

茉莉素调控植物生长发育的研究进展

冯孟杰^{1,2}, 徐恒², 张华², 朱英^{2,*}

¹浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江金华321004; ²浙江省农业科学院病毒学与生物技术研究所, 浙江省植物有害生物防控重点实验室, 省部共建国家重点实验室培育基地, 浙江杭州310021

摘要: 茉莉素(jasmonates, JA)是一类重要的植物内源激素,有着广泛的生物学功能,在植物的生长发育、抵抗逆境胁迫的过程中扮演着重要的角色。本文将对茉莉素调控植物生长发育的功能及相应的分子机制做简要的综述。

关键词: 茉莉素; 生长发育; 分子机制

Recent Progress in Jasmonates Regulation of Plant Growth and Development

FENG Meng-Jie^{1,2}, XU Heng², ZHANG Hua², ZHU Ying^{2,*}

¹College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004, China; ²State Key Laboratory Breeding Base for Zhejiang Sustainable Pest and Disease Control, Institute of Virology and Biotechnology, Zhejiang Academy of Agricultural Science, Hangzhou, Zhejiang 310021, China

Abstract: Jasmonates are the important hormone signals that regulate a wide range of processes in plants. The roles of jasmonates in plant defense responses against herbivory and plant responses to other biotic and abiotic stresses were reviewed by many researchers. In this paper, we are focused on another important role of jasmonates in plant development, ranging from growth and photosynthesis to reproductive development, and the molecular mechanisms of jasmonate signaling.

Key words: jasmonates; plant growth and development; molecular mechanisms

茉莉素这一类植物激素主要包括茉莉酸、茉莉酸甲酯、茉莉酸异亮氨酸、12-氧-植物二烯酸等环戊酮的衍生物。早在1962年,茉莉酸甲酯作为一种香料从素馨花中分离出来。至今,经过70多年的研究,人们逐渐认识了茉莉素的生物学功能、合成途径及其信号传导途径。茉莉素具有多种生物学功能,主要包括:调控植物生长发育(如生殖器官的发育、幼苗的生长等)(Browse 2009; Staswick等1992);参与花色素苷的合成等植物次生代谢(Shan等2009);介导植物对昆虫和病原菌等生物胁迫和干旱、低温、紫外线等非生物胁迫的抗性反应(McConn等1997; Minato等2014; Seo等2011; Ding等2002; Fedina等2009)等等。本文将重点概述茉莉素在调控植物生长发育方面的研究进展。

1 茉莉素的生物合成途径

植物体内的茉莉素是由游离的亚麻酸经过脂肪氧合酶途径合成的(Vick和 Zimmerman1983)。合成茉莉素的第一步是 α -亚麻酸的释放。植物体内的脂肪酸去饱和酶(fatty acid desaturase, FAD)催化叶绿体膜上的磷脂和甘油酯中的二烯不饱和脂肪酸(18:2),生成三烯不饱和脂肪酸(18:3),该产物

又可被磷酸酯酶水解,最终释放出游离的 α -亚麻酸(18:3)(Hyun等2008);第二步是在质体中游离的 α -亚麻酸被13-脂氧化酶氧化成13-氢过氧化亚麻酸,然后在丙二烯氧化合酶以及丙二烯氧化环化酶的作用下形成12-氧代植物二烯酸[(9S 13S)-12-oxo-phytodienoic acid, OPDA](Stenzel等2003);第三步是在过氧化物酶体中经过还原、连接辅酶A以及三步 β -氧化形成茉莉酸;第四步是在细胞质中,茉莉酸被茉莉酸氨基酸合成酶催化生成茉莉酸氨基酸等衍生物,其中右旋-7-茉莉酸-L-异亮氨酸[(+)-7-iso-jasmonoyl-L-isoleucine, (+)-7-JA-Ile]被认为是植物体内茉莉酸的活性形式(Yana等2009; Sheard 2010),茉莉酸异亮氨酸又可以被茉莉酸异亮氨酸-12-羟基化酶催化生成活性较低的12-羟基-茉莉酸异亮氨酸(Kitaoka等2011; Heitz等2012);另外,茉莉酸还可以作为茉莉酸甲酯转移酶的底物

收稿 2015-01-21 修定 2015-03-10

资助 浙江省自然科学基金(LQ13C020002和LQ14C020001)和浙江省杰出青年基金(LR14C020001)。

* 通讯作者(E-mail: yzhu1974@hotmail.com; Tel: 0571-86419102)。

被催化生成茉莉酸甲酯。

2 茉莉素参与调控花器官的形成以及花的开放

茉莉素对植物生殖生长的影响主要有两个方面,一是影响植物花器官的形成;二是影响花的开放。

茉莉素对花器官的正常发育是必不可少的。茉莉素的生物合成以及其信号传导过程直接影响着植物花器官的发育状况。通过对突变体的研究证明,植物体内茉莉素合成缺乏或者茉莉素信号传导通路中断会导致植物花器官发育畸形或者不育。研究表明,茉莉素主要参与调控植物雄性花器官雄蕊的发育。拟南芥中茉莉素合成缺失突变体*dad1*、*aos*、*lox3lox4*、*opr3*等和茉莉素受体缺失突变体*coi1*都表现出花丝不能正常伸长、花药不能正常开裂和花粉无活性等一系列雄性不育的表型(Xie等1998; Stintzi和Browse 2000; Ishiguro等2001; Park等2002; Caldelari等2011)。通过一系列突变体材料的分离,茉莉素参与调控雄蕊发育的信号途径已日渐明晰。茉莉素受体COI1基因编码一个含F-box和亮氨酸重复序列结构域的蛋白质(Xie等1998),在体内可形成SCF^{COI1}复合体,COI1受体接受JA信号后,SCF^{COI1}复合体通过降解JA信号的抑制子JAZ1来激活下游JA响应基因的表达(Thine等2007)。超表达C端缺失Jas结构域的JAZ1蛋白可表现出与*coi1*突变体类似的雄蕊表型(Chung和Howe 2009)。JAZ1的互作蛋白MYB21单独缺失或与另一互作蛋白MYB24同时缺失时,也能造成雄蕊发育的异常表型(Song等2011)。在一定范围内适度表达MYB21蛋白可恢复*coi1*的突变表型(Song等2011)。这些结果表明JAZ1通过与MYB21和MYB24的相互作用调控雄蕊发育。当植物体中缺少茉莉素或茉莉素含量较低时,JAZ1通过JAZ结构域与MYB21和MYB24的R2R3结构域相互作用,从而抑制了MYB21和MYB24的转录功能,进而抑制了雄蕊发育;当植物发育到一定阶段,茉莉素合成增加,COI1感受茉莉素信号,SCF^{COI1}复合体通过识别泛素化的JAZ1蛋白并降解该蛋白,MYB21和MYB24转录因子因而得到释放,转录激活下游雄蕊发育相关基因的表达,促进雄蕊发育。

随着遗传学研究的进展,其他一些重要的模式植物和作物中也分离鉴定了一系列茉莉素相关突变体,拓展了茉莉素在调控花器官发育方面的

功能。Cai等人从水稻中分离到2个小穗形态异常的突变体*extra glume 1-3 (eg1)*和*extra glume 2-1D (eg2)*,图位克隆结果显示*EG1*基因编码茉莉素合成途径中的磷脂酶,*EG2*基因则编码水稻中的JAZ1蛋白(Cai等2014)。水稻*osmads1*和*osmads1/5/7/8* RNAi干扰植株的花器官表型与*eg1-3 eg2-1D*双突变体的表型一致(Cui等2010),表明茉莉素是通过调控MADS盒基因的表达影响水稻花器官的发育。进一步的研究结果显示,水稻转录因子MYC2既能和*EG2*基因编码的JAZ1蛋白相互作用,又能特异性地识别上述MADS盒基因的启动子,表明MYC2调控水稻花器官形成的信号途径与MYB21和MYB24调控雄蕊发育的信号途径类似。只有在茉莉素信号存在的情况下,泛素化的JAZ1蛋白被SCF^{COI1}复合体识别并降解,转录因子MYC2才能释放出来,激活下游MADS基因的表达,从而控制花器官的发育。除此之外,Li等(2004)从番茄中分离到茉莉素突变体*jail*,不仅花粉活力下降,还有雌性不育的表型,表明茉莉素具有调控雌性花器官发育的功能。玉米*ts1*突变体中由于编码脂氧合酶的基因缺失造成茉莉酸合成减少,从而引起雄花序发育成雌花序表型,表明茉莉素还在植物性别决定中起了重要作用(Acosta等2009)。

茉莉素不仅影响着花器官的形成,而且对禾本科植物花的开放和闭合也有很显著的影响。正常情况下,水稻的裂药、传粉和受精都是在开颖后进行的,尤其是杂交水稻制种的必要条件是父母本同时开花。因而,水稻的开闭颖对水稻的育种有着重要的影响。有研究者用不同的植物激素处理水稻颖花,结果只有茉莉酸甲酯可以促进颖花的开放。用0.04~4 mmol·L⁻¹的茉莉酸甲酯溶液处理不同品种的稻穗,发现开花率均有明显的提高。同一品种从处理开始到第一朵颖花开放所经历的时间在不同浓度处理之间是相同的,但是较高浓度(4 mmol·L⁻¹)处理的开颖率最高并且持续开花的时间最长(Zeng等1999)。发育成熟的水稻颖花内的茉莉酸含量随着颖花的开放逐渐达到峰值,表明茉莉酸很可能参与调控颖花的开放。此外茉莉素也参与调控水稻颖花的闭合,水稻突变体*jar1*由于不能产生有活性的(+)-7-JA-Ile从而表现为对茉莉素信号的不敏感,它除了具有花药不正开裂的表型外,还表现为开颖后颖壳不能正常闭合和

开颖具有随机性等与颖花开闭相关的表型(Xiao等2014)。茉莉素如何调控水稻开颖闭颖的分子机制并不清楚,期待研究者分离更多的与禾本科植物开闭颖相关的突变体材料,以阐明茉莉素调控水稻开颖的信号途径。

3 茉莉素抑制幼苗叶片与主根的生长

茉莉素对植物幼苗的生长起明显的抑制作用,具体体现为茉莉素抑制植物幼苗叶片的生长以及主根的伸长(Dathe等1981; Staswick等1992)。一方面茉莉素抑制植物幼苗叶片的生长,叶片生长主要表现在叶片细胞的增大与分裂,有研究报道茉莉素可以抑制有丝分裂过程中的周期蛋白的积累,细胞停留在分裂过程中的某个时期从而抑制细胞的有丝分裂(Swiate等2004)。此外,茉莉素还可以通过影响光合作用中某些物质的含量或活性来抑制叶片的生长,进而抑制幼苗的生长。有研究表明:茉莉素对叶肉细胞中的叶绿素有明显的降解作用,进而植物叶片生长受到抑制,表现出黄化衰老的特征(Xiao等2004)。茉莉素通过COI1可抑制光合作用过程中的关键酶核酮糖-1,5二磷酸羧化酶的表达,干扰光合作用进程,进而抑制幼苗的生长(Shan等2011)。

另一方面,茉莉素能抑制植物幼苗主根的伸长,促进侧根和根毛的产生。茉莉素对主根的影响主要是通过影响细胞分裂与细胞伸长两个主要的基本过程来实现的(Scheres等2002)。拟南芥的茉莉素不敏感的信号传导突变体*coi1-1*萌发在含有不同浓度的茉莉酸培养基上,其主根的生长完全不受茉莉酸的影响,而野生型主根的生长受到明显的抑制,且存在剂量效应。通过进一步的观察发现,根的成熟区、伸长区和分生区对茉莉酸处理的反应有所不同,在成熟区细胞数目减少且细胞长度变短,在伸长区细胞数目较少且变小,分生区细胞变小(Chen等2011)。这说明茉莉素不仅影响着根细胞的大小,还影响着根细胞的分裂。低浓度的茉莉酸只抑制根细胞的大小,不影响其细胞的分裂,用低浓度(5或10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)的茉莉酸处理野生型拟南芥,仅有根细胞的伸长受到明显的抑制(Toda等2013)。高浓度的茉莉素会影响到植物细胞的分裂,有研究发现用50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的茉莉酸处理体外培养的拟南芥细胞,观察到细胞停留在细胞分裂的G₂期(Pauwels等2008)。

根生长对JA不敏感的拟南芥突变体,包括*jai3*、*jar1*和*jai1/jin1*等。通过对这些突变基因的克隆,研究者逐步解析了茉莉素影响根发育的分子机制。*JAR1*编码茉莉酸异亮氨酸合成酶,用于合成有生物活性的茉莉素(Fonseca等2009a)。*JAI3*编码拟南芥的另一JAZ蛋白(Chini等2007)。*JAI1/JIN1*编码拟南芥的bHLH类转录因子MYC2(Boter等2004)。茉莉素浓度增加,可使JA信号的抑制子JAZ3降解,从而解离与之相结合的转录因子MYC2(Fonseca等2009b)。Chen等(2011)的研究结果显示,茉莉素引起根尖细胞的变化与干细胞转录因子PLT突变引起的表型变化一致,且MYC2转录因子可直接结合在PLT基因的启动子区并抑制PLT基因的表达,从而降低根分生组织的活性,表明茉莉素参与调控根的形成。

4 茉莉素诱导表皮毛的形成

表皮毛作是植物抵御外界伤害的一道天然屏障,它是由植物表皮细胞特化而来。植物表皮毛的形成受茉莉素的诱导。有研究报道,外源施加茉莉酸可以使番茄和拟南芥的表皮毛增多(Traw等2003; Boughton等2005)。茉莉素分别处理拟南芥野生型和茉莉素信号响应缺陷突变体*coi1*、*gl3* *egl3* *tt8*后发现,野生型表皮毛有明显的增加,而突变体*coi1*和*gl3* *egl3* *tt8*表皮毛数量没有改变(Qi等2011)。谢道昕实验室研究结果初步阐明了茉莉素调控表皮毛形成起始的分子机制: JAZ1蛋白作为SCF^{COI1}复合体的底物,可与bHLH类转录因子GL3、EGL3以及MYB转录因子GL1相互作用,抑制bHLH1类转录因子、MYB转录因子和WD-repeat蛋白TTG1形成WD-repeat/bHLH/MYB复合体,在没有形成WD-repeat/bHLH/MYB复合体的情况下,GL2等表皮毛起始基因得不到表达,从而抑制表皮毛的的起始(Qi等2011)。当茉莉素信号分子存在的情况下,SCF^{COI1}复合体泛素化JAZ蛋白使之降解,进而释放bHLH类转录因子和MYB转录因子,形成WD-repeat/bHLH/MYB复合体促进GL2等表皮毛起始基因的表达,最终促进表皮毛的产生(Qi等2011)。

5 茉莉素调控种子的形成及萌发

茉莉素在正发育的种子以及正萌发的种子中的相对含量较高,且参与调控这两个重要的发育过程。

双受精是被子植物一个典型的特征,也是种子形成的必要环节。成熟的花粉落到雌蕊的柱头上,萌发形成花粉管,花粉发育成的两个成熟的精细胞通过花粉管到达雌蕊的胚珠进行双受精,一个精细胞与卵细胞结合形成合子,将来发育成胚;另一个精细胞与中央细胞结合形成受精极核,将来发育成胚乳。所以可育的胚珠以及可育的花粉是形成种子的必要条件。茉莉素对植物形成可育的雌雄配子的重要性上面已经提过,可见茉莉素对种子的正常形成是至关重要的。

种子的萌发除了受环境条件的影响,还受它自身内部因素的影响,环境条件比如温度、湿度等;内部条件比如内源激素的含量等。茉莉素是参与调控种子萌发的一个重要内部因素,茉莉素与脱落酸(ABA)协同作用对种子的萌发有明显的抑制功能(Ellis和Turner 2002; Finkelstein等2010)。有研究报道,茉莉素抑制黄色羽扇豆(*Lupinus luteus*)、玉米(*Zea mays*)种子的萌发(Norastehnia等2007; Zalewski等2010)。随着研究的发展,人们发现茉莉素的前体物质OPDA抑制种子萌发的效果是茉莉素的10倍左右(Dave等2011)。过氧化物酶体中脂肪酸的 β -氧化是茉莉素合成的关键步骤。拟南芥脂肪酸 β -氧化缺陷突变体*cts*、*acx1 acx2*和*kat2*的种子表现出萌发活力下降,与茉莉素的合成前体OPDA的累积相关(Adham等2005; PinfieldWells等2005; Linkies等2012)。茉莉素抑制种子的萌发,但是茉莉素参与调控种子萌发的分子机制并不清楚,希望更多的研究来逐渐阐明其调控机制。

6 茉莉素参与调控花色苷的合成

花色苷在植物特定的组织或器官里积累使植物呈现出鲜亮的色彩,比如积累在花器官里,花器官鲜亮的颜色可以吸引昆虫前来传粉;积累在果实中,可以吸引动物采食果实并传播种子。花色苷还可以减少紫外线对植物DNA的破坏(Falcone Ferreyra等2010)。

花色苷在内质网中依次经过早期合成酶、晚期合成酶的作用合成。茉莉素参与调控植物花色苷的合成。茉莉素处理拟南芥突变体*coi1*、*gl3 egl3 tt8*及野生型发现,野生型中花色苷有明显的积累,而突变体*coi1*、*gl3 egl3 tt8*中无花色苷的积累(Shan等2009)。研究发现,茉莉素可以通过COI1诱导MYB转录因子(MYB75)、bHLH转录

因子(GL3)的表达来促进花色苷晚期合成基因二氢黄酮还原酶基因(DFR)、无色花青素双加氧酶基因(LDOX)和UDP葡萄糖糖基转移酶基因(UF3GT)的表达,最终促进花色苷的积累(Qi等2011)。越来越多的研究逐步阐明了茉莉素参与调控花色苷合成的机制,其机制类似于其参与调节表皮毛起始的机制。与之不同的是:MYB75作为WD-repeat/bHLH/MYB复合体的MYB组分,GL3、EGL3和TT8作为bHLH组分。当茉莉素信号分子存在的情况下,SCF^{COI1}复合体泛素化JAZ蛋白使之降解,进而释放的bHLH类转录因子和MYB转录因子参与形成WD-repeat/bHLH/MYB复合体,调控花色苷后期合成酶基因的表达,最终促进花色苷的合成。当茉莉素信号分子不存在的情况下,WD-repeat/bHLH/MYB复合体形成受到JAZ蛋白的抑制,花色苷后期合成酶基因的表达受阻,最终花色苷的合成受到抑制(Qi等2011)。

7 结束语

除了上述这些对生长发育的调控作用外,茉莉素还可以促进果实的成熟,抑制抽薹,参与调控卷须缠绕、块茎形成等(Kucuker等2014; Koda等2001; Weiler等1993; Pelacho等1991)。尽管越来越多的茉莉素的生物学功能被发掘,但仍有很多其参与调控生长发育的分子机制还不清楚。期待研究者分离更多的与各种生长发育过程相关的茉莉素突变体材料,以便更清晰地阐明茉莉素参与调控的分子机理。

参考文献

- Acosta IF, Laparra H, Romero SP, Schmelz E, Hamberg M, Mottinger JP, Moren MA, Dellaportal SL (2009). *tasselseed1* is a lipoxigenase affecting jasmonic acid signaling in sex determination of maize. *Science*, 323 (5911): 262-265
- Adham AR, Zolman BK, Millius A, Bartel B (2005). Mutations in *Arabidopsis* acyl-CoA oxidase genes reveal distinct and overlapping roles in β -oxidation. *Plant J*, 41 (6): 859-874
- Boter M, Ruiz-Rivero O, Abdeen A, Prat S (2004). Conserved MYC transcription factors play a key role in jasmonate signaling both in tomato and *Arabidopsis*. *Genes Dev*, 18: 1577-1591
- Boughton AJ, Hoover K, Felton GW (2005). Methyl jasmonate application induces increased densities of glandular trichomes on tomato, *Lycopersicon esculentum*. *J Chem Ecol*, 31 (9): 2211-2216
- Browse J (2009). The power of mutants for investigating jasmonate biosynthesis and signaling. *Phytochemistry*, 70: 1539-1546
- Cai Q, Yuan Z, Chen M, Yin C, Luo Z, Zhao X, Liang W, Hu J, Zhang D (2014). Jasmonic acid regulates spikelet development in rice.

- Nat Commun, 5: 3476
- Caldelari D, Wang G, Farmer EE, Dong X (2011). *Arabidopsis lox3 lox4* double mutants are male sterile and defective in global proliferative arrest. *Plant Mol Biol*, 75 (1-2): 25~33
- Chen Q, Sun J, Zhai Q, Zhou W, Qi L, Xu L, Wang B, Chen R, Palme K, Li C et al (2011). The basic-helix-loop-helix transcription factor MYC2 directly represses PLETHORA expression during jasmonate-mediated modulation of the root stem cell niche in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 23 (9): 3335~3352
- 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 (7154): 666~671
- Chung HS, Howe GA (2009). A critical role for the TIFY motif in repression of jasmonate signaling by a stabilized splice variant of the JASMONATE ZIM-domain protein JAZ10 in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 21 (1): 131~145
- Cui R, Han J, Zhao S, Su K, Wu F, Du X, Xu Q, Chong K, Günter Theißen, Meng Z (2010). Functional conservation and diversification of class E floral homeotic genes in rice (*Oryza sativa*). *Plant J*, 61 (5): 767~781
- Dathe W, Ronsch H, Preiss A, Schade W, Sembdner G, Schreiber K (1981). Endogenous plant hormones of the broad bean, *Vicia faba* L.(-)-jasmonic acid, a plant growth inhibitor in pericarp. *Planta Med*, 153 (6): 530~535
- 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 (2): 583~599
- Ding CK, Wang C, Gross KC, Smith DL (2002). Jasmonate and salicylate induce the expression of pathogenesis-related-protein genes and increase resistance to chilling injury in tomato fruit. *Planta*, 214 (6): 895~901
- Ellis C, Turner JG (2002). A conditionally fertile *coi1* allele indicates cross-talk between plant hormone signalling pathways in *Arabidopsis thaliana* seeds and young seedlings. *Planta*, 215 (4): 549~556
- Falcone Ferreyra ML, Rius S, Emiliani J, Pourcel L, Feller A, Morohashi K, Casati P, Grotewold E (2010). Cloning and characterization of a UV-B-inducible maize flavonol synthase. *Plant J*, 62 (1): 77~91
- Fedina I, Nedeva D, Georgieva K, Velitchkova M (2009). Methyl Jasmonate Counteract UV-B Stress in *Barley* Seedlings. *J Agron Crop Sci*, 195 (3): 204~212
- Finkelstein RR, Gampala SSL, Rock CD (2002). Abscisic acid signaling in seeds and seedlings. *Plant Cell*, 14 (1): 15~45
- Fonseca S, Chini A, Hamberg M, Adie B, Porzel A, Kramell R, Miersch O, Wasternack C, Solano R (2009a). (+)-7-iso-Jasmonoyl-isoleucine is the endogenous bioactive jasmonate. *Nat Chem Biol*, 5: 344~350
- Fonseca S, Chico JM, Solano R (2009b). The jasmonate pathway: the ligand, the receptor and the core signalling module. *Curr Opin Plant Biol*, 12 (5): 539~547
- Heitz T, Widemann E, Lugan R, Miesch L, Ullmann P, Desaubry L, Holder E, Graurem B, Kandle S, Miesch M et al (2012). Cytochromes P450 CYP94C1 and CYP94B3 catalyze two successive oxidation steps of plant hormone jasmonoyl-isoleucine for catabolic turnover. *J Biol Chem*, 287 (9): 6296~6306
- Hyun Y, Choi S, Hwang HJ, Yu J, Nam SJ, Ko J, Park JY, Seo YS, Kim EY, Ryu SB et al (2008). Cooperation and functional diversification of two closely related galactolipase genes for jasmonate biosynthesis. *Dev Cell*, 14: 183~192
- 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 (10): 2191~2209
- Kitaoka N, Matsubara T, Sato M, Takahashi K, Wakuta S, Kawaide H, Matsui H, Nabeta K, Matsuura H (2011). *Arabidopsis* CYP94B3 encodes jasmonyl-L-isoleucine 12-hydroxylase, a key enzyme in the oxidative catabolism of jasmonate. *Plant Cell Physiol*, 52 (10): 1757~1765
- Koda Y, Ohkawa-Takahashi K, Kikuta Y (2001). Stimulation of root thickening and inhibition of bolting by jasmonic acid in beet plants. *Plant Prod Sci*, 4 (2): 131~135
- Kucuker E, Ozturk B, Celik SM, Aksit H (2014). Pre-harvest spray application of methyl jasmonate plays an important role in fruit ripening, fruit quality and bioactive compounds of Japanese plums. *Sci Hortic*, 176: 162~169
- Li L, Zhao YF, McCaig BC, Wingerd BA, Wang J, Whaon 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
- Linkies A, Leubner-Metzger G (2012). Beyond gibberellins and abscisic acid: how ethylene and jasmonates control seed germination. *Plant Cell Rep*, 31 (2): 253~270
- 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 (10): 5473~5477
- Minato N, Himeno M, Hoshi A, Maejima K, Komatsu K, Takebayashi Y, Kasahara H, Yusa A, Yamaji Y, Oshima K et al (2014). The phytoplasmal virulence factor TENGU causes plant sterility by downregulating of the jasmonic acid and auxin pathways. *Sci Rep*, 4: 7399
- Norastehnia A, Sajedi RH, Nojavan-Asghari M (2007). Inhibitory effects of methyl jasmonate on seed germination in maize (*Zea mays*): effect on α -amylase activity and ethylene production. *Gen Appl Plant Physiol*, 33 (1-2): 13~23
- Park JH, Halitschke R, Kim HB, Baldwin IT, Feldmann KA, Feyereisen R (2002). A knock-out mutation in allene oxide synthase results in male sterility and defective wound signal transduction in *Arabidopsis* due to a block in jasmonic acid biosynthesis. *Plant J*, 31 (1): 1~12
- Pauwels L, Morreel K, De Witte E, Lammertyn F, Van Montagu M, Boerjan W, Inze 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
- Pelacho AM, Mingo-Castel AM (1991). Jasmonic acid induces tuberization of potato stolons cultured in vitro. *Plant Physiol*, 97 (3): 1253~1255
- Pinfield-Wells H, Rylott EL, Gilday AD, Graham S, Job K, Larson

- TR, Graham IA (2005). Sucrose rescues seedling establishment but not germination of *Arabidopsis* mutants disrupted in peroxisomal fatty acid catabolism. *Plant J*, 43 (6): 861~872
- Qi T, Song S, Ren Q, Wu D, Huang H, Chen Y, Fan M, Peng W, Ren C, Xie D (2011). The jasmonate-ZIM-domain proteins interact with the WD-repeat/bHLH/MYB complexes to regulate jasmonate-mediated anthocyanin accumulation and trichome initiation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 23 (5): 1795~1814
- Scheres B, Benfey P, Dolan L (2002). Root development. *The Arabidopsis Book*, 1: e0101
- Seo JS, Joo J, Kim MJ, Kim YK, Nahm BH, Song SI, Cheong JJ, Lee JS, Kim JK et al (2011). OsbHLH148, a basic helix-loop-helix protein, interacts with OsJAZ proteins in a jasmonate signaling pathway leading to drought tolerance in rice. *Plant J*, 65 (6): 907~921
- Shan X, Wang J, Chua L, Jiang D, Peng W, Xie D (2011). The role of *Arabidopsis* Rubisco activase in jasmonate-induced leaf senescence. *Plant Physiol*, 155 (2): 751~764
- Shan X, Zhang Y, Peng W, Wang Z, Xie D (2009). Molecular mechanism for jasmonate-induction of anthocyanin accumulation in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 60 (13): 3849~3860
- 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*, 468 (7322): 400~405
- Staswick PE, Su W, Howell SH (1992). Methyl jasmonate inhibition of root growth and induction of a leaf protein are decreased in an *Arabidopsis thaliana* mutant. *Proc Natl Acad Sci USA*, 89 (15): 6837~6840
- 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
- Swiątek A, Azmi A, Stals H, Inze D, Van Onckelen H (2004). Jasmonic acid prevents the accumulation of cyclin B1; 1 and CDK-B in synchronized tobacco BY-2 cells. *FEBS*, 572 (1): 118~122
- Song S, Qi T, Huang H, Ren Q, Wu D, Chang C, Peng W, Liu Y, Peng J, Xie D (2011). The jasmonate-ZIM domain proteins interact with the R2R3-MYB transcription factors MYB21 and MYB24 to affect jasmonate-regulated stamen development in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 23 (3), 1000~1013
- Thine 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 SCFCO11 complex during jasmonate signaling. *Nature*, 448 (7154): 661~665
- Traw MB, Bergelson J (2003). Interactive effects of jasmonic acid, salicylic acid, and gibberellin on induction of trichomes in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 133 (3): 1367~1375
- Toda Y, Tanaka M, Ogawa D, Kurata K, Kurotani K, Habu Y, Ando T, Sugimoto K, Mitsuda N, Katoh E et al (2013). RICE SALT SENSITIVE3 forms a ternary complex with JAZ and class-C bHLH factors and regulates jasmonate-induced gene expression and root cell elongation. *Plant Cell*, 25 (5): 1709~1725
- Vick BA, Zimmerman DC (1983). The biosynthesis of jasmonic acid: a physiological role for plant lipoxygenase. *Biochem Biophys Res Commun*, 111: 470~477
- Weiler EW, Albrecht T, Groth B, Xia ZQ, Luxem M, Liß H, Andert L, Spengler P (1993). Evidence for the involvement of jasmonates and their octadecanoid precursors in the tendril coiling response of *Bryonia dioica*. *Phytochemistry*, 32 (3): 591~600
- Xiao S, Dai L, Liu F, Wang Z, Peng W, Xie D (2004). COS1: an *Arabidopsis* coronatine insensitive1 suppressor essential for regulation of jasmonate-mediated plant defense and senescence. *Plant Cell*, 16 (5): 1132~1142
- Xiao Y, Chen Y, Charnikhova T, Mulder PPJ, Heijmans J, Hoogenboom A, Agalou A, Michel C, Zhu Z, Ouwkerk PBF et al (2014). OsJAR1 is required for JA-regulated floret opening and anther dehiscence in rice. *Plant Mol Biol*, 86 (1-2): 19~33
- Xie DX, Feys BF, James S, Nieto-Rostro M, Turner JG (1998). COI1: An *Arabidopsis* gene required for jasmonate-regulated defense and fertility. *Science*, 280: 1091~1094
- Yan J, Zhang C, Gu M, Baia Z, Zhanga W, Qia T, Chenga Z, Penga W, Luod H, Nanc F et al (2009). The *Arabidopsis* CORONATINE INSENSITIVE1 protein is a jasmonate receptor. *Plant Cell*, 21 (8): 2220~2236
- Zalewski K, Nitkiewicz B, Lahuta LB, Głowacka K, Socha A, Amarowicz R (2010). Effect of jasmonic acid-methyl ester on the composition of carbohydrates and germination of yellow lupine (*Lupinus luteus* L.) seeds. *J Plant Physiol*, 167 (12): 967~973
- Zeng X C, Zhou X, Zhang W, Murofushi N, Kitahara T, Kamuro Y (1999). Opening of rice floret in rapid response to methyl jasmonate. *J Plant Growth Regul*, 18: 153~158

更正

《植物生理学报》2014年第50卷第3期第351~357页《一种快速高效的水稻原生质体制备和转化方法的建立》一文中材料与方法中W5配方和酶液有误。正确写法如下: W5溶液(0.1% glucose、0.08% KCl、0.9% NaCl、1.84% CaCl₂·2H₂O、2 mmol·L⁻¹ MES, pH 5.7); 酶液(0.5 mol·L⁻¹蔗糖、20 mmol·L⁻¹ MES, pH 5.7、20 mmol·L⁻¹ CaCl₂·2H₂O、40 mmol·L⁻¹ KCl、0.4% cellulase、0.4% mecerozyme), 特此更正。