茉莉酸信号及其在木本植物中的研究进展

陈金焕^{1,2,3*}, 田玉如^{1,2}, 李艾佳^{1,2}, 夏新莉^{1,2,3}, 尹伟伦^{1,2,3}

1. 北京林业大学生物科学与技术学院, 北京 100083;

2. 北京林业大学林木分子设计育种高精尖创新中心, 北京 100083;

3. 北京林业大学, 林木育种国家工程实验室, 北京 100083

* 联系人, E-mail: chenjh@bjfu.edu.cn

收稿日期: 2019-06-11; 接受日期: 2019-11-22; 网络版发表日期: 2020-02-11

国家自然科学基金(批准号: 31670610, 31370597)资助

摘要 茉莉酸作为一种重要的植物内源激素, 广泛参与植物生长发育调控、防御反应、开花时间调节及花发育进程等生物学过程。此外, 茉莉酸可以介导果实品质和调节植物体内代谢物含量, 在农林经济生产中具有重要作用。针对近年来茉莉酸信号领域取得的研究进展, 本文总结了茉莉酸信号在植物胁迫响应、防御反应、开花时间调控、花器官发育、色泽品质和代谢成分变化中的作用及信号转导机制, 并阐述了茉莉酸信号在木本植物生长发育中的功能及机制。提出在木本植物中研究茉莉酸信号途径, 应扩大茉莉酸通路中关键因子的互作蛋白筛选, 同时兼顾茉莉酸与其他激素信号转导途径间的交叉关系, 考虑不同品种、不同基因型之间的差异, 以充分揭示茉莉酸信号调控途径的多样性和转导机制的复杂性, 挖掘其在林木中的潜在功能。

关键词 茉莉酸信号, 木本植物, 生长发育, 胁迫响应, 开花结实

茉莉酸类物质(jasmonates, JAs)指包括茉莉酸(jasmonic acid, JA)和茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MeJA)等在内的环戊烷酮衍生物。JAs广泛存在于多种植物体中, 除JA和MeJA以外, 还包括JA的某些氨基酸结合物、葡萄糖苷和其羟化衍生物等。作为一种重要的羧脂类内源信号分子, JAs广泛参与植物的生长发育、代谢调节、逆境响应及防御反应^[1,2]。由于JAs的环境友好性特质以及在植物中具有多方面作用的特点, 茉莉酸信号传导过程及其调控机制的研究近年来成为植物学领域热点。

1 茉莉酸的发现及其生理功能

1962年, Demole等人首次从茉莉属素馨花(*Jasminum gralzdiflorum* L.)的茉莉精油中分离到具有芳香气味的茉莉酸甲酯。1967年, Crabalona在突尼斯迷迭香中也发现了此类物质。因此, 在茉莉酸被发现后的很长一段时间里, 其研究主要针对香料产业。1971年, Aldridge等人^[3]首次从二孢属真菌(*Lasiodiplodia theobromae*)的培养物滤液中分离到游离态的茉莉酸, 并发现该物质能够抑制植物生长, 这是关于茉莉酸生理功能的首次报道。

引用格式: 陈金焕, 田玉如, 李艾佳, 等. 茉莉酸信号及其在木本植物中的研究进展. 中国科学: 生命科学, 2020, 50: 215–226

Chen J H, Tian Y R, Li A J, et al. Jasmonic acid signaling and its research progress in woody plants (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2020, 50: 215–226, doi: 10.1360/SSV-2019-0203

从结构上看, 茉莉酸类物质具有一个五碳环和两个侧链(图1)。JA合成时, 磷脂酶A1(phospholipase A1, PLA1)首先氧化叶绿体膜释放的 α -亚麻酸, 之后在丙二烯合成酶(allene oxide synthase, AOS)和丙二烯氧化物环化酶(allene oxide cyclase, AOC)的连续催化下, 在叶绿体内形成茉莉酸前体植物二烯酸(*cis*-(+)-12-oxo-phytodienoic acid, *cis*-(+)-OPDA), OPDA在过氧化物酶体中经过还原酶(oxophytodienoate reductase 3, OPR3)还原和三次 β 氧化, 生成JA((+)-7-JA-iso-JA; (3R,7S)-JA)。JA通过一种未知的机制被转运到细胞质中。在细胞质中, 它优先与异亮氨酸结合, 在茉莉酰氨基酸结合物合成酶(jasmonoyl amino acid conjugate synthase, JAR1)的催化下, 形成茉莉酸的活性形式茉莉酸异亮氨酸(jasmonic acid-isoleucine, JA-Ile)。

近年来的研究显示, JAs在抑制植物生长、促进叶片衰老、诱导气孔关闭方面发挥重要作用, OPDA处理拟南芥(*Arabidopsis*)能够引起气孔关闭, OPDA合成关键酶13-氧脂合酶基因(13-lipoxygenase, LOX)突变体植株与野生型相比在干旱条件下表现出低存活率的特性, 说明JAs参与了植物胁迫响应^[3]。此外, JAs有抑制光合作用、促进呼吸作用、促使叶片衰老、促进果实成熟与着色、促成植物形态建成等生理功能^[5,6]。在植物种子萌发、卷须卷绕、花药发育、果实成熟、块茎形成中JAs也具有重要作用。植物受到伤害时, JAs会迅速作出反应, 诱导植物体内防御基因的表达和次生代谢物质的生成, 以获得对外界病虫害的防御能力。

2 茉莉酸信号传导途径

当植物受到外界环境刺激时, 植物体内合成大量JA, 在腺苷酸形成酶JAR1的作用下形成具有高度生物活性的JA-Ile, JA-Ile特异性结合茉莉酸受体F-box蛋白COI1(coronatine insensitive1)^[7]。COI1与一种生长素受体TIR1(transport inhibitor response protein 1)具有序列同源性和功能相似性, 在诱导JA信号中起至关重要的作用^[8]。JA信号通路研究的重大突破是JAZ(jasmonate ZIM-domain)蛋白的分离, JAZ蛋白质是定位在细胞核中的锌指蛋白, 其Jas结构域和ZIM结构域分别负责与上游COI1或下游转录因子MYC2(myelocytomatosis 2)等结合^[9]。JAZ也被认为是JA联合受体的组成部分^[10], 在JA途径中扮演“抑制子”的角色^[11]。在没有JA-Ile的

情况下, JAZ蛋白通过与JAZ桥联蛋白新型互作物NIN-JA(novel interactors of JAZ)相互作用^[12], 招募辅抑制因子TPL(topless), 使JAZ蛋白与下游转录因子, 如MYC2互作, 抑制MYC2对JA响应基因的转录激活。在有JA-Ile存在的情况下, 应激反应积累的JA-Ile与COI1结合, 促进COI1-JAZs复合物直接结合, 形成复合体, 并在E3泛素连接酶SCF^{COI1}(Skp/Cullin/F-box)复合物作用下引起JAZ蛋白泛素化, 最终通过26S蛋白酶体降解JAZ抑制因子, 解除JAZ对下游转录因子, 如MYC2的抑制作用, 启动JA响应基因的转录^[13,14]。SCF^{COI1}复合物由COI1与ASK1/ASK2, Cullin1和Rbx1结合形成, 是介导JA信号反应的重要组分。其中, MYC2不仅参与茉莉酸信号的激活, 还调节茉莉酸信号的终止, 还可与MTB(MYC2-targeted BHLH)互作调节茉莉酸信号。有学者在番茄中鉴定到一类受茉莉酸诱导的bHLH(basic Helix-loop-Helix)类型转录因子MTB, 其中, MTB1~3可以竞争性地结合MYC2, 降低MYC2对靶标基因启动子DNA的结合, 来抑制MYC2靶标基因的表达(图2), 从而调控茉莉酸信号的终止^[15]。最近, 有学者研究了叶片衰老机制中JA调节的关键组分。在JA信号刺激下, JAZ蛋白被26S蛋白酶体系统降解, MYC2通过与G-, E-, (G/A)-和(G/C)框的相互作用来促进或抑制JA诱导的叶片衰老相关基因, 如*Dof2.1*基因的表达, *Dof2.1*的高表达又可进一步提高MYC2的表达量。在此过程中, JA诱导的叶片衰老程序通过MYC2-*Dof2.1*-MYC2转录环而得以增强^[16]。

3 茉莉酸在植物生长发育及抗逆响应中的作用

JAs参与植物多种发育过程, 如顶端钩形成、下胚轴伸长、花发育、初生根伸长、侧根和不定根形成^[17]。在非生物逆境胁迫响应及生物逆境防御反应中, JAs也具有重要作用。

3.1 茉莉酸信号调控植物生长发育

(1) 茉莉酸信号调控植物根系发育及再生。在侧根发育过程中, JA通过转录激活anthranilate synthase $\alpha 1$ (*ASA1*), *YUCCA2*(*YUC2*), *YUCCA8*(*YUC8*)和*YUCCA9*(*YUC9*)基因增强生长素(indole-3-acetic acid, IAA)生物合成, 促进侧根成形。施加MeJA后, 拟南芥*asa1*, *yuc2*,

导的乙烯反应因子ERF109(ethylene responsive transcription factor 109)直接与生长素合成途径中的色氨

图2 拟南芥茉莉酸信号传导途径模型。JAR1将JAs结合成生物活性状态, 活性JAs由其受体COI1感知。在缺乏活性JAs的情况下, JAZ, NINJA和TPL共同作用结合转录因子MYCs并抑制其功能。COI1与活性JAs结合, 与JAZ相互作用, 导致SCF^{COI1}复合物降解JAZ并释放MYCs, 调节其相应靶基因的表达, 从而导致不同的JA调节功能。MYC2可以形成反馈回路调节JAs信号, 终止JAs信号触发的防御响应(图中内容参考文献[13~16])

Figure 2 Function and transduction pathways of jasmonic acid signaling in *Arabidopsis*. JAR1 conjugates JAs into active status. The active JAs are perceived by the receptor COI1. In the absence of active JAs, JAZs, NINJA, and TPL work together to bind the transcription factor MYCs and inhibit their function. With the active JAs, COI1 interact with JAZs, which leads to the degradation of JAZs by the SCF^{COI1} complex. Consequently, the MYCs were released to regulate of different JA responses. Besides, MYC2 could regulate the termination of JAs signaling to form a feedback loop to terminate JA-triggered defense responses (figure cited form Ref. [13~16])

酸合成基因*ASA1*和*YUC2*的启动子结合, 激活其转录, 从而诱导IAA的产生。此外, 通过在根诱导培养基上培养烟草(*Nicotiana tabacum*)和拟南芥薄细胞层的方法也证明了MeJA是不定根形成的正向调节子^[19]。值得注意的是, 外源JAs会显著打破内部激素信号的平衡, 这可能是器官重新发生需要通过内源激素复杂的相互作用整合多个信号及信号反馈系统, 使这些信号最终影响细胞类型和发育阶段。

机械损伤是促使植株再生的第一驱动力, JAs在植物遭受切割或机械伤害后迅速积累^[17]。有研究者以离体拟南芥组织为材料揭示了茉莉酸在损伤信号调节根系从头再生过程中的作用^[20]。生长素在叶片脱离后进行生物合成, 促进细胞命运转变并形成根原基^[21], 而JAs在此过程中则充当伤口信号。在叶片脱离后2 h内, JA即会在叶片外植体中激活*ERF109*。*ERF109*上调*ASA1*, *ASA1*还依赖于*ASA1*基因座上由SET DOMAIN GROUP8(*SDG8*)介导的组蛋白H3赖氨酸36三甲基化(H3K36me3)位点的甲基化修饰。2 h后, *ERF109*活性通过与JAZ蛋白直接相互作用被抑制, 以防止其对损伤

的超敏反应。这些研究表明, JAs参与损伤信号下的根系重建是与表观遗传机制合作的动态控制过程^[17]。

(2) 茉莉酸信号调控开花时间及雄蕊发育。开花是植物内部信号和外部环境共同作用的结果, 受到内外因素、各种信号网络以及众多基因的共同调控^[22]。开花时间对经济林育种至关重要, 通过人为诱导开花, 可以缩短常规育种年限, 通过提早或延迟开花, 可以克服杂交代育中常见的花期不遇现象, 使两个亲本花期相遇。越来越多的研究表明, 茉莉酸或可通过调节开花整合关键基因(*flowering locus T*, *FT*)调控植物开花时间。在拟南芥突变体*myc3/4*, *myc2/3*, *myc2/3/4*中, 成花素基因*FT*的表达水平显著提高, 且MYC2能直接结合*FT*染色体区域并抑制其转录。说明JAs可以通过激活转录因子MYC2对*FT*的转录抑制进而控制植物开花诱导^[23]。茉莉酸抑制子JAZ可能在开花诱导中也扮演重要角色。AP2类转录因子TOE可与JAZ蛋白相互作用形成“转录因子-转录抑制子”复合体, 该复合体直接结合到*FT*的染色质调控其表达, 进而特异性地调控开花时间^[1]。JAs对*FT*表达的调控模式具有多样性和复杂

性, 很多具体信号途径有待进一步研究.

花药是植物雄性生殖器官的重要组成部分, 是花粉生长发育的场所. 花药的正常发育和适时开裂直接关系到授粉、受精的质量, 因此是植物育性的基础. JAs在调控雄蕊发育、花粉成熟和花药开裂过程中起不可或缺的作用. 研究表明, JAs合成受阻将导致花药不能适时开裂, 致使花粉败育^[24,25]. 如拟南芥花药开裂缺陷基因(defective in anther dehiscence1, *DADI*)编码叶绿体磷脂酶A1, 参与JA合成的初始反应. *DADI*突变会使花芽中JA合成降低, 导致花药不开裂且无花粉释放, 表现为雄性不育, 而其他花器官, 如花药外形都与野生型无差异^[26].

微量营养元素铜的缺乏导致不育和作物籽粒产量下降. 研究发现, 在铜缺乏的拟南芥花中, JA生物合成基因和铜缺乏诱导转录因子(Cu-deficiency induced transcription factor 1, *CITF1*)表达明显上调. 进一步研究表明, *CITF1*由JA调控, 而内源JA的积累导致拟南芥生育能力下降, 因此铜缺乏引起的不育和JA信号之间存在紧密联系^[25]. 除几种主要禾本科植物^[27,28]和极少数模式植物外, JAs具体参与花器官发育的哪些环节尚不清晰, 这为利用JAs信号组分创制不育系或恢复系带来了困难.

(3) 茉莉酸信号调控花青素合成. JAs作用的另一个表现形式是胁迫诱导产生的JAs导致叶片和枝条表皮细胞中花青素的积累. 花青素在花中的积累可以吸引传粉者, 其在叶中的积累可以对抗受到非生物胁迫后产生的活性氧. 花青素合成主要受R2R3-MYB, bHLH和WD40形成的MBW复合转录因子调控, 这些转录因子通常为JAZ蛋白的靶点^[6]. 研究发现, JAZ蛋白与bHLH和R2R3MYB转录因子(MBW转录复合物的必要组分)相互作用, 削弱MBW的转录功能, 从而使得JA调控的花青素积累受到抑制. 必要时, 在JA信号刺激下, SCF^{COI1}复合体促使JAZ蛋白通过26S蛋白酶体系统途径降解, 释放bHLHs及MYBs, 产生有效转录复合物, 打开花青素合成下游信号通路, 促进花青素积累^[29]. 也有报道指出, JAZ蛋白还能与第IIId亚家族bHLH抑制因子结合而抵消其对花青素的抑制功能^[30].

3.2 茉莉酸信号调控植物逆境响应

(1) 茉莉酸信号途径参与非生物逆境胁迫应答. 多个物种中的研究结果显示, JAs介导了植物非生物逆境

胁迫响应^[31~38]. 拟南芥JAZ基因至少受到一种非生物逆境胁迫的诱导. JAs负调控拟南芥子叶表皮气孔的发育, 外源茉莉酸处理后的野生型拟南芥子叶下表皮气孔的数目减少且分布紊乱, 茉莉酸信号通路中的转录因子MYC与控制气孔发育的转录因子SPCH相互作用, 抑制气孔发育, 并可能对非生物逆境下的胁迫响应产生影响. 此外, JAs可能通过与抗逆响应因子互作调节非生物逆境胁迫响应基因表达从而参与胁迫应答, 如JAZ与bHLH家族的ICE1/ICE2互作可以调控植物抗寒性等.

(2) 茉莉酸信号途径参与生物逆境胁迫应答. 相对于非生物逆境胁迫方面的研究情况, JAs信号在植物抗虫、抗病方面得到广泛、系统的研究. JAs本身对昆虫无毒, 但将JAs喷施在植物上却可以诱导植物次生化学物质和系统抗性的产生, 避免昆虫对植物的伤害. JAs可能通过诱导多酚氧化酶(polyphenol oxidase, PPO)和蛋白酶抑制剂, 造成植食性动物蛋白质营养获取障碍, 从而抑制昆虫生长. 在不同的物种中, JAs可诱导植物产生不同的次生代谢物, 如尼古丁、芥子油苷、异类黄酮、生物碱、萜类、酚类、醌类、胍脂质、硫代葡萄糖苷、生氰葡萄糖苷、酰基蔗糖等, 影响昆虫对营养物质的吸收, 或干扰植食动物神经信号传递^[38~41].

真菌攻击或感染对多数植物来说是较为致命的胁迫之一. 当植物受到真菌胁迫时, 茉莉酸先被脂氧合酶途径诱导, 随后JAs信号通过两种不同分支激活相关基因表达^[42]. 第一个是MYC分支, MYC相关转录因子和JA响应基因被激活. 第二个分支是ERF分支, 其中, apetala2/乙烯反应因子(apetala2/ethylene responsive factor, AP2/ERF)转录因子是该支路的关键调节因子, 任何一个支路的激活都会导致下游抗性基因表达下调或上调. COI1受体系统对茉莉酸的感知在栽培番茄对卵菌病原体腐霉菌的抗性中起着至关重要的作用, 将培养室中正常生长3周的野生型(*cv Castlemart*)和缺乏JA-Ile受体的番茄突变体(*jai1*)植物移植到田间小区两周后, 所有*jai1*植株死于根腐病, 致死率为100%, 在感染的番茄组织中对来自5.8S核糖体基因和内部转录间隔区的PCR产物进行测序证实存在腐霉菌(*Pythium ultimum*), 在相同的田间位置并排生长的数百种野生型植物中, 所有植株均未显示出该疾病的症状^[43].

由于茉莉酸可通过激发植物自身的抗逆反应及防御机制来抵抗胁迫, 具有环境友好特质, 符合绿色生态

发展理念, 其有望在生物及非生物胁迫中发挥作用. 但针对不同物种和不同基因型, JAs的最适类型和适用浓度不同, 还需要针对不同保护或防治对象研究或制定合适的JAs浓度范围. 此外, JAs在植物生长发育和抗性反应中起诸多积极作用, 但JAs并非都充当正向调控角色, 外源施加茉莉酸会促进叶片衰老, 当其与盐胁迫结合时, 表现出的生长抑制和促衰老作用更为强烈^[44], 盐与茉莉酸甲酯(salinity and MeJA, SAM)合并处理拟南芥植株后, 衰老相关基因*SAG13*表达量和毒性次生代谢物吲哚硫甙均显著提高, 且均高于单独使用MeJA或NaCl处理时, 说明适宜浓度的JAs处理可能会缓解非生物逆境胁迫对植物的伤害, 而JAs作为胁迫信号与其他逆境结合时则会对植物造成更为强烈的伤害. 因此, 在施用JAs提高植物防御能力的同时, 需要对如何使植物达到生长与防御的平衡进行进一步研究.

在JA功能和信号通路研究中, JAZ蛋白扮演着非常重要的“抑制子”角色, JAZ氨基酸序列的N端和C端分别含有ZIM结构域和Jas结构域, ZIM结构域参与形成同源或异源二聚体及与NINJA等组分的结合, Jas结构域主要负责与受体复合体中COI1及下游MYC2等的结合. 目前已经发现很多与JAZ互作的蛋白, 并通过这些基因解析出JA调控植物生长发育及抗性反应等方面的信号转导途径(表1).

4 茉莉酸信号转导在木本植物中的研究进展

4.1 茉莉酸信号与木质素合成

激素信号转导机制在木本植物中的研究相对滞后, 目前树木中茉莉酸信号调控机制研究主要借鉴拟南芥和作物中的研究成果, 通过施加外源JAs调控树木生长发育性状或诱导抗逆/防御反应, 或克隆其信号通路中核心组分成员并对其进行功能鉴定. 近年来, 利用组学技术, 茉莉酸信号转导在木本植物方面取得一些有特色的研究进展. 例如, 树木的垂直生长对林业生产至关重要, 而树木也会对垂直生长的丧失作出反应, 通过基因调控重新定向受影响器官, 这种现象在用材林中越来越受到关注. 有研究者鉴定了倾斜条件下辐射松树幼苗中的激素时空分布发现, JA始终分布在倾斜茎的上半部分, 与IAA分布位置相反. 而上半部

分中G-木质素单体占据主导地位, 推测除生长素外, 茉莉酸可以对树木倾斜生长作出响应并调节木质素合成^[65].

4.2 茉莉酸信号与林木抗逆性状

生物和非生物胁迫会通过影响JA水平进而影响植物挥发性有机化合物(volatile organic compounds, VOC)排放. 我国现有人工林6169万hm², 大面积纯林容易受到病虫害威胁^[66], 因此, 抗病虫性研究在我国林业生产中具有重要意义. 地中海树种冬青栎(*Quercus ilex*)叶片喷洒JA后, 单萜烯的排放量增加20%~30%, 短时间内水杨酸甲酯(methyl salicylate, MeSA)的排放量增加, JA处理24 h后, 叶片对甲醛的吸收明显下降, 说明JA影响了VOC的排放, 且茉莉酸介导的单萜烯变化可能在生物和非生物胁迫下对树木起保护作用^[67]. 有研究者使用高效液相色谱(high performance liquid chromatography, HPLC)对MeJA处理的美洲黑杨(*Populus deltoids*)叶片中没食子酸、儿茶素酸、邻苯二酚、咖啡酸、香豆素酸、过氧乙酸、苯甲酸等7种酚酸类物质进行测试, 发现这几类酚酸含量经MeJA处理后出现明显差异. 对美洲黑杨的处理显示, 没食子酸、香豆素酸、咖啡酸、阿魏酸和苯甲酸含量增加, 其中没食子酸在处理24 h达到峰值, 说明MeJA可以作为诱导林木防御反应的信号^[68]. 此外, 有报道显示, 在挪威云杉(*Picea abies*)上喷施MeJA可以诱导其树脂道中萜类物质的积累以有效应对甲虫的危害^[69], 使用JAs能够提高松树防御象鼻虫的能力等^[70]. 以上均说明, JAs是诱导木本植物防御反应的重要信号.

作为我国主要造林树种之一, 松树极具经济价值、生态价值和观赏价值. 然而松树枝枯病“*Cenangium-dieback*”发生频繁且极具破坏性. *Cenangium-dieback*是由内生真菌松烂片病菌*Cenangium ferruginosum*引起的. 有学者在干旱和充分灌溉条件下对红松幼苗进行了烂皮病菌*C. ferruginosum*接种, 结果显示, 干旱条件下接种病菌的红松幼苗更易染病, 防御相关基因表达水平下降, 激素测试显示, 这种低免疫力可能与茉莉酸水平降低有直接关系, 说明茉莉酸在林木抗病性状研究中的重要意义^[71]. Luo等人^[72]以杂交杨“NL895”(*P. ×euramericana*)为材料, 借助比较转录组手段构建共表达网络, 揭示了杨树JA/SA响应基因如何在真菌攻击中部署其防御系统. 研究表明, 外源植物

表 1 拟南芥中已发现的部分通过与JAZ互作共同参与JA信号通路的功能蛋白**Table 1** Proteins involved in JA signaling by interacting with JAZ proteins in *Arabidopsis*

JAZ互作蛋白	蛋白质家族	JA通路中的功能	参考文献
ABI5		调节种子萌发	[45]
BBD1	Nuclease	调节JMT表达	[46]
bHLH03/bHLH13/bHLH14/ bHLH17	bHLH	抑制根系生长, 雄蕊发育, 毛状体发育, 花青素积累, 开花, 抵御一般食草动物, 抵抗坏死因子, 对PstDC3000的易感性	[30,47,48]
EIN3/EIL1		根毛形成, 抑制根系生长, 顶端弯曲, 防御一般食草动物, 抵抗坏死因子	[49~51]
HDA6	RPD3-HDA	根毛形成	[49]
ICE1/ICE2	bHLH	抵抗冻害	[52]
MYB21/MYB24/MYB57	MYB	雄蕊发育	[53~55]
MYB75/GL1	MYB	花青素生物合成, 毛状体发生	[29]
MYC2/MYC3/MYC4	bHLH	抑制根系生长, 顶端弯曲, 二次代谢, 伤口反应, 对一般 食草动物的防御, 抵抗坏死因子, 对PstDC3000的易感性	[11,50,51,56~59]
NINJA	Corepressor	抑制根系生长, 伤口响应.	[12,60]
RGA/GAI/RGL1/RGL2/RGL3	DELLA	抑制根系生长, 伤口反应, 抑制根系生长, 生长, 抵抗坏死因子, 对PstDC3000的易感性.	[61~63]
TPL	Corepressor	抑制根系生长	[55]
TT8/GL3/EGL3	bHLH	花青素生物合成, 毛状体发生	[29]
TOE1/TOE2	TOEs	调节开花时间	[1]
WRKY57	WRKY	诱导叶片衰老	[64]

激素刺激可以促使植物整合多种激素信号以调节其对真菌感染的反应, 最终导致转录水平的基因重编。其中, 生长素信号传导组分的重要基因, 如PIN, GH3和SAUR发生变化, 说明生长素在植物真菌防御期间也参与了JA/SA介导的生长发育过程。

4.3 茉莉酸信号与次生代谢产物合成

利用茉莉酸类物质激活或抑制转录因子进而调控植物次生代谢相关的关键酶基因表达可以直接或间接地影响经济性状相关的代谢物合成^[73,74]。天然橡胶是一种典型的类异戊二烯次生代谢物, 在橡胶树皮内层的乳管细胞中合成。常规割胶树乳管细胞中的内源茉莉酸含量、橡胶生物合成相关基因的表达水平以及体外橡胶合成的效率显著高于未开割树, 外施茉莉酸甲酯可显著提高橡胶合成相关基因表达及橡胶合成效率。橡胶树(*Hevea brasiliensis*)乳管细胞存在茉莉酸信号通路HbCOI1-HbJAZ3-HbMYC2, 该信号通过上调法尼基焦磷酸合酶基因FPS和小橡胶粒子蛋白基因SRPP的表达从而增强天然橡胶生物合成^[75]。由此可

见, 在解析经济性状代谢过程的基础上, 通过调控JAs途径增加目的代谢产物积累是一种行之有效的方法。

虽然近年来研究者在木本植物相关的茉莉酸功能及信号机制研究上取得了较大进展(图3), 但当前关于木本植物中JAs信号机制的研究多是通过组学手段寻找各个性状与茉莉酸之间的关联, 有限的数主要集中相关差异基因或差异蛋白筛选、代谢物鉴定层面, 缺乏对茉莉酸信号调控途径的精细解构。

5 总结与展望

目前对于JAs信号的研究多集中在拟南芥及农作物中, 不同植物JAs信号通路是否相同仍有待阐明。在JAs信号中, JAZ是茉莉酸信号转导的关键抑制因子, 同一JAZ蛋白可以和多种转录因子及共阻遏蛋白结合, 不同JAZ成员可以与不同转录因子或蛋白互作, 通过调控这些转录因子调节众多基因的表达以及各种生理生化反应, 进而影响植物发育以及对环境的适应性。目前, 在多个物种中均已鉴定出JAZ成员和与其互作的

图3 茉莉酸在树木中的作用

Figure 3 Function of JAs in forest trees

蛋白因子^[76-79]。拟南芥中有13个JAZ蛋白编码基因^[80]。JAZ1/2/3/6/9/10可以与JA受体COI1发生互作,所有JAZ均可以与碱性螺旋-环-螺旋亮氨酸拉链类转录因子MYC2/3/4互作。此外,许多蛋白分子可以和JAZ互作(表1)。不同的互作关系决定了不同的生物学意义,比如与WD40/bHLH/MYB结合可以调控花青素积累和表皮毛发育,与MYB21/24结合可以调控雄性不育等。鉴于JAs信号组分中JAZ家族基因数量较多,互作蛋白在种类和功能又呈现出多样性,如何筛选出与目标性状关联的下游基因成为研究茉莉酸信号转导的主要问题。值得一提的是,木本植物中虽已开展JAs信号机制研究,比如在杨树中,发现茉莉酸冠菌素类似物的存在可以促使PtCOI1和PtJAZ6互作,诱导PtJAZ6蛋白的降解^[81]。但总体来说,木本植物的相关研究多集中于基因克隆、基因家族分析上,缺乏对JAs参与的具体信

号通路解析。因此,茉莉酸信号途径及其调控机制研究在木本植物中仍然处于起步阶段。

其次,激素之间存在复杂的交叉调控关系,已有研究把茉莉酸信号途径中关键因子的转录水平与生长素、乙烯、赤霉素等激素调控联系起来^[63,82,83],认为茉莉酸信号能够通过其核心蛋白组分与其他激素信号之间交叉互作,形成协同或拮抗关系^[84],比如,JA与GA通过JAZ与DELLA蛋白的相互作用,在调节幼苗生长和抗病性方面相互拮抗^[50]。JAZ蛋白能够和生长素信号传导中的AUX/IAA蛋白IAA29竞争性结合WRKY57调控叶片衰老^[64]。但目前人们对这些激素信号分子接受环境信号后的复杂调控过程的认识有限,茉莉酸在激素信号互作中处于上游还是下游位置并不清楚,虽然JAs和其他激素的互作关系近年来成为研究热点,但依然有很多问题亟待解决,因此在研究茉莉酸功能及茉莉酸信号通路时,应兼顾多种生物学信号通路以及JAs与其他激素信号之间的协同或拮抗关系。

最后,JAs在植物生长发育、抗性诱导、开花时间、代谢成分等各个方面都起到重要的调控作用,但是实验室研究使用的植物材料多是单一基因型,针对群体或多基因型的研究较少,所确定的茉莉酸类型和浓度在实际生产中的应用还非常有限。且植物体内天然JAs含量极低,人工合成JAs存在产率低、提纯工艺不成熟等限制,使得JAs价格昂贵,限制了茉莉酸在林业生产中的广泛应用。

随着茉莉酸信号机制研究的不断深入,茉莉酸在树木各生长阶段的调控机制、响应机制、防御机制日渐清晰,部分树木中茉莉酸与次生代谢产物之间关联被初步解析。茉莉酸的有效利用有助于维护自然与人类之间的生态平衡,获得经济价值、社会利益与生态效益,因此,茉莉酸功能及信号机制的研究热度也将持续下去。

致谢 感谢北京林业大学林金星教授在文章撰写过程中提出的宝贵意见。

参考文献

- 1 Zhai Q, Zhang X, Wu F, et al. Transcriptional mechanism of jasmonate receptor COI1-mediated delay of flowering time in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2015, 27: 2814-2828
- 2 Takaoka Y, Iwahashi M, Chini A, et al. A rationally designed JAZ subtype-selective agonist of jasmonate perception. *Nat Commun*, 2018, 9:

3654

- 3 Aldridge D C, Galt S, Giles D, et al. Metabolites of *Lasiodiplodia theobromae*. *J Chem Soc C*, 1971, doi: 10.1039/J39710001623
- 4 Wasternack C, Strnad M. Jasmonates are signals in the biosynthesis of secondary metabolites—Pathways, transcription factors and applied aspects—A brief review. *New Biotech*, 2019, 48: 1–11
- 5 Dobritsch S, Weyhe M, Schubert R, et al. Dissection of jasmonate functions in tomato stamen development by transcriptome and metabolome analyses. *BMC Biol*, 2015, 13: 28
- 6 Pan R Z, Li H H. Jasmonic acid—A natural growth inhibitor (in Chinese). *Plant Physiol Commun*, 1989, 2: 78–80 [潘瑞炽, 李海航. 茉莉酸——天然生长抑制剂. *植物生理学通讯*, 1989, 2: 78–80]
- 7 Yan J, Zhang C, Gu M, et al. The *Arabidopsis* CORONATINE INSENSITIVE1 protein is a jasmonate receptor. *Plant Cell*, 2009, 21: 2220–2236
- 8 Katsir L, Schilmiller A L, Staswick P E, et al. COI1 is a critical component of a receptor for jasmonate and the bacterial virulence factor coronatine. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 7100–7105
- 9 Thines B, Katsir L, Melotto M, et al. JAZ repressor proteins are targets of the SCF^{COI1} complex during jasmonate signalling. *Nature*, 2007, 448: 661–665
- 10 Sheard L B, Tan X, Mao H, et al. Jasmonate perception by inositol-phosphate-potentiated COI1-JAZ co-receptor. *Nature*, 2010, 468: 400–405
- 11 Chini A, Fonseca S, Fernández G, et al. The JAZ family of repressors is the missing link in jasmonate signalling. *Nature*, 2007, 448: 666–671
- 12 Pauwels L, Barbero G F, Geerinck J, et al. NINJA connects the co-repressor TOPLESS to jasmonate signalling. *Nature*, 2010, 464: 788–791
- 13 Katsir L, Chung H S, Koo A J K, et al. Jasmonate signaling: A conserved mechanism of hormone sensing. *Curr Opin Plant Biol*, 2008, 11: 428–435
- 14 Wang C, Liu Y, Li S S, et al. Insights into the origin and evolution of the plant hormone signaling machinery. *Plant Physiol*, 2015, 167: 872–886
- 15 Liu Y, Du M, Deng L, et al. MYC2 regulates the termination of jasmonate signaling via an autoregulatory negative feedback loop. *Plant Cell*, 2019, 31: 106–127
- 16 Zhuo M, Sakuraba Y, Yanagisawa S. A jasmonate-activated MYC2-Dof2.1-MYC2 transcriptional loop promotes leaf senescence in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2020, 242–262
- 17 Lakehal A, Bellini C. Control of adventitious root formation: Insights into synergistic and antagonistic hormonal interactions. *Physiol Plantarum*, 2019, 165: 90–100
- 18 Cai X T, Xu P, Zhao P X, et al. *Arabidopsis* ERF109 mediates cross-talk between jasmonic acid and auxin biosynthesis during lateral root formation. *Nat Commun*, 2014, 5: 5833
- 19 Fattorini L, Falasca G, Kevers C, et al. Adventitious rooting is enhanced by methyl jasmonate in tobacco thin cell layers. *Planta*, 2009, 231: 155–168
- 20 Zhang G, Zhao F, Chen L, et al. Jasmonate-mediated wound signalling promotes plant regeneration. *Nat Plants*, 2019, 5: 491–497
- 21 Xu L. *De novo* root regeneration from leaf explants: Wounding, auxin, and cell fate transition. *Curr Opin Plant Biol*, 2018, 41: 39–45
- 22 Song Y H, Ito S, Imaizumi T. Flowering time regulation: Photoperiod- and temperature-sensing in leaves. *Trends Plant Sci*, 2013, 18: 575–583
- 23 Wang H, Li Y, Pan J, et al. The bHLH transcription factors MYC2, MYC3, and MYC4 are required for jasmonate-mediated inhibition of flowering in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 2017, 10: 1461–1464
- 24 Stintzi A, Browse J. The *Arabidopsis* male-sterile mutant, *opr3*, lacks the 12-oxophytodienoic acid reductase required for jasmonate synthesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97: 10625–10630
- 25 Park J H, Halitschke R, Kim H B, et al. 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*, 2002, 31: 1–12
- 26 Ishiguro S, Kawai-Oda A, Ueda J, et al. The *DEFECTIVE IN ANTHRER DEHISCENCE* 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*, 2001, 13: 2191–2209
- 27 Cai Q, Yuan Z, Chen M, et al. Jasmonic acid regulates spikelet development in rice. *Nat Commun*, 2014, 5: 3476
- 28 Jiao Y, Lee Y K, Gladman N, et al. *MSD1* regulates pedicellate spikelet fertility in sorghum through the jasmonic acid pathway. *Nat Commun*, 2018, 9: 822
- 29 Qi T, Song S, Ren Q, et al. 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*, 2011, 23: 1795–1814

- 30 Song S, Qi T, Fan M, et al. The bHLH subgroup IIIId factors negatively regulate jasmonate-mediated plant defense and development. *PLoS Genet*, 2013, 9: e1003653
- 31 Salimi F, Shekari F, Hamzei J. Methyl jasmonate improves salinity resistance in German chamomile (*Matricaria chamomilla* L.) by increasing activity of antioxidant enzymes. *Acta Physiol Plant*, 2016, 38: 14
- 32 Ahmad P, Rasool S, Gul A, et al. Jasmonates: Multifunctional roles in stress tolerance. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 813
- 33 Abouelsaad I, Renault S. Enhanced oxidative stress in the jasmonic acid-deficient tomato mutant *def-1* exposed to NaCl stress. *J Plant Physiol*, 2018, 226: 136–144
- 34 Dhakarey R, Raorane M L, Treumann A, et al. Physiological and proteomic analysis of the rice mutant *cpm2* suggests a negative regulatory role of jasmonic acid in drought tolerance. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1903
- 35 Ahmad P, Alyemeni M N, Wijaya L, et al. Jasmonic acid alleviates negative impacts of cadmium stress by modifying osmolytes and antioxidants in faba bean (*Vicia faba* L.). *Arch Agron Soil Sci*, 2017, 63: 1889–1899
- 36 Sirhindi G, Mir M A, Abd-Allah E F, et al. Jasmonic acid modulates the physio-biochemical attributes, antioxidant enzyme activity, and gene expression in glycine max under nickel toxicity. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 591
- 37 Bali S, Jamwal V L, Kaur P, et al. Role of P-type ATPase metal transporters and plant immunity induced by jasmonic acid against Lead (Pb) toxicity in tomato. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2019, 174: 283–294
- 38 Shrestha G, Reddy G V P. Field efficacy of insect pathogen, botanical, and jasmonic acid for the management of wheat midge *Sitodiplosis mosellana* and the impact on adult parasitoid *Macroglanes penetrans* populations in spring wheat. *Insect Sci*, 2019, 26: 523–535
- 39 Patt J M, Robbins P S, Niedz R, et al. Exogenous application of the plant signalers methyl jasmonate and salicylic acid induces changes in volatile emissions from citrus foliage and influences the aggregation behavior of Asian citrus psyllid (*Diaphorina citri*), vector of Huanglongbing. *PLoS ONE*, 2018, 13: e0193724
- 40 Sobhy I S, Woodcock C M, Powers S J, et al. *Cis*-jasmonate elicits aphid-induced stress signalling in potatoes. *J Chem Ecol*, 2017, 43: 39–52
- 41 Martínez-Medina A, Fernandez I, Lok G B, et al. Shifting from priming of salicylic acid- to jasmonic acid-regulated defences by *Trichoderma* protects tomato against the root knot nematode *Meloidogyne incognita*. *New Phytol*, 2017, 213: 1363–1377
- 42 Pieterse C M J, Van der Does D, Zamioudis C, et al. Hormonal modulation of plant immunity. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 2012, 28: 489–521
- 43 Campos M L, Kang J H, Howe G A. Jasmonate-triggered plant immunity. *J Chem Ecol*, 2014, 40: 657–675
- 44 Chen Y, Wang Y, Huang J, et al. Salt and methyl jasmonate aggravate growth inhibition and senescence in *Arabidopsis* seedlings via the JA signaling pathway. *Plant Sci*, 2017, 261: 1–9
- 45 Ju L, Jing Y, Shi P, et al. JAZ proteins modulate seed germination through interaction with ABI5 in bread wheat and *Arabidopsis*. *New Phytol*, 2019, 223: 246–260
- 46 Seo J S, Koo Y J, Jung C, et al. Identification of a novel jasmonate-responsive element in the AtJMT promoter and its binding protein for AtJMT repression. *PLoS ONE*, 2013, 8: e55482
- 47 Nakata M, Mitsuda N, Herde M, et al. A bHLH-type transcription factor, ABA-inducible bHLH-type transcription factor/JA-associated MYC2-LIKE1, acts as a repressor to negatively regulate jasmonate signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2013, 25: 1641–1656
- 48 Sasaki-Sekimoto Y, Jikumaru Y, Obayashi T, et al. Basic helix-loop-helix transcription factors jasmonate-associated MYC2-like1 (JAM1), JAM2, and JAM3 are negative regulators of jasmonate responses in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2013, 163: 291–304
- 49 Zhu Z, An F, Feng Y, et al. Derepression of ethylene-stabilized transcription factors (EIN3/EIL1) mediates jasmonate and ethylene signaling synergy in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 12539–12544
- 50 Song S, Huang H, Gao H, et al. Interaction between MYC2 and ETHYLENE INSENSITIVE3 modulates antagonism between jasmonate and ethylene signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2014, 26: 263–279
- 51 Zhang X, Zhu Z, An F, et al. Jasmonate-activated MYC2 represses ETHYLENE INSENSITIVE3 activity to antagonize ethylene-promoted apical hook formation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2014, 26: 1105–1117
- 52 Hu Y, Jiang L, Wang F, et al. Jasmonate regulates the INDUCER OF CBF EXPRESSION-C-REPEAT BINDING FACTOR/DRE BINDING FACTOR1 cascade and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2013, 25: 2907–2924
- 53 Song S, Qi T, Huang H, et al. 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*, 2011, 23: 1000–1013
- 54 Cheng H, Song S, Xiao L, et al. Gibberellin acts through jasmonate to control the expression of MYB21, MYB24, and MYB57 to promote

- stamen filament growth in *Arabidopsis*. *PLoS Genet*, 2009, 5: e1000440
- 55 Mandaokar A, Thines B, Shin B, et al. Transcriptional regulators of stamen development in *Arabidopsis* identified by transcriptional profiling. *Plant J*, 2006, 46: 984–1008
 - 56 Fernández-Calvo P, Chini A, Fernández-Barbero G, et al. The *Arabidopsis* bHLH transcription factors MYC3 and MYC4 are targets of JAZ repressors and act additively with MYC2 in the activation of jasmonate responses. *Plant Cell*, 2011, 23: 701–715
 - 57 Cheng Z, Sun L, Qi T, et al. The bHLH transcription factor MYC3 interacts with the jasmonate ZIM-domain proteins to mediate jasmonate response in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 2011, 4: 279–288
 - 58 Niu Y, Figueroa P, Browse J. Characterization of JAZ-interacting bHLH transcription factors that regulate jasmonate responses in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 2011, 62: 2143–2154
 - 59 Schweizer F, Fernández-Calvo P, Zander M, et al. *Arabidopsis* basic helix-loop-helix transcription factors MYC2, MYC3, and MYC4 regulate glucosinolate biosynthesis, insect performance, and feeding behavior. *Plant Cell*, 2013, 25: 3117–3132
 - 60 Acosta I F, Gasperini D, Chételat A, et al. Role of NINJA in root jasmonate signaling. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 15473–15478
 - 61 Yang D L, Yao J, Mei C S, et al. Plant hormone jasmonate prioritizes defense over growth by interfering with gibberellin signaling cascade. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: E1192–E1200
 - 62 Wild M, Davière J M, Cheminant S, et al. The *Arabidopsis* DELLA *RGA-LIKE3* is a direct target of MYC2 and modulates jasmonate signaling responses. *Plant Cell*, 2012, 24: 3307–3319
 - 63 Hou X, Lee L Y C, Xia K, et al. DELLAs modulate jasmonate signaling via competitive binding to JAZs. *Dev Cell*, 2010, 19: 884–894
 - 64 Jiang Y, Liang G, Yang S, et al. *Arabidopsis* WRKY57 functions as a node of convergence for jasmonic acid- and auxin-mediated signaling in jasmonic acid-induced leaf senescence. *Plant Cell*, 2014, 26: 230–245
 - 65 Salazar R, Pollmann S, Morales-Quintana L, et al. In seedlings of *Pinus radiata*, jasmonic acid and auxin are differentially distributed on opposite sides of tilted stems affecting lignin monomer biosynthesis and composition. *Plant Physiol Biochem*, 2019, 135: 215–223
 - 66 Li W, Li S X. Advances in insect resistance of forest trees (in Chinese). *J Southwest Forest Univ (Nat Sci)*, 2018, 38: 180–190 [李薇, 李淑娴. 林木抗虫性研究进展. 西南林业大学学报(自然科学), 2018, 38: 180–190]
 - 67 Filella I, Peñuelas J, Llusà J. Dynamics of the enhanced emissions of monoterpenes and methyl salicylate, and decreased uptake of formaldehyde, by *Quercus ilex* leaves after application of jasmonic acid. *New Phytol*, 2006, 169: 135–144
 - 68 An Y, Shen Y, Wu L, et al. A change of phenolic acids content in poplar leaves induced by methyl salicylate and methyl jasmonate. *J For Res*, 2006, 17: 107–110
 - 69 Zeneli G, Krokene P, Christiansen E, et al. Methyl jasmonate treatment of mature Norway spruce (*Picea abies*) trees increases the accumulation of terpenoid resin components and protects against infection by *Ceratocystis polonica*, a bark beetle-associated fungus. *Tree Physiol*, 2006, 26: 977–988
 - 70 Miller B, Madilao L L, Ralph S, et al. Insect-induced conifer defense. White pine weevil and methyl jasmonate induce traumatic resinosis, *de novo* formed volatile emissions, and accumulation of terpenoid synthase and putative octadecanoid pathway transcripts in *Sitka spruce*. *Plant Physiol*, 2005, 137: 369–382
 - 71 Ryu M, Mishra R C, Jeon J, et al. Drought-induced susceptibility for *Cenangium ferruginosum* leads to progression of *Cenangium*-dieback disease in *Pinus koraiensis*. *Sci Rep*, 2018, 8: 16368
 - 72 Luo J, Zhou J J, Zhang J Z. Aux/IAA gene family in plants: Molecular structure, regulation, and function. *Int J Mol Sci*, 2018, 19: 259
 - 73 Caretto S, Quarta A, Durante M, et al. Methyl jasmonate and miconazole differently affect artemisinin production and gene expression in *Artemisia annua* suspension cultures. *Plant Biol*, 2011, 13: 51–58
 - 74 Wei S. Methyl jasmonic acid induced expression pattern of terpenoid indole alkaloid pathway genes in *Catharanthus roseus* seedlings. *Plant Growth Regul*, 2010, 61: 243–251
 - 75 Deng X, Guo D, Yang S, et al. Jasmonate signalling in the regulation of rubber biosynthesis in laticifer cells of rubber tree, *Hevea brasiliensis*. *J Exp Bot*, 2018, 69: 3559–3571
 - 76 Yamada S, Kano A, Tamaoki D, et al. Involvement of *OsJAZ8* in jasmonate-induced resistance to bacterial blight in rice. *Plant Cell Physiol*, 2012, 53: 2060–2072
 - 77 Oh Y, Baldwin I T, Gális I. NaJAZh regulates a subset of defense responses against herbivores and spontaneous leaf necrosis in *Nicotiana attenuata* plants. *Plant Physiol*, 2012, 159: 769–788

- 78 Wu H, Ye H, Yao R, et al. OsJAZ9 acts as a transcriptional regulator in jasmonate signaling and modulates salt stress tolerance in rice. *Plant Sci*, 2015, 232: 1–12
- 79 Ye H, Du H, Tang N, et al. Identification and expression profiling analysis of TIFY family genes involved in stress and phytohormone responses in rice. *Plant Mol Biol*, 2009, 71: 291–305
- 80 Howe G A, Major I T, Koo A J. Modularity in jasmonate signaling for multistress resilience. *Annu Rev Plant Biol*, 2018, 69: 387–415
- 81 Plett J M, Daguerre Y, Wittulsky S, et al. Effector MiSSP7 of the mutualistic fungus *Laccaria bicolor* stabilizes the *Populus* JAZ6 protein and represses jasmonic acid (JA) responsive genes. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 8299–8304
- 82 Adams E, Turner J. COI1, a jasmonate receptor, is involved in ethylene-induced inhibition of *Arabidopsis* root growth in the light. *J Exp Bot*, 2010, 61: 4373–4386
- 83 Zhu F Y, Chan W L, Chen M X, et al. SWATH-MS quantitative proteomic investigation reveals a role of jasmonic acid during lead response in *Arabidopsis*. *J Proteome Res*, 2016, 15: 3528–3539
- 84 Lackman P, González-Guzmán M, Tilleman S, et al. Jasmonate signaling involves the abscisic acid receptor PYL4 to regulate metabolic reprogramming in *Arabidopsis* and tobacco. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 5891–5896

Jasmonic acid signaling and its research progress in woody plants

CHEN JinHuan^{1,2,3}, TIAN YuRu^{1,2}, LI AiJia^{1,2}, XIA XinLi^{1,2,3} & YIN WeiLun^{1,2,3}

¹ College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

² Beijing Advanced Innovation Center for Tree Breeding by Molecular Design, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

³ National Engineering Laboratory of Tree Breeding, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

As an important plant endogenous hormone, jasmonic acids are widely involved in many biological processes, such as regulating plant growth and development, defense response, flowering time. Moreover, many studies have shown that JAs regulates fruit quality and metabolite content. This paper summarized the effects of jasmonic acid signal on stress response, flowering time regulation, floral organ development, color quality and metabolic components of plants, expounded the latest research progress of jasmonic acid signal in plants, especially in woody plants. We proposed that the study of jasmonic acid signaling should be biased towards economic plants, expanding screening of interaction factors, taking the differences of different genotypes and multiple biological pathways into account in order to fully reveal the diversity of jasmonate signal regulation pathway and the complexity of transduction mechanism, and explore its potential function in forest.

jasmonic acid signal, woody plants, growth and development, stress response, flowering and fruiting

doi: 10.1360/SSV-2019-0203