

茉莉酮酸酯诱导植物抗性的分子机制

钟申丽^{1,2}, 孙玉诚², 戈峰², 肖铁光^{1*}

(1 湖南农业大学 生物安全科技学院, 湖南 长沙 410128 2 中国科学院 动物研究所 农业虫害鼠害综合治理国家重点实验室, 北京 100101)

摘要: 综述了茉莉酮酸酯的生物合成及其功能、诱导植物抗性反应、识别和介导长距离运输的受伤信号、细胞内的相关受体等方面研究的最新进展。

关键词: 茉莉酮酸酯; 系统防御反应; 诱导抗性; 信号传导; 植物抗性

中图分类号: S432.21 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-8581(2008)12-0074-03

Molecular Mechanism of Plant Resistance Induced by Jasmonate

ZHONG Shen-li^{1,2}, SUN Yu-cheng², GE Feng², XIAO Tie-guang^{1*}

(1 College of Biosafety Sciences and Technology, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China 2 State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract This paper reviewed the recent research progress in Jasmonate, including its biological synthesis and functions, plant resistance reaction induced by it, transferring and identification of plant wound signals, the signal pathway and the receptors in the cell.

Key words Jasmonate; Systematical defense response; Induced resistance; Signal transduction; Plant resistance

植物在长期的进化过程中, 产生出精妙的诱导抗性的防御系统, 它不仅能分辨出捕食者的种类, 还能采取不同的信号途径应对胁迫。其中, 茉莉酮酸酯 (Jasmonate, JA) 及其有生物活性的衍生物 (JAs) 在调节植物的生长发育以及诱导抗性中起着重要的作用。JA 信号不仅使植物对昆虫的取食、病原体的侵染产生诱导防御, 而且对紫外线辐射, 臭氧等其它环境 (非生物) 的胁迫也同样产生防御反应^[1-6]。JA_s被认为是一种新型的植物激素, 参与调控种子的萌发和生长、花粉的育性、花与果实的发育等生理过程^[7,8]。而且, JA_s在促进植物的生殖发育与介导防御功能的同时, 还会对植物的一些生长和发育过程产生抑制作用, 如抑制光合作用和细胞分裂, 促进呼吸作用等^[11]。这意味着植物通过 JA_s调节生长发育与防御间能量投入的平衡, 在权衡 (trade-off) 外界 (非) 生物环境后, 使植物以最优的适合度在不同环境下生长^[9]。研究表明, 依赖于茉莉酮酸酯的植物诱导防御反应与大量的 JA 下游调控元件 (downstream JA-regulated) 和副调控基因 (JA-coregulated) 的表达密切相关, 这些调控基因中的许多序列已经被鉴定^[11], 从而使我们能够更好的理解茉莉酮酸酯在快速诱导植物抗性中的分子功能和作用机理。目前, 国外非常重视茉莉酮酸酯在诱导植物产生的抗性反应中的作用, 而我国这方面的研究才起步。本文就茉莉酮酸酯的生物合成及其功能, 诱导植物抗性反应, 识别和介导长距离运输的受伤信号及细胞内的相

关受体等方面的最新进展进行综述, 旨在为我国开展该领域研究提供重要参考价值。

1 JA_s的生物合成过程

JA 是由亚麻酸 (linolenic acid, LA) 通过“十八碳烷酸途径”^[4,8]合成的 (见图 1)。在 3 碳和 7 碳上有两个手性中心, 环上还有两个侧链, 一个为具有双键的戊烷, 另一个为乙酸侧链。在四种立体异构体中, 顺式结构具有活性, 但不稳定, 会产生差向异构体并且转变为稳定的反式结构。JA 可通过不同酶的催化作用产生一系列不同生物活性的衍生物。JA 在代谢过程中产生的衍生物可归纳为如下 5 个方面: (1) C-1 的甲基化生成挥发性物质茉莉酸甲酯 (MeJA); (2) C-1 去羧基化生成其它的可挥发性物质——顺式茉莉酮; (3) C-11 或者 C-12 的羟基化作用生成块茎酸 (tuberonic acid) 及相关衍生物并能被进一步糖基化修饰; (4) C-6 羟基化生成南瓜酸 (cucurbitic acid); (5) 与异亮氨酸 (Ile) 或者其它氨基酸的羧基结合或酯化生成 JA-Ile 或者是其它类似产物^[5]。

早在 1990 年, Ryan 和 Farmer^[10]就在番茄 (*Solanum lycopersicum*) 中发现茉莉酸甲酯 (MeJA) 能够诱导出对昆虫产生抗性反应的蛋白酶抑制剂 (Proteinase Inhibitors), 之后又有人发现它还能诱导一些病程相关基因的表达^[2]。近年来, 通过拟南芥和番茄茉莉酸途径突变体的研究, 发现 JA_s在植物对虫害的防御以及对病原物的抗性都是很重要的^[2]。

收稿日期: 2008-09-05

基金项目: 国家自然科学基金面上重点项目 (30330490); 国家科技支撑计划 (2006BAD08A07-3-2); “十一五”国家粮食丰产工程 (62020900001) 资助。

作者简介: 钟申丽 (1984-), 女, 湖南浏阳人, 硕士研究生, 研究方向为昆虫生态学。* 通讯作者: 肖铁光。

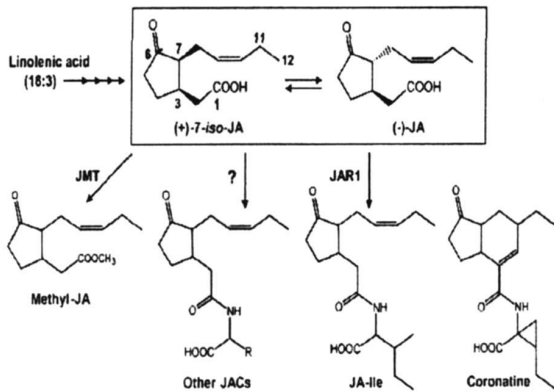


图 1 JA 的生物合成与代谢^[5]

利用茉莉酸途径缺失型突变体来研究 JAs 的生物合成和功能是非常理想的模式材料。这些突变体中,有些可以通过阻遏脂肪酸前体亚麻酸(18:3)的释放降低 JAs 的合成^[11];有些可使 JAs 的生物合成路径造成中断^[8],但外源喷洒 JA 后又能恢复突变植株诱导抗性^[12]。而拟南芥 JA 不敏感突变体 *Coil* 因不能有效的合成冠毒素,也无法产生诱导抗性。因此,通过众多的茉莉酸途径突变体研究植物和昆虫的相互关系,可以更好的理解茉莉酮酸酯信号通路中不同组件的功能和作用^[7]。

2 JAs 在植物防御中的作用途径

当植物受到昆虫、病原体或干旱胁迫时,将改变体内激素调节,在信号传导过程中,实现诱导防御反应。大量的研究表明,相比于水杨酸、乙烯等信号途径^[13],茉莉酸途径在介导昆虫危害植物所产生的诱导防御反应中都起着主导作用^[14-15]。如被烟草天蛾取食的烟草,被二斑叶螨取食的番茄^[16]以及被大菜粉蝶等鳞翅目幼虫啃食的拟南芥中 JAs 的含量明显增加^[17],并且,诱导产生植物体的系统防御反应^[18]。JA 在植物防御中的作用主要表现在以下 3 个方面。

2.1 JA 信号诱导的直接防御

植食性昆虫危害植物导致内源茉莉酸水平增加,从而激发植物体内脂氧合酶(LOX)的活性,并且诱导蛋白酶抑制剂(PI)、多酚氧化酶(PPO)、过氧化物酶(POD)等防御相关蛋白的表达。其中,PI 能够抑制昆虫胃蛋白酶的消化作用^[10-19],而其他蛋白也能在昆虫的消化酶液中保持高度的稳定性和活性,影响昆虫的消化作用^[20]。另外,JA 信号还能够诱导植物产生尼古丁、芥子油苷、苜蓿碱、另类黄酮等生物碱和酚酸类次生物质。这些次生物质不仅是自身或其代谢物为有毒的腈、硫氰酸,能够干扰植食性昆虫的神经信号的传递,阻断电子传递链,对昆虫或病原菌产生毒害作用,而且也能与虫体内的蛋白结合,影响昆虫营养物质的吸收,延缓虫体发育^[19]。

2.2 JA 信号诱导的间接防御

植物的防御策略还可以通过第三级营养关系—害虫的天敌作用来实现。Thaler 等从分子生物学的角度,利用野生型番茄植株和 JA 缺失

的突变体植株研究了植食性昆虫和天敌对寄主的行为选择,发现与突变体植株相比,野生型植株上的甜菜夜蛾幼虫存活率较低;与未受害的野生型植株相比,受害的野生型植株诱导产生了大量的萜烯类挥发物,这些物质能高效吸引捕食性天敌,而被受害的突变体植株的挥发物则对天敌没有吸引作用^[21]。这证明 JAs 信号在诱导植物的间接防御中是必需的,而且能够诱导被害植物合成挥发性物质,引诱天敌并实现防御昆虫危害^[15]。

2.3 JA 信号分子在系统防御反应中的作用 除了能在受伤部位产生防御反应,JA 信号分子还能诱导整株植物产生系统防御反应,使其它未受伤部位也具有一定的抗性。Green 和 Ryan 在对早期受伤诱导 PIs 的研究中发现,受伤位点能产生特定的信号并移动到未受伤反应的叶片中激活 PIs 表达。

至今已有大量的实验致力于寻找这种能够长距离转移的系统受伤信号分子,这个小分子是如何产生的,其识别并启动下游信号通路,介导诱导防御成为解析这条通路的关键。Li 等^[11]以番茄中的 JA 合成突变体 *sp2* 和 JA 识别突变体 *jail* 为材料,采用传统的嫁接实验,首次证明在系统抗性中实际上进行长距离运输的信号分子是 JA 而不是传统认为的系统素(systemin)。更多的实验也证明茉莉酮酸酯或者它的衍生物在植物伤信号长距离运输中是必不可少的^[3]。最近的一个实验进一步指出 JA-Ile 的合成在烟草(*Nicotiana attenuata*)的系统防御的诱导中是必不可少的^[22]。

施用外源性 JAs 可以诱导相关防御基因的转录、表达,提高植物对害虫的抗性^[6-10]。通过对 JA 不敏感或合成途径缺失的突变体的研究,来分析 JAs 是否参与植物防御以及它在其中的功能和作用是什么。比如,与野生型番茄植株上取食的昆虫相比,在 JA 合成缺失突变体 *sp2* 番茄上饲养的幼虫各龄期的体重都显著增加,发育加快,而在 JA 积累型突变体 35S 番茄上的幼虫的体重则显著减少,发育减慢^[23],这很好地说明了 JA 在植物防御中的作用。目前,随着分子生物学的发展,大量基因芯片的应用,进一步从分子的水平上验证了茉莉酸途径的在调控植物对植食者的应答反应中起着主导地位^[6-17]。

3 JA 信号传导的分子机制

一般认为,具有生物活性的 JAs 如茉莉酸甲酯(Me-JA)是植物体内和植株间信号传导分子。通过对拟南芥 JA 不敏感突变体 *coil* 的研究发现,COII 编码的是一种富含 IRR 重复序列和具 F-box 基序的蛋白,这种蛋白可能与感应 JA 信号的负调控子(Skp1 和 Cullin 等)结合形成一个 E3 泛素连接酶复合体(SCF^{coil}),目前这一假设在其他一些相关突变体的研究中也得到了证实^[24]。该复合体可通过泛素介导的 26S 蛋白质降解系统选择性的募集并降解某些茉莉酸信号转导途径的抑制因子,从而使 JA 信号转导反应正常进行^[25]。然而究竟什么样的调

节机制作用于这个开关呢?科学家们在 COII 基因的下游组分、负调控因子、正调控因子以及与 COII 互作的蛋白的基因序列中进行大面积筛选,可至今仍没有找到 SCF^{COII}的合适的靶标,这可能是由于茉莉酸受体与其他重要信号的转导元件在遗传或生化功能上的重叠或冗余有关^[26]。Thines等^[14]和 Chini等^[27]的工作取得了突破性的进展,两个研究组分别从不同的途径在模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中获得了相关的基因,同时提出 JAZ蛋白是调控茉莉酸激素的抑制因子,发现 JAs促进 JAZ蛋白与 SCF^{COII}这个泛素复合体的结合,并通过 26S 蛋白酶途径降解掉 JAZ 蛋白,释放出转录因子如 MYC2,刺激依赖于 JA 途径的相关基因的表达启动植物的防御反应。可以说,由于 JAZ 蛋白家族的发现使我们找到了以前所知道 JA 信号模式中的连接点,而且,令人惊喜的是 Chini等还证实了 MYC2和 JAZ蛋白家族具有负反馈环作用,从机械论的角度很好地解释了植物细胞对 JA 信号的响应以及之后达到一定程度之后的脱敏现象。这些研究对于我们更好的理解 JA 信号是如何调节植物的生长和对环境的适应性起到了非常重要的作用^[14-27]。

Famer^[28]将 JAs在细胞内的信号传导归纳为以下五步:(1)在正常情况下,JAZ蛋白与转录因子紧密的结合在一起,并抑制其活性,阻止转录;(2)在受到伤害并作出响应时,JA-1E促使 COII与 JAZ蛋白的结合;(3)COII的泛素复合体将 JAZ蛋白移走;(4)JAZ蛋白通过 26S 蛋白途径被降解,转录因子被释放出来;(5)开始转录与植物防御以及生长相关蛋白的基因。这样,JAs诱导去除 JAZ蛋白导致转录因子(TF)的去阻遏并激活下游基因。也有实验表明,JA-1E可以作为信号分子触发 JAZ蛋白的降解并释放转录因子,但是目前并没有证据可以否定其他具有生物活性的 JAs也有这样的作用。对于这其中的机理,尚待进一步的研究。

总而言之,伤害诱导的植物防御反应已经成为目前国内研究的热点。JA信号途径在植物抗性反应中占有主导地位,将其信号转导机制研究清楚对于我们了解植物抗性原理和生物防治具有指导意义。随着实验技术的迅速发展,基因芯片、RNA干扰、小分子 RNA 等技术的产生与运用,相信在不久的将来,JA途径在植物体内的传导、调控以及与其他诱导抗性途径间的相互作用将会越来越清晰。

参考文献:

[1] Devoto A, Tumer J. Jasmonate-regulated *Arabidopsis* stress signalling network [J]. *Physiologia Plantarum*, 2005, 123: 161~172.

[2] Glazebrook J. Contrasting Mechanisms of Defense Against Biotrophic and Necrotrophic Pathogens [J]. *Annu Rev Phytopathol* 2005, 43: 205~227.

[3] Wastemack C, Stenzel I, Hause B, et al. The wound response in tomato- role of jasmonic acid [J]. *J Plant Physiol* 2006, 163: 297~306.

[4] Wastemack C. Jasmonates: an update on biosynthesis, signal transduction and action in plant stress response, growth and development [J]. *Ann Bot (Lond)*, 2007, 100: 681~697.

[5] Browse J, Howe GA. New weapons and a rapid response against insect attack [J]. *Plant Physiol* 2008, 146: 832~838.

[6] Howe G, Jander G. Plant immunity to insect herbivores [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 41~46.

[7] Li L, Zhao Y, McCaig BC, et al. The tomato homolog of CORONATINE-SENSITIVE1 is required for the maternal control of seed maturation, jasmonate-signaled defense responses, and glandular trichome development [J]. *Plant Cell* 2004, 16: 126~143.

[8] Schaller F, Schaller A, Stintzi A. Biosynthesis and metabolism of jasmonates [J]. *J Plant Growth Regul* 2005, 23: 179~199.

[9] Chung HS, Koo AJK, Howe et al. Regulation and Function of *Arabidopsis* JASMONATE ZM-Domain Genes in Response to Wounding and Herbivory [J]. *Plant Physiol* 2008, 146: 952~964.

[10] Farmer EE, Ryan CA. In-plant communication: airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1990, 87: 7713~7716.

[11] Li C, Liu G, Xu C, et al. The tomato Suppressor of prosystemin-mediated responses-2 gene encodes a fatty acid desaturase required for the biosynthesis of jasmonic acid and the production of a systemic wound signal for defense gene expression [J]. *Plant Cell* 2003, 15: 1646~1661.

[12] Schilmiller AL, Koo AJ, Howe GA. Functional diversification of Acyl-CoA oxidases in jasmonic acid biosynthesis and action [J]. *Plant Physiol* 2007, 143: 112~124.

[13] Dicke M, van Poecke RMP. Signaling in plant-insect interactions: signal transduction in direct and indirect plant defence [M]. In D. Scheel, C. Wastemack (eds) *Plant Signal Transduction*, 2002: 289~316.

[14] Thines B, Katsir L, Mebitton M, et al. JAZ repressor proteins are targets of the SCF-COII complex during jasmonate signalling [J]. *Nature*, 2007, 448: 661~665.

[15] Zheng SJ, Dicke M. Ecological genomics of plant-insect interactions from gene to community [J]. *Plant Physiol* 2008, 146: 812~817.

[16] Li CY, Williams MM, Loh YT, et al. Resistance of cultivated tomato to cell content-feeding herbivores is regulated by the octadecanoid-signaling pathway [J]. *Plant Physiol* 2002, 130: 494~503.

[17] De Vos M, Van Oosten VR, Van Poecke RMP, et al. Signal Signature and Transcriptome Changes of *Arabidopsis* During Pathogen and Insect Attack [J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 2005, 18: 923~937.

表 3 稻瘟病菌菌株生理小种与寄主品种的关系

生理小种	寄主品种及分离到的菌株
ZA ₁	侏 402(06Z01)、株两优 974(06Z09)、K 优 404(06Z12)、禾盛 10号(06Z24)、先农 31号(06Z55)、舟优 903(06Z58)、杂交稻(06Z59)
ZA ₃	南集 3号(06Z36)
ZA ₅	先农 1号(06Z51)
ZA ₆	先农 1号(06Z76)
ZA ₇	金优 56(06Z46)
ZA ₉	先农 1号(06Z13)、金优 463(06Z20)、侏 66(06Z57)
ZA ₁₆	先农 1号(06Z50)
ZA ₁₈	侏 402(06Z17)
ZA ₂₅	先农 3号(06Z15)
ZA ₂₉	常规稻(06Z78)
ZA ₃₁	先农 1号(06Z11)
ZA ₃₃	德农 88(06Z62)、先农 23号(06Z65)
ZA ₃₇	金优 213(06Z14)
ZA ₄₁	常规稻(06Z61)
ZA ₄₇	先农 3号(06Z66)
ZB ₁	先农 1号(06Z16)、先农 1号(06Z54)、浙福 802(06Z80)
ZB ₅	德农 88(06Z710)
ZB ₉	金优 402(06Z39)、先农 31号(06Z56)
ZB ₁₃	广丰丝苗(06Z25)
ZB ₁₅	先农 3号(06Z29)
ZC ₁	先农 25号(06Z02)、中优 402(06Z41)、浙 733(06Z60)
ZC ₃	先农 5号(06Z69)
ZC ₉	本地品种(06Z03)
ZD ₁	T 优 463(06Z73)
ZD ₃	杂交稻(06Z77)
ZD ₅	先农 23号(06Z72)
ZD ₇	中优 974(06Z43)
ZE ₁	先农 1号(06Z06)

注: 品种名称后括号内为从该品种上分离到的稻瘟病菌菌株。

在江西省稻瘟病菌生理小种流行的种群为 ZA 和 ZB 群, 而据 1998 年刘志恒等人报道^[3], 辽宁省稻瘟病菌生理小种的组成为 ZD 群和 ZF 群, 并且 ZD 群下降, ZF 群上升; 1996 年彭国亮等报道^[4], 在四川省则以 ZB 群生理小种为主要致病类群; 1998 年潘汝谦等报道^[5], 广东省主要以 ZC 群为主。由此可见在北方稻区以粳型小种为主要致病类群, 而在南方地区则以籼型小种为主要致病类群。在江西省出现的 ZA、ZB 群为典型的籼型小种, 这些小种对江西省的水稻品种有较强的致病性, 是影响江西省水稻品种抗性丧失的主要毒性小种, 江西省稻瘟病大发生就与这些小种的大幅度上升有关。

由于本试验菌种采集的地域有限, 因此本文结果只能说明江西省稻瘟病菌生理分化现象的总体趋势, 因而在今后对稻瘟病菌生理分化现象的研究中应该增加标样的代表性和数量, 并且坚持长期系统的监测。

参考文献:

- [1] 邓敏军, 黄瑞荣, 等. 江西省稻瘟病生理小种研究 [J]. 江西农业学报, 1989, 1(2): 54~58.
- [2] 全国稻瘟病菌生理小种联合试验组. 我国稻瘟病生理小种的研究 [J]. 植物病理学报, 1980, 10(2): 71~82.
- [3] 刘志恒, 俞孕珍, 朱桂清, 等. 1998 年辽宁省稻瘟病菌种群动态分析 [J]. 沈阳农业大学学报, 1999, 30(3): 241~243.
- [4] 彭国亮, 罗庆明, 黄富, 等. 稻瘟病菌生理小种监测及应用 [J]. 云南农业大学学报, 1998, (1): 25~28.
- [5] 潘汝谦, 康必鉴, 黄建民, 等. 广东省稻瘟病菌的生理小种的类型和分布 [J]. 植保技术与推广, 1998, 18(2): 3~6.
- [18] Thaler JS. Jasmonate-inducible plant defenses cause increased parasitism of herbivores [J]. Nature, 1999, 399: 686~688.
- [19] Steppuhn A, Baldwin IT. Resistance management in a native plant: nicotine prevents herbivores from compensating for plant protease inhibitors [J]. Ecolett, 2007, 10: 499~511.
- [20] Chen H, Conzales-Vigil E, Wilkerson CC, et al. Stability of plant defense proteins in the gut of insect herbivores [J]. Plant Physiol, 2007, 143: 1954~1967.
- [21] Thaler JS, Farag MA, Pare FW, et al. Jasmonate-deficient plants have reduced direct and indirect defence against herbivores [J]. Ecolett, 2002, 5: 764~774.
- [22] Wang L, Almann S, Wu J, et al. Comparisons of LIPOXYGENASE3- and JASMONATE-RESISTANT4/6 silenced plants reveal that jasmonic acid and jasmonic acid-amino acid conjugates play different roles in herbivore resistance of Nicotiana attenuata [J]. Plant Physiol, 2008, 146: 904~915.
- [23] Kandoth PK, Ranf S, Suchita S, et al. Tomato MARKS LAMPK1, LAMPK2, and LAMPK3 function in the system-mediated defense response against herbivorous insects [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2007, 104: 12205~12210.
- [24] Moon J, Parry G, Estelle M. The ubiquitin-proteasome pathway and plant development [J]. Plant Cell, 2004, 16: 3181~3195.
- [25] Tumer JG, Ellis C, Devoto A. The jasmonate signal pathway [J]. Plant Cell, 2002, 14: 153~164.
- [26] Berger S. Jasmonate-related mutants of *Arabidopsis* as tools for studying stress signaling [J]. Planta, 2002, 214: 497~504.
- [27] Chini A, Fonseca S, Fernandez G, et al. The JAZ family of repressors is the missing link in jasmonate signalling [J]. Nature, 2007, 448: 666~671.
- [28] Farmer EE. Jasmonate perception machines [J]. Nature, 2008, 448: 659~660.

(上接第 76 页)