

茉莉酸类化合物在植物防卫反应中的作用

贾承国 向 珣 王思周 汪俏梅*

(浙江大学园艺系, 农业部园艺植物生长发育与生物技术重点开放实验室, 杭州 310029)

摘要 茉莉酸类化合物(jasmonate, JA)是诱导植物防卫反应的重要信号分子。JA 不仅是系统素信号转导途径的重要组分, 而且在植物长距离伤信号转导中发挥重要作用。JA 还能单独或与其他激素相互作用调节与植物防卫反应相关的次生代谢物质芥子油苷的生物合成, 从而影响植物的防卫反应。现对 JA 在植物防卫反应中的作用进行综述, 并对今后这一领域的研究进行了展望。

关键词 茉莉酸类化合物; 系统素; 芥子油苷; 防卫反应

茉莉酸类化合物(jasmonate, JA)是一类新发现的植物激素, 它调节植物生长发育的多个过程, 如抑制植物的生长、促进叶片衰老、促进脱落、诱导气孔关闭、抑制花粉粒萌发和提高植物储藏蛋白含量等^[1-3]。更为重要的是, JA 能提高植物在机械伤害、病虫害和干旱、盐胁迫等条件下的抗性反应, 并且可以作为病原物、激发子及创伤诱导植物防卫基因表达的信号分子^[4]。因此, 有关 JA 在植物防卫反应中的作用引起人们广泛的关注。近年来的植物伤信号转导途径的研究发现, JA 是系统素(systemin)信号转导途径的重要组分, 系统素通过 JA 的信号转导途径来诱导防卫反应的表达, 而且 JA 还是伤信号途径中长距离运输的信号分子。由于植物的防卫反应是非常复杂的, JA 与水杨酸(salicylic acid, SA)和乙烯相互作用调节植物的防卫反应, 并且通过调节与植物的防卫反应相关的次生代谢物质芥子油苷的生物合成间接地影响植物的防卫反应。

1 JA是系统素信号转导途径的重要组成部分

近几年的研究表明, 植物体内存在着类似于动物的多肽信号分子, 调控着植物的生长发育以及对环境的响应^[5]。Pearce 等^[6]首次在番茄叶片中发现一种由 18 个氨基酸构成的多肽伤信号系统素, 由于在其他茄科植物中也相继鉴定到一些功能类似的多肽信号, 系统素的概念也扩展为在茄科植物中调节防卫反应基因的多肽信号家族^[7]。

系统素是由一种 200 个氨基酸组成的前体蛋白——系统素原(prosystemin)通过蛋白质水解作用产生

的, 在未受伤的植物叶片中系统素含量很低, 但当植株受伤后其含量可以成倍增加, 起到放大伤信号的功能。植物受伤或者用系统素处理能够诱导多种防卫基因的表达, 从而合成蛋白酶抑制剂和多酚氧化酶(polyphenol oxidase, PPO)等物质, 影响害虫对蛋白质的消化, 从而达到防虫的目的^[8]。

大量证据表明, 系统素通过合成 JA 来诱导蛋白酶抑制剂和其他防卫基因的表达。番茄叶片受伤或者用系统素处理后, 组织内 JA 和它的前体物质亚麻酸(linolenic acid)的含量都有所增加^[9], 利用其他的伤反应诱导剂处理番茄叶片, JA 的含量也升高^[10,11]。外施 JA 会诱导蛋白酶抑制剂的合成^[12], 而外施 JA 合成抑制剂会阻碍伤反应的发生。相反, 即使在机械损伤或者有系统素存在的情况下, JA 合成突变体 *def-1* 也不能合成蛋白酶抑制剂, 并且要比野生型植株更容易受到害虫的伤害^[13]。外施 JA 又会诱导蛋白酶抑制剂和其他防卫基因的表达, 使 *def-1* 植株恢复抗性^[14]。番茄植株转入 *35S::prosystemin* 基因后能组成型地诱导防卫基因的表达, 而突变体 *spr1*、*spr2*、*jai1* 会抑制 *35S-Prosys* 调节的反应^[15-17], 从而进一步证明了系统素是通过 JA 的信号转导途径来诱导蛋白酶抑制剂基因的表达。

现有的研究已经证实了系统素信号转导途径, 并且发现 JA 是系统素信号转导途径的重要组分。Ryan 等^[8]提出了这样的模型: 茄科植物在植株受到昆虫、微生物侵染或者机械损伤的情况下, 可诱导

收稿日期: 2005-06-13 接受日期: 2005-08-15

国家自然科学基金资助项目(No.30571269, No.30320974)

* 通讯作者。Tel: 0571-85909333, E-mail: qiaomeiw@zju.edu.cn

系统素原的加工而释放出系统素。系统素与细胞表面受体(如番茄中的SR-160)结合从而启动复杂的胞内信号级联反应,包括质膜去极化、钙离子通道开放、胞内游离钙离子浓度增加、质膜上的H⁺-ATP酶失活、促分裂原活化蛋白激酶(MAPK)的活化、钙调素合成、磷脂酶A₂(PLA₂)的活化,以及PLA₂作用于膜的磷脂并释放出亚麻酸,之后亚麻酸依次在脂氧合酶(LOX)、丙二烯氧合酶(AOS)、12-O-植物二烯酸(OPDA)还原酶及β-氧化作用下生成了12个碳原子的茉莉酸(JA)。JA激活信号转导途径中一些基因的表达,这些基因通过上调JA的合成和H₂O₂的产生,从而产生蛋白酶抑制剂。这些基因根据表达时间的不同可以分为两类,一类是早期在维管束细胞中表达的各种信号途经组分基因,另一类是在晚期栅栏组织和海绵组织的叶肉细胞中表达的蛋白酶抑制剂基因^[18,18,19]。

2 JA在长距离伤信号转导中的作用

植物在受到机械损伤或者虫咬的时候会激活一系列防卫基因的表达,有些基因只在伤口附近表达,而有些基因会在受伤植株的未受伤部位表达,这就涉及到信号分子的长距离运输问题。先前,许多间接的证据表明系统素起到系统伤信号的作用,是一种可移动的伤信号分子。但是,利用两种伤信号转导途径的缺失型突变体通过嫁接试验证明,JA或其衍生物才是伤信号转导途径中长距离运输的信号分子^[20,21]。

Li等^[20]利用野生型番茄和JA突变体进行嫁接试验。他们使用的JA突变体包括*spr2*和*jai1*,其中,*spr2*是由于十八烷酸途径受到破坏而形成的JA缺失型突变体,而*jai1*则是JA不敏感型突变体^[15,20]。嫁接试验结果显示,*jai1*砧木受伤后能产生一个可移动到野生型接穗的信号,但是当*jai1*作为接穗嫁接到受伤的野生型砧木时并不能诱导蛋白酶抑制剂的产生。当野生型接穗嫁接到受伤的*spr2*砧木上时没有产生可移动的信号,相反,野生型砧木受伤后则能够检测到*spr2*接穗中蛋白酶抑制剂的表达。随后将*spr2*和*jai1*作为接穗分别嫁接到系统素正向表达的砧木上,发现*spr2*接穗可以感受信号并产生蛋白酶抑制剂,而*jai1*接穗则未能产生蛋白酶抑制剂。这些结果都表明,JA的生物合成途径对于长距离运输伤信号的产生是必需的,而JA的信号转导途径对可以移动伤信号的识别是必需的,因此JA或其

衍生物是可移动的伤信号^[20]。

为了进一步阐明系统素和JA是如何共同作用来引起蛋白酶抑制剂基因表达的, Lee等^[21]在嫁接试验中引入了系统素的特殊性突变体*spr1*。他们进行了4组嫁接试验,并且分析受伤后砧木和接穗中PI的转录水平。其结果显示,*spr1*对传送和产生系统伤信号是非常重要的,但是对于信号的识别却不是必需的。虽然*spr1*不能感受系统素,但*spr1*接穗叶片却能够经受伤的野生型砧木上转移的系统信号诱导而在其中合成PI。这说明系统素对系统组织来说不是必要的,并且也不可能是长距离的PI诱导信号。但是,系统素对系统信号的产生及其从受伤部位转移到未受伤部位来说是至关重要的^[22]。Howe等^[15]提出系统素可能有转移JA到未受伤部位的作用这样的假设。Ryan等^[19]也提出了类似的假设,系统素和JA通过一种正向的反馈循环来产生长距离信号。

研究表明,各种JA合成酶(如LOX、AOS等)定位在维管束的伴胞和筛管复合体(companion cell-sieve element complex, CC-SE)中^[23,24],并且维管组织中也有JA的积累^[25],进一步证明了JA是在韧皮部中移动的信号。在此基础上,Howe等^[26]提出了系统伤信号转导途径的模型(图1)。番茄植株在受到机械损伤或食草动物伤害时会诱导产生系统素、寡聚糖或其他一些未知信号分子,这些信号分子通过十八烷酸途径合成JA,JA首先激活局部的早期基因和晚期基因的表达,又通过长距离运输引起系

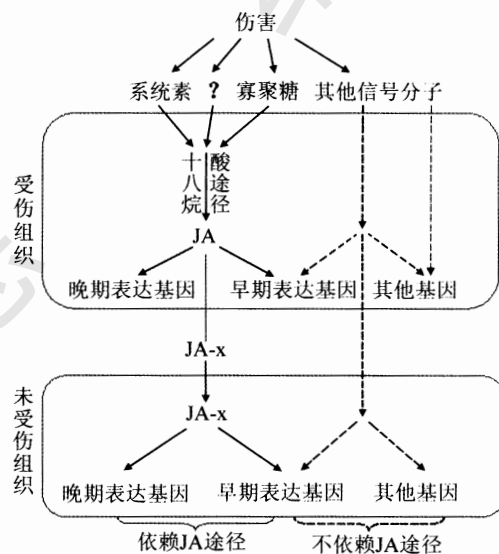


图1 番茄中的伤信号转导途径模型^[26]

统性的早期基因和晚期基因的表达。同时,伤害也会激活不依赖于JA的信号转导途径,诱导防卫基因的表达。

3 JA对芥子油苷的调节及其在植物防卫反应中的作用

芥子油苷是一种含氮和含硫的植物次生代谢物质,在完整植物中,芥子油苷和降解它的酶——葡萄糖硫苷酶(myrosinase)是相互分离的;当植物组织受伤后,它可以在葡萄糖硫苷酶的作用下降解产生异硫代氰酸盐(isothiocyanate, ITC)、硫代氰酸盐(thiocyanate)和乙腈(nitrile)等具有生物活性的降解产物。许多研究表明,芥子油苷及其降解产物在植物抵御食草动物、害虫和病原微生物的防卫反应中发挥着重要作用^[27-29]。

芥子油苷的合成受到JA的调节。在欧白芥(*Sinapis alba*)中,茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MeJA)处理增强了酪氨酸合成羟苯芥子油苷的能力^[30]。在油菜中,MeJA处理会诱导产生4-羟基-3-吲哚甲基芥子油苷、吲哚-3-甲基芥子油苷和4-甲氧基吲哚-3-甲基芥子油苷^[31]。在拟南芥和油菜中,用MeJA处理会提高吲哚-3-甲基芥子油苷与N-甲氧基吲哚-3-甲基芥子油苷的含量^[32,33]。在花椰菜(*Brassica oleracea*)中,JA诱导产生的芥子油苷与所处理的部位有关,根部施用JA会提高芽中脂肪类芥子油苷的含量,而处理嫩芽会提高吲哚类芥子油苷的含量^[34]。

Mikkelsen等^[35]用MeJA处理野生型的拟南芥和JA不敏感突变体*coi-1*来分析了JA对芥子油苷生物合成中的关键酶表达的影响。结果表明,MeJA处理后能大大增强与吲哚类芥子油苷生物合成相关的CYP79B2和CYP79B3基因的表达,并使吲哚类芥子油苷含量增加3~4倍,尤其是吲哚-3-甲基芥子油苷和N-甲氧基吲哚-3-甲基芥子油苷的含量明显升高。这些证据表明,吲哚类芥子油苷受到JA的正向调节。吲哚类芥子油苷在植物防御细菌病原物中起着重要作用,吲哚类芥子油苷的降解产物能抑制胡萝卜软腐欧文氏菌的生长。在拟南芥中,细菌性病原菌胡萝卜软腐欧文氏菌制备的激发子能诱导与色氨酸生物合成和氧化相关的基因的协同表达。在激发子诱导过程中,吲哚类芥子油苷*i-3ylm*的含量特异性地增加,而在JA不敏感突变体*coi-1*中则不能诱导吲哚类芥子油苷的产生,表明这一反应是由

JA介导的^[33]。在拟南芥中,MeJA对吲哚类芥子油苷的诱导受到乙烯和水杨酸的抑制^[35],Cipollini等^[36]报道,在拟南芥中,JA处理能提高植株对食草昆虫(*Spodoptera exigua*)的抗性,同时使其防卫蛋白的活性和芥子油苷的总量增加;而SA处理能减弱JA诱导的抗虫性,并能抑制JA诱导产生芥子油苷,但SA对JA诱导的防卫蛋白的活性几乎没有影响。不同植物激素协同调节芥子油苷的合成来间接地影响植物的防卫反应。

4 小结与展望

近年来,关于JA在植物防卫反应中的作用研究已取得较大进展,已经知道JA通过调节防卫基因的表达直接参与植物的防卫反应,以及通过调节次生代谢物质芥子油苷的生物合成间接影响植物的防卫反应。由于植物的防卫反应是一个各种信号转导途径相互作用的复杂体系,还需进一步的研究来阐明JA在植物防卫反应中的作用机制,特别是揭示在植物防卫反应中JA与其他信号转导途径之间的相互作用。如在系统素的信号转导中,JA和乙烯如何相互作用激活防卫相关基因的转录。鉴定JA下游的信号转导元件不仅将有助于理解导致植物防卫基因表达的胞内事件,而且能够更好地理解JA是如何调节植物的生长发育和逆境反应的^[8]。

长距离信号转导途径的研究是目前信号转导研究领域的一个研究热点。番茄等茄科植物中的伤害信号反应是长距离信号转导研究的一个良好系统。这方面的研究还只是一个开端,目前JA运输和感知的具体机制还不清楚,并且还需进一步的研究来揭示系统素在系统性伤害反应中的作用以及它与JA的相互作用^[22]。

无论是局部伤信号还是系统伤信号,都包括信号的产生、感知、传递并激活一系列伤诱导基因的表达。已经证实植物中有依赖于JA和不依赖于JA的伤信号途径。虽然已知许多化学和物理的信号分子在调节植物的系统伤反应中发挥着重要的作用,但是在长距离运输中这些信号如何相互作用来影响细胞间的“交流(communication)”还不清楚,研究JA信号途径与其他信号途径之间的相互作用,将有助于更深入地探讨植物的防卫反应系统,各种生物合成和信号转导突变体的应用将为这方面的研究提供了强有力的工具。

参考文献 (References)

- [1] McConn M *et al.* *Plant Cell*, 1996, **8**: 403
 [2] Reymond P *et al.* *Curr Opin Plant Biol*, 1998, **1**: 404
 [3] Xie DX *et al.* *Science*, 1998, **280**: 1091
 [4] McConn M *et al.* *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, **94**: 5473
 [5] Lindsey K *et al.* *Trends Plant Sci*, 2002, **7**: 78
 [6] Pearce G *et al.* *Science*, 1991, **253**: 895
 [7] Ryan CA *et al.* *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, **100**: 14577
 [8] Ryan CA. *Biochim Biophys Acta*, 2000, **1477**: 112
 [9] Peña-Cortés H *et al.* *Planta*, 1993, **191**: 123
 [10] Doares SH *et al.* *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, **92**: 4095
 [11] Peña-Cortés H *et al.* *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, **92**: 4106
 [12] Farmer EE *et al.* *Plant Cell*, 1992, **4**: 129
 [13] Howe GA *et al.* *Plant Cell*, 1996, **8**: 2067
 [14] Li C *et al.* *Plant Physiol*, 2002, **130**: 494
 [15] Howe GA *et al.* *Genetics*, 1999, **153**: 1411
 [16] Li L *et al.* *Plant Physiol*, 2001, **127**: 1414
 [17] Li L *et al.* *Plant Cell*, 2004, **16**: 126
 [18] Narváez-Vásquez J *et al.* *Planta*, 2004, **218**: 360
 [19] Ryan CA *et al.* *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, **99**: 6519
 [20] Li L *et al.* *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, **99**: 6416
 [21] Lee GI *et al.* *Plant J*, 2003, **33**: 567
 [22] Stratmann J. *Trends Plant Sci*, 2003, **8**: 247
 [23] Hause B *et al.* *Plant Cell Physiol*, 2003, **44**: 643
 [24] Walz C *et al.* *Phytochemistry*, 2004, **65**: 1795
 [25] Stenzel I *et al.* *Plant J*, 2003, **33**: 577
 [26] Howe GA *et al.* *J Plant Growth Regul*, 2004, **23**: 223
 [27] Fenwick GR *et al.* *Crit Rev Food Sci Nutr*, 1983, **18**: 123
 [28] Kliebenstein DJ *et al.* *Genetics*, 2002, **161**: 325
 [29] Kliebenstein DJ. *Plant, Cell and Environment*, 2004, **27**: 675
 [30] Du L *et al.* *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, **12**: 12505
 [31] Loivamaki M *et al.* *J Agric Food Chem*, 2004, **52**: 7607
 [32] Doughty KJ *et al.* *Phytochemistry*, 1995, **38**: 347
 [33] Brader G *et al.* *Plant Physiol*, 2001, **126**: 849
 [34] Van Dam NM *et al.* *New Phytologist*, 2003, **161**: 801
 [35] Mikkelsen MD *et al.* *Plant Physiol*, 2003, **131**: 298
 [36] Cipollini D *et al.* *Mol Ecol*, 2004, **13**: 1643

The Role of Jasmonate in Plant Defense Response

Cheng-Guo Jia, Xun Xiang, Si-Zhou Wang, Qiao-Mei Wang*

(Department of Horticulture, the State Agriculture Ministry Laboratory of Horticultural Plant Growth, Development & Biotechnology, Zhejiang University, Hangzhou, 310029)

Abstract Jasmonate (JA) is important molecule in inducing plant defense response. JA is a key component in systemin signalling, and plays an essential role in long-distance wound signalling. JA also exerts indirect role in plant defense response independently or with other phytohormones by regulating the biosynthesis of secondary metabolite — glucosinolate, which is closely related to plant defense response. This review summarizes recent studies in unraveling the role of JA in plant defense response, and highlights the prospective of future research in this area.

Key words jasmonate; systemin; glucosinolate; defense response

Received: June 13 Accepted: August 15, 2005

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (No.30571269, No.30320974)

*Corresponding author. Tel: 86-571-85909333, E-mail: qiaomeiw@zju.edu.cn