

茉莉酸在植物抗逆性中的研究进展

张乐欢, 邹昌玉, 朱天翔, 杜美霞, 邹修平, 何永睿, 陈善春*, 龙琴*

西南大学 中国农业科学院柑桔研究所, 重庆 400712

张乐欢, 邹昌玉, 朱天翔, 杜美霞, 邹修平, 何永睿, 陈善春, 龙琴. 茉莉酸在植物抗逆性中的研究进展[J]. 生物工程学报, 2024, 40(1): 15-34.

ZHANG Lehuan, ZOU Changyu, ZHU Tianxiang, DU Meixia, ZOU Xiuping, HE Yongrui, CHEN Shanchun, LONG Qin. The role of jasmonic acid in stress resistance of plants: a review[J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2024, 40(1): 15-34.

摘要: 茉莉酸(jasmonic acid, JA)是一种植物内源合成的脂类激素, 在植物响应胁迫的调控中发挥着重要作用。本文概括了JA的生物合成与代谢途径及其调控机制; 总结了JA信号的传导通路; 系统归纳了JA在植物响应生物和非生物胁迫应答中的作用机制和调控网络, 重点关注了最新的研究进展。此外, 本文梳理了JA与其他植物激素在植物抗逆性调节过程中的信号交流。最后讨论了JA信号通路介导的植物抗逆性研究中亟待解决的问题, 并展望了新的分子生物学技术在调控JA信号通路增强作物抗性中的应用前景, 以期植物的抗逆性研究和改良提供参考。

关键词: 茉莉酸; 生物胁迫; 非生物胁迫; 植物抗逆性

The role of jasmonic acid in stress resistance of plants: a review

ZHANG Lehuan, ZOU Changyu, ZHU Tianxiang, DU Meixia, ZOU Xiuping, HE Yongrui, CHEN Shanchun*, LONG Qin*

Citrus Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Southwest University, Chongqing 400712, China

Abstract: Jasmonic acid (JA), a plant endogenously synthesized lipid hormone, plays an important role in response to stress. This manuscript summarized the biosynthesis and metabolism of JA and its related regulatory mechanisms, as well as the signal transduction of JA. The

资助项目: 国家自然科学基金青年科学基金项目(32202425); 中央高校基本科研业务费专项资金资助(SWU120059); 国家现代农业产业技术体系建设专项资金项目(CARS-26)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China for Youth (32202425), the Special Fund for Basic Scientific Research Business Expenses of Central Colleges and Universities (SWU120059), and the Special Fund Project for the Construction of National Modern Agricultural Industrial Technology System (CARS-26).

*Corresponding authors. E-mail: CHEN Shanchun, chenshanchun@cric.cn; LONG Qin, longqin@cric.cn

Received: 2023-02-15; Accepted: 2023-05-29

mechanism and regulatory network of JA in plant response to biotic and abiotic stresses were systematically reviewed, with the latest advances highlighted. In addition, this review summarized the signal crosstalk between JA and other hormones in regulating plant resistance to various stresses. Finally, the problems to be solved in the study of plant stress resistance mediated by JA were discussed, and the application of new molecular biological technologies in regulating JA signaling to enhance crop resistance was prospected, with the aim to facilitate future research and application of plant stress resistance.

Keywords: jasmonic acid; biotic stress; abiotic stress; plant resistance

植物在面对复杂且不断变化的生活环境时,经常会遇到多种生存挑战,这些挑战主要来自生物和非生物两个方面^[1]。面对这些挑战,植物已进化出复杂的防御机制来抵抗、缓解或恢复正常生长^[2]。在过去几十年的研究中,植物中重要的调节因子——植物激素在植物抗性扮演的角色^[3],受到了众多研究者的青睐,并得到了广泛的关注。目前,有9种植物激素被认为与植物抗逆性相关^[4],其中茉莉酸(jasmonic acid, JA)在植物抗逆性方面的作用引起了极大的关注。

JA及其衍生物是一类重要的脂基植物激素,普遍存在于高等植物中^[5],统称为茉莉素(jasmonate, JAs)^[2]。JAs作为信号分子或诱导剂,控制着许多植物生理过程,具有多种生理功能,不仅在抑制种子萌发、促进根生长^[6-7]、延迟开花^[8]、影响叶片衰老黄化^[9]和果实成熟^[10]等诸多方面起着关键作用,还参与植物响应低温、干旱、机械损伤、食草动物取食和病原菌侵染等非生物和生物胁迫的抗性反应,增强或降低植物对各种胁迫的耐受性。近年来,JA在植物抗性方面的研究已经取得了许多重要的进展。如,植物受到胁迫后,首先通过两个自身免疫系统来抵御胁迫,即病原相关分子模式激发的免疫反应(PAMP-triggered immunity, PTI)和效应蛋白激发的免疫反应(effector-triggered immunity, ETI),且已建立了植物与胁迫(环境)相互作用的一些分子模型,包括识别微生物相关分子模式

(pathogen-associated molecular patterns/microbe-associated molecular patterns, PAMPs/MAMPs)、损伤相关分子模式(damage-associated molecular patterns, DAMPs)和线虫相关分子模式(nematode-associated molecular patterns, NAMPs)^[11-13]。前人的研究表明,这些分子模型与JA信号通路有关^[11,14],尤其是DAMPs可快速合成JA并激活JA信号^[15-16]。胁迫刺激被植物细胞受体识别后,JA信号通路的核心成分茉莉酸异亮氨酸(jasmonoyl-isoleucine, JA-Ile)的合成被激活,并通过下游转录因子的相互作用,促进植物生长发育和启动特定保护机制^[17]。因此,JA在植物抗性方面扮演的重要角色,引起了广泛的研究。

本文将回顾JA的生物合成、代谢和信号传导通路,总结JA参与调控植物抵抗各种胁迫的分子机制,重点关注最新研究进展,并对JA在植物抵御胁迫过程中发挥的功能进行了总结和展望,并进一步整理了JA与其他植物激素相互作用的分子网络及其在植物抗性调节过程中的作用。

1 茉莉酸的生物合成与代谢

1.1 茉莉酸的生物合成

JA的合成过程发生在植物细胞叶绿体、过氧化物酶体和细胞质中,其合成过程本质上是以细胞膜释放的亚麻酸为底物的一系列酶促反应,亚麻酸进入叶绿体,即开启了JA的合成过

程^[18]。研究表明, α -亚麻酸在叶绿体中经脂氧合酶(lipoxygenase, LOX)催化合成 13S-氢过氧亚麻酸(13S-hydroperoxylinolenic acid, 13-HPOT), 13-HPOT 在丙二烯氧化物合酶(allene oxide synthase, AOS)和丙二烯氧化物环化酶(allene oxide cyclase, AOC)的作用下转化为 12-氧-植物二烯酸(12-oxo-phytodienoic acid, OPAD); 之后 OPAD 被转运至过氧化物酶体中, 经还原酶 3 (12-oxophytodienoate reductase, OPR3)和 3 次 β -氧化后转化为(+)-7-Iso-JA^[6,19]; 之后(+)-7-Iso-JA 被运输到细胞质, 在依赖 ATP 的腺苷酸形成酶(jasmonic acid resistant 1, JAR1)的催化下与异亮氨酸(L-isoleucine, Ile)结合, 形成公认最具生物活性的茉莉酸类化合物(+)-7-Iso-JA-Ile^[7,20], 最终形成具有生物活性的 JA-Ile, 除此之外, JAR1 还催化 JA 与其他氨基酸形成共轭复合

物, 之后这些复合物被茉莉酸转运蛋白 1 (jasmonic acid transporter 1, JAT1)运输到细胞核中发挥功能^[21]。也有报道称, 在过氧化物酶体中 OPDA 也可先经过 3 次 β -氧化后合成 4,5-双脱氢茉莉酸(4,5-didehydro-JA, 4,5-ddh-JA), 之后经 OPR2 催化合成 JA^[22-23]。ABC 转运蛋白 (comatose, CTS)被认为部分参与 OPDA 输入过氧化物酶体的过程^[24], Guan 等^[25]研究表明, 在叶绿体外膜上存在一种 OPDA 输出蛋白, 并将其命名为 JASSY, 但 OPDA 从叶绿体向过氧化物酶体运输的机制尚不清楚(图 1)^[21-25]。

1.2 茉莉酸的代谢

JA 代谢转化产生茉莉酸盐的过程, 主要通过以 JA 和 JA-Ile 为底物的至少 12 条代谢途径实现^[26]。JA 通过茉莉酸羧甲基转移酶(jasmonic acid carboxyl methyltransferase, JMT)合成茉莉酸

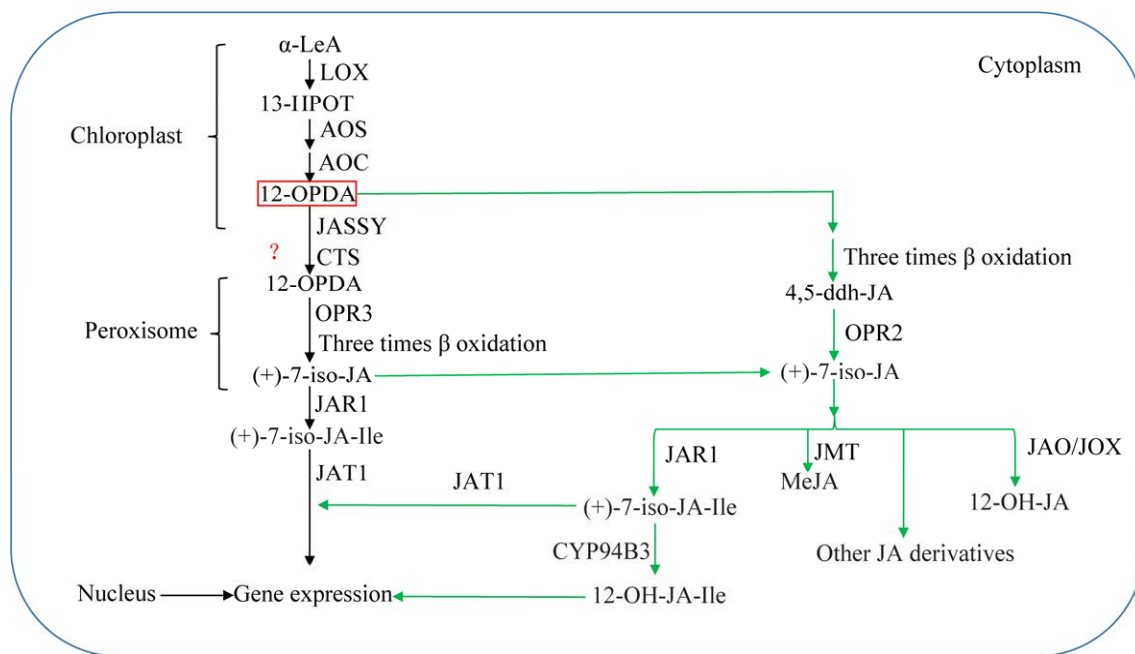


图 1 JA 及其衍生物的生物合成^[2,21-25]

Figure 1 Biosynthesis of JA and its derivatives^[2,21-25]. JA: Jasmonic acid; JASSY: Chloroplast outer membrane protein; CTS: ABC transporter of peroxisome membrane; OPR2: OPDA reductase 2; OPR3: OPDA reductase 3; (+)-7-iso-JA: Jasmonic; (+)-7-iso-JA-Ile: Jasmonic acid isoleucine conjugate; JAR1: JA-amino acid synthetase; JAT1: Jasmonate transporter 1; CYP94B3: JA-Ile-12-hydroxylase.

甲酯(methyl jasmonate, MeJA); 通过 JA 葡萄糖基酯, 脱羧形成顺式茉莉酸酮(*cis*-jasmonone); 被 JAR1 催化与氨基酸结合, 首选 Ile 合成 JA-Ile, JA-Ile 被 JA-Ile-12 羟化酶(CYP94B3)羟化形成 12-OH-JA-Ile, 被甲基化形成 JA-Me-Ile, 12-OH-JA-Ile 被 12-OH-JA-Ile 羧化酶(CYP94C1)羧化形成 12-COOH-JA-Ile, 被酰胺水解酶(ILL6 和 IAR3)水解为 12-OH-JA, 12-COOH-JA-Ile 之后也被 IAR3 水解为 12-COOH-JA; 通过 JOX 家族氧化酶生成 12-OH-JA, 12-OH-JA 被 ST2A 硫酸化合成 12-HSO₄-JA。此外, 还有 JA-Ile 葡萄糖基化和葡萄糖基酯的形成(图 2)^[26-27]。这也说明 JA 正是通过这些复杂的合成和降解网络, 参

与维持植物体内的平衡。

2 茉莉酸信号

植物在理想的生活环境中, 内源 JA 含量非常低, 且缺乏生物活性; 此时, 下游转录因子被茉莉酸 ZIM 域(Jasmonate ZIM-domain, JAZ)蛋白抑制, 导致 JA 应答基因启动子的激活被抑制, 从而阻止 JA 应答基因的激活; 同时参与 JA 合成、信号转导和代谢转化的相关基因也基本处于失活状态^[28-29]。当植物受到胁迫时, 由于植物体内 JAs 缺乏活性, 无法直接响应胁迫, 调控植物生长; 此时, 释放到细胞质中的 JA 会通过 JAR1 蛋白与 ATP 和 Ile 结合, 合成最

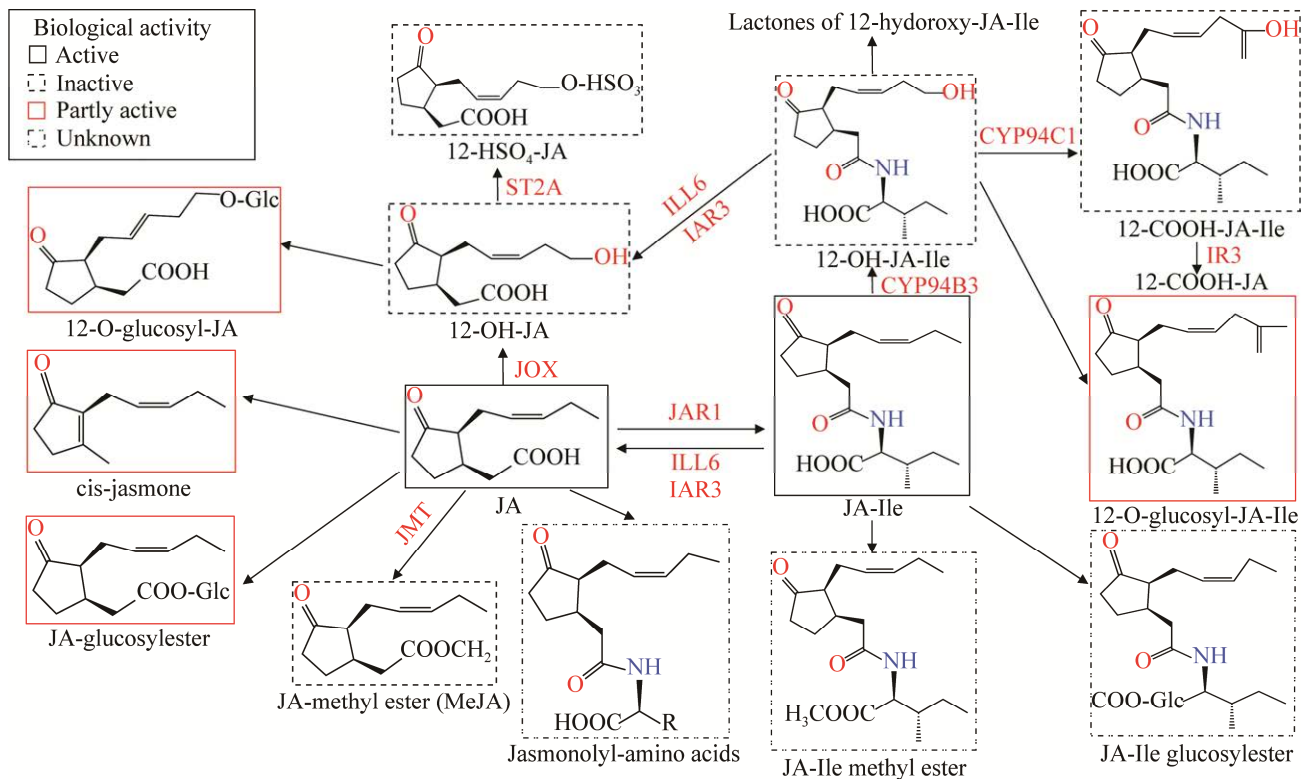


图 2 JA 及其主要的代谢产物^[26-27]

Figure 2 JA and its main metabolites^[26-27]. JA-Ile: Jasmonyl isoleucine; JMT: JA methyltransferase; CYP94C1: 12-OH-JA-Ile carboxylase; IAR3 and ILL6: The amidohydrolases; ST2A: 12-OH-JA sulfotransferase. Red font indicates known enzyme. Biologically active compounds are in black solid wireframe and inactive compounds are indicated with black dotted outlines. Partially active compounds are shown in red solid outlines, and unknown compounds in black breakpoint outlines.

具生物活性的 JA 类物质——JA-Ile，并迅速在植物细胞中积累^[28,30-31]；之后 JA-Ile 通过 JAT1 转运穿过质膜来到细胞核，被 SCF-COI1 复合体(由 1 个 F-box 蛋白 COI1、SKP、CUL1 和 RBX1 等蛋白组成)中的 JAs 受体 COI1 蛋白识别从而发挥作用^[29,32]。COI1-JAZ 复合体通过共同感受 JA-Ile，促进 JAZ 和 COI1 的相互作用，而这种相互作用导致 26S 蛋白酶体中 JAZ 的降解，从而激活 TFs 的转录和 JA 应答基因的表达(图 3)^[7,27,33-34]。

前人的研究表明，由 JAZ 降解启动的 JA 信号级联，对于植物面对昆虫取食、病原菌侵染和机械损伤时具有至关重要的作用；当植物受到胁迫刺激时，受损伤部位和未受到损伤的部位中 JA 和 JA-Ile 的水平均增加，诱导植物产生响应胁迫的系统免疫(wound induced systemic response/resistance, WRS)^[15,35-36]。一般来说，JA 在没有中间媒介时不容易通过细胞膜，但有

研究提出其可以通过维管束和空气传播^[37-38]。因此，对于胁迫诱导的信号如何从损伤部位转移到未损伤部位的问题，研究者们通过大量实践，提出 JA 信号是通过长距离运输转移至植物各个部位^[39-40]。如谷氨酸受体样蛋白 GLR3 属于 JA 非依赖性信号，植物叶片受到损伤后，它将损伤诱导的谷氨酸积累转化为电信号和 Ca^{2+} 振荡，并将胁迫信号传递给远端的叶片，使 JA 在未受伤的远端侧叶中积累^[40-41]。此外，JA 依赖性信号可能通过特定的 JA 分子运输^[42]。如植物叶片受到损伤后，JA 从损伤部位转移到远端非受损伤部位的过程，由 2 个茉莉酸转运蛋白 AtJAT3 和 AtJAT4 驱动，在转移过程中 JA 转化为 JA-Ile，从而激活 JA 信号传导途径^[43]。虽然 JA 在没有中间媒介时不能穿过细胞膜，但 JA 衍生物 MeJA 具有高挥发性，可通过空气将胁迫信号从受伤的植物传播到相邻的植物^[44]，或通过受伤叶片将胁迫信号传播到健康的叶片^[45]。

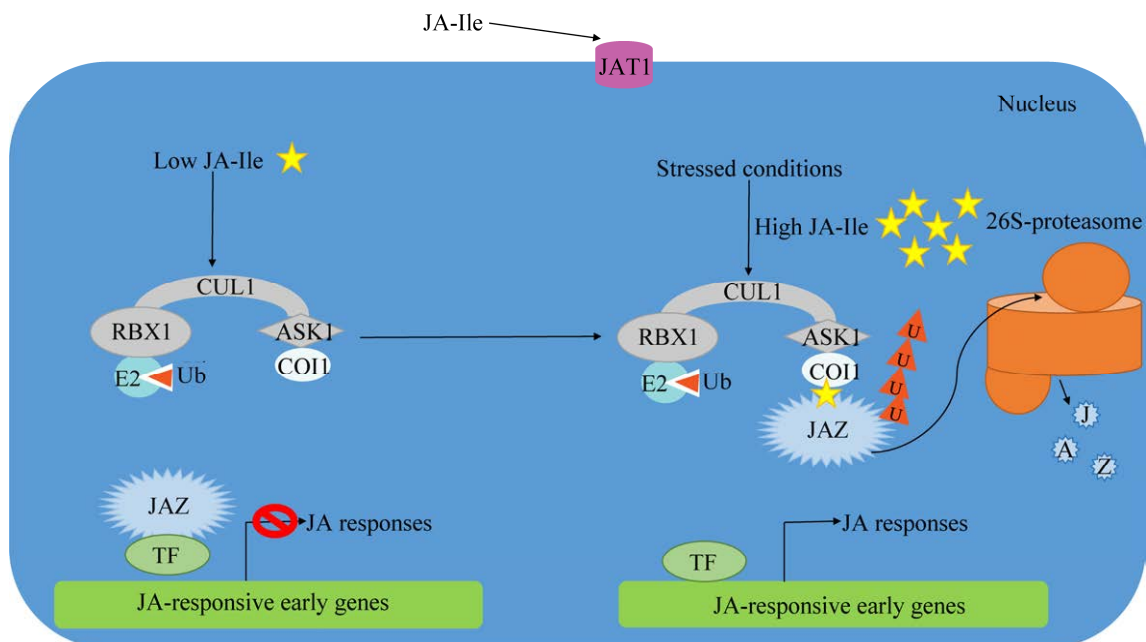


图 3 JA 信号的转导模型^[7,27,33-34]

Figure 3 The model of jasmonic acid signal transduction^[7,27,33-34]. JAZ: Jasmonate ZIM domain; Ub: Ubiquitin; E2: Ubiquitin-conjugating enzymes; RBX1: Ring box 1; CUL1: Cullin 1; ASK1: *Arabidopsis* SKP1 homolog; COI1: Coronatine insensitive 1; MED25: Mediator 25.

3 茉莉酸对植物抗逆性的作用

3.1 茉莉酸在植物生物和非生物胁迫应答中的作用

3.1.1 生物胁迫

前人的研究已经表明, JA 在植物抵御食草动物取食、病原菌和病毒侵染等生物胁迫反应中发挥着重要作用^[46]。然而, 昆虫攻击和多种病原微生物为促进自身的繁殖和侵染, 通过激活或抑制 JA 途径, 进化出多种策略来操控 JA 途径^[2]。

(1) 昆虫胁迫。作为固着生物, 植物在生长过程中常常受到昆虫攻击, 尤其是食草动物的取食。经过数年的研究发现, 虽然 JA 本身无毒, 但当植物喷施 JA 时, 植物次生代谢和系统抗性会被激活以抵御昆虫伤害^[47-48]。植物体内防御蛋白的积累可以影响害虫消化, 从而保护植物免受危害, 而 JAs 可以诱导这些防御蛋白的积累^[49]。如多酚氧化酶(polyphenol oxidase, PPO)作为重要的植物防御蛋白, 可被外源 JA 或 MeJA 诱导^[50]; 外源 MeJA 通过增强玉米体内有毒蛋白的产生, 激活对玉米螟的防御机制^[51]; 水稻 CORONATINE INSENSITIVE1 (OsCOI1) 蛋白作为一种不可或缺的信号成分, 通过控制胰蛋白酶抑制剂(trypsin protease inhibitor, TRIPPI)、PPO 和过氧化物酶(peroxidase, POD)的活性, 控制着 JA 诱导的水稻对咀嚼昆虫攻击的防御的能力^[52]。近年来, 对 JA 在植物抗性中所起作用的研究, 主要集中在 JA 作为植物内源激素, 在植物抵御昆虫破坏防御反应中的作用^[47,53]。如健康植物中, 磷酸化标记的 JAV1 (a VQ domain protein)、JAZ8 和 WRKY51 会形成一种新的复合物 JAV1-JAZ8-WRKY51 (JJW), 抑制 JA 合成基因的表达, 使植物体内 JA 含量维持较低水平, 保证植物的正常生长; 而棉铃虫攻击分泌的 HAPR1, 与 JAZ 直接相互

作用抑制 JA 途径 JAZ 的降解, 快速诱导 JAV1 的 Ca^{2+} /钙调素依赖性磷酸化, 瓦解 JJW 复合物, 导致 JA 快速暴发响应胁迫(图 4)^[54]。SIJIG 是 MeJA 诱导基因, 敲除 SIJIG 导致番茄中 JA 相关防御基因的表达减弱, 降低了植株对棉铃虫的抗性^[55]; 提高马铃薯中内源 JA-Ile 的含量能够增强马铃薯对甜菜夜蛾(*Beet armyworm*, BAW)的抗性^[56]。此外, Mao 等^[57]的研究表明, 植物对 JA 介导的防御会随着植株的长大而减弱, 但抗虫成分(如芥子糖苷)的积累, 可抵消 JA 防御机制的减弱, 而增强植物的抗虫性。

(2) 病原菌胁迫。纵观人类栽培的历史, 不难发现病原菌给许多经济作物的生长带来了多种毁灭性打击。JAs 作为一种重要的植物内源信号分子, 在植物应对病原菌侵染的防御反应中具有十分重要的作用。

施用外源 JAs 可诱导植物防御基因和 JA 信号途径相关基因的表达, 从而提高植物对病原菌的抗性。如外源 MeJA 处理, 使 JA 合成和信号通路相关的基因显著上调, 增强了油菜对菌核菌的抗性和三七对镰刀菌的抗性^[58-59]; 外源 JAs 处理, 诱导小麦中 *PR4*、*PR5* 和 *PEROX* 的显著上调, 增强小麦对禾谷镰刀菌的抗性^[60]; 外源 MeJA 处理柑橘果实, 显著增强 *PEROX* 和 *PPO* 的活性, 从而有效抑制了绿霉菌和蓝霉菌的发生^[61]; *OPDA* 是 JA 生物合成途径中重要的中间产物, 在番茄抵御坏死性病原菌过程中起着重要的防御作用, 它也可以通过增加胼胝质的沉积, 在番茄防御灰霉菌中发挥作用^[62]。

JA 合成和信号途径的相关基因在植物的防御反应中也起着重要的作用。如, JA 合成酰基辅酶 A 氧化物(*ACX2*、*ACX3*)突变体中 JA 水平的下降, 增加了突变体对灰霉菌的敏感性^[63]; *CATALASE2* (*CAT2*)与 *ACX* 的相互作用, 促进了 *ACX* 的活性, 激活了 JA 的生物合成, 从而提高

植物对灰霉病的抗性^[63-64]；进一步的研究发现，在拟南芥中过表达截短的 *CAT2-N* 末端 (*CAT2-N*)，使植物对灰霉病具有更强的抗性^[65]。正常条件下，JAZ1、NINJA 和 TPL 形成复合物抑制 *MYC4* 的转录活性；而当 JA 响应白粉病菌 (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*, Bgt) 侵染而积累时，*TaJAZ2* 降解以释放 *TaMYC4* 和其他转录因子，导致活性氧 (reactive oxygen species, ROS) 积累和发病机制相关基因 (pathogenesis-related genes, PRs) 的表达被抑制，从而增强植物对 Bgt 的抗性 (图 4)^[66]。黄单胞菌水稻致病变种 [*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (Ishiyama) Swings, Xoo] 对水稻具有极强的破坏力，其通过抑制水稻中 JA 合成相关基因 *OsAOS1* 表达，降低内源 JA 的含量，从而降低水稻对白叶枯病的抗性^[67]；*OsVQ13* 是 JA 应答性缬氨酸-谷氨酰胺

(valine-glutamine, VQ) 基序蛋白，通过激活水稻中的 *OsMPK6-OsWRKY45* 信号通路积极调节 JA 信号，从而调控水稻对白叶枯病的抗性^[68]；*OsEDS1* 在调节 JA 介导的水稻抗白叶枯病中也起着积极的作用^[69]。壁相关受体样激酶 *WAKL08* 过表达植株中 JA 水平、JA 生物合成和 JA 应答基因表达水平均显著升高，提高了柑橘对溃疡病的抗性^[70]。然而，受溃疡病菌侵染的柑橘叶片，在外源 MeJA 处理后，叶片中 JA 合成和信号通路相关基因 *AOS1-2*、*COI1* 的表达均显著增强，但溃疡病的发病症状反而有所加重^[71]。此外，Brenya 等^[72]证明，提前将拟南芥幼苗暴露在机械胁迫下，可增强 JA 介导的对坏死性病原菌的抗性。以上结果表明，JA 及 JA 途径相关基因在植物对病原菌的防御反应中具有不可忽视的重要作用。

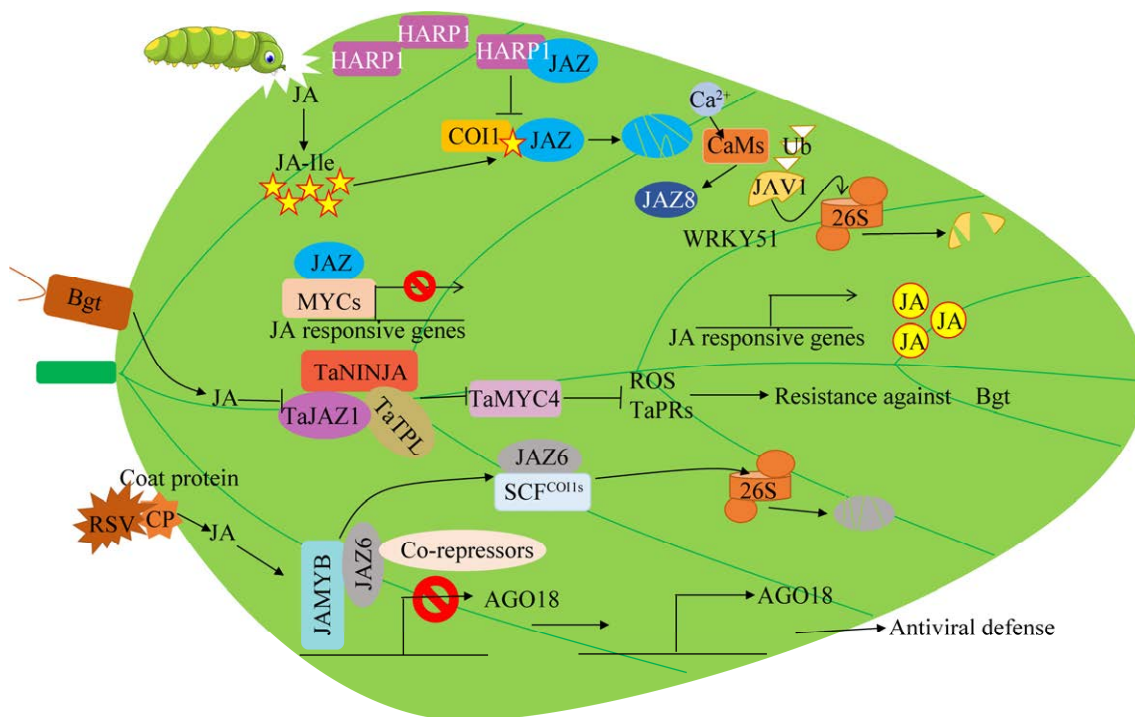


图 4 JA 应答植物生物胁迫^[19,54,66]

Figure 4 JA responds to plant biological stress^[19,54,66]. HARP1: Caterpillar-derived effector; JAV1: Jasmonate-associated VQ domain protein 1; Bgt: *Blumeria graminis* f. sp. *tritici*; NINJA: Novel interactor of JAZ; TPL: Topless; ROS: Reactive oxygen species; PRs: Pathogenesis-related genes; RSV-CP: Rice stripe viirus; CP: Coat protein.

(3) 病毒胁迫。近几十年来, 针对植物抗病毒防御机制, 研究的最清楚的是 RNA 沉默, 但 JA 在植物抗病毒防御中的作用始终存在争议^[73]。

前人在模式植物拟南芥和水稻中的研究表明, JA 对植物抗病毒防御具有积极的调节作用。如, JA 信号传导激活 RNA 沉默, 并协同促进水稻抗病毒防御^[19]; 水稻受到稻瘟病侵染后, 会积累较高水平的 JA, 增强水稻对稻瘟病的抗性^[74]; 水稻条纹病毒(rice stripe virus, RSV)的侵染可增加宿主 JA 水平, JAZ6 的泛素化和蛋白酶体依赖性的降解, 释放出 *JAMYB* 与 *AGO18* 启动子结合, 增强水稻的抗病毒机制(图 4)^[19]。然而, 也有一些研究表明, 病毒的感染抑制了 JA 介导的防御机制, 增强了植物对病毒的敏感性。如水稻齿叶矮缩病毒(rice ragged stunt virus, RRSV)在水稻中积累 miR319, 抑制 JA 介导的防御, 从而促进病毒感染和症状的发展^[75]; 病毒转录抑制因子劫持并抑制 JA 通路, 从而有利于病毒的致病性和媒介传播^[76]; 最近的一篇报道同样表明, OsNF-YAs 家族基因通过破坏 OsMYCs-OsMED25 复合物之间的相互作用, 抑制 *OsMYC2/3* 的转录活性, 从而损害 JA 介导的抗病毒防御^[77]。这些研究表明, JA 信号在植物的抗病毒防御中起着重要作用。

3.1.2 非生物胁迫

JA 及其衍生物是植物响应非生物胁迫的重要信号分子, 根据目前的研究可认为其在响应低温、盐、干旱、重金属和其他非生物胁迫的过程中发挥着十分重要的作用, 主要通过生理和分子机制两方面实现^[78]。生理机制主要通过控制气孔的关闭、有机物积累和抗氧化途径等方式调控; 分子机制主要通过 JA 相关基因的表达、与其他植物激素串扰和 JA 转录因子的相互作用进行调控。

(1) 低温胁迫。低温胁迫会对植物的生长发育产生不利影响, 同时低温也限制了植物的地理分布, 植物为了适应或降低低温的伤害, 已进化出复杂的防御机制。前人的研究表明, 低温下, ICE-CBF 转录调控的信号通路, 在维持植物发育和存活中起着核心作用^[79], 适宜的生长环境条件下, ICE-CBF 参与转录调控的信号途径中, 相关的转录活性受到 JAZ1/2 和 ICE1/2 复合物的抑制; 而在低温胁迫下, ICE-CBF 信号途径被激活, 并诱导冷相关基因的表达, 以增强植物的耐寒能力^[26,80]。如 JAs 可能作为 ICE-CBF/DREB1 途径的上游信号, 正调节苹果的耐寒性^[81]。

低温胁迫可诱导水稻中 JA 合成和信号传导途径相关基因(*AOC*、*AOS1*、*AOS2* 和 *LOX2*, 以及 *CO1a* 和 *bHLH148*)的表达, 正调控植物细胞对冷胁迫的响应^[80]。此外, JA 调节的耐寒性可诱导许多次生代谢产物的产生。如青蒿中低温胁迫诱导的内源 JA 含量增加, 促进了青蒿素的生物合成^[82]。有研究表明, MeJA 也可以促进植物的耐寒性。如外源喷施 MeJA 可以促进辣椒中 JA 和抗氧化代谢产物(蔗糖、半乳糖醇)含量的增加, 有效缓解低温造成的损伤^[83]。

(2) 干旱胁迫。干旱是导致很多作物减产或欠收最严重和最普遍的非生物胁迫。植物气孔是植物与环境之间进行 H₂O 和 CO₂ 交换的渠道^[84], 因此控制植物气孔的开关、减少自身蒸腾作用, 是一直以来提高植物抗旱性的主要研究思路^[85]。

植物受到干旱胁迫时, 内源 JA 含量增加, 但当植物适应这种胁迫, 内源 JA 含量会重新回到正常水平。前人的研究表明, JA 可以通过调节拟南芥的气孔开闭, 减少水分损失, 许多 JA 合成途径中的代谢产物和相关基因响应这种胁迫

迫^[86]。拟南芥中 OPDA 的积累与气孔开度减小和抗旱能力的增强相关^[87]。干旱胁迫下,通过阻止 OPDA 向 JA 转化积累大量的 OPDA,从而促进气孔关闭减少水分流失^[86]; *JAZ9* 的过表达通过降低叶片宽度和气孔密度,降低了叶片蒸腾速率,提高了水稻对干旱的耐受性^[88]。然而,JA 信号途径相关基因的表达在植物抗旱过程中也起着重要作用。如水稻 *JAZ1* 在水稻抗旱过程中起负调控作用^[89]; 干旱胁迫激活水稻 *bHLH148* 的转录,促进其与 *JAZ1* 的相互作用,从而激活 *DREB1* 的表达以抵抗胁迫^[90]; 干旱胁迫诱导了枳中 *PtAOS* 的表达和内源 JA 的积累,从而提高了枳的耐旱能力^[91]。施用外源茉莉酸类物质可提高植物的耐旱性。如喷施外源 JA 可减轻干旱胁迫对杏树造成的损害^[92]; 喷施外源 MeJA 可通过增加次生代谢产物(如酚类和黄酮类化合物)和糖,从而提高大豆对干旱胁迫的耐受能力^[93]。外源喷施 JAs 后,植物中总可溶性蛋白质、脯氨酸(proline, Pro)、丙二醛(malondialdehyde, MDA)的含量和抗氧化酶的活性均显著增加,从而提高对干旱的耐受能力^[93]。

(3) 盐胁迫。盐胁迫严重影响植物的生长发育,且已在全球范围内对植物正常的生长造成严重的影响,特别是在干旱和半干旱地区^[94]。为了适应高盐的生长环境,植物进化出了复杂的机制来抵御盐胁迫。内源 JA 含量的增加和喷施外源 JA 皆可增强植物的耐盐性^[95]。如盐胁迫激活了拟南芥根中伸长区 JA 信号途径,抑制了细胞的伸长^[96]; 盐胁迫促进了水稻体内活性氧(ROS)的积累引起细胞损伤,而 OPDA 突变体植株中 ROS 清除活性的增强与 JA 合成途径的激活有关^[97]; 内源 JA 主要通过维持细胞内 ROS 的稳态,增强番茄的耐盐性^[98]。JA 也可以通过提高抗氧化化合物的浓度和抗

氧化酶的活性来增强植物的耐盐能力。如喷施外源 JA 3 d 后,小麦幼苗中的 MDA 和 H_2O_2 浓度显著降低,提高小麦幼苗的抗盐能力^[99]; 在大豆叶面喷施 JA 增强了大豆幼苗的耐盐能力,这一过程可能是通过调节生长素信号和气孔关闭实现的^[100],但盐度和 MeJA 的叠加抑制了植物的生长和衰老^[101]。最近的研究表明,施用褪黑素(melatonin, MT)可显著降低盐胁迫对小麦种子萌发的抑制,同时 MT 处理的小麦幼苗中 JA 和赤霉素 3 (gibberellin 3, GA3) 的含量增加^[102]。

(4) 重金属胁迫。铅(Pb)、镉(Cd)、汞(Hg)、铜(Cu)、锰(Mn)和镍(Ni)等重金属,即使在含量非常低的情况下,也可能对植物产生毒害作用^[103]。镉胁迫下,拟南芥根中内源 JA 迅速增加,且外源施用 MeJA 不仅降低了根和地上部组织中 Cd 的浓度,还抑制了 *AtIRT1*、*AtHMA2* 和 *AtHMA4* 基因的表达,从而降低根中 Cd 的浓度,缓解 Cd 胁迫的危害^[104], Zhao 等^[105] 提出缺乏内源 JA 会减弱番茄对 Cd 的耐受性。此外,外源 JA 也可以通过调节抗氧化酶的活性、增加叶绿素含量和诱导次生代谢产物减轻重金属对植物的危害^[26]。如玉米经外源 JA 处理增强了抗氧化酶的活性,减轻了 Ni 对植物的不利影响^[106]; 外源 JA 通过增强渗透和抗氧化活性,抑制 H_2O_2 和 MDA 的积累,最大限度地降低蚕豆中 Cd 的积累率^[107]; 施用外源 JA 增加了 Pb 胁迫下番茄幼苗中次生代谢产物的产生,包括总酚、多酚、黄酮和花青素等化合物,从而降低了 Pb 的毒害作用^[108]; 不同浓度的 Cu 胁迫下,JA 处理增加了苜蓿叶片中叶绿素、MDA 和 H_2O_2 含量、增强了抗氧化酶活性,从而有效缓解了 Cu 胁迫的不利影响^[109]。虽然已有大量的研究表明,JA 广泛参与植物对重金属的胁迫反应,但其作用的潜在分子机制仍不清楚。

3.2 茉莉酸和其他激素的相互作用在植物抗性中的研究进展

不同的植物激素信号在植物生长、发育以及遭受生物和非生物胁迫期间,存在协同或拮抗作用^[110]。研究表明,不同激素信号传导途径之间存在着重叠,从而使这些信号途径介导的植物抗性受到精细调控^[111]。而 JA 信号作为一种重要的胁迫响应信号,与其他植物激素相互作用,从而与其他植物激素信号形成复杂的信号网络,在植物抗性方面发挥重要作用。研究比较多的是 JA 与生长素(auxin, IAA)、水杨酸(salicylic acid, SA)和脱落酸(abscisic acid, ABA)之间的相互作用及其在植物抗性中发挥的功能。

3.2.1 IAA 与 JA 的相互作用

吲哚乙酸(indoleacetic acid, IAA)作为第一个被发现的植物激素家族成员,与 JA 的相互作用参与调控植物生长的诸多方面,包括种子萌发、花和幼苗发育,以及根生长等^[112]。近年来,JA-IAA 的相互作用在植物抗性中的研究成为热点。

IAA 在植物抵御胁迫过程中起着重要作用。拟南芥 IAA 缺陷型突变体比野生型植株更容易受到坏死性病原体的影响^[113];拟南芥 *WRKY57* 甚至具有负调控叶片衰老和病原体防御的双功能属性^[114]。叶片衰老中 *WRKY57* 是 JA-IAA 途径相互拮抗的汇聚点,JA 通过触发 *WRKY57* 的降解以激活衰老相关基因 *SEN4* 和 *SAG12* 的表达,而通常 IAA 增加 *WRKY57* 表达,直接抑制 *SEN4* 和 *SAG12* 的表达^[115]; *WRKY57* 通过激活 2 个 JAZ 阻遏基因 *JAZ1* 和 *JAZ5* 的表达,负调控植物对坏死性病原体和灰霉病的防御(图 5)^[116]。JA 信号途径在水稻防御水稻黑条纹病毒(rice black-streaked dwarf virus, RBSDV)中发挥了积极的作用^[117],抑制 IAA 信号传导促进了水稻对 RBSDV 侵染的敏感性;

进一步研究发现,IAA 信号阻碍物(*OsIAA20* 和 *OsIAA31*)过表达植株中 IAA 信号的减弱,使突变体植株对 RBSDV 的敏感性增强;进一步分析发现突变体植株中 JA 信号通路也受到抑制,表明 IAA 通路的破坏导致 JA 通路受到抑制。以上研究说明,JA 通路的激活可能是 IAA 介导的水稻对 RBSDV 防御的一部分^[118]。此外,在 Cd 存在下,JA-IAA 的相互作用参与水稻根系的发育,而施用外源 JAs 仅能轻微减轻污染物的毒性^[119]。

3.2.2 SA 与 JA 的相互作用

植物激素 JA 和 SA 是植物免疫的主要参与者,许多研究证明了 JA-SA 介导的信号途径相互作用,参与协调植物对病原体的防御反应,同时病原体经常利用 JA-SA 相互作用来提高其毒力^[120]。经过多年的研究已确认 JA-SA 的相互作用可能发生在所有植物中^[121]。如拟南芥中 JA-SA 相互作用的主要模式是相互拮抗,且可能在许多植物中保守^[122]。褐飞虱(*nilaparvata lugens*, BPH)侵染水稻后,BRs 通过调节 SA-JA 的拮抗作用,促进水稻对 BPH 的敏感性^[123];对蚜虫敏感的辣椒品种受到蚜虫危害后,激活 SA 通路并显著抑制 JA 通路,从而降低辣椒对蚜虫的抗性^[124]。此外,前人的研究已经确定了几种在 JA-SA 拮抗中起作用的成员,包括 MYC2、PDF1.2 (植物防御激素 1.2)、TF 家族、丝裂原激活蛋白激酶(mitogen activates protein kinases, MAPK)、NPR1、WRKY62、WRKY70、GRX480、ORA59 (AP2/ERF59)和 JAZs^[125-126]。其中,MYC2 是 JA-SA 途径拮抗的主要调节因子(图 5)^[121]。通过调节 JA 途径 MYC2 的释放,直接激活 3 个同源 NAC 转录因子(ANAC019、ANAC055 和 ANAC072)的表达,进而抑制 SA 合成基因 *ICS1* 和代谢基因 *BSMT1* 的激活,降低 SA 的积累和对病原体的

抗性^[127]；HSP17.4 (热激蛋白基因)参与 SA 信号通路下游应答基因 NPR1、TGA (TF 家族)和 PR1 表达的激活，并协同抑制 JA 下游核心转录因子 MYC2 的表达，从而提高草莓对炭疽病菌的抗性(图 5)^[124]。MPK4 作为 SA 信号通路 GRX480 的正调节器，负调控 JA 信号通路的 MYC2，且 GRX 基因可以阻断 JA 应答基因 ORA59 的表达，从而诱导植物对胁迫产生抗性(图 5)^[7]。

然而，JA-SA 的相互作用并不总是拮抗的，也存在协同作用。例如，最近一项全基因组转录组的研究揭示了 JA-SA 在拟南芥中除了拮抗作用外，还具有广泛的协同作用^[128]。同样在其他植物中也观察到了 2 种植物激素之间的合

作。如通过转录组分析发现，植物激素 JA 和 SA 途径在杨树抵御真菌感染的过程中具有协同作用^[129]；在 SA 超积累转基因杨树植株中，检测到 JA 和类黄酮含量均升高，说明 JA-SA 协同使类黄酮植物抗毒素积累，提高了杨树对锈病的抗性^[130]。因此，JA-SA 的相互作用在植物抗性反应中的作用并不是简单的相互拮抗而是复杂的。

3.2.3 ABA 与 JA 的相互作用

通过对 JA 诱导的 ABA 受体 PYL4 的鉴定，证明 ABA 和 JA 信号途径存在一定的联系^[131]。ABA 受体(PYL4 和 PYL5)突变体表现出的 JA 超敏芽生长，以及 PYL6 和 MYC2 之间直接相互作用的报道，表明 JA 信号的传导依赖于 ABA^[131-132]。

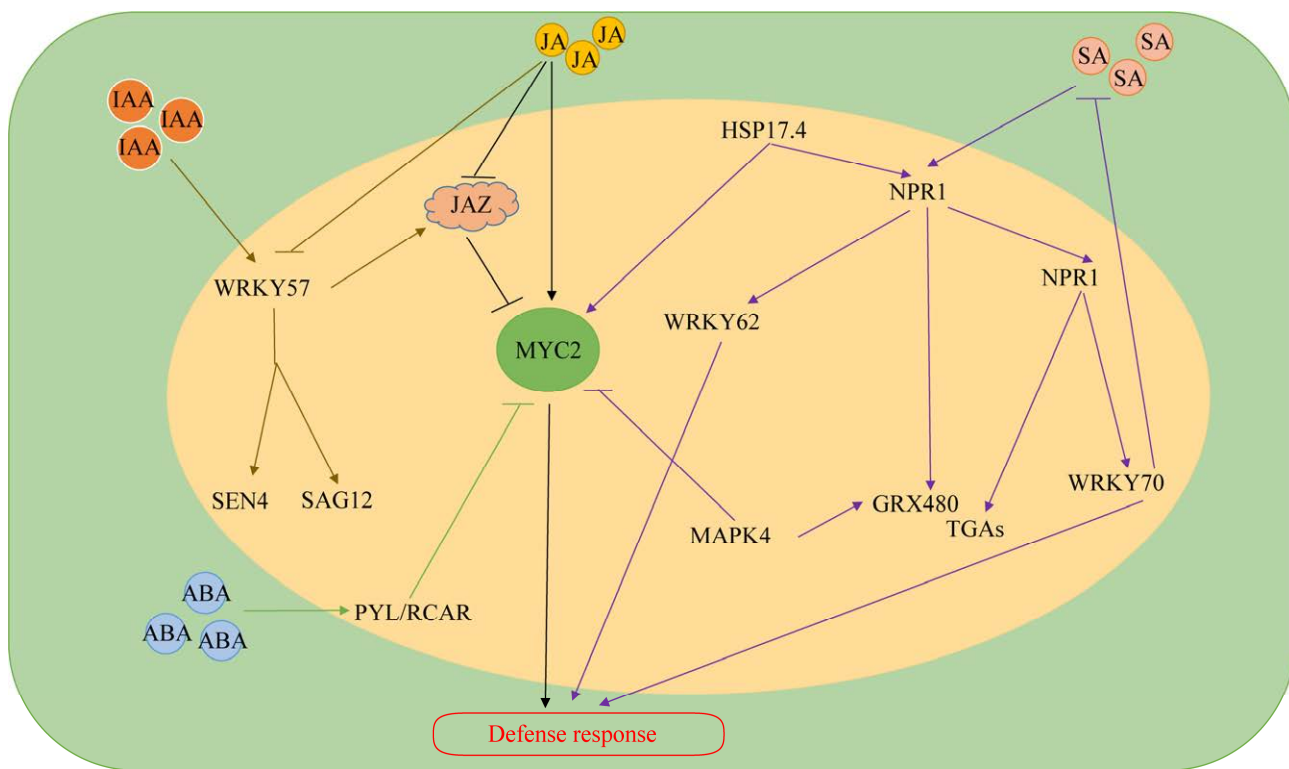


图 5 JA 与 IAA、SA 和 ABA 在植物中的相互作用模型

Figure 5 Interaction model of JA with IAA, SA and ABA in plant. SEN4: Senescence 4; SAG12: Senescence-associated gene 12; NPR1: Pathogenesis-related protein 1; AFR6: Auxin response factor 6; PYL/RCAR: Pyabactin resistance/Regulatory component of abscisic acid receptor; HSP17.4: sHSP family members; MPK4: Mitogen-activated protein kinase 4; GRX480: Redox regulators glutathione; TGAs: TGACG-binding factors.

据近年的报道, ABA-JA 的相互作用在植物抵御生物和非生物胁迫的过程中扮演重要角色^[71]。如 ABA 可抑制 JA 信号途径中防御基因 *PDF1.2* 的转录, 促进拟南芥对尖孢镰刀菌的易感性^[133]; Long 等^[71]的研究发现, ABA 可能是通过调节易感柑橘中 JA 的合成, 促进晚锦橙对溃疡病菌的易感性。此外, 通过敲除拟南芥 *MYC2*, 发现突变体中 JA 应答基因和 ABA 响应基因的表达均受到抑制, 降低了突变体对干旱的耐受能力, 说明 JA-ABA 在非生物胁迫反应和耐受中存在相互作用^[134-135]; 沉默 *VvPYL4* 可抑制 *MYC2*、*JAZ* 和 *JAR1* 的转录活性, 而这与葡萄对霜霉病的防御有关^[136]。因此, *PYL* 和 *JAZ-MYC2* 在 ABA-JA 相互作用中起着关键作用(图 5)。

4 展望

在过去几十年, JA 及其衍生物在植物抗性和发育过程中发挥着举足轻重的作用, 始终是调节植物防御和生长的研究焦点。当植物受到不同环境影响时, *JAZ*、*AOS1*、*AOS*、*LOX2*、*COI1* 和不同转录因子等基因, 参与核心 JA 信号通路, 并作为激活或阻遏剂响应环境刺激, 从而调控植物防御^[137]。基于此, 本实验室也对 JA 及其合成和信号通路相关基因响应病原菌侵染过程中扮演的角色进行了大量的研究。发现在柑橘溃疡病菌(*Xanthomonas citri* subsp. *citri*, Xcc)侵染后, 感病柑橘中 JA 水平、JA 合成相关基因(*LOX2*、*AOS1-1*、*AOS1-2* 和 *OPR3*)的表达和 JA 信号通路相关转录因子的表达均显著上调; 进一步研究发现, 外源 MeJA 处理, 明显加重了柑橘溃疡病症状, 推测 JA 的积累可能促进柑橘的 Xcc 易感性^[71]; 后续对柑橘中的 *AOS* 进行了生物信息学和溃疡病菌诱导表达分析, 发现柑橘中共有 3 个 *AOS*, 其中 *CsAOS1-2* 对溃

疡病菌响应最强烈。此外, 也发现大量柑橘溃疡病抗性相关基因也参与调节 JA 信号或受 JA 诱导表达。如, *CsWALK08* 通过调节活性氧和 JA 信号, 从而防御 Xcc 侵染赋予植物抗性^[70]; 生长素响应基因 *CsGH3.1* 和 *CsGH3.6* 过表达植株, 均能通过抑制 IAA 和 JA 含量, 增强溃疡病抗性^[138-139]。而 Hou 等^[67]研究表明, JA 含量的降低, 显著增强了水稻对白叶枯病原菌(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, Xoo)的敏感性。本实验室也对 JA 在黄龙病(HLB)抗性调节中发挥的功能做了大量研究。在 HLB 病原亚洲种 *CLas* 候选效应子 *SDE70* 和 *SDE695* 过表达转基因株系中, 检测到 JA 合成途径基因 *OPR3* 的表达发生上调, 而转基因植株中 JA 含量却发生下调, 暗示 JA 的生物合成被抑制^[140]; Peng 等^[141]过表达 NPR-like 基因, 显著降低了 JA 含量, 提高了转基因植株的 HLB 抗性。表明 JA 对不同病原菌的响应存在差异。此外, 有研究显示, 在蚜虫定殖的早期高粱中 JA 的积累可降低蚜虫的伤害, 而在定殖的后期却发挥了与早期相反的作用, 增强了蚜虫的增殖能力^[142], 表明 JA 在胁迫发生的不同阶段起着不同的作用。因此, JA 在植物抗逆性中扮演非常重要的角色, 同时其发挥的功能也复杂多变, 仍然存在很多尚未明晰的疑问。

植物激素之间的相互作用, 在调节生长发育和响应胁迫的过程中起着至关重要的作用。多年来, JA 与其他激素的相互作用已有较多研究。遗憾的是, 类似的信息在植物中仍然有限, 人们并不能准确把握产生这种相互作用的机制。此外, 目前的研究主要集中在单一胁迫对植物抗性的影响上, 而植物在自然界中生长固定不能移动, 往往需同时抵御多种胁迫。而 JA 通路应对不同的胁迫, 会发挥不同的作用。*COI1* 突变体对大豆细菌性叶斑病原菌表现出

高水平的抗性,但却对昆虫咀嚼和坏死性病原体的抗性水平降低^[143]。因此,研究清楚 JAs 物质在植物响应各种环境胁迫时扮演的角色显得尤为重要。最近的一项研究表明,JA-ABA-ET(乙烯)的相互作用在苹果叶片的衰老过程中起着整合节点的作用^[144],为未来研究 JA 在植物抗性中发挥的作用提供了新的思路。在研究 JA 对植物抗性的影响时,植物激素间串联的节点非常重要,同时不能将眼光局限于两种植物激素间的相互作用,也要考虑多种植物激素的共同作用对于植物抗性的影响。

应用高速发展的生物技术改良植物抗性,此类研究的未来值得期待。目前使用较多的途径有两个:(1)筛选植物抗性关键基因,通过基因编辑技术,获得抗性改良的突变体。本实验室 Peng 等^[145]利用 CRISPR/Cas9 基因编辑技术,敲除溃疡病感病基因 *CsLOB1*,转基因植株对溃疡病的抗性提高;(2)使用新型化学物质干扰易感基因的表达,提高植物的抗性。如,在小麦叶片上施用 JA 生物合成抑制剂二乙基二硫代氨基甲酸钠(sodium diethyldithiocarbamate, DIECA),可提高植物免疫力,从而有效诱导小麦对 Bgt 的抗性^[146]。因此,了解和熟悉 JA 在胁迫下的信号转导机制,对提高植物存活率和经济作物的产量和品质具有重要意义。

REFERENCES

- [1] VANWALLENDael A, SOLTANI A, EMERY NC, PEIXOTO MM, OLSEN J, LOWRY DB. A molecular view of plant local adaptation: incorporating stress-response networks[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2019, 70: 559-583.
- [2] 吴德伟,汪姣姣,谢道昕.茉莉素与植物生物胁迫反应[J]. *生物技术通报*, 2018, 34(7): 14-23.
WU DW, WANG JJ, XIE DX. Jasmonate action and biotic stress response in plants[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2018, 34(7): 14-23 (in Chinese).
- [3] KU YS, SINTAHA M, CHEUNG MY, LAM HM. Plant hormone signaling crosstalks between biotic and abiotic stress responses[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(10): 3206.
- [4] KAMIYA Y. Plant hormones: versatile regulators of plant growth and development[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2009, 60: 301-307.
- [5] CREELMAN RA, MULLETT JE. Biosynthesis and action of jasmonates in plants[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1997, 48: 355-381.
- [6] HUANG H, LIU B, LIU LY, SONG SS. Jasmonate action in plant growth and development[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(6): 1349-1359.
- [7] WASTERNAK C, HAUSE B. Jasmonates: biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. An update to the 2007 review in *Annals of Botany*[J]. *Annals of Botany*, 2013, 111(6): 1021-1058.
- [8] ZHANG F, YAO J, KE JY, ZHANG L, LAM VQ, XIN XF, ZHOUBE, CHEN J, BRUNZELLE J, GRIFFIN PR, ZHOU MG, XU HE, MELCHER K, HE SY. Structural basis of JAZ repression of MYC transcription factors in jasmonate signalling[J]. *Nature*, 2015, 525(7568): 269-273.
- [9] XIAO S, DAI LY, LIU FQ, WANG ZL, PENG W, XIE DX. COS1: an *Arabidopsis* coronatine insensitive1 suppressor essential for regulation of jasmonate-mediated plant defense and senescence[J]. *The Plant Cell*, 2004, 16(5): 1132-1142.
- [10] ZIOSI V, BONGHI C, BREGOLI AM, TRAINOTTI L, BIONDI S, SUTTHIWAL S, KONDO S, COSTA G, TORRIGIANI P. Jasmonate-induced transcriptional changes suggest a negative interference with the ripening syndrome in peach fruit[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(3): 563-573.
- [11] CAMPOS ML, KANG JH, HOWE GA. Jasmonate-triggered plant immunity[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2014, 40(7): 657-675.
- [12] HEIL M, LAND WG. Danger signals-damaged-self recognition across the tree of life[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 578.
- [13] MITHÖFER A, BOLAND W. Recognition of herbivory-associated molecular patterns[J]. *Plant Physiology*, 2008, 146(3): 825-831.
- [14] KIM Y, TSUDA K, IGARASHI D, HILLMER RA, SAKAKIBARA H, MYERS CL, KATAGIRI F. Mechanisms underlying robustness and tunability in a plant immune signaling network[J]. *Cell Host & Microbe*, 2014, 15(1): 84-94.

- [15] CHAUVIN A, CALDELARI D, WOLFENDER JL, FARMER EE. Four 13-lipoxygenases contribute to rapid jasmonate synthesis in wounded *Arabidopsis thaliana* leaves: a role for lipoxygenase 6 in responses to long-distance wound signals[J]. *New Phytologist*, 2013, 197(2): 566-575.
- [16] GLAUSER G, DUBUGNON L, MOUSAVI SAR, RUDAZ S, WOLFENDER JL, FARMER EE. Velocity estimates for signal propagation leading to systemic jasmonic acid accumulation in wounded *Arabidopsis*[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2009, 284(50): 34506-34513.
- [17] HOWE GA, MAJOR IT, KOO AJ. Modularity in jasmonate signaling for multistress resilience[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2018, 69: 387-415.
- [18] GFELLER A, DUBUGNON L, LIECHTI R, FARMER EE. Jasmonate biochemical pathway[J]. *Science Signaling*, 2010, 3(109): e3109cm3.
- [19] YANG ZR, HUANG Y, YANG JL, YAO SZ, ZHAO K, WANG DH, QIN QQ, BIAN Z, LI Y, LAN Y, ZHOU T, WANG H, LIU C, WANG WM, QI YJ, XU ZH, LI Y. Jasmonate signaling enhances RNA silencing and antiviral defense in rice[J]. *Cell Host & Microbe*, 2020, 28(1): 89-103.e8.
- [20] LIECHTI R, FARMER EE. The jasmonate pathway[J]. *Science*, 2002, 296(5573): 1649-1650.
- [21] LI QQ, ZHENG J, LI SZ, HUANG GR, SKILLING SJ, WANG LJ, LI L, LI MY, YUAN LX, LIU P. Transporter-mediated nuclear entry of jasmonoyl-isoleucine is essential for jasmonate signaling[J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(5): 695-708.
- [22] CHINI A, MONTE I, ZAMARREÑO AM, HAMBERG M, LASSUEUR S, REYMOND P, WEISS S, STINTZI A, SCHALLER A, PORZEL A, GARCÍA-MINA JM, SOLANO R. An OPR3-independent pathway uses 4,5-didehydrojasmonate for jasmonate synthesis[J]. *Nature Chemical Biology*, 2018, 14(2): 171-178.
- [23] WASTERNAK C, STRNAD M. Jasmonates: news on occurrence, biosynthesis, metabolism and action of an ancient group of signaling compounds[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(9): 2539.
- [24] BUSSELL JD, REICHEL T, WISZNIEWSKI AAG, GERSHENZON J, SMITH SM. Peroxisomal atp-binding cassette transporter comatose and the multifunctional protein abnormal inflorescence meristem are required for the production of benzoylated metabolites in *Arabidopsis* seeds[J]. *Plant Physiology*, 2014, 164(1): 48-54.
- [25] GUAN L, DENKERT N, EISA A, LEHMANN M, SJUTS I, WEIBERG A, SOLL J, MEINECKE M, SCHWENKERT S. JASSY, a chloroplast outer membrane protein required for jasmonate biosynthesis[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(21): 10568-10575.
- [26] WANG Y, MOSTAFA S, ZENG W, JIN B. Function and mechanism of jasmonic acid in plant responses to abiotic and biotic stresses[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(16): 8568.
- [27] WASTERNAK C, SONG SS. Jasmonates: biosynthesis, metabolism, and signaling by proteins activating and repressing transcription[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(6): 1303-1321.
- [28] SANDRA F, JOSE MC, ROBERTO S. The jasmonate pathway: the ligand, the receptor and the core signalling module[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2009, 12(5): 539-547.
- [29] ALI MS, BAEK KH. Jasmonic acid signaling pathway in response to abiotic stresses in plants[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(2): 621.
- [30] FONSECA S, CHINI A, HAMBERG M, ADIE B, PORZEL A, KRAMELL R, MIERSCH O, WASTERNAK C, SOLANO R. (+)-7-iso-jasmonoyl-L-isoleucine is the endogenous bioactive jasmonate[J]. *Nature Chemical Biology*, 2009, 5(5): 344-350.
- [31] KOO AJK, HOWE GA. The wound hormone jasmonate[J]. *Phytochemistry*, 2009, 70(13/14): 1571-1580.
- [32] XU LH, LIU FQ, LECHNER E, GENSHIK P, CROSBY WL, MA H, PENG W, HUANG DF, XIE DX. The SCFCO11 ubiquitin-ligase complexes are required for jasmonate response in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(8): 1919-1935.
- [33] CHINI A, FONSECA S, FERNÁNDEZ G, ADIE B, CHICO JM, LORENZO O, GARCÍA-CASADO G, LÓPEZ-VIDRIERO I, LOZANO FM, PONCE MR, MICOL JL, SOLANO R. The JAZ family of repressors is the missing link in jasmonate signalling[J]. *Nature*, 2007, 448(7154): 666-671.
- [34] SHEARD LB, TAN X, MAOHB, WITHERS J, BEN-NISSAN G, HINDS TR, KOBAYASHI Y, HSU FF, SHARON M, BROWSE J, HE SY, RIZO J, HOWE GA, ZHENG N. Jasmonate perception by inositol-phosphate-potentiated CO11-JAZ co-receptor[J]. *Nature*, 2010, 468(7322): 400-405.
- [35] CHOI WG, HILLEARY R, SWANSON SJ, KIM SH, GILROY S. Rapid, long-distance electrical and

- calcium signaling in plants[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2016, 67(1): 287-307.
- [36] RICHARD H, SIMON G. Systemic signaling in response to wounding and pathogens[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2018, 43: 57-62.
- [37] RUAN JJ, ZHOU YX, ZHOU ML, YAN J, KHURSHID M, WENG WF, CHENG JP, ZHANG KX. Jasmonic acid signaling pathway in plants[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(10): 2479.
- [38] THORPE MR, FERRIERI AP, HERTH MM, FERRIERI RA. 11C-imaging: methyl jasmonate moves in both phloem and xylem, promotes transport of jasmonate, and of photoassimilate even after proton transport is decoupled[J]. *Planta*, 2007, 226(2): 541-551.
- [39] LI MY, WANG FF, LI SZ, YU GH, WANG LJ, LI QQ, ZHU XY, LI Z, YUAN LX, LIU P. Importers drive leaf-to-leaf jasmonic acid transmission in wound-induced systemic immunity[J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(10): 1485-1498.
- [40] SUN TJ, ZHANG YL. Short and long-distance signaling in plant defense[J]. *The Plant Journal*, 2021, 105(2): 505-517.
- [41] CHAUVIN A, LENGLET A, WOLFENDER JL, FARMER E. Paired hierarchical organization of 13-lipoxygenases in *Arabidopsis*[J]. *Plants*, 2016, 5(2): 16.
- [42] MOUSAVI SAR, CHAUVIN A, PASCAUD F, KELLENBERGER S, FARMER EE. GLUTAMATE RECEPTOR-LIKE genes mediate leaf-to-leaf wound signalling[J]. *Nature*, 2013, 500(7463): 422-426.
- [43] JIA MR. Jasmonic acid transport in wound-induced systemic immunity[J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(12): 1673-1675.
- [44] KOST C, HEIL M. The defensive role of volatile emission and extrafloral nectar secretion for Lima bean in nature[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2008, 34(1): 2-13.
- [45] SCHULZE A, ZIMMER M, MIELKE S, STELLMACH H, MELNYK CW, HAUSE B, GASPERINI D. Wound-induced shoot-to-root relocation of JA-ile precursors coordinates *Arabidopsis* growth[J]. *Molecular Plant*, 2019, 12(10): 1383-1394.
- [46] CAARLS L, PIETERSE CMJ, van WEES SCM. How salicylic acid takes transcriptional control over jasmonic acid signaling[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 170.
- [47] AL-ZAHRANI W, BAFEEL SO, EL-ZOHRI M. Jasmonates mediate plant defense responses to *Spodoptera exigua* herbivory in tomato and maize foliage[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2020, 15(5): 1746898.
- [48] ZHANG PJ, ZHAO C, YE ZH, YU XP. Trade-off between defense priming by herbivore-induced plant volatiles and constitutive defense in tomato[J]. *Pest Management Science*, 2020, 76(5): 1893-1901.
- [49] CHEN H, GONZALES-VIGIL E, WILKERSON CG, HOWE GA. Stability of plant defense proteins in the gut of insect herbivores[J]. *Plant Physiology*, 2007, 143(4): 1954-1967.
- [50] TAN CW, CHIANG SY, RAVUIWASA KT, YADAV J, HWANG SY. Jasmonate-induced defenses in tomato against *Helicoverpa armigera* depend in part on nutrient availability, but artificial induction via methyl jasmonate does not[J]. *Arthropod-Plant Interactions*, 2012, 6(4): 531-541.
- [51] ZHANG YT, ZHANG YL, CHEN SX, YIN GH, YANG ZZ, LEE S, LIU CG, ZHAO DD, MA YK, SONG FQ, BENNETT JW, YANG FS. Proteomics of methyl jasmonate induced defense response in maize leaves against Asian corn borer[J]. *BMC Genomics*, 2015, 16(1): 1-16.
- [52] YE M, LUO SM, XIE JF, LI YF, XU T, LIU Y, SONG YY, ZHU-SALZMAN K, ZENG RS. Silencing COI1 in rice increases susceptibility to chewing insects and impairs inducible defense[J]. *PLoS One*, 2012, 7(4): e36214.
- [53] XU J, WANG XJ, ZU HY, ZENG X, BALDWIN IT, LOU YG, LI R. Molecular dissection of rice phytohormone signaling involved in resistance to a piercing-sucking herbivore[J]. *New Phytologist*, 2021, 230(4): 1639-1652.
- [54] YAN C, FAN M, YANG M, ZHAO JP, ZHANG WH, SU Y, XIAO LT, DENG HT, XIE DX. Injury activates Ca²⁺/calmodulin-dependent phosphorylation of JAV1-JAZ8-WRKY51 complex for jasmonate biosynthesis[J]. *Molecular Cell*, 2018, 70(1): 136-149.e7.
- [55] CAO YY, LIU L, MA KS, WANG WJ, LV HM, GAO M, WANG XM, ZHANG XC, REN SX, ZHANG N, GUO YD. The jasmonate-induced bHLH gene SIJIG functions in terpene biosynthesis and resistance to insects and fungus[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2022, 64(5): 1102-1115.
- [56] LI Y, TANG JX, QI YC, YANG F, SU XH, FU J, HAN XN, HE CH, XU YX, ZHAN K, XIA HB, WU JS, WANG L. Elevating herbivore-induced JA-Ile enhances potato resistance to the polyphagous beet

- armyworm but not to the oligophagous potato tuber moth[J]. *Pest Management Science*, 2023, 79(1): 357-367.
- [57] MAO YB, LIU YQ, CHEN DY, CHEN FY, FANG X, HONG GJ, WANG LJ, WANG JW, CHEN XY. Jasmonate response decay and defense metabolite accumulation contributes to age-regulated dynamics of plant insect resistance[J]. *Nature Communications*, 2017, 8: 13925.
- [58] LIU DQ, ZHAO Q, CUI XM, CHEN R, LI X, QIU BL, GE F. A transcriptome analysis uncovers *Panax notoginseng* resistance to *Fusarium solani* induced by methyl jasmonate[J]. *Genes & Genomics*, 2019, 41(12): 1383-1396.
- [59] WANG J, TAN XL, ZHANG ZY, GU SL, LI GY, SHI HF. Defense to *Sclerotinia sclerotiorum* in oilseed rape is associated with the sequential activations of salicylic acid signaling and jasmonic acid signaling[J]. *Plant Science*, 2012, 184: 75-82.
- [60] AMEYE M, AUDENAERT K, de ZUTTER N, STEPPE K, van MEULEBROEK L, VANHAECKE L, de VLEESSCHAUWER D, HAESAERT G, SMAGGHE G. Priming of wheat with the green leaf volatile Z-3-hexenyl acetate enhances defense against *Fusarium graminearum* but boosts deoxynivalenol production[J]. *Plant Physiology*, 2015, 167(4): 1671-1684.
- [61] MOOSA A, SAHI ST, ALEEM KHAN S, MALIK AU. Salicylic acid and jasmonic acid can suppress green and blue moulds of citrus fruit and induce the activity of polyphenol oxidase and peroxidase[J]. *Folia Horticulturae*, 2019, 31(1): 195-204.
- [62] SCALSCHI L, SANMARTÍN M, CAMAÑES G, TRONCHO P, SÁNCHEZ-SERRANO JJ, GARCÍA-AGUSTÍN P, VICEDO B. Silencing of OPR3 in tomato reveals the role of OPDA in callose deposition during the activation of defense responses against *Botrytis cinerea*[J]. *The Plant Journal*, 2015, 81(2): 304-315.
- [63] YUAN HM, LIU WC, LU YT. CATALASE2 coordinates SA-mediated repression of both auxin accumulation and JA biosynthesis in plant defenses[J]. *Cell Host & Microbe*, 2017, 21(2): 143-155.
- [64] LIU WC, HAN TT, YUAN HM, YU ZD, ZHANG LY, ZHANG BL, ZHAI S, ZHENG SQ, LU YT. CATALASE2 functions for seedling postgerminative growth by scavenging H₂O₂ and stimulating ACX2/3 activity in *Arabidopsis*[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2017, 40(11): 2720-2728.
- [65] ZHANG Y, SONG RF, YUAN HM, LI TT, WANG LF, LU KK, GUO JX, LIU WC. Overexpressing the N-terminus of CATALASE2 enhances plantjasmonic acid biosynthesis and resistance to necrotrophic pathogen *Botrytis cinerea* B05.10[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2021, 22(10): 1226-1238.
- [66] JING YX, LIU J, LIU P, MING DF, SUN JQ. Overexpression of TaJAZ1 increases powdery mildew resistance through promoting reactive oxygen species accumulation in bread wheat[J]. *Scientific Reports*, 2019, 9: 5691.
- [67] HOU YX, WANG YF, TANG LQ, TONGXH, WANG L, LIU LM, HUANG SW, ZHANG J. SAPK10-mediated phosphorylation on WRKY72 releases its suppression on jasmonic acid biosynthesis and bacterial blight resistance[J]. *iScience*, 2019, 16: 499-510.
- [68] UJI Y, KASHIHARA K, KIYAMA H, MOCHIZUKI S, AKIMITSU K, GOMI K. Jasmonic acid-induced VQ-motif-containing protein OsVQ13 influences the OsWRKY45 signaling pathway and grain size by associating with OsMPK6 in rice[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(12): 2917.
- [69] KE YG, KANG YR, WU MX, LIU HB, HUI SG, ZHANG QL, LI XH, XIAO JH, WANG SP. Jasmonic acid-involved OsEDS1 signaling in rice-bacteria interactions[J]. *Rice*, 2019, 12(1): 1-12.
- [70] LI Q, HU AH, QI JJ, DOU WF, QIN XJ, ZOU XP, XU LZ, CHEN SC, HE YR. CsWAKL08, a pathogen-induced wall-associated receptor-like kinase in sweet orange, confers resistance to citrus bacterial canker via ROS control and JA signaling[J]. *Horticulture Research*, 2020, 7: 42.
- [71] LONG Q, XIE Y, HE YR, LI Q, ZOU XP, CHEN SC. Abscisic acid promotes jasmonic acid accumulation and plays a key role in citrus canker development[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 1634.
- [72] BRENYA E, CHEN ZH, TISSUE D, PAPANICOLAOU A, CAZZONELLI CI. Prior exposure of *Arabidopsis* seedlings to mechanical stress heightens jasmonic acid-mediated defense against necrotrophic pathogens[J]. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1): 1-16.
- [73] YAN C, XIE DX. Jasmonate in plant defence: sentinel or double agent?[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2015, 13(9): 1233-1240.
- [74] MEI CS, QI M, SHENG GY, YANG YN. Inducible overexpression of a rice allene oxide synthase gene increases the endogenous jasmonic acid level, PR gene expression, and host resistance to fungal infection[J].

- Molecular Plant-Microbe Interactions®, 2006, 19(10): 1127-1137.
- [75] ZHANG C, DING ZM, WU KC, YANG L, LI Y, YANG Z, SHI S, LIU XJ, ZHAO SS, YANG ZR, WANG Y, ZHENG LP, WEI J, DU ZG, ZHANG AH, MIAO HQ, LI Y, WU ZJ, WU JG. Suppression of jasmonic acid-mediated defense by viral-inducible microRNA319 facilitates virus infection in rice[J]. Molecular Plant, 2016, 9(9): 1302-1314.
- [76] LI LL, ZHANG HH, CHEN CH, HUANG HJ, TAN XX, WEI ZY, LI JM, YAN F, ZHANG CX, CHEN JP, SUN ZT. A class of independently evolved transcriptional repressors in plant RNA viruses facilitates viral infection and vector feeding[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2021, 118(11): e2016673118.
- [77] TAN XX, ZHANG HH, YANG ZH, WEI ZY, LI YJ, CHEN JP, SUN ZT. NF-YA transcription factors suppress jasmonic acid-mediated antiviral defense and facilitate viral infection in rice[J]. PLoS Pathogens, 2022, 18(5): e1010548.
- [78] WANG J, SONG L, GONG X, XU JF, LI MH. Functions of jasmonic acid in plant regulation and response to abiotic stress[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(4): E1446.
- [79] DING YL, SHI YT, YANG SH. Advances and challenges in uncovering cold tolerance regulatory mechanisms in plants[J]. New Phytologist, 2019, 222(4): 1690-1704.
- [80] HU YR, JIANG YJ, HAN X, WANG HP, PAN JJ, YU DQ. Jasmonate regulates leaf senescence and tolerance to cold stress: crosstalk with other phytohormones[J]. Journal of Experimental Botany, 2017, 68(6): 1361-1369.
- [81] WANG YC, XU HF, LIU WJ, WANG N, QU CZ, JIANG SH, FANG HC, ZHANG ZY, CHEN XS. Methyl jasmonate enhances apple' cold tolerance through the JAZ-MYC2 pathway[J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC), 2019, 136(1): 75-84.
- [82] LIU WH, WANG HY, CHEN YP, ZHU SQ, CHEN M, LAN XZ, CHEN GP, LIAO ZH. Cold stress improves the production of artemisinin depending on the increase in endogenous jasmonate[J]. Biotechnology and Applied Biochemistry, 2017, 64(3): 305-314.
- [83] JIEUN SEO, GIBUM Y, JEONG GL, JEONG HC, EUN JL. Seed browning in pepper (*Capsicum annuum* L.) fruit during cold storage is inhibited by methyl jasmonate or induced by methyl salicylate[J]. Postharvest Biology and Technology, 2020, 166: 111210.
- [84] SCHROEDER JI, KWAK JM, ALLEN GJ. Guard cell abscisic acid signalling and engineering drought hardiness in plants[J]. Nature, 2001, 410(6826): 327-330.
- [85] XU ZZ, ZHOU GS, SHIMIZU H. Plant responses to drought and rewatering[J]. Plant Signaling & Behavior, 2010, 5(6): 649-654.
- [86] SAVCHENKO T, KOLLA VA, WANG CQ, NASAFI Z, HICKS DR, PHADUNGCHOB B, CHEHAB WE, BRANDIZZI F, FROEHLICH J, DEHESH K. Functional convergence of oxylipin and abscisic acid pathways controls stomatal closure in response to drought[J]. Plant Physiology, 2014, 164(3): 1151-1160.
- [87] DASZKOWSKA-GOLEC A, SZAREJKO I. Open or close the gate-stomata action under the control of phytohormones in drought stress conditions[J]. Frontiers in Plant Science, 2013, 4: 138.
- [88] SINGH AP, MANI B, GIRI J. OsJAZ9 is involved in water-deficit stress tolerance by regulating leaf width and stomatal density in rice[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2021, 162: 161-170.
- [89] FU J, WU H, MA SQ, XIANG DH, LIU RY, XIONG LZ. OsJAZ1 attenuates drought resistance by regulating JA and ABA signaling in rice[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 2108.
- [90] SEO JS, JOO J, KIM MJ, KIM YK, NAHM BH, SONG SI, CHEONG JJ, LEE JS, KIM JK, DO CHOI Y. OsBHLH148, a basic helix-loop-helix protein, interacts with OsJAZ proteins in a jasmonate signaling pathway leading to drought tolerance in rice[J]. The Plant Journal, 2011, 65(6): 907-921.
- [91] XIONG J, LIU L, MAXC, LI FF, TANG CL, LI ZH, LÜ BW, ZHOU T, LIAN XF, CHANG YY, TANG MJ, XIE SX, LU XP. Characterization of PtAOS1 promoter and three novel interacting proteins responding to drought in *Poncirus trifoliata*[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(13): 4705.
- [92] GE YX, ZHANG LJ, LI FH, CHEN ZB. Relationship between jasmonic acid accumulation and senescence in drought-stress[J]. African Journal of Agricultural Research, 2010, 15(5): 1978-1993.
- [93] MOHAMED HI, LATIF HH. Improvement of drought tolerance of soybean plants by using methyl jasmonate[J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2017, 23(3): 545-556.
- [94] FAHAD S, HUSSAIN S, MATLOOB A, KHAN FA, KHALIQ A, SAUD S, HASSAN S, SHAN D, KHAN F,

- ULLAH N, FAIQ M, KHAN MR, TAREEN AK, KHAN A, ULLAH A, ULLAH N, HUANG JL. Phytohormones and plant responses to salinity stress: a review[J]. *Plant Growth Regulation*, 2015, 75(2): 391-404.
- [95] de DOMENICO S, TAURINO M, GALLO A, POLTRONIERI P, PASTOR V, FLORS V, SANTINO A. Oxylin dynamics in *Medicago truncatula* in response to salt and wounding stresses[J]. *Physiologia Plantarum*, 2019, 165(2): 198-208.
- [96] VALENZUELA CE, ACEVEDO-ACEVEDO O, MIRANDA GS, VERGARA-BARROS P, HOLUIGUE L, FIGUEROA CR, FIGUEROA PM. Salt stress response triggers activation of the jasmonate signaling pathway leading to inhibition of cell elongation in *Arabidopsis* primary root[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(14): 4209-4220.
- [97] ZHANG MZ, YU ZM, ZENG DQ, SI C, ZHAO CH, WANG HB, LI CM, HE CM, DUAN J. Transcriptome and metabolome reveal salt-stress responses of leaf tissues from *Dendrobium officinale*[J]. *Biomolecules*, 2021, 11(5): 736.
- [98] ABOUELSAAD I, RENAULT S. Enhanced oxidative stress in the jasmonic acid-deficient tomato mutant *def-1* exposed to NaCl stress[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2018, 226: 136-144.
- [99] QIU ZB, GUO JL, ZHU AJ, ZHANG L, ZHANG MM. Exogenous jasmonic acid can enhance tolerance of wheat seedlings to salt stress[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2014, 104: 202-208.
- [100] SHETEIWY MS, SHAO HB, QI WC, DALY P, SHARMA A, SHAGHALEH H, ALHAJ HAMOUD Y, EL-ESAWI MA, PAN RH, WAN Q, LU HY. Seed priming and foliar application with jasmonic acid enhance salinity stress tolerance of soybean (*Glycine max* L.) seedlings[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2021, 101(5): 2027-2041.
- [101] CHEN YM, WANG Y, HUANG JG, ZHENG CC, CAI CX, WANG QM, WU CA. Salt and methyl jasmonate aggravate growth inhibition and senescence in *Arabidopsis* seedlings via the JA signaling pathway[J]. *Plant Science*, 2017, 261: 1-9.
- [102] WANG JJ, LV PH, YAN D, ZHANG ZD, XU XM, WANG T, WANG Y, PENG Z, YU CX, GAO YR, DUAN LS, LI RZ. Exogenous melatonin improves seed germination of wheat (*Triticum aestivum* L.) under salt stress[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(15): 8436.
- [103] ZEID A, Al-Othman, Assessment of toxic metals in wheat crops grown on selected soils, irrigated by different water sources[J]. *Arabian Journal of Chemistry*, 2016, 9: S1555-S1562.
- [104] LEI GJ, SUN L, SUN Y, ZHU XF, LI GX, ZHENG SJ. Jasmonic acid alleviates cadmium toxicity in *Arabidopsis* via suppression of cadmium uptake and translocation[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2020, 62(2): 218-227.
- [105] ZHAO SY, MA QF, XU X, LI GZ, HAO L. Tomato jasmonic acid-deficient mutant *spr2* seedling response to cadmium stress[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2016, 35(3): 603-610.
- [106] AZEEM U. Ameliorating nickel stress by jasmonic acid treatment in *Zea mays* L[J]. *Russian Agricultural Sciences*, 2018, 44(3): 209-215.
- [107] NORIEGA G, CRUZ DS, BATLLE A, TOMARO M, BALESTRASSE K. Heme oxygenase is involved in the protection exerted by jasmonic acid against cadmium stress in soybean roots[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2012, 31(1): 79-89.
- [108] BALI SG, LAKSHMI JAMWAL V, KOHLI SK, KAUR P, TEJPAL R, BHALLA V, OHRI P, GANDHI SG, BHARDWAJ R, AL-HUQAIL AA, SIDDIQUI MH, ALI HM, AHMAD P. Jasmonic acid application triggers detoxification of lead (Pb) toxicity in tomato through the modifications of secondary metabolites and gene expression[J]. *Chemosphere*, 2019, 235: 734-748.
- [109] DAI H, WEI SH, POGRZEBA M, RUSINOWSKI S, KRZYŻAK J, JIA G. Exogenous jasmonic acid decreased Cu accumulation by alfalfa and improved its photosynthetic pigments and antioxidant system[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2020, 190: 110176.
- [110] KAZAN K, MANNERS J. Jasmonate signaling: toward an integrated view[J]. *Plant Physiology*, 2008, 146(4): 1459-1468.
- [111] 徐刚, 姚银安. 水杨酸、茉莉酸和乙烯介导的防卫信号途径相互作用的研究进展[J]. *生物学杂志*, 2009, 26(1): 48-51.
- XU G, YAO YA. The cross-talk between salicylic acid, jasmonic acid and ethylene defense pathway[J]. *Journal of Biology*, 2009, 26(1): 48-51 (in Chinese).
- [112] XU P, ZHAO PX, CAI XT, MAO JL, MIAO ZQ, XIANG CB. Integration of jasmonic acid and ethylene into auxin signaling in root development[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 271.
- [113] QI LL, YAN J, LI YN, JIANG HL, SUN JQ, CHEN Q, LI HX, CHU JF, YAN CY, SUN XH, YU YJ, LI CB, LI

- CY. *Arabidopsis thaliana* plants differentially modulate auxin biosynthesis and transport during defense responses to the necrotrophic pathogen *Alternaria brassicicola*[J]. *New Phytologist*, 2012, 195(4): 872-882.
- [114] LIU H, TIMKO MP. Jasmonic acid signaling and molecular crosstalk with other phytohormones[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(6): 2914.
- [115] JIANG YJ, LIANG G, YANG SZ, YU DQ. *Arabidopsis* WRKY57 functions as a node of convergence for jasmonic acid- and auxin-mediated signaling in jasmonic acid-induced leaf senescence[J]. *The Plant Cell*, 2014, 26(1): 230-245.
- [116] JIANG YJ, YU DQ. The WRKY57 transcription factor affects the expression of jasmonate ZIM-domain genes transcriptionally to compromise *Botrytis cinerea* resistance[J]. *Plant Physiology*, 2016, 171(4): 2771-2782.
- [117] HE YQ, ZHANG HH, SUN ZT, LI JM, HONG GJ, ZHU QS, ZHOU XB, MACFARLANE S, YAN F, CHEN JP. Jasmonic acid-mediated defense suppresses brassinosteroid-mediated susceptibility to rice black streaked dwarf virus infection in rice[J]. *New Phytologist*, 2017, 214(1): 388-399.
- [118] ZHANG HH, TAN XX, LI LL, HE YQ, HONG GJ, LI JM, LIN L, CHENG Y, YAN F, CHEN JP, SUN ZT. Suppression of auxin signalling promotes rice susceptibility to rice black streaked dwarf virus infection[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2019, 20(8): 1093-1104.
- [119] RONZAN M, PIACENTINI D, FATTORINI L, FEDERICA DR, CABONI E, EICHE E, ZIEGLER J, HAUSE B, RIEMANN M, BETTI C, ALTAMURA MM, FALASCA G. Auxin-jasmonate crosstalk in *Oryza sativa* L. root system formation after cadmium and/or arsenic exposure[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2019, 165: 59-69.
- [120] HOU SJ, TSUDA K. Salicylic acid and jasmonic acid crosstalk in plant immunity[J]. *Essays in Biochemistry*, 2022, 66(5): 647-656.
- [121] CUI HT, QIU JD, ZHOU Y, BHANDARI DD, ZHAO C, BAUTOR J, PARKER JE. Antagonism of transcription factor MYC2 by EDS1/PAD4 complexes bolsters salicylic acid defense in *Arabidopsis* effector-triggered immunity[J]. *Molecular Plant*, 2018, 11(8): 1053-1066.
- [122] AERTS N, PEREIRA MENDES M, van WEES SCM. Multiple levels of crosstalk in hormone networks regulating plant defense[J]. *The Plant Journal*, 2021, 105(2): 489-504.
- [123] PAN G, LIU YQ, JI LS, ZHANG X, HE J, HUANG J, QIU ZY, LIU DM, SUN ZG, XU TT, LIU LL, WANG CM, JIANG L, CHENG XN, WAN JM. Brassinosteroids mediate susceptibility to brown planthopper by integrating with the salicylic acid and jasmonic acid pathways in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(18): 4433-4442.
- [124] 范东哲, 陈青, 梁晓, 伍春玲, 刘迎, 窦宏双, 吴岩. 桃蚜取食对抗、感蚜辣椒品种水杨酸、茉莉酸信号途径的影响[J]. *热带作物学报*, 2021, 42(10): 2972-2978.
- FAN DZ, CHEN Q, LIANG X, WU CL, LIU Y, DOU HS, WU Y. *Myzus persicae* feeding effects salicylic acid and jasmonic acid signaling pathways in aphid-resistant and aphid-susceptible pepper cultivars[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2021, 42(10): 2972-2978 (in Chinese).
- [125] CRISTINA M, PETERSEN M, MUNDY J. Mitogen-activated protein kinase signaling in plants[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2010, 61: 621-649.
- [126] FANG XP, CHAI WG, LI SG, ZHANG LQ, YU H, SHEN JS, XIAO WF, LIU AC, ZHOU BQ, ZHANG XY. HSP17.4 mediates salicylic acid and jasmonic acid pathways in the regulation of resistance to *Colletotrichum gloeosporioides* in strawberry[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2021, 22(7): 817-828.
- [127] ZHENGXY, SPIVEY NW, ZENG WQ, LIU PP, FU ZQ, KLESSIG DF, HE SY, DONG XN. Coronatine promotes *Pseudomonas syringae* virulence in plants by activating a signaling cascade that inhibits salicylic acid accumulation[J]. *Cell Host & Microbe*, 2012, 11(6): 587-596.
- [128] HICKMAN R, MENDES MP, van VERK MV, van DIJKEN AV, DI SORA J, DENBY K, PIETERSE C, van WEES SV. Transcriptional dynamics of the salicylic acid response and its interplay with the jasmonic acid pathway[J]. *Cold Spring Harbor Laboratory*, 2019.
- [129] LUO J, XIA WX, CAO P, XIAO ZA, ZHANG Y, LIUMY, ZHAN C, WANG N. Integrated transcriptome analysis reveals plant hormones jasmonic acid and salicylic acid coordinate growth and defense responses upon fungal infection in poplar[J]. *Biomolecules*, 2019, 9(1):12.
- [130] ULLAH C, SCHMIDT A, REICHELT M, TSAI CJ, GERSHENZON J. Lack of antagonism between salicylic acid and jasmonate signalling pathways in poplar[J]. *New Phytologist*, 2022, 235(2): 701-717.

- [131] LACKMAN P, GONZÁLEZ-GUZMÁN M, TILLEMANN S, CARQUEJEIRO I, PÉREZ AC, MOSES T, SEO M, KANNO Y, HÄKKINEN ST, van MONTAGU MCE, THEVELEIN JM, MAAHEIMO H, OKSMAN-CALDENTY KM, RODRIGUEZ PL, RISCHER H, GOOSSENS A. Jasmonate signaling involves the abscisic acid receptor PYL4 to regulate metabolic reprogramming in *Arabidopsis* and tobacco[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011, 108(14): 5891-5896.
- [132] ALEMAN F, YAZAKI J, LEE M, TAKAHASHI Y, KIM AY, LIZX, KINOSHITA T, ECKER JR, SCHROEDER JI. An ABA-increased interaction of the PYL6 ABA receptor with MYC2 transcription factor: a putative link of ABA and JA signaling[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 28941.
- [133] ANDERSON JP, BADRUZSAUFARI E, SCHENK PM, MANNERS JM, DESMOND OJ, EHLERT C, MACLEAN DJ, EBERT PR, KAZAN K. Antagonistic interaction between abscisic acid and jasmonate-ethylene signaling pathways modulates defense gene expression and disease resistance in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell, 2004, 16(12): 3460-3479.
- [134] KIM H, SEOMUN S, YOON Y, JANG G. Jasmonic acid in plant abiotic stress tolerance and interaction with abscisic acid[J]. Agronomy, 2021, 11(9): 1886.
- [135] BROSSA R, LÓPEZ-CARBONELL M, JUBANY-MARÍ T, ALEGRE L. Interplay between abscisic acid and jasmonic acid and its role in water-oxidative stress in wild-type, ABA-deficient, JA-deficient, and ascorbate-deficient *Arabidopsis* plants[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2011, 30(3): 322-333.
- [136] LIU L, LIU CY, WANG H, YU SY, GUAN TS, HUANG YF, LI RC. The abscisic acid receptor gene *VvPYL4* positively regulates grapevine resistance to *Plasmopara viticola*[J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC), 2020, 142: 483-492.
- [137] GHORBEL M, BRINI F, SHARMA A, LANDI M. Role of jasmonic acid in plants: the molecular point of view[J]. Plant Cell Reports, 2021, 40(8): 1471-1494.
- [138] ZOU XP, LONG JH, ZHAO K, PENG AH, CHEN M, LONG Q, HE YR, CHEN SC. Overexpressing GH3.1 and GH3.1L reduces susceptibility to *Xanthomonas citri* subsp. *citri* by repressing auxin signaling in citrus (*Citrus sinensis* Osbeck)[J]. PLoS One, 2019, 14(12): e0220017.
- [139] 邹修平, 龙俊宏, 彭爱红, 陈敏, 龙琴, 陈善春. 过量表达 CsGH3.6 通过抑制生长素信号转导增强柑橘溃疡病抗性[J]. 中国农业科学, 2019, 52(21): 3806-3818.
- ZOU XP, LONG JH, PENG AH, CHEN M, LONG Q, CHEN SC. Overexpression of CsGH3.6 enhanced resistance to citrus canker disease by inhibiting auxin signaling transduction[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2019, 52(21): 3806-3818 (in Chinese).
- [140] 龙俊宏. 黄龙病菌 SDE70 和 SDE695 效应子在病原菌与柑橘互作中的功能研究[D]. 重庆: 西南大学硕士学位论文, 2021.
- LONG JH. Study of functions of the SDE70 and SDE695 effectors interaction between *Candidatus Liberibacter Asiaticus* and citrus[D]. Chongqing: Master's Thesis of Southwest University, 2021 (in Chinese).
- [141] PENG AH, ZOU XP, HE YR, CHEN SC, LIU XF, ZHANG JY, ZHANG QW, XIE Z, LONG JH, ZHAO XC. Overexpressing a NPR1-like gene from *Citrus paradisi* enhanced Huanglongbing resistance in *C. sinensis*[J]. Plant Cell Reports, 2021, 40(3): 529-541.
- [142] GROVER S, PURI H, XIN ZG, SATTLER SE, LOUIS J. Dichotomous role of jasmonic acid in modulating Sorghum defense against aphids[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions®, 2022, 35(9): 755-767.
- [143] GLAZEBROOK J. Contrasting mechanisms of defense against biotrophic and necrotrophic pathogens[J]. Annual Review of Phytopathology, 2005, 43: 205-227.
- [144] AN JP, ZHANG CL, LI HL, WANG GL, YOU CX. Apple SINA E3 ligase MdSINA3 negatively mediates JA-triggered leaf senescence by ubiquitinating and degrading the MdBBX37 protein[J]. The Plant Journal, 2022, 111(2): 457-472.
- [145] PENG AH, CHEN SC, LEI TG, XU LZ, HE YR, WU L, YAO LX, ZOU XP. Engineering canker-resistant plants through CRISPR/Cas9-targeted editing of the susceptibility gene *CsLOB1* promoter in citrus[J]. Plant Biotechnology Journal, 2017, 15(12): 1509-1519.
- [146] LI YH, QIU LN, ZHANG Q, ZHUANSUN XX, LI HF, CHEN X, KRUGMAN T, SUN QX, XIE CJ. Exogenous sodium diethyldithiocarbamate, a jasmonic acid biosynthesis inhibitor, induced resistance to powdery mildew in wheat[J]. Plant Direct, 2020, 4(4): e00212.

(本文责编 郝丽芳)