

茉莉酸类化合物与单线态氧相互作用的研究进展

庞洪影¹, 王彦杰², 谢立波³, 黄凤兰⁴, 彭 木⁴, 孟凡娟¹

(1. 东北林业大学 生命科学院, 黑龙江 哈尔滨 150040; 2. 中国科学院 成都生物研究所, 四川 成都 600041;

3. 黑龙江省农业科学院 园艺分院, 黑龙江 哈尔滨 150069; 4. 内蒙古民族大学 生命科学院, 内蒙古 通辽 028000)

摘 要:茉莉酸类化合物包括茉莉酸及其衍生物, 是一类基本的植物激素, 作为信号分子在植物的生长发育和胁迫信号响应过程中具有重要的作用。在茉莉酸类化合物对外界环境防御和调控细胞凋亡过程中, 与单线态氧相互作用。现主要介绍了茉莉酸类化合物信号转导过程与单线态氧的相互作用。

关键词:茉莉酸; 单线态氧; 相互作用

中图分类号:Q 946. 885 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2011)22-0180-04

茉莉酸类(Jasmonates, JAs)化合物作为信号分子, 通过调控下游相关基因的表达水平, 在植物的花发育、胚胎形成、种子萌发、果实成熟及叶片衰老等进程中起着十分关键的作用。茉莉酸类化合物广泛存在于自然界, 是一类基本的植物激素, 包括茉莉酸(Jasmonic acid, JA)、茉莉酸甲酯(Methyl Jasmonates, Me-JA)以及其它的衍生物等, 是许多植物体内产生的天然化合物。在植物的各种生理过程中起到重要作用, 并参与伤害防御过程, 例如: 真菌病原体和激活子能够促进 JA 在细胞中的积累。同时植物在受到紫外照射或者在高温的条件下也会引起 JA 的积累, 从而说明 JA 在植物的生物与非生物胁迫过程中起到了重要作用^[1]。

根据近几年的研究显示, JA 在响应单线态氧¹O₂ (ROS(Reactive oxygen specie)的一种主要形式)的过程中也会产生。通常在植物体内处于反应中心的激发态叶绿素分子可以和分子氧相互作用, 经过 3 次氧化过

程, 从而促使¹O₂生成, 此反应也可以由叶绿素的光吸收前体和降解产物引发。目前与单线态氧有关的信号网络已经被发现, 其中 JA 和它的生物合成前体 12-氧代植二烯酸(12-oxo-phytodienoic acid, cis-(+)-OPDA)参与了此过程^[1]。根据以上研究结果, 现就茉莉酸类化合物与¹O₂的相互作用机制进行综述。

1 单线态氧(¹O₂)的产生

在植物光合作用进行过程中, 叶绿素能够吸收光能并进行能量转换^[1]。但是在胁迫条件下, 受激活的叶绿素分子(或者其卟啉环)可直接和氧分子作用产生高激活态的¹O₂^[2], 单线态氧和其它类型的 ROS(主要包括 H₂O₂、O₂⁻和¹O₂)一样, 对植物产生不利影响, 为了防止 ROS 的负面效应, 高等植物可以消除 ROS, 从而保持体内处于平衡状态^[4]。通常叶绿素的生物合成途径被严格的控制^[1, 5-6]。当被子植物在黑暗条件下生长时, 叶绿素的生物合成停留在原叶绿素酸酯阶段, 即: 叶绿素酸酯前体。并且一旦原叶绿素酸酯达到一定阈值时, 5-氨基酮戊酸合成停止, 只有再次光照后, 原叶绿素酸酯才可以进一步转化, 消除 5-氨基酮戊酸合成抑制作用。

Meskauskiene 等利用拟南芥的 *flu* (fluorescent) 突变体, 阐述了单线态氧产生的过程。通过光暗循环, 在暗阶段的最后阶段形成游离的酯酸分子, 从而促使这种突变体体内大量积累酯酸分子, 而一旦被光照后这些游离的酯酸分子又可以被激活, 最后导致¹O₂的形成, 从而破坏细胞膜结构, 改变基因表达模式。

2 与 JA 有关的单线态氧信号途径

利用 *flu* 突变体, 发现 JA 可能参与植株的生长抑制和细胞凋亡的过程^[7]。拟南芥 *flu* 突变体幼苗在黑

第一作者简介: 庞洪影(1986-), 女, 在读硕士, 现主要从事植物资源研究工作。

责任作者: 孟凡娟(1975-), 女, 博士, 副教授, 现主要从事植物资源研究工作。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30901142, 31000293); 东北林业大学研究生科技创新资助项目(STIP10); 黑龙江省自然科学基金资助项目(C201002); 中央高校基本科研业务费专项资金资助项目(DL11CA02); 黑龙江省博士后启动基金资助项目(LBH-Q09186); 航天育种工程资助项目(2006HT20012); 国家大宗蔬菜产业技术体系资助项目(CARS-25-G-11); 黑龙江省自然科学基金重点资助项目(2D200818-01); 黑龙江省自然基金资助项目(C200943)。

收稿日期: 2011-08-25

暗-光照交替的条件下生长缓慢,而黄化苗光照后会死亡。并且在 8 h 的黑暗后进行光照后,成熟植物中的细胞也会死亡。针对这些现象,提出 $^1\text{O}_2$ 效应^[7-9],包括脂质过氧化和细胞膜破坏及信号级联反应。利用转录组进一步研究发现,获得了大量的对 $^1\text{O}_2$ 产生反应的基因,其中表现下调的主要是与光合作用有关的蛋白,而表现下调的基因主要包括 *BONZAI* (*BON*) 1, *BONI-ASSOCIATED PROTEIN* (*BAP*) 1, *ENHANCED DISEASE SUSCEPTIBILITY* (*EDS*) 1 基因以及编码参与乙烯和 JA 生物合成的相关酶基因。Op den camp 等^[7]发现 $^1\text{O}_2$ 可以促使 13-氢过氧化亚麻酸在成熟 *flu* 突变体植株中积累,而 13-氢过氧化亚麻酸是 JA 生物合成途径中的一种间接产物。

3 与 JA 相关的光合基因表达

JA 不但可以诱导大量蛋白质(通常叫做依赖于 JA 的 JIPs 蛋白)的产生,而且可以抑制光合成蛋白质的形成。例如:在叶绿体中,JA 诱导的细胞核和细胞质光合成基因受抑制,在叶绿体 RBCL 模式(此过程能编码大量的 1,5-2-磷酸核酮糖亚基)中,JA 的抑制效应导致了 1,5-2-磷酸核酮糖羧化酶及加氧酶的合成抑制,从而导致了光合成速率和二氧化碳固定效率的下降。另外,编码光合成蛋白的核基因也可以被 JA 关闭^[10-16],而且即使仍存在大量的功能 mRNA,但是无法转录出蛋白质^[16]。研究发现翻译过程中关键调解者核糖体磷酸化蛋白 S6 的变化可能导致这种变化的直接原因^[12-16]。

同时对离体的大麦叶片进行 Me-JA 处理后发现 80 s 核糖体快速地被降解成亚基,而这种效应是由于 60 kDa 的细胞溶胶蛋白质 JIP60^[17]和 80 s 植物核糖体的相互作用而引起的,其中 JIP60 与在细菌和植物中的核糖体发现的非活性蛋白 RIPs 高度同源^[18-19],而 RIPs 根据氮末端的情况分为 I 型和 II 型,二者均是真核蛋白合成的抑制物^[19-21],可以催化切割残留于 28S rRNA 的特定腺嘌呤核苷酸的保守 N-糖苷,从而导致了蛋白质合成的终止。另外,JIP60 的 C 末端结构域和真核起始因子 eIF4 γ 有关,参与细胞的压力平衡和防御蛋白的合成,但是对比大麦和其它单子叶植物的研究发现,在模式植物拟南芥染色体基因组中未发现 JIP60 或者任何其它的 RIP 相关基因,然而,拟南芥对于压力的应答和在大麦 80 s 核糖体中转录的抑制有相似类型蛋白参与,说明该过程有不同蛋白质参与。值得注意的是,ME-JA 已经被发现在有 *flu* 同源基因的大麦中出现(用 *tigrina-d. 12* 表示),且该基因在早期和晚期转录效应一致。*tigrina-d. 12* 就像 *flu* 一样可以在从光下转移到黑暗中积累酸脂,并利用色素作为光敏剂,这表明了与单线态氧有关的 JA 产物可能提供早期信号。

4 JA 参与的细胞凋亡调控

植物激素乙烯,SA 和 JA 等在细胞凋亡调节中起着重要作用。在成熟的 *flu* 突变体的绿叶中,脂质过氧化酶可促使 OPDA 和 JA 合成^[21]。相反,当黄化植物被辐射时,不饱和的膜脂肪酸片段 α -亚麻酸和 α -亚油酸被转化为非酶物质,而在这种情况下,单线态氧可以加重了这一效应。但也有人认为细胞凋亡不仅受 JA 影响,同时也受一些产生 JA 的中间物质影响^[22]。同时对参与乙烯和 SA 合成酶的研究发现:它们的信号转导途径也与单线态有关,而且 SA 可以影响 JA 的信号表达。除 JA 在细胞凋亡中的作用研究,还发现:JA 可以与 ROS 相互作用,对臭氧环境做出应答,例如,JA 敏感型的 *jar1* 和 *coil* 突变体,还有依赖于 JA 的 *fal3-fad7-fad88* 突变体,都表现出臭氧引发的氧化猝发,SA 积累和 H_2O_2 积累。*jar1* 显示了一种短暂的细胞死亡和一种超氧阴离子的积累(类似于已经在 *rcd1* 植物中的发现),而且还发现用 JA 处理烟草细胞可以减少 O_3 的伤害,而这种效应,可以通过促进乙烯受体蛋白的合成而获得。但是利用番茄为材料并未发现在乙烯受体 LF-ETR(NR)方面对臭氧敏感性方面的调控作用。在 *cet2* 和 *cet4.1* 植物中的损伤过程独立于 CO111 调节的 JA 和 SA 2 种信号,而对于 *cet3* 植株与 CO111 调节的 JA 和 SA 的信号均有关。所以综合以上分析认为,SA、JA^[23]和乙烯等信号之间发生相互作用,均参与植物的细胞凋亡工程。

5 JA 参与的线粒体活性氧代谢

线粒体在植物细胞死亡过程中起着重要作用^[24]。 $^1\text{O}_2$ 和 JA 介导的细胞死亡在放射过的 *flu* 类似于一种程序性细胞死亡(PCD),这个过程包括细胞聚集、染色质分离、核 DNA 的裂解和细胞色素 C 从线粒体到细胞质的释放,能否进入 PCD 依赖于线粒体细胞膜的凋亡信号。通常线粒体膜的渗透性及细胞色素 C 的释放受多种信号影响,如:钙离子和 ROS 水平。相反,线粒体能力的丧失可导致大量 ROS 的形成,因此出现了强烈的反馈效应。其中 BCL-2 类蛋白,依赖于 SA 的 ROS 产物均可引发细胞质钙离子增加,从而抑制线粒体功能。而 JA 也能够引起线粒体 ROS 产生和线粒体膜通透性的改变^[25]。

通过对 ROS 的产生和线粒体动力和功能的关系发现:Me-JA 是一个 ROS 的强诱导物,利用 Me-JA 处理拟南芥,1 h 内 ROS 就可以在线粒体中大量积累,1 s 后进发,3 h 后就可以在叶绿体中被检测到^[26]。线粒体膜的通透性会严重影响线粒体的移动性,最为显著的是叶绿体的光化学效率也会明显降低,尽管细胞色素 C 释放还没有被研究透彻,但是 JA 可能诱发 PCD 和细胞凋亡,这种方式在动物中也被发现。事实上,在动物中,JA 能够引发线粒体膜渗透性改变和细胞色素

C的释放^[27]。例如:在人类 A549 的肺癌细胞中, Me-JA 能通过诱导促凋亡的 *Bcl-2*, *Bax* 和 *Bcl-X* 基因并且激活细胞凋亡蛋白酶 3。而且还发现其它促凋亡信号也能与 JA 相互作用调节细胞死亡^[28]。例如:鞘氨醇作为一种促凋亡信号分子,它能够激活溶酶体 B 和 D,参与移除细胞凋亡蛋白酶。而鞘氨醇类似物毒素 B1 是一个高效的单线态氧依赖的 PCD 诱导物,受毒素 B1 诱导的 PCD 在植物中需要 SA、JA 和乙烯的参与,类似于 *flu* 植物中单线态氧引发的细胞死亡。但是也发现鞘氨醇信号途径中的加速细胞死亡蛋白 (Accelerated cell death ACD11)在膜之间的脂质运输,被认为是 PCD 和体内毒素防御的负调控作用。PCD 的激活和在 ACD11 防御途径中需要 SA 和增强疾病的易感性 (Enhanced disease susceptibility, EDS1),但是不依赖完整的 JA 或者乙烯信号流,这种矛盾性的结果,可能是由于在高等植物中存在着细胞死亡的多种方式的原因^[29]。

综合以上信息,认为茉莉酸类化合物不仅可以对植物起防御作用,而且还可以调控细胞凋亡。在以上的反应过程中,通过利用 *flu* 突变体和细胞程序性死亡的过程发现:单线态氧可以通过 JA 形成的中间产物,如:13-氢过氧化亚麻酸与 JA 相互作用,或者单线态氧间接的增强 JA 的生理学效应,与 JA 相互作用;反之,JA 可直接诱导单线态氧的形成,所以 JA 与单线态氧之间可能存在一定的信号响应机制,需要进一步深入研究。

参考文献

- [1] Triantaphyllides C, Kriskhe M, Hoeberichts F A, et al. Singlet oxygen is the major reactive oxygen species involved in photooxidative damage to plants[J]. Plant Physiol, 2008, 148: 960-968.
- [2] Rebeiz C A, Motanzer-Zouhoor A, Mayasich J M, et al. Phytodynamic Herbicides[M]. CRC Crit Rev Plant Sci, 1988: 385-436.
- [3] Von Wettstein D, Gough S, Kannangara C G. Chlorophyll biosynthesis[J]. Plant Cell, 1995, 7: 1039-1057.
- [4] Foyer C H, Noctor G. Oxygen processing in photosynthesis[J]. New Phytol, 2000, 146: 358-388.
- [5] Matringe M, Camadro J-M, Labbe P, et al. Protoporphyrinogen oxidase as molecular target for diphenyl ether herbicides[J]. Biochem J, 1989, 260: 231-235.
- [6] Mock H P, Keetman U, Kruse E, et al. Defense responses to tetrapyrrole-induced oxidative stress in transgenic plants with reduced uroporphyrinogen decarboxylase or coproporphyrinogen oxidase activity[J]. Plant Physiol, 1998, 116: 107-116.
- [7] Op den Camp R, Przybyla D, Ochsenbein C, et al. Rapid induction of distinct stress responses after the release of singlet oxygen in Arabidopsis[J]. Plant Cell, 2004, 15: 2320-2332.
- [8] Danon A, Miersch O, Felix G, et al. Concurrent activation of cell death-regulating signalling pathways by singlet oxygen in Arabidopsis thaliana[J]. Plant J, 2005, 41: 68-80.
- [9] Wagner D, Przybyla D, Op den Camp R, et al. The genetic basis of singlet oxygen-induced stress responses of Arabidopsis thaliana[J]. Science, 2004, 306: 1183-1185.
- [10] Lee K P, Kim C, Landgraf F, et al. EXECUTER1 and EXECUTER2-dependent transfer of stress-related signals from the plastid to the nucleus of Arabidopsis thaliana[J]. Proc Natl Acad Sci, USA, 2007, 104: 10270-10275.
- [11] Weidhase R A, Kramell H, Lehmann J, et al. Methyl jasmonate-induced changes in the polypeptide pattern of senescing barley leaf segments[J]. Plant Sci, 1987, 51: 177-186.
- [12] Müller-Uri F, Parthier B, Nover L. Jasmonate-induced alteration of gene expression in barley leaf segments analyzed by in vivo and in vitro protein synthesis[J]. Planta, 1988, 176: 241-248.
- [13] Jambunathan N, Siani J M, McNellis T W. A humidity-sensitive Arabidopsis copine mutant exhibits precocious cell death and increased disease resistance[J]. Plant Cell, 2001, 13: 2225-2240.
- [14] Yang H, Yang S, Li Y, et al. The Arabidopsis BAP1 and BAP2 genes are general inhibitors of programmed cell death[J]. Plant Physiol, 2007, 145: 135-146.
- [15] Li Y, Yang S, Yang H, et al. The TIR-NB-LRR gene SNC1 is regulated at the transcript level by multiple factors[J]. Mol Plant Microbe Interact, 2007, 20: 1449-1456.
- [16] Weidhase R A, Kramell H, Lehmann J, et al. Methyl jasmonate-induced changes in the polypeptide pattern of senescing barley leaf segments[J]. Plant Sci, 1987, 51: 177-186.
- [17] Reinbothe S, Reinbothe C, Parthier B. Methyl jasmonate represses translation initiation of a specific set of mRNAs in barley[J]. Plant, 1993 (4): 459-467.
- [18] Reinbothe S, Reinbothe C, Parthier B. Methyl jasmonate-regulated translation of nuclear-encoded chloroplast proteins in barley[J]. Biol Chem, 1993, 268: 10606-10611.
- [19] Becker W, Apel K. Isolation and characterization of a cDNA encoding a novel jasmonate-induced protein of barley[J]. Plant Mol Biol, 1992, 19: 1065-1067.
- [20] Stirpe F, Barbieri L. Ribosome-inactivating proteins up to date[J]. FEBS Lett, 1996, 195: 1-8.
- [21] Van Damme EJM, Hao Q, Chen Y, et al. A family of plant proteins that do more than inactivate ribosomes[J]. Crit Rev Plant Sci, 2001, 20: 395-465.
- [22] Coleman W H, Roberts W K. Inhibitors of animal cell-free protein synthesis from grains[J]. Biochim Biophys Acta, 1982, 696: 239-244.
- [23] Stirpe F, Bailey S, Miller S P, et al. Modification of ribosomal RNA by ribosome-inactivating proteins from plants[J]. Nucleic Acids Res, 1988, 16(4): 1349-1357.
- [24] 吴莹, 陶雷, 袁红梅. JAZ 蛋白介导的茉莉酸信号传递[J]. 安徽农业科学, 2008, 16: 6811-6812.
- [25] 杨素铀. 茉莉酸及其生理作用和分子机理[J]. 西北师范大学学报, 1996(2): 116-120.
- [26] 马崇坚, 刘俊, 谢从华. 茉莉酸类物质的功能与胁迫防御[J]. 华中农业大学学报, 2001(6): 603-608.
- [27] Sanders P M, Lee P Y, Biesgen C, et al. The Arabidopsis DELAYED DEHISCENCE1 gene encodes an enzyme in the jasmonic acid synthesis pathway[J]. Plant Cell, 2000, 12: 1041-1061.
- [28] Schewe T, Halangk W, Hiebssch C, et al. Lipoygenase in rabbit reticulocytes which attacks phospholipids and intact mitochondria[J]. FEBS Lett, 1975, 60: 149-152.
- [29] Van Leyen K, Duvolsini R M, Engelhardt H, et al. A function for lipoygenase in programmed organelle degradation[J]. Nature, 1998, 395: 392-395.

(该文作者还有周宇, 工作单位为黑龙江省农业科学院园艺分院。)

浅谈黑龙江省食用菌产业发展现状

马云桥¹, 许 栩²

(1. 黑龙江省经济作物技术指导站, 黑龙江 哈尔滨 150036; 2. 中国人民大学 信息学院, 北京 100872)

摘 要:在对黑龙江省食用菌主产区多次调研了解的基础上, 阐述了黑龙江省食用菌产业现状、推进做法和存在的问题, 并提出产业发展方向和保障措施, 值得思考和借鉴。

关键词:食用菌; 现状; 对策

中图分类号:S 646(235) **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2011)22-0183-03

经过几年的快速发展, 食用菌产业已成为黑龙江省种植业中最具创收优势的产业, 为加快全省经济转型、解决剩余劳动力就业、促进农民增收、实现经济和社会及生态效益的三大统一做出了突出贡献。黑龙江省食用菌产业大发展、快发展, 引起多方关注。通过对黑龙江东宁县、海林市、尚志市、大兴安岭地区等地食用菌生产的调研, 了解一些食用菌发展情况, 现做以简要阐述。

1 产业发展概况

黑龙江省作为食用菌生产大省, 近几年在各级党委政府的高度重视、农业等有关部门的大力支持、食用菌从业人员的共同努力下, 食用菌生产在应用技术研究、新技术推广、标准化生产、科技到户等方面取得了进展, 菌农获得了可观的经济效益, 食用菌产业呈现出蓬勃发展的繁荣景象。目前, 食用菌业在全省种植业

中仅次于粮、菜, 居第 3 位, 由 2005 年的全国第 9 位已跃居全国第 5 位。2010 年全省食用菌生产面积 2 万 hm^2 , 鲜品总产量 154.2 万 t, 总产值 71.6 亿元。其中黑木耳生产面积 1.84 万 hm^2 , 产值 56.1 亿元; 滑菇生产面积 580 hm^2 , 产值 6.5 亿元; 平菇生产面积 227 hm^2 , 产值 4.1 亿元。消耗农作物秸秆、农产品下脚料、废弃枝条和木屑等农业废料 245 万 t。2011 年据不完全统计, 食用菌面积将达到 2.7 万 hm^2 , 仍保持快速发展态势。

1.1 优势区域带动明显

黑龙江省充分发挥资源、气候、技术等优势, 推行适地适栽, 很多地区食用菌已成为其主导产业之一。如哈尔滨市郊区、伊春朗乡的香菇, 东宁、尚志、五常的黑木耳, 林口的滑子蘑, 肇东的平菇, 海林的猴头菇等。食用菌生产正从千家万户的分散种植逐步向集约化、规模化方向发展, 涌现出一批规模化和具有区域特色的食用菌专业村和生产基地, 规模效益得到体现。全省产值超亿元的县(市、区)增加到 12 个, 其中尚志市、东宁县、海林市产值超 15 亿元。黑木耳、猴头菇产量位居全国首位, 滑菇位于全国第 2 位, 平菇位于全国第 9 位。

第一作者简介:马云桥(1973-), 男, 本科, 享受研究员待遇高级农艺师, 现主要从事食用菌与蔬菜的技术指导及政策调研与综合情况统计和食用菌与蔬菜产业发展规划制定等工作。E-mail: qiaoyun228@163.com。

收稿日期:2011-07-21

Study Progress of Interaction Between Jasmonates and the Singlet Oxygen

PANG Hong-ying¹, WANG Yan-jie², XIE Li-bo³, HUANG Feng-lan⁴, PENG Mu⁴, MENG Fan-juan¹, ZHOU Yu³

(1. College of Life Science, Northeast Forestry University, Harbin, Heilongjiang 150040; 2. Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Science, Chengdu, Sichuan 600041; 3. Horticultural Sub-Academy, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin, Heilongjiang 150069; 4. College of Life Sciences, Inner Mongolia University for the Nationality, Inner Mongolia Autonomous Region, Tongliao, Inner Mongolia 028000)

Abstract: Jasmonates(JAs)including jasmonic acid and its derivatives are one of plant hormones, and play an important role as a signal molecule in plant growth and stress signal response. In the outside environment defense and regulation of cell apoptosis process, JAs interact singlet oxygen. This article mainly introduced the interaction of jasmonic acid compounds and singlet oxygen process in signalling pathways.

Key words: Jasmonates; singlet oxygen ; interaction