

不饱和脂肪酸及其衍生物在植物抗逆反应中的作用

王文霞 李曙光 白雪芳 杜昱光*

中国科学院大连化学物理研究所, 大连 116023

Functions of Unsaturated Fatty Acid and Derivates in Plant Defense Reactions

WANG Wen-Xia, LI Shu-Guang, BAI Xue-Fang, DU Yu-Guang*

Dalian Institute of Chemical Physics, Chinese Academy of Sciences, Dalian 116023

摘要 不饱和脂肪酸及其衍生物在植物抗逆反应中发挥着重要的生理功能, 该文概述了这类物质生物功能的最新研究进展, 并对不饱和脂肪酸及其衍生物的研究方向作了简单论述。

关键词 植物; 不饱和脂肪酸; 抗逆反应

植物在生长发育过程中经常会遇到各种各样的生物与非生物逆境。与动物相比, 植物缺少免疫系统所提供的保护机制, 但在长期的进化过程中, 植物自身形成独特而有效的防御系统, 对不同的外界刺激, 会作出不同的应答。此种应答往往是包括防御相关基因的活化、物理屏障细胞壁的加固、毒性次生代谢物的释放在内的多方面协同作用的结果。不饱和脂肪酸在此过程中有重要的生理功能, 它们通过不同代谢途径形成结构各异、功能相关的一组化合物, 一方面作为信号分子, 控制防御相关基因的转录, 调节病程相关蛋白质的表达, 另一方面作为抗菌物质和愈伤物质的有效组成, 提高植物的免疫能力, 增强植物对伤、病、虫害的抗性^[1-3]。

1 不饱和脂肪酸脂氧合酶代谢途径

亚麻酸(linolenic acid, LnA)和亚油酸(linoleic acid, LA)是植物体内的主要不饱和脂肪酸。在逆境因子作用下, 亚麻酸和亚油酸在脂酶的作用下释放出来, 成为整个不饱和脂肪酸代谢过程的起始步骤。亚麻酸和亚油酸在植物体内的代谢途径相似, 以下以亚麻酸为例说明它们在植物体内的代谢过程。

植物中的脂氧合酶(lipoxygenase, LOX)同工酶, 根据它们的表达方式、亚细胞定位、底物以及作用方式的不同可加以区分。LnA在13-脂氧合酶(13-lipoxygenase 13-LOX)或9-脂氧合酶(9-

lipoxygenase, 9-LOX)作用下, 分别在碳链的9或13位置加上分子氧, 生成氢过氧化亚麻酸。再由包括丙二烯氧化合酶(allene oxide synthase, AOS)、氢过氧化物裂解酶(hydroperoxide lyase, HPL)、二乙烯醚合酶(divinyl ether synthase, DES)、过氧合酶(peroxygenase, POX)等不同酶作用下, 代谢为一系列具有一定生物活性的化合物^[4-6](图1)。LnA经13-LOX作用生成13-氢过氧化亚麻酸(13-hydroperoxy linolenic acid, 13-HPOT), 再由AOS作用代谢为茉莉酸及其酯类信号物质。这条代谢途径包括以下几步酶催化反应: 13-HPOT首先在AOS作用下生成一不稳定的环化物, 该环化物再由丙二烯氧化环化酶(allene oxide cyclase, AOC)作用生成12-氧-植物二烯酸(12-oxo-phytodienoic acid, 12-OPDA); 当缺少AOC时, 上述环化物可自发水解为 α -和 γ -酮醇。之后, 12-氧-植物二烯酸还原酶(12-oxo-phytodienoic acid reductase, OPR)催化12-OPDA加氢生成OPC-8:0(3-oxo-2-[2-pentenyl]-cyclopentane-1-octanoic acid), 再经过3次 β -氧化代谢为茉莉酸(jasmonic acid, JA)。茉莉酸可由茉莉酸甲基转移酶(jasmonic acid carboxyl methyltransferase,

收稿 2004-02-26 修订 2004-06-28

资助 国家高新技术研究发展计划项目(2001AA625010、2002AA245131)。

* 通讯作者(E-mail: duyg@dicp.ac.cn, Tel: 0411-84379061)。

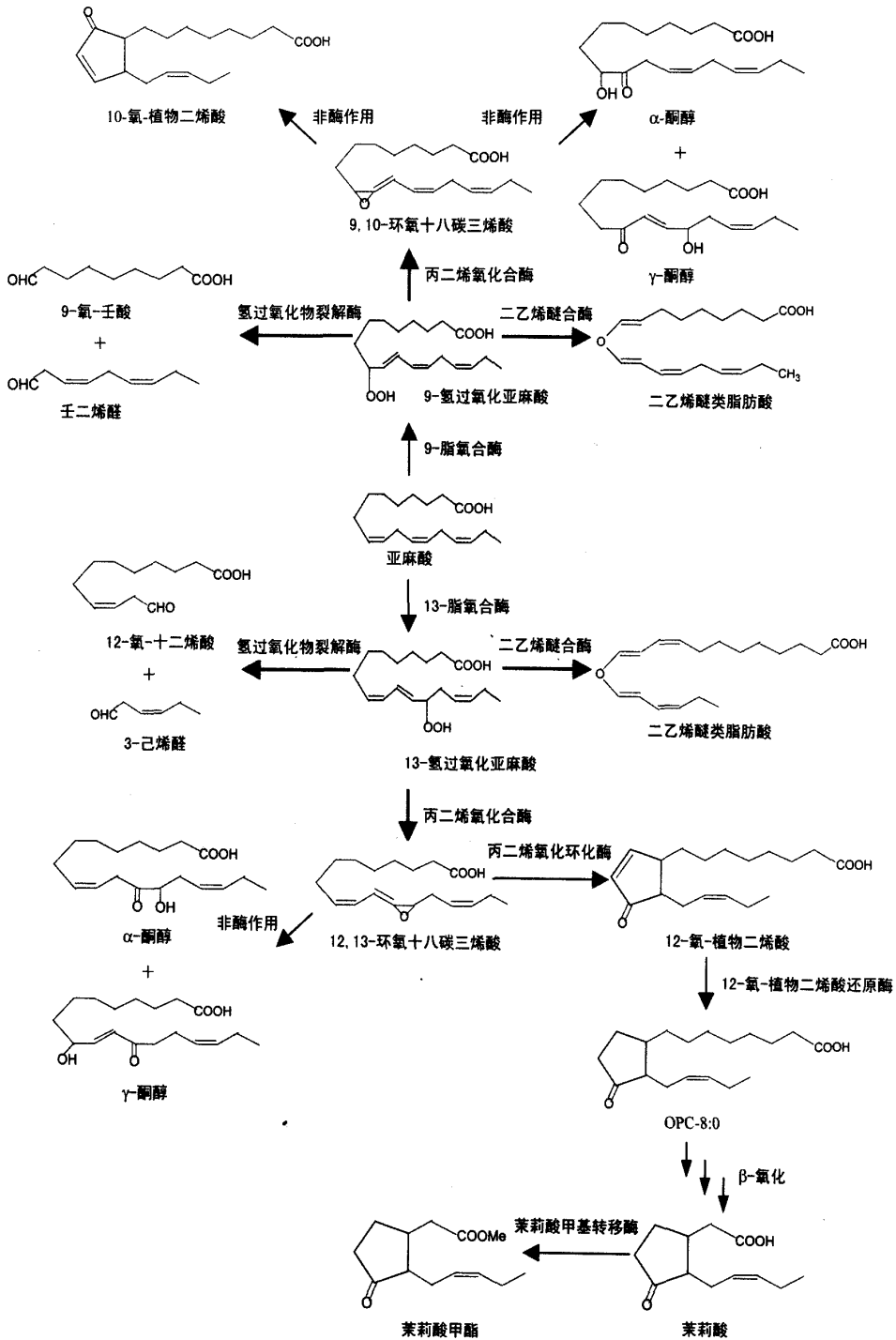


图1 亚麻酸代谢途径^[6]

亚麻酸(18:3)是植物中主要的不饱和脂肪酸, 在9-脂氧合酶(9-LOX)和13-脂氧合酶(13-LOX)作用下生成不同的氢过氧化物, 再由丙二烯氧化合酶(AOS)、氢过氧化物裂解酶(HPL)、二烯酰合酶(DES)作用后, 生成各种活性物质, 在植物体内的具体功能见正文。亚油酸(18:2)的代谢途径与其类似。

JMT)催化生成茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MeJA)。由于代谢途径中各催化酶在细胞内分布不同,使得代谢过程先后在不同细胞器中进行。由AOS介导的代谢途径起始于叶绿体,在这里生成12-OPDA,该物质在过氧化物酶体进一步代谢,直至生成JA,JA作为信号分子离开过氧化物酶体,在细胞质中发生甲基化,生成MeJA^[1]。

此外,13-HPOT在DES作用下代谢为二烯烯醚脂肪酸类化合物 etherolenic acid。这条代谢途径的存在在绿叶和非光合作用组织中都已得到证实,但它的生物学功能还不清楚^[7,8]。13-HPOT也可由HPL作用代谢为六碳醛类化合物和十二碳羧酸类化合物,这两类物质都参与植物的抗逆反应。

9-HPOT在AOS、DES、HPL等酶作用下生成的氧合脂类(oxylipin)与13-LOX途径代谢而来的氧合脂类结构相似。体外研究表明,9-HPOT的AOS分支可生成10-氧-植物二烯酸(10-oxo-phytodienoic acid, 10-OPDA)^[9,10]、 α -和 γ -酮醇。这两类物质在植物体中也有一定的生理功能:Yokoyama等^[11]发现 α -酮醇是一种逆境诱导信号,马铃薯的转基因研究则证明10-OPDA可调节其块茎发育^[12]。证明9-AOS途径代谢产物在体内有累积或找到编码9-AOS、9-AOC同工酶的基因都将有助于深入了解9-LOX代谢途径。9-HPOT由DES作用生成二烯烯醚类化合物 colnelenic acids,该化合物由于在马铃薯晚疫病中有重要作用而备受关注^[13]。9-HPOT在HPL作用下生成九碳醛类化合物和九碳羧酸类化合物。关于这两种物质的研究很少,有研究者认为九碳醛类化合物具有部分六碳醛类化合物的生物活性^[14]。

植物体内氧合脂类合成受外界刺激与自身发育双重调控,具体机制非常复杂。有研究表明磷脂酶(phospholipases, PLs)在最初从细胞膜上释放脂肪酸前体中有调节作用,Dhondt等^[15]从烟草叶中纯化的磷脂酶A₂(phospholipase A₂, PLA₂)在烟草对病原菌发生超敏反应时可调控氧合脂类前体的产生。外源刺激可使磷脂酶A(PLA)活性增加,如番茄PLA₂活性能快速对伤害和系统素作出反应^[16]。此外,各种酶的细胞内定位、相对表达量及活性无疑也将影响氧合脂类的合成。这些因

素的差异使得各种酶竞争作用底物的能力也不同,从而导致不同逆境因子作用下植物体内氧合脂类组成和含量有不同。研究发现,AOS、HPL和DES都是细胞色素P450家族中的成员,统称为CYP74^[17-19]。它们对底物作用方式相同^[6],这可能有利于氧合脂类合成的调控。目前,各催化酶的细胞内定位还不完全清楚,仅发现AOS和HPL分别位于叶绿体的内膜和外膜^[20]。关于其它酶在细胞内的具体位置还需要实验验证。

2 不饱和脂肪酸及其衍生物在植物抗逆反应中的作用

2.1 茉莉酸及其酯类信号物质(jasmonate signals)

茉莉酸类化合物从13-LOX的AOS分支途径代谢而来,包括JA、MeJA、12-OPDA和二去甲植物二烯酸(dinor-oxo-phytodienoic acid, dinor-OPDA)。这类物质在植物防御反应中有重要功能,近年来一直是研究的热点^[21-23]。

2.1.1 JA

JA是十二碳的环戊烷酮酸,广泛存在于植物界,具有多种生物功能^[24,25],对于它在逆境反应中的信号作用最近才得到确定。植物受到昆虫或食草动物攻击、机械伤害、病原菌感染时,体内的JA含量显著增加^[26-28]。我们实验室用寡糖处理烟草植株后,其体内JA含量即升高^[29],表明激发子也可诱导植物积累JA。植物体内存在抗病的防御基因,这些基因编码特定的病程相关蛋白质,当植物体内的JA累积超过一定值时,这些基因就会启动表达。Sticher等^[30]报道,低浓度的JA可诱导蛋白酶抑制剂、硫素(thionin)、渗透蛋白(osmotin)、富含脯氨酸细胞壁蛋白质以及植保素合成过程中的关键酶,如苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)、查耳酮合成酶(chalcone synthase, CHS)等的表达。此外,JA也可调控植物次生代谢物如生物碱类化合物^[31,32]、萜类化合物^[33]和酚类化合物^[34]的产生。用JA生物合成抑制剂水杨酸钠处理的番茄,再用壳聚糖等外源刺激则不能诱导植物产生同样量的蛋白酶抑制剂^[35]。Perumal等^[23]在拟南芥和番茄JA合成缺失型突变体中也得到类似的结果,表明JA在植物逆境信号转导过程中起作用。

2.1.2 MeJA

MeJA是天然存在于植物中的化合

物, 由于其在植物体内可诱导衰老、调节营养储存蛋白质^[36]而受到人们关注。MeJA 具有挥发性, 植物遭遇逆境时, 该类物质会在空气中传播, “通知”邻近植株进入“警戒状态”以抗击害虫和病原菌的入侵。这方面最有说服力的证据是 Farmer 和 Ryan^[37]的工作, 他们用 MeJA 处理番茄叶片, 检测其诱导蛋白酶抑制剂合成情况时, 发现与喷施过 MeJA 的植株处于同一气室的未经处理的植株产生蛋白酶抑制剂; 如果未经处理的植株不与处理的植株放在同一气室中, 就没有这种应答^[37]。MeJA 可通过调节植物体内与乙烯合成有关的酶控制乙烯合成的量^[36]。此外, MeJA 还能启动有抵抗真菌活性的防卫化合物——生物碱的合成^[38,39]。外源 MeJA 对 JA 合成缺失型的拟南芥可起保护作用, 降低病原物的感染率, 增强植物的抗病性^[23]。MeJA 可诱导野生型马铃薯和番茄发生防御反应, 从而提高这两种植物抵御疫霉 (*Phytophthora infestans*) 侵染的能力^[40]。由此可见, 植物在逆境因子作用下释放的 MeJA 不仅对植株间的“交流”(communication)有作用, 还参与其它生理过程的调控。

2.1.3 12-OPDA 12-OPDA 为十八碳环戊烯酮酸, 是 JA 的代谢前体, 和 JA 有相似的化学结构, 也是有效的防御反应调节剂^[41,42]。

Stintzi 等^[43]研究拟南芥 12-氧-植物二烯酸还原酶 3 突变体 (*opr3*) 的结果表明, 在植物防御反应中, 它与 JA 有协同作用。拟南芥 *opr3* 突变体由于缺少 OPR 及其同工酶而不能合成 JA, 但仍有野生型植株那样抗真菌和虫害的能力, 而且仍然可以表达一些伤诱导防御基因。由于早期这些基因是由 JA 诱导的, 所以推测环戊烯酮化合物在植物体内可以执行部分 JA 的功能。尽管野生型和 *opr3* 突变型拟南芥对创伤作出应答时 12-OPDA 都会发生累积, 但在数量和时间变化上存在差异。

12-OPDA 结构类似物的研究结果从另一角度证明了 12-OPDA 的生物功能^[44]。这些结构类似物不能进行 β -氧化而生成 JA, 但在促进生物碱合成中却有和 JA 类似的活性。12-OPDA 可诱导 36 种不同种属的悬浮细胞产生和累积次生代谢物, 如萜类化合物、黄酮类化合物、蒽醌类化合物和生

物碱类化合物等^[31,45,46]。此外, 12-OPDA 还可激活一些并不能为 JA 所激活的基因, 这类基因在伤诱导过程中是上调的, 因此有人推测它可能与环戊烯酮环的亲电子性有关^[43], 但对此种看法迄今还没有直接证据。

以上实验结果从不同方面证明 12-OPDA 自身即是一种伤诱导的潜在调控物质, 特别是在没有 JA 合成能力的植物遭遇逆境时可起保护作用。

2.1.4 dinor-OPDA dinor-OPDA 和 12-OPDA 的结构基本相同, 是新近在拟南芥和马铃薯中发现的一种十六碳信号物质, 是茉莉酸家族新添的一个成员, 它作为信号物质参与植物伤信号转导, 同时还促进十八碳途径代谢。实验表明, 该化合物不是由 12-OPDA 发生 β -氧化生成, 而是由十六碳三烯酸代谢而来^[47]。拟南芥和马铃薯对创伤作出应答后, 体内 dinor-OPDA 迅速增加, 表明它可能参与植物伤信号转导。用外源 dinor-OPDA 作用于拟南芥, 可促进体内十八碳途径代谢。由此推测该物质可能是十八碳和十六碳两种代谢途径的联系纽带。此外, 它可能还调节着自身的代谢, 这种正反馈的调控可能在植物体内有特殊作用。在拟南芥和马铃薯两种不同种属的植物中都存在 dinor-OPDA, 这类物质可能也存在于其它植物中, 但对它的具体生物功能还知之甚少, 尚待深入研究。dinor-OPDA 的发现引起了人们对十六碳脂肪酸代谢的关注, 至于植物体内是否还存在其它具有潜在信号功能的十六碳脂肪酸衍生物, 也是需要继续研究的问题。

Weber 等^[47]研究正常和伤害状态拟南芥和马铃薯中茉莉酸类化合物发现, 常态下不同植物的各种信号分子含量不同, 他们在对创伤作出应答后各自所含的信号分子变化量也不同, 所以不同植物可能有特征性的茉莉酸类化合物信号图谱, 因此对不同逆境因子作出不同的应答, 而表现出独有的逆境反应信号图谱。因此认为, 植物可能就是把茉莉酸家族的信号分子看作是协同作用的统一体, 而不是单个具有生物功能的信号分子, 通过严格控制这类化合物的相对含量变化, 而精确地调控着自身的防御反应。

2.2 六碳挥发物与氧酸类化合物(oxoacids) 除了代

谢为茉莉酸类化合物之外, 13-HPOT可在HPL作用下生成六碳挥发物和十二碳的羧酸类化合物, 这两类物质在植物防御反应中也有独特的生物活性^[6,48,49]。

六碳挥发物包括己烯醛、己醛及相对应的醇类化合物, 是所有绿色植物组织中的一类挥发性物质。这类化合物在受伤部位快速产生, 最早释放出来, 并在空气中传播, 后成为信号分子为植物传送远端信号。

研究表明, 植物周围空气中的这类物质可通过诱导次生代谢物相关基因来启动植保素的合成, 以减少昆虫的侵食率。这类基因包括PAL、CHS、脱氢黄酮醇还原酶(dihydroflavonol reductase, DFR), 它们都与植物防御反应密切相关。此外, 六碳挥发物还可诱导LOX途径的基因, 这包括LOX和AOS。这类化合物的诱导作用与MeJA类似, 但诱导能力相对较弱, 它们不能诱导病程相关蛋白质PR-1(pathogenesis-related proteins)、PR-2的表达, 也不能诱导营养储存蛋白质(vegetative storage protein, VSP)和硫素的表达。六碳挥发物启动的是普遍的防御机制, 它可能是启动受伤组织的修补, 或者是通过次生代谢物来减少植物的感病性, 而不是启动具体的、特异的防御机制^[50]。

HPL途径产生的12-氧-十二烷酸是普遍存在于植物体中的愈伤激素, 植物受伤后, 可启动保护措施来封闭伤组织。这个过程包括结构化合物如木质素合成相关基因活化, 细胞壁蛋白质产生。愈伤激素可在受伤部位促进细胞分裂、生长, 加快伤组织愈合。有报道认为, 高浓度的愈伤激素还可以抑制细菌的繁殖^[48,51,52]。

植物对逆境因子会作出复杂的防御反应, 根据伤害的来源和程度决定启动普遍的防御机制还是特异的防御机制, 是系统的防御反应还是局部的防御反应。植物对最轻微的扰动也会作出应答, 所以, HPL途径代谢物在植物中的意义可能在于, 可以在不严重影响植物生长发育的前提下, 作出适度的防御反应, 全方面增强植物的抗性。

2.3 二乙烯醚类脂肪酸(divinyl ether fatty acid) 9-HPOT也可在各种酶的作用下代谢成一组与13-

HPOT衍生物结构相关, 而又有所不同的氧合脂类^[6]。近来一些研究发现, 9-LOX途径在植物抵抗病原物的过程中行使功能。例如, 在烟草中反义表达9-LOX基因以致植物对病原物入侵更敏感^[53], 9-LOX途径的氧化物还参与真菌激发子引起的超敏反应^[54]。

近来对9-LOX途径的二乙烯醚类脂肪酸研究较多, 这类化合物包括colneleic acids和colnelenic acids, 是9-HPOT在DES作用下合成的。这类物质不稳定, 在植物体中很难检测到, 但染有马铃薯晚疫病的马铃薯叶片中发现, 在病害发生的同时, 这两种化合物持续累积, colnelenic acids可达到240 nmol(7 μg)-g⁻¹(FW), 增高将近400倍。具有抗病性的马铃薯积累二乙烯醚类脂肪酸比感病性的马铃薯更迅速。值得注意的, 是茉莉酸家族成员在相同的检测时间内并未发生显著变化^[13]。

烟草接种烟草花叶病毒后, 二乙烯醚类脂肪酸同样发生累积, 表明这类化合物的存在并不仅仅局限于某类植物。大蒜提取物可在体外催化合成二乙烯醚类脂肪酸。众所周知, 大蒜是单子叶植物, 马铃薯和烟草是双子叶植物, 这两种植物都会生成二乙烯醚类脂肪酸, 显示这类脂肪酸可能天然存在于各类植物中^[8,13]。

对于这类化合物的潜在生物功能尚不清楚, 但有人认为可能有植保素的功能, 因为在mmol·L⁻¹浓度时, 它对疫霉生长发育有抑制作用; 在植物病害发生过程中, 这类化合物的积累时间相对较晚, 抗病性的马铃薯在侵染病毒后2 d才检测到, 它们的积累程度可以从植物形态上观测到, 所以有人推测二乙烯醚脂肪酸可能与细胞死亡有关^[13]。这方面研究还在继续进行中。

2.4 环氧化脂肪酸和羟基化脂肪酸由POX途径代谢而来的环氧化脂肪酸和羟基化脂肪酸也是内源性的信号分子。

番茄悬浮细胞中施加外源此类物质, 可以启动介质的碱化, 同时, 特异蛋白质的磷酸化状态发生改变, 而且, 这种处理还会激发植物激素乙烯的产生, 并在mRNA水平上活化防御相关基因^[5,55]。经水杨酸处理的大麦叶中会累积13(s)-羟基十八碳三烯酸。水杨酸是植物系统获得抗性中

的关键物质,关于它在植物逆境反应中的生物功能已有不少介绍^[56,57],它可以诱导大麦中病程相关蛋白质PR-1b的表达。有意思的是,用13(s)-羟基十八碳三烯酸直接作用于大麦叶,也可诱导PR-1b的转录,表明大麦中的水杨酸信号转导至少部分可受该羟基脂肪酸调控^[58]。

此外,一些环氧化脂肪酸和羟基化脂肪酸是角质分子的前体,可以通过酯键交联形成角质,在植物与外界相互作用中加固细胞壁来保护植物免受损伤^[59,60]。

3 结束语

不饱和脂肪酸及其衍生物在植物抗逆反应中具有调节作用。近年来,人们采用基因、蛋白质及生物化学研究方法,对这类化合物的合成途径及生物功能有了一定的了解,但目前这方面的研究还刚刚起步,尚有许多工作待做。茉莉酸无疑将继续成为研究的热点,关于它在植物抗逆反应中的作用机制一直是人们所关注的,茉莉酸信号如何被感知,如何转导,以及与其它信号通路间的关系如何都将是此类化合物研究的一个方向。此外,通过研究一些新的突变体,探讨其它氧合脂类在植物抗逆反应中的具体合成途径和生物功能也将是一个不容忽视的方向。不饱和脂肪酸及其衍生物是一个不断增加的大家族,寻找在植物抗逆反应中起调节作用的新的氧合脂类是此类化合物的又一个研究方向。植物抗逆反应是包括氧爆发、离子通道调控、蛋白质磷酸化及乙烯和水杨酸等小分子在内的多条信号通路协同作用的结果^[61],不饱和脂肪酸及其衍生物参与其中部分调控过程。所以,对此类化合物的研究,除了将代谢途径分解,深入研究其中的特定路径产物的定位、调控和功能以外,还应将它们与其它信号通路间的关系加以研究。此外,对氧合脂类各成员之间也应进行整合研究,以了解信号分子之间是如何通过彼此间的交流而控制植物对不同逆境因子作出不同反应。研究者们通常运用气相色谱、高效液相色谱等方法将植物组织中的提取物简单分离后,再以灵敏度较高的核磁共振、质谱、电化学阵列检测等方法加以分析,可同时检测到多种信号物

质^[62],通过各物质的时效和量效分析,深入理解信号分子之间的相互作用。总之,随着现代生物技术的发展,不饱和脂肪酸及其衍生物将会得到更加全面而深入的研究,在理解植物抗逆反应过程的基础上,更好地控制植物的生长与发育。

参考文献

- 1 Weber H. Fatty acid-derived signals in plants. *Trends Plant Sci*, 2002,7:217~224
- 2 Blée E. Impact of Phyto-oxylipins in plant defense. *Trends Plant Sci*, 2002,7:315~321
- 3 Farmer EE, Almérás E, Krishnamurthy V. Jasmonates and related oxylipins in plant responses to pathogenesis and herbivory. *Curr Opin Plant Biol*, 2003,6:372~378
- 4 Porta H, Rocha-Sosa M. Plant lipoxygenases physiological and molecular features. *Plant Physiol*, 2002,130:15~21
- 5 Blée E. Phytooxylipins and plant defense reactions. *Prog Lipid Res*, 1998,37(1):33~72
- 6 Howe GA, Schilmiller AL. Oxylipin metabolism in response to stress. *Curr Opin Plant Biol*, 2002,5:230~236
- 7 Hamberg M. A pathway for biosynthesis of divinyl ether fatty acids in green leaves. *Lipids*, 1998,33:1061~1071
- 8 Grechkin AN, Fazliev FN, Mukhtarova LS. The lipoxygenase pathway in garlic (*Allium sativum* L.) bulbs: detection of the novel divinyl ether oxylipins. *FEBS Lett*, 1995,371(2):159~162
- 9 Hamberg M. New cyclopentenone fatty acids formed from linoleic and linolenic acids in potato. *Lipids*, 2000,35:353~363
- 10 Grechkin AN, Mukhtarova LS, Hamberg M. The lipoxygenase pathway in tulip (*Tulipa gesneriana*): detection of the ketol route. *Biochem J*, 2000,352:501~509
- 11 Yokoyama M, Yamaguchi S, Inomata S et al. Stress-induced factor involved in flower formation of *Lemna* is an α -ketol derivative of linolenic acid. *Plant Cell Physiol*, 2000,41:110~113
- 12 Kolomiets MV, Hannapel DJ, Chen H et al. Lipoxygenase is involved in the control of potato tuber development. *Plant Cell*, 2001,13:613~626
- 13 Weber H, Chételat A, Caldelari D et al. Divinyl ether fatty acid synthesis in late blight-diseased potato leaves. *Plant Cell*, 1999,11:485~494
- 14 Matsui K, Ujita C, Fujimoto SH et al. Fatty acid 9- and 13-hydroperoxide lyases from cucumber. *FEBS Lett*, 2000,481:183~188
- 15 Dhondt S, Geoffroy P, Stelmach BA et al. Soluble phospholipase A₂ activity is induced before oxylipin accumulation in

- tobacco mosaic virus-infected tobacco leaves and its contributed by patatin-like enzymes. *Plant J*, 2000,23: 431~440
- 16 Narvóz VJ, Florin CJ, Ryan CA. Positional specificity of a phospholipase A activity induced by wounding,systemin,and oligosaccharide elicitors in tomato leaves. *Plant Cell*, 1999, 11:2249~2260
- 17 Song WC, Funk CD, Brash AR. Molecular cloning of an allene oxide synthase:a cytochrome P450 specialized for the metabolism of fatty acid hydroperoxides. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1993,90:8519~8523
- 18 Matsui K, Shibutani M, Hase T et al. Bell pepper fruit fatty acid hydroperoxide lyase is a cytochrome P450(CYP74B). *FEBS Lett*, 1996,394:21~24
- 19 Itoh A, Howe GA. Molecular cloning of a divinyl ether synthase:identification as a CYP74 cytochrome P450. *J Biol Chem*, 2001,276:3620~3627
- 20 Froehlich JE, Itoh A, Howe GA. Tomato allene oxide synthase and fatty acid hydroperoxide lyase,two cytochrome P450 involved in oxylipin metabolism,are targeted to different membranes of chloroplast envelope. *Plant Physiol*, 2001,125:306~317
- 21 Lei L, Chuanyou L, Lee GI et al. Distinct roles for jasmonate synthesis and action in the systemic wound response of tomato. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002,99:6416~6421
- 22 McConn M, Creelman RA, Bell E et al. Jasmonate is essential for insect defense in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997,94:5473~5477
- 23 Perumal V, Jay S, Lévesque CA et al. A role for jasmonate in pathogen defense of *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998,95:7209~7214
- 24 Creelman RA, Mullet JE. Biosynthesis and action of jasmonates in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1997,48:355~381
- 25 Creelman RA, Mullet JE. Oligosaccharins, brassinolides, and jasmonates: nontraditional regulators of plant growth, development, and gene expression. *Plant Cell*, 1997,9: 1211~1223
- 26 Ziegler J, Keinänen M, Baldwin IT. Herbivore-induced allene oxide synthase transcripts and jasmonic acid in *Nicotiana attenuata*. *Phytochem*, 2001,58:729~738
- 27 宋平,夏凯,曹显祖. 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*, 2002, 38: 72~77
- 28 刘新,张蜀秋. 茉莉酸类在伤信号转导中的机制. *植物生理学通讯*, 2000,36(1):76~81
- 29 杜昱光,李曙光,郭红莲. 高效液相色谱-电化学(库仑电极)阵列检测技术用于植物内源激素等小分子物质的差异显示. *色谱*, 2003,21:507~509
- 30 Sticher L, Mauch-Mani B, Metraux JP. Systemic acquired resistance. *Annu Rev Phytopathol*, 1997,35:235~270
- 31 Gundlach H, Muller MJ, Kutchan TM et al. Jasmonic acid is a signal transducer in elicitor-induced plant cell cultures. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1992,89:2389~2393
- 32 Baldwin IT, Zhang ZP, Diab N et al. Quantification, correlations and manipulations of wound-induced changes in jasmonic acid and nicotine in *Nicotiana sylvestris*. *Planta*, 1997,201: 397~404
- 33 Halitschke R, Keßler A, Kahl J et al. Ecophysiological comparison of direct and indirect defenses in *Nicotiana attenuata*. *Oecologia*, 2000,124:408~417
- 34 Keinänen M, Oldham NJ, Baldwin IT. Rapid HPLC screening of jasmonate-induced increases in tobacco alkaloids, phenolics, and diterpene glycosides in *Nicotiana attenuata*. *J Agr Food Chem*, 2001,49(8): 3553~3558
- 35 Steven HD, Tatjana S, Elmar WW et al. Oligogalacturonides and chitsan activate plant defensive genes through the octadecanoid pathway. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995,92: 4095~4098
- 36 Chang YH, Lee MM, Lee SH et al. Effects of methyl jasmonate(MeJA) on the dark-induced senescence in oat (*Avena sativa* L) leaf segments. *J Plant Biol*, 1997,40(1): 9~14
- 37 Farmer EE, Ryan CA. Interplant communication: airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1990,87:7713~7716
- 38 Shunsuke I, Katsuhito H, Makiko N et al. Differential induction by methyl jasmonate of genes encoding ornithine decarboxylase and other enzymes involved in tobacco cell cultures. *Plant Mol Biol*, 1998,38(6):1101~1111
- 39 Lee J, Vogt T, Schmidt J et al. Methyl jasmonate-induced accumulation of coumaroyl conjugates in barley leaf segments. *Phytochem*, 1997,44:589~592
- 40 Michael VK, Hao C, Richard JG et al. A Leaf lipxygenase of potato induced specifically by pathogen infection. *Plant Physiol*, 2000,124:1121~1130
- 41 Parchmann S, Gundlach H, Mueller MJ. Induction of 12-oxo-phytodienoic acid in wounded plants and elicited plant cell cultures. *Plant Physiol*, 1997,115:1057~1064
- 42 Bleichert S, Bockelmann C, Fülllein M et al. Structure-activity analyses reveal the existence of two separate groups of active octadecanoids in elicitation of the tendril-coiling response of *Bryonia dioica* Jacq. *Planta*, 1999,207:470~479
- 43 Stintzi A, Weber H, Reymond P et al. Plant defense in the absence of jasmonic acid: the role of cyclopentenones. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001,98:12837~12842

- 44 Weiler EW, Albrecht T, Groth B et al. Evidence for the involvement of jasmonates and their octadecanoid precursors in the tendrill coiling response of *Bryonia dioica*. *Phytochem*, 1993,32: 591~600
- 45 Mueller MJ, Brodschelm W, Spannagl E et al. Signaling in the elicitation process is mediated through the octadecanoid pathway leading to jasmonic acid. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1993,90:7490~7494
- 46 Dittrich H, Kutchan TM, Zenk MH. The jasmonate precursor, 12-oxo-phytodienoic acid. Induces phytoalexin synthesis in *Petroselinum crispum* cell cultures. *FEBS Lett*, 1992,309(1):33~36
- 47 Weber H, Vick BA, Farmer EE. Dinor-oxo-phytodienoic acid: a new hexadecanoid signal in the jasmonate family. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997,94:10473~10478
- 48 Vancanneyt G, Sanz C, Farmaki T et al. Hydroperoxide lyase depletion in transgenic potato plants leads to an increase in aphid performance. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001,98: 8139~8144
- 49 Perez AG, Sanz C, Olias R et al. Lipoxygenase and hydroperoxide lyase activities in ripening strawberry fruits. *J Agr Food Chem*, 1999,47(1):249~253
- 50 Bate Nj, Rothstein SJ. C₆-volatiles derived from the lipoxygenase pathway induce a subset of defense-related genes. *Plant J*, 1998,16(5):561~569
- 51 Bradley DJ, Kjellbom P, Lamb CJ. Elicitor- and wound-induced oxidative cross-linking of a proline-rich plant cell wall protein: a novel, rapid defense response. *Cell*, 1992,70:21~30
- 52 Hemerly AS, Ferreira P, de Almeida Engler J et al. cdc2a expression in *Arabidopsis* is Linked with competence for cell division. *Plant Cell*, 1993,5:1711~1723
- 53 Rancé I, Fournier J, Esquerré-Tugayé M-T. The incompatible interaction between *Phytophthora parasitica* var. *nicotianae* race 0 and tobacco is suppressed in transgenic plants expressing antisense lipoxygenase sequences. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998,95:6554~6559
- 54 Rustérucci C, Montillet JL, Agnel JP et al. Involvement of lipoxygenase-dependent production of fatty acid hydroperoxides in the development of the hypersensitive cell death induced by cryptogein on tobacco leaves. *J Biol Chem*, 1999, 274:36446~36455
- 55 Schweizer P, Felix G, Buchala A et al. Perception of free cutin monomers by plant cells. *Plant J*, 1996,10:331~341
- 56 Shah J. The salicylic acid loop in plant defense. *Curr Opin Plant Biol*, 2003,6:365~371
- 57 王利军, 战吉成, 黄卫东. 水杨酸与植物抗性. *植物生理学通讯*, 2002,38(6):619~624
- 58 Weichert H, Stenzel I, Berndt E et al. Metabolic profiling of oxylipins upon salicylate treatment in barley leaves—preferential induction of the reductase pathway by salicylate. *FEBS Lett*, 1999,464(3):133~137
- 59 Blée E, Schuber F. Biosynthesis of cutin monomers: involvement of a lipoxygenase/peroxygenase pathway. *Plant J*, 1993, 4:113~123
- 60 Lequeu J, Fauconnier ML, Chammaï A et al. Formation of plant cuticle: evidence for the occurrence of the peroxygenase pathway. *Plant J*, 2003,36:155~164
- 61 Kunkel BA, Brooks DM. Cross talk between signaling pathways in pathogen defense. *Curr Opin Plant Biol*, 2002,5: 325~331
- 62 Schmelz EA, Engelberth J, Alborn HT. Simultaneous analysis of phytohormones, phytotoxins, and volatile organic compounds in plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003,100: 10552~10557