

专题介绍 Special Topics

茉莉酸类物质在植物防御植食动物中的作用

张红梅*, 王明艳, 李超

华北煤炭医学院生物科学系, 河北唐山 063000

The Function of Jasmonates in Plant Defense Herbivores

ZHANG Hong-Mei*, WANG Ming-Yan, LI Chao

Department of Biological Science, North China Coal Medical College, Tangshan, Hebei 063000, China

摘要: 就茉莉酸类物质的生物合成和代谢以及在防御植食节肢动物中的作用和JA信号的分子机制的研究进展进行了介绍。

关键词: 茉莉酸类; 防御; 植食动物; 信号传导

茉莉酸类物质(jasmonates, JAs)是以茉莉酸(jasmonic acid, JA)及其甲酯(methyl jasmonates, MeJA)为主体的一类生长调节物质, 具有环戊烷酮基本结构, 包括茉莉酸的氨基酸结合物、葡萄糖苷和其羟化衍生物等。在植物组织中, JAs参与植物体内碳的分配、动力传导、调节衰老和生长发育等(Browse 2005)。茉莉酸及其同系物负责植物对植食动物和一些病原体的攻击作出防御反应。直接防御可以毒杀幼小的植食昆虫, 而间接防御通过释放大量挥发性物质, 吸引捕食性和寄生性天敌(蔡昆争等 2006; 徐伟和严善春 2005; 朱家红和彭世清 2006)。本文介绍 JAs 在防御植食节肢动物中的作用, 并对JA信号的分子机制研究进展作简单介绍。

1 茉莉酸类物质的生物合成和代谢

迄今为止, 在植物体内已发现 30 多种 JAs, 研究表明, JAs 生物合成的最初前体是 α -亚麻酸(18:3), α -亚麻酸从植物细胞膜上释放后, 经过十八烷酸途径产生(+)-7-iso-JA, (+)-7-iso-JA经表异构化作用形成较稳定的(-)-7-iso-JA (Browse 2005; Schaller 等 2005; Wasternack 2007)。由(-)-7-iso-JA经酶促转化衍生出各种茉莉酸类物质。JA代谢的主要路线有: (1) C-1位上的甲基化作用, 产生挥发性物质茉莉酸甲酯(MeJA); (2) C-1位上的脱羧作用, 产生另一种易挥发的成分顺式-茉莉酮; (3) C-12位或C-11位上的羟基化作用, 产生晚香玉酸(tuberonic acid, TA)和一些能被硫化作用或糖基化作用进一步修饰的相关衍生物; (4) C-6位上的还原作用, 产生南瓜酸(cucurbitic acid, CA), 南瓜酸上的羧基基团也可酯化成糖残基; (5)与异亮氨酸(Ile)

或其他氨基酸之间的结合作用, 产生JA-Ile或其他相应JA的氨基酸结合物(jasmonoyl-amino acid conjugates, JAAAC) (图1; Browse和Howe 2008)。

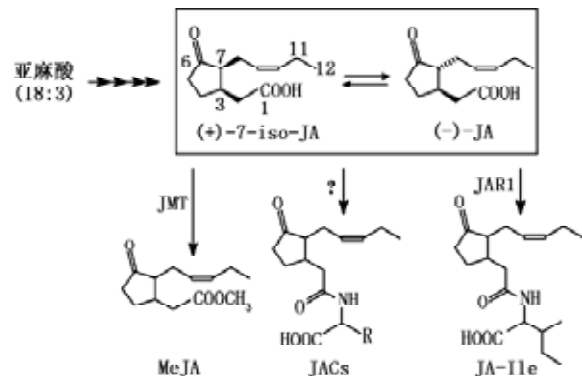


图1 JA的生物合成和代谢(Browse和Howe 2008)

JMT: 茉莉酸羧基甲基转移酶; JACs: JA的相应氨基酸结合物; JAR1: 茉莉酸-氨基酸合成酶中的一种。

人们关注的是JA多种化学衍生物的生物学术功能。一些研究者认为能够与受体结合并引起生理反应的茉莉酸类物质才具有生物活性, 如JA和MeJA具有生物活性。非生物活性的茉莉酸类物质有的是前体物质, 有的可能作为JA的钝化形式, 当植物组织需要时, 可降解释放出游离态的JA而发挥生理作用(Browse和Howe 2008)。Miersch等(2007)报道, JA的羟基化作用是钝化JA的方式之一。对

收稿 2008-06-26 修订 2008-09-23

资助 华北煤炭医学院研究生科研启动基金。

* E-mail: zhangxiaomei77@yahoo.com.cn; Tel: 0315-3725859

JA不敏感突变体 *jar1* 分析表明, JA-Ile 也具有生物活性(Kang等2006; Staswick和Tiryaki 2004)。

2 JA是植物防御植食动物的普遍信号

植物在自然界遭受损伤或植食动物的攻击后, 能产生复杂的化学反应, 这些反应对攻击者可产生直接或间接的防御作用, 直接作用包括蛋白质、脂肪酸和氨基酸等营养物质质量的下降, 更重要的是产生酚酸、单宁和生物碱等次生代谢物(secondary metabolites)以及蛋白酶抑制剂, 影响植食动物的消化和吸收能力(Wang等2001); 间接作用是产生挥发性信号物质, 来吸引寄生性或捕食性天敌(蔡昆争等2006)。

已知JA、乙烯、水杨酸和其他的植物激素, 是与植物防御相关的信号分子, 但JA是伤信号途径中的关键信号分子。如JA可激活拟南芥中抗真菌的抗逆基因 *PDF* 的表达, 而不能被水杨酸诱导(Penninckx等1996)。当JA不能有效合成时, 植物的抗逆性大为降低, 这在突变体的工作中得到证实, *fad3-2*、*fad7-2* 和 *gad8* 这3个亚麻酸缺陷的突变体及 *coi1* 突变体均不能对伤害作出反应(McConn等1997; Rojo等1998)。Bodenhausen和Reymond(2007)通过比较 *coi1*、*ein2-1* 和 *sid2-1* 突变体, 即分别研究JA、乙烯和水杨酸突变体对昆虫的抗性, 发现JA突变体对昆虫的抗性最差。可见JA是伤信号途径中的关键信号分子。

2.1 JA作为直接防御信号 植食昆虫一旦取食植物体后, 会导致被取食部位或取食区附近JA的合成和积累, “告知”宿主植物体对昆虫的袭击处于“警戒”状态, 并采取相应的防御对策。用JA处理植物体后, 植物体内相关基因如精氨酸酶、草酰氧化酶、蛋白酶抑制剂等基因开始转录, 这些基因的表达均与植物对昆虫的抗性有关(Chen等2005, 2007; Zhu-Salzman等2008)。此外, 一些引起JA途径组成型激活基因的改变, 如JA诱导的精氨酸酶和苏氨酸脱氨酶的过表达, 加强番茄对植食动物的抗性(Chen等2005)。蕈蚊(*Bradysia impatiens*)和两点蜘蛛螨(*Tetranychous urticae*)是对拟南芥和番茄伤害不严重的昆虫, 但拟南芥JA突变体易受到蕈蚊的攻击, 番茄JA突变体易受到两点蜘蛛螨的攻击, 说明JA途径为对抗一系列植食昆虫的袭击提供了有效的防御(Li等2004; McConn等1997)。此外, JA途径中的基因敲除, 导致非宿主植物成为偶然昆

虫的取食对象(Kessler等2004)。以上这些突变体的研究均为JA作为防御正向调节物提供了有利的证据。

由JA调节植物体内产生对植食动物有直接防御作用的次生代谢物, 对植食动物有毒或抗营养(Howe 2005)。有人认为, JAs诱导产生的有关蛋白也是植物重要的防御武器, 如创伤诱导产生的蛋白酶抑制剂(Pis), 能与昆虫消化道内的蛋白消化酶相互作用, 形成酶抑制剂复合物(EI), 消弱或阻断消化酶对食物中蛋白质的水解消化作用, 并刺激昆虫消化酶的过度分泌, 使昆虫产生厌食反应, 蛋白酶抑制剂的合成受到JA途径的紧密调节(Farmer和Ryan 1990; Steppuhn和Baldwin 2007)。多酚氧化酶、苏氨酸脱氨酶、精氨酸酶和营养贮藏蛋白等防御蛋白的表达, 依赖于JA或COI1蛋白(COI1蛋白是JA信号传导途径中的重要蛋白)(Browse和Howe 2008)。

2.2 JA作为间接防御信号 JA可间接地调节植物对昆虫的防御。生物有机体自我保护对策的实现, 需要宿主植物、植食动物和植食动物的天敌(拟寄生生物或捕食者)3个营养水平的相互作用。鳞翅目植食动物取食植物叶片后, 昆虫口中分泌物中的激发子可促使植物产生挥发性物质, 吸引寄生性黄蜂定位到取食叶片的昆虫, 并将其捕食(Erb等2008)。研究表明, 昆虫口中分泌物中的激发子, 在形成宿主-昆虫反应中起到了重要的作用(Mithöfer和Boland 2008)。

3 JAZ阻抑物和JA信号机制模型

*COI1*是JA信号途径中的一种调节基因, 编码含有F-box的COI1蛋白。COI1在JA信号传导过程中具有重要的作用。研究表明, JA信号途径的中心调控依赖于E3泛素连接酶, 通过泛素化作用, SCF^{COI1}复合体发挥作用, 在26S蛋白酶体的作用下被降解。Mandaokar等(2006)和Thines等(2007)通过对正效应子、负效应子和COI1下游组分的大规模遗传筛查, 以及对COI1相互作用蛋白的研究, 均未检测出SCF^{COI1}复合体作用的靶蛋白。迄今已鉴定了数个JA早期应答基因, 编码含有ZIM基序(motif)的蛋白, 命名为茉莉酸盐-ZIM-结构域(JASMONT-ZIM-DOMAIN, JAZ)基因(Chini等2007; Thines等2007)。拟南芥JAZ蛋白家族含有12个成员, 为tify蛋白大家族成员中的一个亚组,

tify蛋白共同具有保守的TIFYxG序列,此保守序列存在于ZIM基序内(Vanholme等2007)。总的看来,JAZ蛋白的同源性局限于3个区域:序列相似性较差的N-端区;含有ZIM基序的中间区;含有高度保守序列的C-端区,保守序列为SLX₂FX₂KRX₂-RX₃PY,这段保守序列也被称作“Domain 3”或“CT domain”(Chini等2007;Thines等2007)。

研究表明,JAZ1蛋白在正常情况下抑制JA响应基因的表达,但高水平的茉莉酸衍生物JA-Ile介导JAZ1蛋白耦合到SCF^{COI1}复合体上,确保JAZ1抑制物的降解(Chini等2007;Thines等2007)。基于JAZ1在阻碍JA反应中的显著作用,提出了JA信号机制。主要内容为:在正常情况下JAZ蛋白阻止JA应答基因(如MYC2基因)的转录;当植食昆虫对植物组织造成伤害后,导致植物体内快速积累具有生物活性的高水平的JAs(如JA-Ile),促进JAZ与SCF^{COI1}复合体耦合,发生泛素化作用,并导致其在26S蛋白酶体的作用下被降解,排除了JAZ蛋白抑制物,转录因子(TF)去抑制,激活早期基因的表达(图2;Browse和Howe2008)。

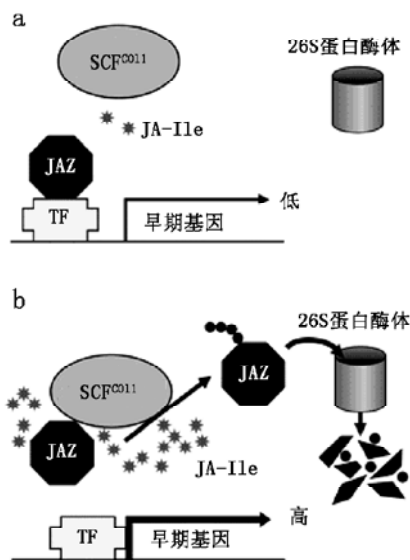


图2 对植食动物攻击做出反应的JA信号模型(Browse和Howe2008)

a: 正常条件下的植物,低水平JA-Ile; b: 植食动物取食后的植物,高水平JA-Ile。

Thines等(2007)报道,JA-Ile在启动JAZ1与SCF^{COI1}复合体的耦合作用中,具有剂量依赖的特点,高剂量时耦合,低剂量时二者不发生作用。他们同

时还发现,非结合形式的JAs,如JA、MeJA和12-氧-植物二烯酸不能启动JAZ1与SCF^{COI1}复合体之间的作用。但JA-Ile是否只介导JAZ1与SCF^{COI1}之间的相互作用,还是JA-Ile也可介导JAZ家族中的其他成员与SCF^{COI1}之间的相互作用,是否JA和其他的非结合形式JAs也可启动SCF^{COI1}与JAZ家族成员间的相互作用,这些问题都有待进一步研究。

4 结语

茉莉酸及其同系物负责植物对植食动物和一些病原体的攻击作出防御反应,其作用机制的研究还不清楚,特别是JA的作用与IAA、SA、ABA和乙烯等生长物质的作用是一完整的、相互交错的网络系统(朱家红和彭世清2006)。解决这一问题的关键是鉴定这些交叉位点,这些位点可揭示植物是如何对生物和非生物胁迫做出整体反应的。

确立JA感知的分子机制,鉴定JA受体,以及确定受体的利用与JAZ蛋白的专一性降解之间是如何发生作用的。这些问题的解决,将有利于揭示JA发挥作用的分子机制。

参考文献

- 蔡昆争,董桃杏,徐涛(2006).茉莉酸类物质(JAs)的生理特性及其在逆境胁迫中的抗性作用.生态环境,15(2):397~404
- 徐伟,严善春(2005).茉莉酸在植物诱导防御中的作用.生态学报,25(8):2074~2082
- 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
- Bodenhausen N, Reymond P (2007). Signaling pathways controlling induced resistance to insect herbivores in *Arabidopsis*. Mol Plant Microbe Interact, 20: 1406~1420
- Browse J (2005). Jasmonate: an oxylipin signal with many roles in plants. Vitam Horm, 72: 431~456
- Browse J, Howe G (2008). New weapons and a rapid response against insect attack. Plant Physiol, 146: 832~838
- Chen H, Gonzales-Vigil E, Wilkerson CG, Howe GA (2007). Stability of plant defense proteins in the gut of insect herbivores. Plant Physiol, 143: 1954~1967
- Chen H, Wilkerson CG, Kuchar JA, Phinney BS, Howe GA (2005). Jasmonate-inducible plant enzymes degrade essential amino acids in the herbivore midgut. Proc Natl Acad Sci USA, 102: 19237~19242
- Chini A, Fonseca S, Fernandez G, Adie B, Chico JM, Lorenzo O, Garcia-Casado G, Lopez-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
- Erb M, Ton J, Degenhardt J, Turlings TCJ (2008). Interactions between arthropod-induced aboveground and belowground defenses in plants. Plant Physiol, 146: 867~874

- Farmer EE, Ryan CA (1990). Interplant communication: airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. *Proc Natl Acad Sci USA*, 87: 7713~7716
- Howe GA (2005). *Jasmonates*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers
- Kang JH, Wang L, Giri A, Baldwin IT (2006). Silencing threonine deaminase and JAR4 in *Nicotiana attenuata* impairs jasmonic acid-isoleucine-mediated defenses against *Manduca sexta*. *Plant Cell*, 18: 3303~3320
- Kessler A, Halitschke R, Baldwin IT (2004). Silencing the jasmonate cascade: induced plant defenses and insect populations. *Science*, 305: 665~668
- Li L, Zhao Y, McCaig BC, Wingerd BA, Wang J, Whalon ME, Pichersky E, Howe GA (2004). 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
- 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
- McConn M, Creelman RA, Bell E, Mullet JE, Browse J (1997). Jasmonate is essential for insect defense in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 94: 5473~5477
- Miersch O, Neumerkel J, Dippe M, Stenzel I, Wasternack C (2007). Hydroxylated jasmonates are commonly occurring metabolites of jasmonic acid and contribute to a partial switch-off in jasmonate signaling. *New Phytol*, 177: 114~127
- Mithöfer A, Boland W (2008). Recognition of herbivory-associated molecular patterns. *Plant Physiol*, 146: 825~831
- Penninckx IAMA, Eggermont K, Terras FRG, Thomma BPHJ, De Samblanx GW (1996). Pathogen-induced systemic activation of a plant defensin in *Arabidopsis* follows a salicylic acid-independent pathway. *Plant Cell*, 8: 2309~2323
- Rojo E, Titarenko E, Leon J, Berger S, Vancanney G, Sanchez-Serrano JJ (1998). Reversible protein phosphorylation regulates jasmonic acid-dependent and -independent wound signal transduction pathways in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 13: 153~165
- Schaller F, Schaller A, Stintzi A (2005). Biosynthesis and metabolism of jasmonates. *J Plant Growth Regul*, 23: 179~199
- Staswick PE, Tiryaki I (2004). The oxylipin signal jasmonic acid is activated by an enzyme that conjugates it to isoleucine in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 16: 2117~2127
- Stephuhn A, Baldwin IT (2007). Resistance management in a native plant: nicotine prevents herbivores from compensating for plant protease inhibitors. *Ecol Lett*, 10: 499~511
- 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
- Vanholme B, Grunewald W, Bateman A, Kohchi T, Gheysen G (2007). The tify family previously known as ZIM. *Trends Plant Sci*, 12: 239~244
- Wang Y, Ge F, Li ZY (2001). Spatial-temporal trends of induced chemical change in pine *Pinus massoniana*. *Acta Ecol Sin*, 21 (4): 1256~1261
- Wasternack C (2007). Jasmonates: an update on biosynthesis, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. *Ann Bot*, 100: 681~697
- Zhu-Salzman K, Luthe DS, Felton GW (2008). Arthropod-inducible proteins: broad spectrum defenses against multiple herbivores. *Plant Physiol*, 146: 852~858