

* 专题评述 *

茉莉酸类物质的生物合成及其信号转导研究进展*

于涌鲲¹ 郝玉兰² 万善霞² 赵福宽² 杨瑞楠² 孙清鹏^{2**}

1 北京农学院组培实验中心, 北京 102206; 2 北京农学院生物技术系, 北京 102206

摘要 茉莉酸(JA)是脂类起源的并在植物界广泛存在的一种重要的信号分子, 在植物防御生物和非生物胁迫反应及植物的生长和发育过程中起着重要作用. 文中介绍了茉莉酸生物合成, 钙离子在茉莉酸信号传导中的作用及其钙离子的来源, 环核苷酸门控的离子通道可能参与JA诱导的质外体钙离子动员等, 并对该领域今后的研究进行展望.

关键词 茉莉酸 信号传导 钙动员 Ca^{2+}

茉莉酸(jasmonic acid, JA)是 α -亚麻酸起源的、在植物界广泛存在的一种内源植物生长调节物质. 茉莉酸类(jasmonates, JAs)是JA及其衍生物如茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MeJA)和茉莉酸异亮氨酸(jasmonoyl-isoleucine, JA-Ile)等的统称, 是由十六烷或十八烷途径合成的脂类起源的具有相关结构的化合物^[1]. 茉莉酸及其甲基酯(methyljasmonic acid, MeJA)是广泛存在于植物界(包括藻类)^[2]的茉莉酸家族成员. 伤害和激发子(elicitor)可诱导JA或MeJA在植物体中的积累, 它们参与植物的伤反应及某些病原反应, 并在植物生长发育、果实成熟及花粉活性、生物及非生物逆境反应中起重要作用^[2].

很多文献已从不同的角度对JA的生理作用, JA的信号传导通路及其与其他信号传导途径的交互作用等进行评述^[3-9]. 本文着重介绍JA生物合成、代谢及信号传导方面的新进展.

1 JAs是植物防御反应的重要信号分子

JAs作为激素类信号分子既可调节植物的生长

发育过程, 也可调节植物对生物和非生物逆境的反应. 作为一种逆境激素(stress hormone)^[7], JA在植物响应生物与非生物胁迫反应中起重要作用^[8]. 利用JA生物合成突变体*spr-2*及JA反应突变体*jai-1*的研究表明, JA及其衍生物可作为长距离运输的信号分子发挥作用^[9]. 当植物遇到伤害或病原侵染时, 其内源JAs水平升高并激活一系列植物防御反应基因的表达, 如蛋白抑制剂(protein inhibitors)基因、植保素合成相关酶(enzymes of phytoalexin synthesis)基因、营养贮藏蛋白(vegetative storage proteins)基因等基因的表达. JA可调控两类基因的表达: 一类基因与植物发育有关, 如种子的萌发和生长、贮藏蛋白的积累、花和果实的发育、花粉的育性; 另一类基因与自身防御系统有关, 表现在对真菌感染、病虫害、干旱、机械损伤以及渗透胁迫等逆境的应激反应^[10]. 另外, JA还参与调节萜类和吲哚类化学信息分子的合成^[11].

2 茉莉酸类(Jasmonates)物质的合成与代谢

拟南芥中至少存在两条合成茉莉酸家族成员的

2008-02-25 收稿, 2008-04-03 收修修改稿

* 国家自然科学基金(批准号: 30700428), 北京市自然科学基金(批准号: 5072009)和北京市科技新星计划(批准号: 2006 B 26)资助项目

** 通信作者, E-mail: sunqp@bac.edu.cn

©1994-2017 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. <http://www.cnki.net>

途径, 即从亚麻酸(Linolenic acid, LA 18: 3)开始的十八烷途径和从十六碳三烯酸(16: 3)开始的十六烷途径; 另外在植物中还可能存在一条从亚油酸(Linoleic acid 18: 2)至二氢茉莉酸的途径^[1]. 拟南芥中存在多条 JA 合成途径说明在伤害和非伤害拟南芥中 JA 受到不同的调节, 在未受伤害植物中茉莉酸水平受到严格控制, 不同组织中茉莉酸家族成员的基态水平不同^[12].

在十八烷途径中, 茉莉酸生物合成的前体是亚麻酸, 它在脂氧合酶(lipoxygenase, LOX, EC 1.13.11.12)催化下氧化成13(S)-氢过氧-亚麻酸(13S-hydroperoxylinolenic acid, 13S-HPLA), 然后在氢过氧化物脱氢酶的作用下形成12, 13-环氧亚麻酸(12S, 13S-epoxylinolenic acid, 12S, 13S-EOT), 经过结构重排, 环化为12-氧-植物二烯酸(12-oxo-phyto-dienoic acid, OPDA), 进一步经过还原和三步 β 氧化形成(-)-7-iso-JA. JA可直接调节基因表达, 亦可被催化形成MeJA和其他聚合物与代谢物^[2]. 在植物体中, 脂氧合酶的抑制剂可阻止伤害、激发子(elicitor)或系统素(systemin)处理所引起的JA的积累. 因此, 由这些因子诱导的植物中JA水平的升高是由于JA从头合成的结果, 而不是从其聚合物中释放所致^[2]. 在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)中, 很多编码JA生物合成的基因是由JA诱导的, 表明JA的生物合成是一正向调节环(a feed forward regulatory loop)^[13].

AOC(Allene oxide cyclase)被认为是JA生物合成中最重要的酶. 目前已经从番茄(*L. esculentum*)^[14], 拟南芥^[15]和苜蓿^[16]中克隆到AOC. 在上述物种中, AOC蛋白定位于质体^[17]. AOC蛋白持续存在于拟南芥^[15]的所有叶片组织中, 而在番茄(*L. esculentum*)^[14]和苜蓿(*M. truncatula*)^[16]中AOC基因则在所有的维管束及其周围的实质组织(parenchymatic cells)中特异表达.

12-氧植物二烯酸(12-oxophytodienoic acid, OPDA)是十八烷途径中一个较为重要的中间物. 番茄中茉莉酸的生物合成涉及叶绿体、过氧化物酶体和细胞质3个不同的部位, 其中OPDA在十八烷途径中担负跨膜转换的功能. 目前关于OPDA跨膜转换的机制有两种观点. (i) OPDA在叶

绿体中被激活后经过ABC转运体COMATOSE(PXA1)以酰基CoA的形式进入过氧化物酶体; (ii) OPDA以OPDA^H的形式从叶绿体转运至过氧化物酶体, 在过氧化物酶体中OPDA^H被脂酰CoA合成酶活化^[18].

3 茉莉酸信号通路

JAs可作为细胞内或细胞间的信号分子, 通过与转录因子相互作用而调节防御蛋白的表达及次生代谢物的合成^[18]. 植物的伤反应信号通路是目前研究的较清楚的茉莉酸类物质参与的信号通路之一. 当茄科植物遭受局部伤害时, 前系统素(prosystemin)水解为系统素, 系统素激活JA生物合成酶如AOC并导致局部的JA含量升高(图1). Kramell等^[19]以JA缺失突变体和JA信号突变体的嫁接实验表明, JA信号而不是JA的生物合成引发系统反应. 因此, JA有可能作为一个系统信号引发蛋白酶抑制剂(PINs)等基因的表达.

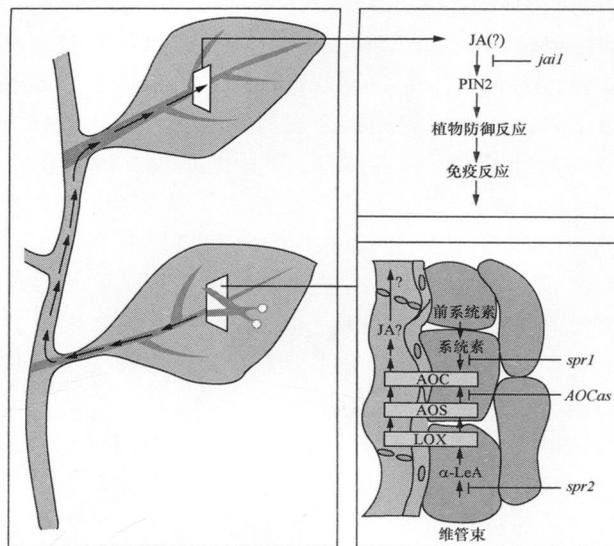


图1 番茄局部和系统伤反应及丙二烯氧化物环化酶(AOC)、丙二烯氧化物合酶(AOS)和脂氧酶(LOX)的细胞定位 (引自文献[20])

长期以来, 仅在番茄中发现了有生物活性的系统素, 其前体蛋白-前系统素由200个氨基酸残基组成. 最近, 在拟南芥中也发现了类似于系统素的多肽(A tPEP1), 亦可激活拟南芥伤反应信号通路. 该多肽含有23个氨基酸残基, 是由92个氨基酸残

基的前体多肽加工而成. 伤害、JA 和乙烯可诱导该多肽前体的合成^[21]. 拟南芥中的 AtPEP1 与番茄中的系统素具有非常相似的结构和功能^[21].

拟南芥叶片受到机械伤害时, 寡聚半乳糖醛酸 (OGA) 和 JA 的水平增加, 分别通过不同的信号通路诱导防御基因的表达^[22]. 拟南芥中有依赖 JA 和不依赖 JA 的两条伤反应信号转导通路^[23]. 从 Rojo 等^[24] 总结的拟南芥伤信号传导模式图 (图 2) 可以看出, 遭受伤害的叶片通过两条途径传递伤信号, 一条通路依赖于伤诱导的 JA 的生物合成. JA 可以局部诱导伤害叶片中茉莉酸反应基因 (*JR1*, *JR2* 和 *VSP*) 的表达; 另外 JA 还可通过 COI1 传递伤信号, 而诱导周身未受伤害的叶片中 JR 基因表达. 另一条信号通路是通过伤害诱导的寡糖素调节 CK 和 WR3 的表达^[24]. 在伤害叶片中, 伤诱导产生的 OGA 还可诱导乙烯的生成, 乙烯可抑制伤害叶片中 JR 基因的局部诱导. 与真核生物中其他信号级联组相似, 两条伤信号通路也包括蛋白质可逆磷酸化、 Ca^{2+} /CaM 调节及活性氧的产生. 伤信号转导通路中的一些组分也参与其他的植物防御反应, 这种不同信号通路间的交互作用可在时空上有效调节不同的胁迫反应^[25].

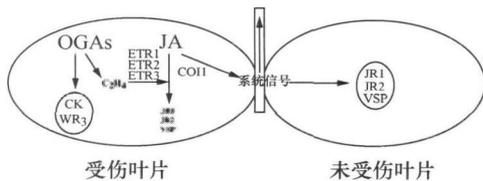


图 2 拟南芥伤信号转导模式图 (引自文献 [24])

JAs 可作为可移动的信号分子参与植物的伤反应^[26]. 系统素、茉莉酸及其衍生物、电流、 H_2O_2 及水压都曾被认为是在局部伤反应中产生的, 可以沿韧皮部传输至远端未受伤害的叶片而发挥效应的长距离传输的信号分子^[27]. 毫无疑问, 系统素在局部伤反应中对茉莉酸信号通路的激活起关键作用, 尽管系统素可以传输, 但在系统伤反应中的作用可能不大. 以 JA 缺失突变体 *spr2*, JA 不敏感的突变体 *jail*、系统素不敏感的 *spr1* 突变体、可以合成 OPDA 但 JA 缺失的突变体 *acx1 A* 进行的嫁接实验结果证实, JA 或其相关复合物是可以长距离传输

的信号分子^[28]. 李传友等以 JA 合成突变体 *spr2*^[29] 和 JA 识别突变体 *jail*^[30] 为遗传工具进行的嫁接实验证明系统抗性中可以进行长距离传输的信号分子是茉莉酸而不是系统素. 利用野生型番茄和 *acx1 A* 突变体进行的嫁接实验也证实, JA 而不是 OPDA 在系统反应中起重要作用^[28].

受伤叶片中前系统素分解为系统素, 系统素激活维管组织中茉莉酸的生物合成. ABA、乙烯、 H_2O_2 、紫外线、寡糖素 (OGAs) 及脂肪酸氨基酸复合物 (fatty acid amino acid conjugates; FACs) 激活茉莉酸的生物合成, 而水杨酸 (SA) 和 NO 则抑制茉莉酸的生物合成. 受伤叶片中合成的茉莉酸或其相关复合物经维管组织运输至未受伤叶片 (图 3), 在未受伤叶片中 JA 的感知而非 JA 的生物合成是激活防御基因表达的必要因素^[28].

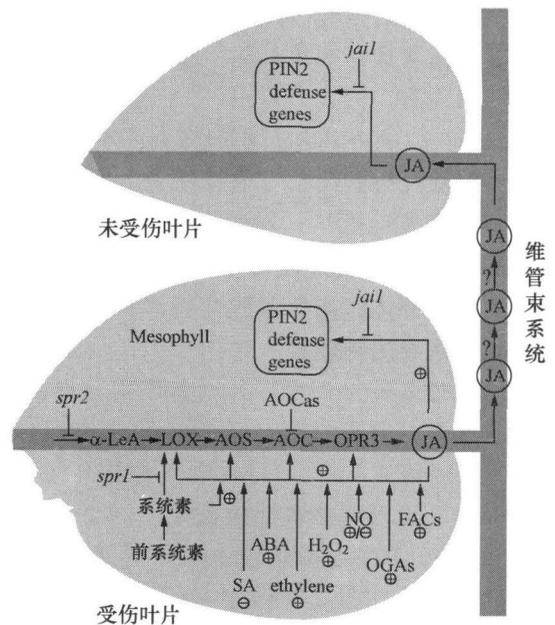


图 3 番茄叶伤反应信号通路 (引自文献 [28])

spr2: JA-deficient mutant (suppressor of prosystemin2); *spr1*: systemin-insensitive mutant (suppressor of prosystemin1); *jail*: jasmonate-insensitive mutant

4 Ca^{2+} 与 JA 信号传导

4.1 质外体 Ca^{2+} 和胞内钙库中的 Ca^{2+} 均参与 JA 信号传导

植物遭受外界刺激时, 胞内游离 Ca^{2+} 浓度

($[Ca^{2+}]_{cyt}$) 迅速发生变化, 瞬时的 Ca^{2+} 内流(Ca^{2+} influx) 是植物激活其级联防御反应的早期事件之一^[31]. 目前 JA 与 Ca^{2+} 关系的研究主要有两种观点: 一种观点认为 JA 可以触发 $[Ca^{2+}]_{cyt}$ 的变化, 并且认为 JA 诱导的 Ca^{2+} 来源于胞内钙库中钙离子的释放^[20, 32]. JA 诱导的 Ca^{2+} 动员是 JA 信号网络中的一个分支, 其对 JA 信号传导是必需的, 但仅仅 Ca^{2+} 浓度的升高并不足以传递 JA 信号^[32]. 另一种观点则认为 JA 对番茄叶肉细胞中 $[Ca^{2+}]_{cyt}$ 没有影响^[33].

León 等^[22] 和 Kenton 等^[32] 虽认为 Ca^{2+} 动员参与 JA 信号传导, 但推测质外体游离钙离子不参与 JA 诱导的钙动员. Sun 等^[34] 以 Ca^{2+} 敏感的荧光探针 Fluo-3/AM 导入拟南芥叶细胞, 利用激光共聚焦显微镜技术观测了不同浓度 JA 诱导的胞内钙离子荧光强度的动态变化. 用不同浓度的不可过膜的质膜钙离子通道抑制剂尼群地平(nifedipine) 预处理拟南芥叶肉细胞, 然后再用 JA 进行刺激, 此时 JA 诱导的 $[Ca^{2+}]_{cyt}$ 的升高随尼群地平浓度的升高而降低, 且茉莉酸反应基因 *JRI* 的表达量也与尼群地平的预处理浓度成反比^[28]. 单独提高胞外钙离子的浓度亦可导致茉莉酸反应基因 *JRI* 的表达^[34]. 以上结果证实, 质外体钙离子及胞内钙库中的钙离子均参与茉莉酸诱导的钙动员.

Ca^{2+} 通过两种方式发挥其调节作用, 直接激活 Ca^{2+} 依赖的蛋白激酶或通过激活 Ca^{2+} 调节蛋白(如 CaM) 的活性传递 Ca^{2+} 信号, 响应各种环境刺激. 伤害及 MeJA 均可诱导番茄植株中 CaM mRNA 的积累, JA 也可促进水稻悬浮细胞中钙调蛋白基因 *osMLO* 的表达. 在拟南芥依赖 JA 的伤害信号转导通路中, CaM 可能作用于 JA 的下游^[9].

4.2 环核苷酸门控的离子通道可能参与 JA 诱导的质外体钙动员

不同的刺激可能动员不同钙库中的 Ca^{2+} 而引起 $[Ca^{2+}]_{cyt}$ 的特征性变化, 同时不同细胞膜上的多种 Ca^{2+} 通道可能参与刺激诱导的 Ca^{2+} 动员^[35]. 质外体钙库中的 Ca^{2+} 通常经由位于质膜上的选择性离子通道流入胞内, 胞内细胞器钙库中的 Ca^{2+} 则可通过三磷酸肌醇(IP₃)、环腺苷二磷酸核糖(cADPR)、环腺苷单磷酸(cAMP)、pH 梯度等诱导胞内钙库释

放 Ca^{2+} ^[36].

根据植物中广泛存在的钙离子通透性通道(calcium-permeable channels)对电压的依赖性可将其分为去极化激活(deperpolarization-activated, DACC)、超极化激活(hyperpolarization-activated, HACC)、非电压依赖性(voltage-independent, VICC)的阳离子通道^[37]. 环核苷酸门控的离子通透性通道(cyclic nucleotide-gated channel, CNGC)即属于非电压依赖性的阳离子通道. 拟南芥保卫细胞膜和叶肉细胞膜中存在 cAMP 激活的钙离子通透性通道^[38].

拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) 中含有 20 种 CNGC 阳离子通道, 已证实 AtCNGC10 定位在拟南芥叶肉细胞和薄壁组织细胞的质膜上^[39]. 植物 CNGC 阳离子通道为内向整流, 配体门控的非选择性的阳离子通道^[40], 其羧基端有环核苷酸结合域(cyclic nucleotide binding domain, CNBD)和钙调素(CaM)结合结构域(calmodulin binding domain, CaMBD)^[41]. 不同的 CaM 同工型与 AtCNGC(*Arabidopsis thaliana* CNGC)的 CaMBD 结构域的结合能力不同; AtCNGC 家族的各成员可能具有不同的功能^[42]. CNGC 离子通道在哺乳动物中的生理作用已研究得非常清楚, 如由 CNGC 离子通道所介导的膜电位和 Ca^{2+} 浓度的变化就参与哺乳动物视觉和嗅觉信号的传递.

经典遗传学和反向遗传学的研究结果表明, AtCNGC2 和 AtCNGC4 可能参与植物的防御反应. 与野生型拟南芥相比, AtCNGC2 突变体拟南芥(*dnd1*)几乎完全丧失了超敏反应(hypersensitive response). 当用致病性或非致病性丁香假单胞菌(*P. Syringae*)处理野生型和 *AtCNGC4* 突变体拟南芥(*dnd2*)时, *dnd2* 中 JA 诱导的拟南芥防卫基因 *PDFI.2* 的表达增强, 而野生型拟南芥中 *PDFI.2* 的表达则不受影响^[43]. 另外, 在异源表达系统中的实验证实 CNGC2 能形成可介导 Ca^{2+} 和 K^{+} 内流的离子通道^[44, 45]. 推测植物中 CNGC 离子通道可能与 Ca^{2+} 的吸收或 Ca^{2+} 在植物内的流动有关^[38], 但 CNGC 离子通道在植物中的具体作用尚不清楚. 我们的研究结果已初步证实, CNGC 离子通道可能参与 JA 诱导的钙动员^[46], 对茉莉酸诱导的质外体钙离子动员的分子机制尚有待于进一步的研究.

4.3 JAs 诱导钙离子动员的分子结构基础

以烟草细胞为材料的研究结果证实, JAs 诱导钙离子动员需要一定的分子结构基础, 不同的 JAs 可诱导产生不同的钙指纹 (Ca^{2+} signature). 带有自由羧基基团的 OPDA (图 4(a))、JA (图 4(b)) 及 1-oxo-indane-4-carboxylic acid (图 4(c)) 既可以诱导钙指纹的产生, 又可以诱导细胞核中钙指纹的产生. 异亮氨酸复合物 (图 4(b), (c)) 只能诱导细胞核中钙指纹的产生. 其含羧基基团的酯化形式的复合物, 除 6-ethyl-1-oxoindanoyl-l-isoleucine methyl ester (图 4(d)) 外, 均不具有生物活性 (图 4(e), (f)). 这一特例的出现说明, 酯化复合物不具有生物活性并非是因为它们的吸收特性的不同所致, 不同 JAs 复合物诱导钙离子动员的部位及其产生的钙指纹不同是由于其分子结构差异所致^[47].

植物细胞中可能存在至少两条不同 JAs 信号感知系统, 分别诱导产生细胞质基质和细胞核中的特异的钙指纹^[47]. 我们在拟南芥中的工作也证实, JA 诱导的质外体钙离子动员与胞内钙库中钙离子动员之间可能独立进行, 并可能相互影响^[1]. 这两条信号感知通路的组成成份尚有待于进一步研究.

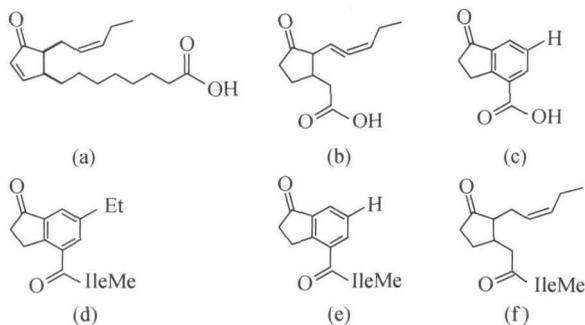


图 4 茉莉酸及其衍生物的结构

(引自文献^[47])

Ile: 异亮氨酸; Me: 甲基酯; Et: 乙基

5 总结与展望

目前, 已从拟南芥中获得 JA 生物合成过程中的关键酶 AOC 晶体, 将有助于进一步了解 JA 生物合成过程; 新鉴定了一些茉莉酸信号转导通路中的

信号组分, 并发现了特异的转录因子. 近年来, 对 JAs 在植物防御生物和非生物胁迫反应中的作用虽进行了大量的研究, 并取得较大进展. 但对 JAs 在植物体中信号传导的分子机制及 JA 信号通路与其他信号通路间的相互关系尚不清楚, 尤其是目前对 JAs 受体缺乏了解. JAs 如何参与伤信号转导? 与之相关的基因和蛋白质是哪些? 这些蛋白质有什么功能? 在复杂的信号转导网络中, JAs 与其他信号分子间的交互作用等都是急需研究的主要问题.

伤害诱导的系统抗性反应不但需要茉莉酸的生物合成, 还需要正常的茉莉酸信号的识别与转导, 最后诱导抗性相关基因的表达. 通常认为, 这个过程包括茉莉酸受体结合茉莉酸信号分子后被激活, 然后茉莉酸受体再激活下游基因的表达^[3], 然而至今不仅没有鉴定到茉莉酸的受体, 而且茉莉酸在细胞内发挥作用还是在细胞外发挥作用目前也无定论. 因此, 茉莉酸受体的鉴定及其在细胞内的作用部位的研究将是茉莉酸信号转导途径研究的关键问题.

参 考 文 献

- Farmer EE, Weber H, Vollenweider S. Fatty acid signaling in *Arabidopsis*. *Planta* 1998, 206: 167-174
- Creelman RA, Mullet JE. Biosynthesis and action of jasmonates in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1997, 48: 355-381
- 李常保, 孙加强, 蒋红玲, 等. 番茄系统抗性反应的信号转导. *科学通报*, 2005, 50(16): 1677-1683
- 刘艳丽, 李传友, 李柱刚, 等. 番茄受伤反应防御信号的遗传解析. *东北农业大学学报*, 2005, 36(1): 23-27
- 孙清鹏, 王小菁. 植物伤反应中的茉莉酸信号. *植物学通报*, 2003, 20(4): 481-488.
- 贾承国, 向 珣, 王思周, 等. 茉莉酸类化合物在植物防卫反应中的作用. *细胞生物学杂志*, 2006, 28: 57-60
- Fingrut O, Flescher E. Plant stress hormones suppress the proliferation and induce apoptosis in human cancer cells. *Leukemia*, 2002, 16: 608-616
- Mur LAJ, Kenton P, Atzorn R, et al. The Outcomes of concentration-specific interactions between salicylate and jasmonate signaling include synergy, antagonism, and oxidative stress leading to cell death. *Plant Physiol*, 2006, 140: 249-262
- Li L, Li C, Lee GL, et al. Distinct roles for jasmonate synthesis

1) Sun QP, Yu YK, Wan SX, et al. Is there crosstalk between extracellular and intracellular calcium mobilization in jasmonic acid signaling? (In press)

- and action in the systemic wound response of tomato. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 6416—6421
- 10 吴劲松, 种康. 茉莉酸作用的分子生物学研究. *植物学通报*, 2002, 19(2): 164—170
 - 11 Agrawal AA. Mechanisms, ecological consequences and agricultural implications of tri-trophic interactions. *Curr Opin Plant Biol*, 2000, 3: 329—335
 - 12 Liechti R, Farmer EE. The jasmonate pathway. *Science* 2002, 296: 1649—1650
 - 13 Hause B, Mrosk C, Isayenkow et al. Jasmonates in arbuscular mycorrhizal interactions. *Phytochemistry*, 2007, 68: 101—110
 - 14 Ziegler J, Stenzel I, Hause B, et al. Molecular cloning of allene oxide cyclase: The enzyme establishing the stereochemistry of octadecanoids and jasmonates. *J Biol Chem*, 2000, 275: 19132—19138
 - 15 Stenzel I, Hause B, Miersch O, et al. Jasmonate biosynthesis and the allene oxide cyclase family of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol Biol*, 2003, 51: 895—911
 - 16 Isayenkow S, Mrosk C, Stenzel I, et al. Suppression of allene oxide cyclase in hairy roots of medicago truncatula reduces jasmonate levels and the degree of mycorrhization with glomus intraradices. *Plant Physiol*, 2005, 139: 1401—1410
 - 17 Theodoulou FL, Job K, Slocombe SP, et al. Jasmonic acid levels are reduced in COMATOSE ATP-binding cassette transporter mutants. Implications for transport of jasmonate precursors into peroxisomes. *Plant Physiol*, 2005, 137: 835—840
 - 18 Ble' e E. Impact of phyto-oxylipins in plant defense. *Trends Plant Sci*, 2002, 7: 315—321
 - 19 Kramell R, Miersch O, Hause B, et al. Amino acid conjugates of jasmonic acid induce jasmonate-responsive gene expression in barley (*Hordeum vulgare* L.). *FEBS Letters*, 1997, 414: 197—202
 - 20 Wasternack C. Jasmonate: An upolate on biosynthesis, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. *Ann Bot*, 2007, 100(4): 681—697
 - 21 Huffaker A, Pearce G, Ryan CA. An endogenous peptide signal in *Arabidopsis* activates components of the innate immune response. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103: 10098—10103
 - 22 León J, Rojo E, Sanchez-Serrano JJ. Wound signalling in plants. *J Exp Bot*, 2001, 52: 1—9
 - 23 Titarenko E, Rojo E, León J, et al. Jasmonic acid-dependent and-independent signaling pathways control wound-induced gene activation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol*, 1997, 115: 817—826
 - 24 Rojo E, León J, Sanchez-Serrano JJ. Cross-talk between wound-signalling and insect feeding in *Arabidopsis*. *Plant J*, 1999, 20: 135—142
 - 25 Møller SG, Chua N-H. Interactions and intersections of plant signalling pathways. *J Mol Biol*, 1999, 293: 219—234
 - 26 Schilmiller AL, Howe GA. Systemic signaling in the wound response. *Curr Opin Plant Biol*, 2005, 8: 369—377
 - 27 De Bruxelles GL, Roberts MR. Signals regulating multiple responses to wounding and herbivores. *Crit Rev Plant Sci*, 2001, 20: 487—521
 - 28 Wasternack C, Stenzel I, Hause B, et al. The wound response in tomato: Role of jasmonic acid. *J Plant Physiol*, 2006, 163(3): 297—306
 - 29 Li C, Liu G, Xu C, et al. The tomato suppressor of prosystemin-mediated responses2 gene encodes a fatty acid desaturase required for the biosynthesis of jasmonic acid and the production of a systemic wound signal for defense gene expression. *Plant Cell*, 2003, 15: 1646—1661
 - 30 Li L, Zhao Y, McCaig BC, et al. The tomato homolog of CORONATINE-INSENSITIVE1 is required for maternal control of seed maturation, jasmonate-signaled defense responses and glandular trichome development. *Plant Cell*, 2004, 16: 126—143
 - 31 Kim MC, Lee SH, Kim JK, et al. M1o, a modulator of plant defense and cell death, is a novel calmodulin-binding protein. Isolation and characterization of a rice M1o homologue. *J Biol Chem*, 2002, 277: 19304—19314
 - 32 Kenton P, Mur LAJ, Draper J. A requirement for calcium and protein phosphatase in the jasmonate-induced increase in tobacco leaf acid phosphatase specific activity. *J Exp Bot*, 1999, 50(337): 1331—1341
 - 33 Moyen C, Hammond-Kosack KE, Jones J, et al. Systemin triggers an increase of cytoplasmic calcium in tomato mesophyll cells: Ca²⁺ mobilization from intra- and extracellular compartments. *Plant Cell Environ*, 1998, 21: 1101—1111
 - 34 Sun QP, Guo Y, Sun Y, et al. Influx of extracellular Ca²⁺ involved in jasmonic-acid-induced elevation of [Ca²⁺]_{cyt} and JRI expression in *Arabidopsis thaliana*. *J Plant Res*, 2006, 119: 343—350
 - 35 White PJ. Calcium channels in high plants. *Biochim Biophys Acta*, 2000, 1465: 171—189
 - 36 Rudd JJ, Franklin-Tong VE. Calcium signalling in plant. *Cell Mol Life Sci*, 1999, 55: 214—232
 - 37 White PJ, Broadley MR. Calcium in plants. *Ann Bot*, 2003, 92: 487—511
 - 38 Lemtiri-Chlieh F, Berkowitz GA. Cyclic adenosine monophosphate regulates calcium channels in the plasma membrane of *Arabidopsis* leaf guard and mesophyll cells. *J Bio Chem*, 2004, 279(34): 35306—35312
 - 39 Borsics T, Webb D, Andeme-Ondzighi C, et al. The cyclic nucleotide-gated calmodulin-binding channel AtCNGC10 localizes to the plasma membrane and influences numerous growth responses and starch accumulation in *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 2007, 225(3): 563—573

- 40 Hua BG, Mercier RW, Leng Q, et al. Plants do it differently. A new basis for potassium/ sodium selectivity in the pore of an ion channel. *Plant Physiol*. 2003, 132(3): 1353—1361
- 41 Köhler C, Merkle T, Neuhaus G. Characterisation of a novel gene family of putative cyclic nucleotide- and calmodulin-regulated ion channels in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*. 1999, 18: 97—104
- 42 Köhler C, Neuhaus G. Characterisation of calmodulin binding to cyclic nucleotide-gated ion channels from *Arabidopsis thaliana*. *FEBS Lett*. 2000, 471: 133—136
- 43 Grace IJ, Roger KSJ, I-ching Y, et al. *Arabidopsis* DND2, a second cyclic nucleotide-gated ion channel gene for which mutation causes the “defense no death” phenotype. *Mol Plant Microbe Interact*, 2004, 7(5): 511—520
- 44 Leng Q, Mercier RW, Yao W, et al. Cloning and first functional characterization of a plant cyclic nucleotide gated cation channel. *Plant Physiol*. 1999, 121: 753—761
- 45 Leng Q, Mercier RW, Hua BG, et al. Electrophysiological analysis of cloned cyclic nucleotide-gated ion channels. *Plant Physiol*. 2002, 128: 400—410
- 46 于涌鲲, 万善露, 孙清鹏. 环核苷酸门控的离子通道可能参与茉莉酸诱导的钙离子动员. 中国植物生理学会全国学术会议论文摘要汇编. 2007, 216
- 47 Agnes W, Christian M, Mathias M, et al. Structural requirements of jasmonates and synthetic analogues as inducers of Ca^{2+} signals in the nucleus and the cytosol of plant cells. *Angew Chem Int Ed*. 2007, 46: 4783—4785

中国南北构造带学术研讨会在西安召开

中国大陆中部有一条纵贯南北的地质构造带, 统称为贺兰—川滇南北构造带, 也称中国南北地震构造带, 因为这条带上集中了我国有历史记录以来一半的8级以上大地震, 最近5月12日14时28分发生的四川汶川8.0级地震也是发生在这个带上. 它不但是我国重要的地貌分界线, 而且是中国大陆构造的东—西分界带, 对于探讨中国大陆深部结构、青藏高原隆升的动力学机制以及中国大陆中生代以来东、西部构造与地表系统反转演变具有重要意义. 同时, 沿这条构造带, 也是我国重要的金属矿产和油气藏的集中分布区. 因此, 对南北构造带的理论研究, 对探讨固体矿产和油气资源的形成机制具有重大意义.

基于这些认识, 中国科学家一直在坚持对其进行深入研究, 并在近年来取得了不少新的认识; 国家自然科学基金委员会地球科学部也一直关注这个重要带的研究, 并连续两年列入地球科学部重点项目申请指南. 但是, 关于南北构造带及中国大陆东西部差异演化的研究, 可能涉及当今固体地球科学的一些重大科学命题, 而目前进一步的研究工作尚缺乏一个统一的规划, 前沿性科学问题尚未很好地综合集成与整理.

由国家自然科学基金委员会地球科学部、国家地震局地质研究所和西北大学发起, 西北大学承办的“中国贺兰—川滇南北构造带学术研讨会”, 于2008年4月26—27日在西安西北大学举行. 会议召集了中国地震局、中国科学院、西北大学、中国地质科学院地质研究所、北京大学、南京大学、中国地质大学、成都理工大学等12个单位30余名专家学者进行了为期2天的研讨. 会议以主题发言引发自由论坛的方式, 对南北构造带的组成、结构、形成演化、现今构造变形与地震活动、大陆动力学过程、资源、环境灾害效应, 以及中国大陆东、西部构造差异演化与深部背景等主题进行了学术交流和争鸣探讨. 会议交流了近10年来南北构造带及相关地区的研究现状和最新研究成果, 聚焦了与南北构造带相关的关键科学问题, 初步明确了研究前沿.

通过两天的学术讨论, 与会专家充分肯定了南北构造带的存在. 南北构造带本身做为一个特定单元而具有重要的地质、资源及环境(灾害)意义. 该带可划分为不同段落, 不同段落具有不同的演化过程及形成机制, 但总体统一构成特定构造带, 其中, 南部是现今青藏高原的东部边界, 表明南北构造带是一重要的复合构造系统. 南北构造带既是一个历史强震集中带, 同时其南、北段分别在能源及金属矿产资源等方面具有重要的意义. 南北构造带还是中生代以来中国大陆动力学体制东西反转的分界线, 也是控制中国大陆现今从地表形貌到深部地幔差异演化的界线, 整体具有从深部到浅层的地质、地球物理和地表系统的综合分界性, 因而是中国大陆构造的东—西部的分界带. 它既是中国大陆地质与大陆构造和地震与地表系统及深部过程研究的关键地带之一, 也可以成为探讨大陆内部动力学过程的天然野外实验室.

(供稿: 姚玉鹏)