMT*几乎仅在叶片中表达, 这两个基因都受伤害和苯甲菌素(alamethicin, Ala)处理等诱导; *OsBSMT*虽然在水稻各个器官都能够检测到, 但表达量比较低, 主要受到Ala、JA和伪黏虫(fall armworm, FAW)诱导, 其中以FAW处理最高。这些研究可以说明SABATHMTs在植物防御中起着重要作用(Chen等2003; Yang等2006; Zhao等2010)。

4.2 甲基化与脱甲基化

SABATHMTs催化的底物, 如JA、SA、IAA和赤霉素(gibberellin, GA)等植物激素在植物生长发育中起重要作用, 然而其相对应的MeJA、MeSA、MeIAA和赤霉酸甲酯(methyl esters of gibberellin, MeGA)等则活性较低, 因此甲基化作用对调节植物体内激素平衡具有重要的意义, 即通过甲基化植物激素使过多的植物激素失活或降低其活性(Qu等2010)。像许多代谢途径一样, 调节往往是可逆的。激素的调节可以依赖SABATHMTs的甲基化作用而降低活性, 反之, 甲基化形式的激素则可以通过酯酶(esterases)的作用水解重新获得高活性的激素。烟草中的SABP2 (salicylic acid binding protein-2)蛋白是水解MeSA形成SA的酯酶, 在拟南芥中有20个SABP2蛋白的同源序列, 相对应的这些蛋白序列统称为MES (methyl esterase)。目前, 拟南芥中已经鉴定到的几个水解MeSA、MeJA和MeIAA的MES, 生物学功能分析表明这些酶是拟南芥SAR (系统获得性抗性, systemic acquired resistance)和植物发育中的关键因子。因此, MES和SABATHMTs在稳定植物体内激素水平及其转运过程中起重要作用(Kumar和Klessig 2003; Yang等2008; Qu等2010)。

5 展望

过去几年中, 对SABATHMTs家族的研究取得了可喜的进展, 越来越多的催化底物被发现。然而, 植物中还有大量功能未知的基因尚待研究。这对阐明该家族在植物次生代谢中的作用以及在整个OMTs家族中的地位是一个严峻的挑战。目前, 对大部分研究主要集中在SABATHMTs作用底物的鉴定上, 今后研究的重点还会扩展到它们表达调控的机理上。相信对模式植物如拟南芥、水

稻中的SABATHMTs家族的深入研究, 它们如何调控植物生长发育的全景图将会清晰地展现在我们面前。

参考文献

- 侯佳, 范燕萍(2009). 建兰花器官不同部位挥发性香气成分差异性分析. 中国观赏园艺研究进展. 北京: 中国林业出版社, 307~311
- 马翠平(2009). 兰花茉莉酸和茉莉酸甲酯合成相关酶基因的克隆和表达研究[硕士论文]. 广州: 华南农业大学
- 杨胜男(2010). 姜花SABATHMT基因的克隆与表达分析[硕士论文]. 广州: 华南农业大学
- Chen F, D'Auria JC, Tholl D, Ross JR, Gershenzon J, Noel JP, Pichersky E (2003). An *Arabidopsis thaliana* gene for methylsalicylate biosynthesis, identified by a biochemical genomics approach, has a role in defense. *Plant J*, 36: 577~588
- D'Auria JC, Chen F, Pichersky E (2003). The SABATH family of MTs in *Arabidopsis thaliana* and other plant species. In: Romeo JT (ed). *Recent Advances in Phytochemistry*, Oxford: Elsevier Science, 37: 253~283
- Dudareva N, Murfitt LM, Mann CJ, Gorenstein N, Kolosova N, Kish CM, Bonham C, Wood K (2000). Developmental regulation of methyl benzoate biosynthesis and emission in snapdragon flowers. *Plant Cell*, 12: 949~961
- Effmert U, Saschenbrecker S, Ross J, Negre F, Fraser CM, Noel JP, Dudareva N, Piechulla B (2005). Floral benzenoid carboxyl methyltransferases: from *in vitro* to in planta function. *Phytochemistry*, 66: 1211~1230
- Harmer SL (2009). The circadian system in higher plants. *Annu Rev Plant Biol*, 60: 357~377
- Hippauf F, Michalsky E, Huang R, Preissner R, Barkman TJ, Piechulla B (2010). Enzymatic, expression and structural divergences among carboxyl *O*-methyltransferases after gene duplication and speciation in *Nicotiana*. *Plant Mol Biol*, 72: 311~330
- Kato M, Mizuko K, Fujimura T, Iwama M, Irie M, Crozier A, Ashihara H (1999). Purification and characterization of caffeine synthase from tea leaves. *Plant Physiol*, 120: 579~586
- Kato M, Mizuno K, Crozier A, Fujimura T, Ashihara H (2000). Caffeine synthase gene from tea leaves. *Nature*, 406: 956~957
- Kollner TG, Lenk C, Zhao N, Seidl-Adams I, Gershenzon J, Chen F, Degenhardt J (2010). Herbivore-induced SABATH methyltransferases of maize that methylate anthranilic acid using *S*-adenosyl-L-methionine. *Plant Physiol*, 153: 1795~1807
- Kolosova N, Sherman D, Karlson D, Dudareva N (2001). Cellular and subcellular localization of *S*-adenosyl-L-methionine:benzoic acid carboxyl methyltransferase, the enzyme responsible for biosynthesis of the volatile ester methylbenzoate in snapdragon flowers. *Plant Physiol*, 126: 956~964
- Kumar D, Klessig DF (2003). High-affinity salicylic acid-binding protein 2 is required for plant innate immunity and has salicylic acid-stimulated lipase activity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100: 16101~16106
- Lam KC, Ibrahim RK, Behdad B, Dayanandan S (2007). Structure, function, and evolution of plant *O*-methyltransferases. *Genome*,

- 50: 1001~1013
- Li L, Hou X, Tsuge T, Ding M, Aoyama T, Oka A, Gu H, Zhao Y, Qu LJ (2008). The possible action mechanisms of indole-3-acetic acid methyl ester in *Arabidopsis*. *Plant Cell Rep*, 27: 575~584
- McCarthy AA, Biget L, Lin CW, Petiard V, Tanksley SD, McCarthy JG (2007). Cloning, expression, crystallization and preliminary X-ray analysis of the XMT and DXMT *N*-methyltransferases from *Coffea canephora* (robusta). *Acta Crystallogr F*, 63: 304~307
- Murfitt LM, Kolosova N, Mann CJ, Dudareva N (2000). Purification and characterization of *S*-adenosyl-L-methionine:benzoic acid carboxyl methyltransferase, the enzyme responsible for biosynthesis of the volatile ester methyl benzoate in flowers of *Antirrhinum majus*. *Arch Biochem Biophys*, 382: 145~151
- Negre F, Kish CM, Boatright J, Underwood B, Shibuya K, Wagner C, Clark DG, Dudareva N (2003). Regulation of methylbenzoate emission after pollination in snapdragon and petunia flowers. *Plant Cell*, 15: 2992~3006
- Negre F, Kolosova N, Knoll J, Kish CM, Dudareva N (2002). Novel *S*-adenosyl-L-methionine:salicylic acid carboxyl methyltransferase, an enzyme responsible for biosynthesis of methyl salicylate and methyl benzoate, is not involved in floral scent production in snapdragon flowers. *Arch Biochem Biophys*, 406: 261~270
- Noel JP, Dixon RA, Pichersky E, Zubieta C, Ferrer JL (2003). Structural, functional, and evolutionary basis for methylation of plant small molecules. In: Romeo JT (ed). *Recent Advances in Phytochemistry*, Oxford: Elsevier Science & Technology, 37: 37~58
- Pichersky E, Gang DR (2000). Genetics and biochemistry of secondary metabolites in plants: an evolutionary perspective. *Trends Plant Sci*, 5: 439~445
- Pott MB, Hippauf F, Saschenbrecker S, Chen F, Ross J, Kiefer I, Slusarenko A, Noel JP, Pichersky E, Effmert U, Piechulla B (2004). Biochemical and structural characterization of benzenoid carboxyl methyltransferases involved in floral scent production in *Stephanotis floribunda* and *Nicotiana suaveolens*. *Plant Physiol*, 135: 1946~1955
- Qin GJ, Gu HY, Zhao YD, Ma ZQ, Shi GL, Yang Y, Pichersky E, Chen HD, Liu MH, Chen ZL, Qu LJ (2005). An indole-3-acetic acid carboxyl methyltransferase regulates *Arabidopsis* leaf development. *Plant Cell*, 17: 2693~2704
- Qu LJ, Li S A, Xing SF (2010). Methylation of phytohormones by the SABATH methyltransferases. *Chin Sci Bull*, 55: 2211~2218
- Ross JR, Nam KH, D'Auria JC, Pichersky E (1999). *S*-Adenosyl-L-methionine:salicylic acid carboxyl methyltransferase, an enzyme involved in floral scent production and plant defense, represents a new class of plant methyltransferases. *Arch Biochem Biophys*, 367: 9~16
- 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
- Tieman D, Zeigler M, Schmelz E, Taylor MG, Rushing S, Jones JB, Klee HJ (2010). Functional analysis of a tomato salicylic acid methyl transferase and its role in synthesis of the flavor volatile methyl salicylate. *Plant J*, 62: 113~123
- Varbanova M, Yamaguchi S, Yang Y, McKelvey K, Hanada A, Borochov R, Yu F, Jikumaru Y, Ross J, Cortes D et al (2007). Methylation of gibberellins by *Arabidopsis* GAMT1 and GAMT2. *Plant Cell*, 19: 32~45
- Xu R, Song F, Zheng Z (2006). *OsBISAMT1*, a gene encoding *S*-adenosyl-L-methionine:salicylic acid carboxyl methyltransferase, is differentially expressed in rice defense responses. *Mol Biol Rep*, 33: 223~231
- Yakir E, Hilman D, Harir Y, Green RM (2007). Regulation of output from the plant circadian clock. *FEBS J*, 274: 335~345
- Yang Y, Xu R, Ma CJ, Vlot AC, Klessig DF, Pichersky E (2008). Inactive methyl indole-3-acetic acid ester can be hydrolyzed and activated by several esterases belonging to the AtMES esterase family of *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 147: 1034~1045
- Yang Y, Yuan JS, Ross J, Noel JP, Pichersky E, Chen F (2006). An *Arabidopsis thaliana* methyltransferase capable of methylating farnesoic acid. *Arch Biochem Biophys*, 448: 123~132
- Zhao N, Ferrer JL, Ross J, Guan J, Yang Y, Pichersky E, Noel JP, Chen F (2008). Structural, biochemical, and phylogenetic analyses suggest that indole-3-acetic acid methyltransferase is an evolutionarily ancient member of the SABATH family. *Plant Physiol*, 146: 455~467
- Zhao N, Guan J, Ferrer JL, Engle N, Chern M, Ronald P, Tschaplinski TJ, Chen F (2010). Biosynthesis and emission of insect-induced methyl salicylate and methyl benzoate from rice. *Plant Physiol Biochem*, 48: 279~287
- Zhao N, Guan J, Lin H, Chen F (2007). Molecular cloning and biochemical characterization of indole-3-acetic acid methyltransferase from poplar. *Phytochemistry*, 68: 1537~1544
- Zubieta C, He XZ, Dixon RA, Noel JP (2001). Structures of two natural product methyltransferases reveal the basis for substrate specificity in plant *O*-methyltransferases. *Nat Struct Biol*, 8: 271~279
- Zubieta C, Kota P, Ferrer JL, Dixon RA, Noel JP (2002). Structural basis for the modulation of lignin monomer methylation by caffeic acid/5-hydroxyferulic acid 3/5-*O*-methyltransferase. *Plant Cell*, 14: 1265~1277
- Zubieta C, Ross JR, Koscheski P, Yang Y, Pichersky E, Noel JP (2003). Structural basis for substrate recognition in the salicylic acid carboxyl methyltransferase family. *Plant Cell*, 15: 1704~1716