

研究通讯 Research Letter

冠菌素及其生理功能

汪宝卿 李召虎 翟志席 段留生*

中国农业大学作物化学控制研究中心, 北京 100094

Coronatine and Its Physiological Functions

WANG Bao-Qing, LI Zhao-Hu, ZHAI Zhi-Xi, DUAN Liu-Sheng*

Research Center for Crop Chemical Control, China Agricultural University, Beijing 100094, China

提要 介绍了与JA/MeJA类似的一种植物生长物质冠菌素(coronatine)的化学结构和生理功能以及与其他激素之间的关系。

关键词 冠菌素; 生理功能; 茉莉酸; 激素

1977年, Ichihara等从丁香假单胞菌绛红致病变种(*Pseudomonas syingae* pv. *atropurpurea*)的培养液中分离出一种全新的化合物, 并将之命名为 coronatine (COR)。之后, Mitchell等(1978, 1982, 1983)又陆续发现丁香假单胞菌番茄致病变种(*tomato*)、大豆致病变种(*glycinea*)、斑生致病变种(*maculicola*)和李致病变种(*morsprunorum*)。除丁香假单胞菌属外, Tamura等(1992)曾报道野生黄单胞菌属(*Xanthomonas campestris* pv. *phormiicola*)也能产生COR。因其对植物有致病性, 在我国曾被译为冠毒素。后来, Young等(1992)发现COR与脱落酸和茉莉酸有类似的功能, 认为它可能是一种植物生长调节物质, 在我国也被称为冠菌素。本文介绍COR的生理功能以及其与其他激素之间的关系。

1 冠菌素的化学结构及其类似物

冠菌素(C₁₈H₂₅N₀₄)分子量为319, 由一个含 α -氨基酸的冠烷酸(coronamic acid, CMA)和一个聚酮结构的冠菌酸(coronafacic acid, CFA)以酰胺键联结而成(图1)(Ichihara等1977)。一般来说, 天然1*R*-异构体比非天然的1*S*-异构体活性更高(Holbrook等1997), 顺式非对映异构体1*R*, 2*S*-JA/MeJA比反式非对映异构体1*R*, 2*R*-JA/MeJA活性要高, 经过块茎诱导试验发现, MeJA的4种异构体中只有1*R*, 2*S*-这种异构体活性最高(Vick和Zimmerman 1984)。从结构上看, CFA与JA结构类似(图1), Koda等(1992)综合比较COR、JA和CFA在诱导马铃薯(*Solanum tuberosum* L. cv. Irish Cobbler)块茎形成、促进马铃薯块茎细胞扩充、

抑制大豆(*Glycine max* L. cv. Acme)愈伤组织细胞分裂和促进燕麦(*Avena sativa* L. cv. Victory No. 1)叶片衰老的结果表明, COR在上述方面都有生物活性且比JA或CFA高100~10 000倍。COR活性较强的原因可能在于环戊酮环上C-1和C-2位的特殊结构, 尤其是3*aS*, 7*aR*-结构; 也有人推测是由于异构化过程中COR能避免失活(Lauchli和Boland 2003)。不仅环戊酮环对其功能的保持很重要, 其边链环戊烯基也很重要, Weiler等(1993)发现, 只要改变边链环戊烯基上的一C=C-, JA/MeJA的功能即彻底丧失。Nishida等(1985)经检验也发现, 通常使用的JA实际上是4种异构体的混合物, 1*R*, 2*S*-异构体仅占总量的3.5%。至于3*aS*, 7*aR*-结构的COR占多少比例尚无文献报道。

CMA与乙烯(Eth)的合成前体1-氨基环丙烷-1-羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ACC)结构类似(Ferguson和Mitchell 1985), 而12-羟基-植物二烯酸(12-oxo-phytodienoic acid, OPDA)是合成茉莉酮酸酯(jasmonate)的前体(Fliegmann等2003)。Weiler等(1994)报道, COR促进异株泻根(*Bryonia dioica* Jacq)卷须, 其生物活性比MeJA大约高50倍, 比JA大约高100倍, OPDA能促进其卷须, CFA不能促进卷须, JA的作用甚微, 因而认为, 从卷须与否来说COR具有OPDA而不

收稿 2005-09-26 修定 2006-01-16
资助 国家高技术研究发展计划("863"计划)项目(2003A A241170)。

*通讯作者(E-mail: duanlsh@cau.edu.cn, Tel: 010-62731301)。

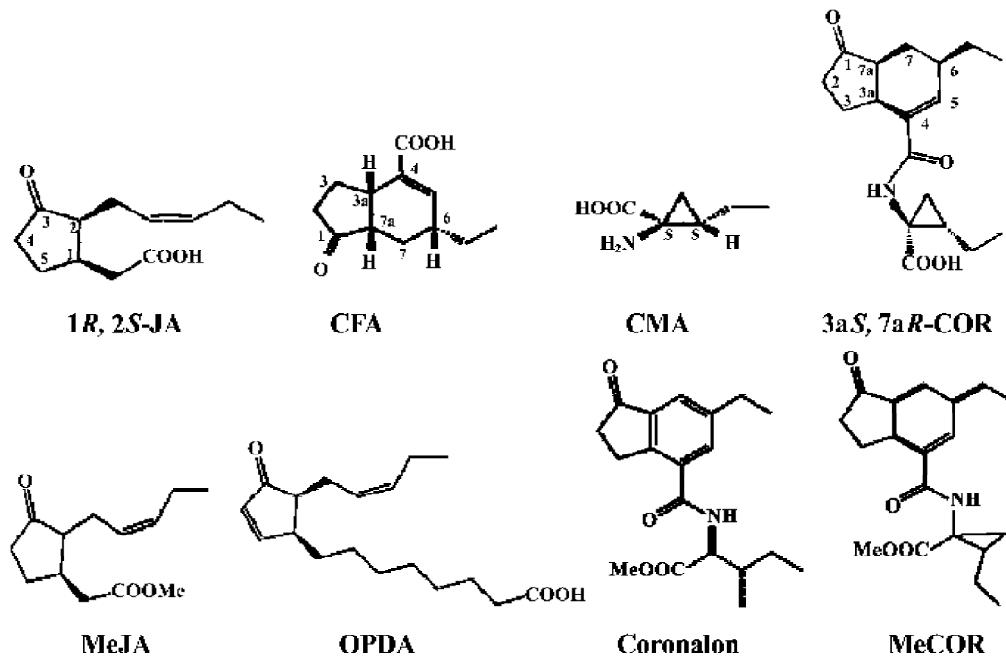


图1 冠菌素及其类似物的结构

JA: jasmonic acid, 茉莉酸; CFA: coronafacic acid, 冠菌酸; CMA: coronamic acid, 冠烷酸; COR: coronatine, 冠菌素; MeJA: jasmonic acid methyl ester, 茉莉酸甲酯; OPDA: 8-(4-oxo-5-pent-2-enyl-cyclopent-2-enyl)-octanoic acid, 12-羟基-植物二烯酸; coronalon: 2-[(6-ethyl-1-oxo-indane-4-carbonyl)-amino]-3-methyl-pentanoic acid methyl ester; MeCOR: 2-ethyl-1-[(6-ethyl-1-oxo-2, 3, 5, 6, 7, 7a-hexahydro-1H-indene-4-carbonyl)-amino]-cyclopropanecarboxylic acid methyl ester, 冠菌素甲酯。

是JA/MeJA的生物活性。Blechert等(1999)在分析十八烷起源的化合物结构和卷须试验中也得到相近结论。事实上, CFA对上述4个JA的生物鉴定试验都有效, 而OPDA诱导马铃薯块茎形成时则表现出非常低的活性(Koda等1996)。这些结果表明, COR的生物活性可能是其结构与JA相似之故, 植物体内可能存在各种不同的启动不同反应的受体(Koda等1992)。

尽管目前已报道的COR合成路线有15种, 但无一简洁和高产, 冠菌素顺式立体结构仍然难以化学法大量合成, 微生物发酵培养也不能提供足够的数量, 为克服这些困难, Lauchli和Boland(2003)合成了一种新的化合物coronalon(图1), 此物保留了CFA中的环戊烷结构, 用一个苯环替代了环己烯基, 同时也消除了CFA的3个异构中心, 而CMA中的环丙烷也可打开而成为COR的结构模拟物和功能替代物。

2 冠菌素的生理功能

2.1 冠菌素与植物生长发育

Nishiyama等(1976)最早发现, COR能导致意大利黑麦草正常绿叶产生

萎黄病, Harzallah等(2001)认为主要原因是其导致了叶绿素a和b总量降低。推测COR主要是通过抑制了叶绿素生物合成的C5-途径中酶的活性(Reinbothe 1996)。Kenyon和Turner(1990)在用72.1 nmol·cm⁻²的COR处理烟草(*Nicotiana tabacum* L. cv. White Burley)叶片时, 发现叶绿素损失和光合作用的抑制几乎是同步的, 叶绿素a/b没有降低, 叶片中出现游离色氨酸, 而游离的天冬酰胺含量增加了5倍以上, 游离天冬氨酸和丙氨酸含量降低, 合成蛋白的速率降低, 叶肉细胞增多, 厚度大约是未经处理的1.4~2.1倍, 圆柱形的栅栏组织叶肉细胞也变的毫无规律。Palmer和Bender(1995)用COR处理番茄, 叶片完整性的结构仍能保持, 细胞壁加厚和叶绿体皱缩, 且能诱导薄壁组织细胞产生大立方体形蛋白颗粒和小的球状蛋白。

0.05~0.5 mmol·L⁻¹的COR能诱导马铃薯块茎膨大(Sakai等1979b), 淀粉酶活性增加, 淀粉降解, 细胞内水势降低, 渗透压增大, 细胞大量吸水增大(Sakai等1979a), 同时纤维素酶、多

聚半乳糖醛酸酶和多聚甲基半乳糖醛酸酶等细胞壁降解酶大量积累, 导致细胞壁松弛 (Sakai 等 1982)。Moni 等(1980)发现经 COR 诱导的马铃薯块茎中酚类物质含量提高, 多酚氧化酶、过氧化物酶和抗坏血酸氧化酶的含量也升高。Sakai (1981)用 $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 COR 处理燕麦和意大利黑麦草胚芽鞘细胞的原生质体 30 min 后, 原生质体停止流动, 细胞的质壁分离能力减弱。同时也有报道认为 COR 能促进豌豆上胚轴细胞膜上的 H^+ 转运, 而 H^+ 转运是离不开细胞膜上 ATP 酶 (adenosine triphosphatase) 提供能量, 因此认为 COR 能活化 ATP 酶 (Sakai 等 1984)。虽然 COR 有诱导块茎形成和膨大的能力, 但超过一定浓度时即会产生毒害, 表现出低浓度诱导而高浓度致死的效应。如 Koda 等(1996)发现 COR 在 $0.1 \text{ nmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时对马铃薯块茎有很显著的诱导效果, 当浓度超过 $1 \text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 培养材料即很难存活。

Sakai (1980)报道, COR 与生长素类似, 可以抑制小麦根的伸长。市原耿民和户嶋浩明(1998)报道, COR 比 JA 显示更强的除草剂活性, 可能比 JA 更能促进衰老, 有望成为新型的除草剂。Feys 等(1994)在研究冠菌素不敏感 (coronatine-insensitive) 突变体 COI1 时发现, COR 有类似 MeJA 的功能, 可抑制拟南芥苗期生长和根的伸长。Schüler 等(2004)用 $10 \text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ coronalon 处理拟南芥也证明上述结论, 而茉莉酮酸酯不敏感突变体 (jasmonate insensitive mutant) *Jin1* 的生长则不受影响。

Weiler 等(1993)报道, MeJA 能诱导异株泻根 (*Bryonia dioica* Jacq) 卷须, 而所有的 JA 合成前体中, 甲酯化 OPDA 诱导卷须的活性最高, 甚至高于 MeJA。而 COR 比 JA 诱导卷须更有效 (Weiler 等 1994)。Stelmach 等(1999)进一步发现 COR 与 JA 是通过增加内源 OPDA 含量诱导卷须, 且因品种而异, 并且 $25 \text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 COR 与 $500 \text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 JA 的诱导效果相似。

Perner 和 Schmauder (1993) 观察了 $0.7 \text{ ng}\cdot\text{mL}^{-1}$ COR 对 4 种植物——秘鲁番茄 (*Lycopersicon peruvianum*)、普通番茄 (*Lycopersicon esculentum*)、灰藜 (*Chenopodium album*)、马铃薯 (*Solanum tuberosum*) 细胞培养的影响, 结果表明前 2 种细胞

对培养液敏感, 尤其是普通番茄, 其细胞干重、氯化三苯基四唑 (TTC) 活力和细胞内蛋白含量降低最快, 24 h 后细胞内多酚氧化酶活性很高, 而其他 3 种培养液中的过氧化物酶和多酚氧化酶活性从处理开始就迅速增加。

$200 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 COR 能显著增加成熟甜橙 (*Citrus sinensis*) 果实脱落, 同时落叶增加 18% 左右。主要原因是 COR 刺激成熟果实和叶子中产生乙烯, 且 ACC 氧化酶和 OPDA 还原酶的基因表达上调 (Burns 等 2003)。这说明 COR 是促进植物器官衰老的。

Mino 等(1987)发现 COR 能诱导蚕豆 (*Vicia faba* L.) 和多花黑麦草 (*Lolium multiflorum*) 气孔开放, 且随着 COR 浓度增大而增大, 至 $1 \text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时气孔开度最大。其可能机制是 COR 诱导气孔周围细胞中内含物增多, 水势提高, 保卫细胞吸水增加所致。

营养贮运蛋白 (vegetative storage proteins, VSP) 属于茉莉酸诱导蛋白族 (jasmonate-induced preteins, JIPs) 中的一种, 其功能尚不清楚。Feys 等(1994)用 COR 和 MeJA 处理的拟南芥中出现了 31 和 29 kDa 两种蛋白, 但在 COI1 突变体中则没有, 并且 31 kDa 蛋白在 COI1 突变体雄性不育的花中表达量降低, 而在野生型的拟南芥花中则很多。Staswick (1990) 认为 COR 和 MeJA 诱导的野生型拟南芥中的 29 kDa 蛋白的表达模式与大豆中 29 和 27 kDa 的 VSPs 相似, 有暂时贮藏氮素营养的作用, 且都是在开花时积累, 而在种子形成时降低。Benedetti 等(1995)认为 COR 和 MeJA 诱导的拟南芥中的 29 kDa VSP 基因转录与大豆和番茄中 VSPs 类似, 在苗期, 野生型中水平很高, 而 COI1 突变体中则没有, 并且野生型的花中表达水平高而 COI1 突变体中则很少。

曾晓春和周燮(1999)曾报道用 $40\sim 400 \text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 MeJA 浸穗处理, 可诱导水稻颖花开放。为了探究 COR 是否也具有诱导其他禾本科植物颖花开放的作用, 闫芝芬等(2001)用不同浓度的冠菌素粗提液对小麦 (*Triticum aestivum* L.)、黑麦 (*Secale cereale* L.) 和高羊茅草 (*Festuca elata*) 浸穗处理 2 min, 结果 $1.1\sim 4.4 \text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的冠菌素粗提液对小麦颖花开放有明显的诱导效应, 处理 150 min 后

颖花开放率达35%,其中以 $2.2 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 为最适宜。但对黑麦和高羊茅草颖花开放的影响却不显著。这说明COR诱导颖花开放的作用在植物品种间有差异。

2.2 冠菌素与植物次生物质代谢 植物抗病原微生物侵染过程中,常伴随抗性小分子化合物的合成,这些化合物通常称为植物抗毒素(phytoalexin)。一般无毒病原菌能诱导植物抗毒素,多数是以植物次生代谢产物经过甲基化或者两种不同化合物的耦联经一步或几步反应合成的(Smith 1996)。COR能在植物或细胞培养中诱导出多种形式的次生代谢活动(Boland等1995;Krumm等1995)。

紫檀烷类(pterocarpan-type)的大豆抗毒素(glyceollin)是以类黄酮(flavonoid)合成途径中的中间产物黄苷元(daidzein)为前体合成的。刘文奇和郭泽建(2003)的结果表明茉莉酸信号转导是诱导大豆抗毒素合成的重要途径。Fliegmann等(2003)发现,在 26°C 下黑暗中 $50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ COR处理大豆细胞培养液48 h,诱导大豆抗毒素含量最高超过 $20 \text{nmol}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW)。

水稻叶分泌释放的类黄酮类化感物质樱花素(sakuranetin)和二萜内酯A(momilactone A)对稻田杂草有较高的抑制活性(孔垂华等2004)。COR能促进水稻叶片中樱花素的产生,并且随COR浓度的升高而增加;同时, $0.1 \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的COR也能促进二萜内酯A的产生,其含量比相同浓度JA诱导的高出1倍(Tamogami和Kodama 2000)。

COR的结构类似物coronalon也能促进多种植物次生物质的产生(Schüler等2004)。 $100 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的coronalon处理利马豆(*Phaseolus limensis* Macf., Lima bean) 10 h后叶中水杨酸甲酯(MeSA)含量比未处理的增加9倍;coronalon处理加里福尼亚罂粟(*Escbscbolzia californica*)细胞培养液,苯基菲啶(benzo[c]phenanthridine)类中的生物碱血根碱(sanguinarine)含量随coronalon浓度增大而升高;coronalon处理大豆细胞培养液,其中7,4'-二羟基类黄酮(7,4'-dihydroxyflavone)的含量也随coronalon浓度增大而升高; $0.6 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的coronalon处理烟草幼苗125 h后,其烟碱(nicotine)含量比未处理的高10倍; $0.8 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的coronalon处理

*Wachendorfia thyrsiflora*的根4 d后,发现根中phenylphenalenone的含量为 $16.3 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW),而未处理的仅有 $1.9 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW)。

紫杉醇(taxol)是一种二萜类生物碱,最初是从红豆杉类(*Taxus chinensis*)的树皮中分离得到的,现在作为一种广谱抗肿瘤活性的药物在临床上得到广泛应用。余龙江等(1999)报道,MeJA处理红豆杉胚性细胞的加入时间和浓度与紫杉醇含量有明显的相关性,在细胞对数生长期(即培养了10 d后) $100 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的MeJA诱导效果最显著。市原耿民和户嶋浩明(1998)报道,COR和JA处理红豆杉可提高紫杉醇系萜类成分10倍以上。

总之,COR应用浓度低且诱导次生物质含量高,具有其他生长调节物质所无法比拟的优势,有进一步研究的价值和开发潜力。

2.3 冠菌素与植物逆境及应 COR和JA都有环五烷结构,二者许多生理功能相似(Greulich等1995)。JA抵抗植物逆境主要表现在对渗透胁迫的调节上,但目前冠菌素在调节渗透胁迫中的功能尚不清楚。闫芝芬等(1999)用20% PEG(溶于Hoagland营养液)模拟水分胁迫条件,用COR和JA处理三叶期的高粱‘晋杂405’幼苗2 d后, $4.4 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的冠菌素对维持水分胁迫条件下叶中含水量有明显效果,其诱导活性比JA高100倍左右。推测冠菌素诱导抵抗水分胁迫的作用可能与细胞中脯氨酸和糖的含量增加而使细胞的渗透压升高、并促进气孔关闭、改变细胞壁结构和增加细胞壁延展性等作用有关(Fujino等1995)。

Hause等(1996)发现高渗透胁迫、机械伤害和JA都能诱导大麦产生JIPs,其中以JIP23为典型,它出现在根部韧皮部细胞和角质鳞片的软组织细胞中,这种蛋白必须在很高的渗透胁迫条件下才能表达。Ryan(1992)发现受伤的西红柿中积累了大量的蛋白酶抑制剂2(proteinase inhibitor 2, pin2) mRNA,并把pin2的出现作为西红柿叶片受伤反应的标志之一。Schüler等(2004)用 $0\sim 50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的coronalon处理6 d的大麦幼苗叶片,24 h后发现JIP23的表达量随浓度的增大而升高;同时用不同浓度的coronalon处理番茄叶片,在48 h内定期观察,发现只有 $10 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 在处理8 h时pin2表达量最大。

至于COR与其他环境胁迫(例如旱、冷、热、盐害等)的关系,还有待进一步研究。

2.4 冠菌素与其他激素信号物质的关系 植物激素作为植物信号系统的一部分,广泛地参与植物生长发育的调控过程。虽然每一种植物激素都有多种生理效应和功能,但从整株水平来说,每个生理过程,往往是多种植物激素综合作用的结果(段留生和田晓莉2005)。植物激素之间的互作效应主要表现为:增效、拮抗、平行、反馈和诱导等。COR影响植物生长发育的生理功能也可能主要是通过调节自身与其他植物内源激素的关系来表达的(图2)。

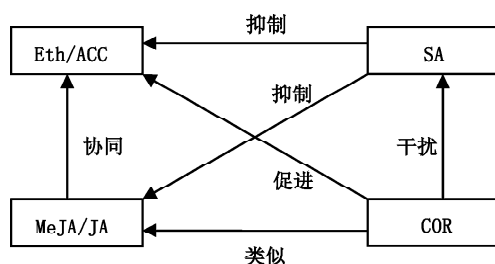


图2 冠菌素与其他激素之间的关系

COR可能影响乙烯(Eth)的产生,因为CMA与ACC的结构相似,而ACC又是乙烯合成的前体,Ferguson和Mitchell(1985)用 $50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的COR处理菜豆幼苗叶片后,8~24 h内Eth释放量和ACC的含量都急剧升高;相同浓度的CMA(COR电离后得到)处理后,乙烯的释放量仅提高20%左右。Kenyon和Turner(1992)用 $30 \text{ nmol}\cdot\text{cm}^{-2}$ 的COR处理烟草幼苗叶片圆盘(直径为0.18 cm),Eth从处理后8 h开始释放,至34 h时达释放高峰且持续4 d;用COR处理绿豆胚轴后,ACC合成酶的活性随COR浓度的增加而升高, $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时其含量大约增加100倍。Perner等(1994)用COR处理培养3 d的普通番茄(*L. esculentum*)与秘鲁番茄(*L. peruvianum*),结果6与 $30 \text{ ng}\cdot\text{mL}^{-1}$ COR都能显著促进前者释放乙烯,而后的Eth释放量却比未处理的低。Greulich等(1995)用 $20 \text{ nmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的COR处理秘鲁番茄细胞培养液,处理后30~60 min乙烯合成酶(ethylene-forming enzyme, EFE)的含量大增,乙烯在处理150 min内一直比未经乙烯处理的含量高,之后有所降低。总之,COR

在很多植物上表现为促进乙烯的释放,这也说明植物对COR反应过程中,乙烯扮演了重要的角色。

植物防御反应主要由内生的信号分子启动,有2条途径:一条是水杨酸(salicylic acid, SA)途径,另一条是非SA途径,都涉及到乙烯和JA。Xu等(1994)发现JA和乙烯能协同诱导一些防御相关基因的表达。Creelman和Mullet(1997)指出,SA能抑制JA的生物合成,对其功能有一定的拮抗作用。Pena-Cortes等(1993)认为SA是通过抑制氢过氧化脱水酶(hydroperoxide dehydrase)的活性来抑制JA和pin2的合成。Leslie和Ramani(1988)用 $10 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的SA处理梨的细胞培养液时,认为SA是通过抑制ACC的合成来抑制乙烯的生物合成。

Hiraga等(2000)在研究烟草根中抗病基因*tpoxN1*(tobacco *POX* gene)时,发现MeJA抑制其表达,并且表达量随MeJA浓度增大而迅速减少, $200 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的MeJA几乎完全抑制;乙烯利(ethephon)和SA对其表达无影响;COR在 $0.5 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时开始抑制其表达。Devadas等(2002)通过研究防御基因*hr11*(hypersensitive response-like lesions)表达和其对病原体的抵抗能力发现,基因表达是SA和Eth/JA防御信号途径协同调控的结果。说明这两条途径并不是完全孤立的,而是相互协调工作。

Zhao等(2003)用cDNA微阵列芯片分析寄主防御基因表达时揭示,COR是通过对JA不敏感基因(JA-insensitive gene) *Jail* 诱导JA以及虫伤反应基因大量表达的,COR通过活化寄主的JA防御信号途径,而不是通过诱导JA生物合成来增加番茄抗病能力的。Montesano等(2003)认为COR在与其他激素的交互作用中,“干扰”SA的正常作用,而与JA的功能类似。Glazebrook等(2003)认为COR刺激茉莉酮酸酯的反应,并且在拟南芥中茉莉酮酸酯被确认为SA的拮抗物质。Spoel等(2003)进一步研究表明,SA缺失的拟南芥植株当感染番茄荧光假单胞菌变种*Pst* (*Pseudomonas syringae* pv. *tomato*)后比野生型产生更多的JA。而Block等(2005)认为,在拟南芥中,COR不是通过抑制SA来提高JA的含量,而是直接作用于JA信号途径而起作用的。

COR 在促进次生物质代谢、诱导胁迫相关基因表达和抑制根系生长等方面都与 MeJA 功能非常相似, 从而认为 COR 与 JA 这两种信号复合物很可能启动相同的信号途径 (Schüler 等 2004)。Uppalapati 等 (2005) 用 cDNA 微阵列芯片分析表明, COR 仅能调控 MeJA 诱导基因的 35%, CFA 影响 COR 调控基因的 39.4%, CMA 不具有和其结构类似物 ACC 一样的功能, COR 比 CMA、CFA 生理功能更多, 且主要通过 JA、乙烯和 IAA 途径影响番茄激素信号转导, 而 COR 和 MeJA 的生理功能有相似之处, 但不完全一致。

总之, COR 的生理效应可能是与多种信号物质共同作用的结果, 研究它们之间的关系及其机制, 以及 COR 信号转导的多样性和特异性, 将有助于对 COR 的生理功能的认识 and 解析。

3 结语

综上所述, COR 对植物起作用时在致病性方面主要表现为正常叶片失绿、细胞壁加厚等; 在作为植物生长调节物质时一部分与生长发育有关, 另一部分则与植物自身防御系统有关。并且 COR 表现出极高的生物活性, 低浓度时呈现正效应, 而高浓度时则呈现出负效应甚至致死, 其生理作用因植物品种而异。参考 Sembdner 和 Parthier (1993) 对 JA/MeJA 的研究, COR 部分生理功能与其比较见表 1。

虽然关于 COR 生理功能已有大量研究, 但对其有效浓度尚无明确一致的结论。Shiraishi 等 (1979) 用 $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 CFA 处理马铃薯块茎时没有发现其诱导膨大的效果, 但是在普通番茄细胞培养中 $120 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 CFA 都能表现出效果 (Greulich 等 1995), 而 Koda 等 (1996) 发现 $10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 CFA 能诱导马铃薯块茎细胞膨大。究其原因, 前者是因为 CFA 浓度过大而导致结果相异, 后者是由于实验方法不同, Shiraishi 等 (1979) 将直径 20 mm、高 10 mm 的马铃薯块茎在无营养条件下培养, 而 Koda 等 (1996) 则是将直径 6 mm、高 1 mm 的马铃薯块茎在有营养的条件下培养。

从诱导马铃薯块茎形成和膨大、抑制细胞分裂和促进衰老来看, COR 有类似 JA/MeJA 的功能 (Sakai 等 1979b; Koda 等 1992), 但从诱导卷须来看, COR 更接近于 JA 的前体 OPDA 的生理功能

表 1 COR 与 JA/MeJA 部分生理功能比较

| 生理功能 | COR | JA/MeJA |
|----------|----------------|----------------|
| 叶绿素降解 | 促进 | 促进 |
| 气孔关闭 | 促进 | 促进 |
| 叶片脱落 | 促进 | 促进 |
| 果实成熟 | 促进 | 促进 |
| 乙烯生物合成 | 促进 | 促进 |
| 果实、叶片衰老 | 促进 | 促进 |
| 种子萌发 | 低浓度促进 高浓度抑制 | 低浓度促进 高浓度抑制 |
| 根、幼苗生长 | 抑制 | 抑制 |
| 色素形成 | 抑制 | 抑制 |
| 光合作用 | 抑制 | 抑制 |
| 组织培养物生长 | 抑制 | 抑制 |
| 悬浮培养细胞增殖 | 抑制 | 抑制 |
| 种子、花粉萌发 | 抑制 | 抑制 |
| 叶绿素合成 | 抑制 | 抑制 |
| 生物碱合成 | 诱导 | 诱导 |
| 抗毒素合成 | 诱导 | 诱导 |
| 蛋白酶抑制剂 | 诱导 | 诱导 |
| 微管破坏 | 诱导 | 诱导 |
| 块茎形成 | 诱导 | 诱导 |
| 卷须形成 | 诱导 | 诱导 |
| 逆境蛋白 | 诱导 | 诱导 |
| 种子贮藏蛋白 | 诱导 | 诱导 |

(Weiler 等 1993, 1994; Stelmach 等 1999)。两者之间有一定的相关性, 具体机制尚需进一步研究。

有试验证明 COR 比 JA/MeJA 的生物活性高 $100 \sim 10\,000$ 倍 (Koda 等 1996)。只要应用极低剂量的 COR 就有一定的效果, 若用于商品化可以大量减少化学农药的使用。COR 还能促进次生物质产生, 对提高大豆类黄酮、红豆杉紫杉醇、改善烟草品质、水稻田灭草等都有潜在的应用价值。

COR 与 JA、ABA 在结构上比较相近, 功能上有部分类似, 能调节植物生长和抗逆, 但 JA 价格昂贵, 目前难以大规模直接用于农业生产, 若能大量发酵生产 COR, 在农业生产上应有广阔的前景。

参考文献

- 段留生, 田晓莉 (2005). 作物化学控制原理与技术. 北京: 中国农业大学出版社, 168~185
- 孔垂华, 徐效华, 梁文举, 周永军, 胡飞 (2004). 水稻化感品种根分泌物中非酚酸类化感物质的鉴定与抑草活性. 生态学报, 24 (7): 1317~1322
- 刘文奇, 郭泽建 (2003). 信号传导拮抗物对大豆细胞植保素和异黄酮积累的影响. 植物生理与分子生物学学报, 29 (4):

- 301~308
- 闫芝芬, 魏建昆, 周燮(1999). 冠毒素和茉莉酸对高粱幼苗耐水分胁迫的诱导效应. 中国农学通报, 15 (5): 11~14
- 闫芝芬, 周燮, 马春红, 崔四平, 魏建昆(2001). 冠毒素和茉莉酸甲酯对诱导小麦、黑麦和高羊茅草颖花开放的效应. 中国农业科学, 34 (3): 334~337
- 余龙江, 朱敏, 刘幸福, 周莹(1999). 茉莉酸甲酯对中国红豆杉胚性细胞紫杉醇生物合成的影响. 武汉植物学研究, 17 (4): 371~374
- 曾晓春, 周燮(1999). 茉莉酸甲酯诱导水稻颖花开放. 植物学报, 41 (5): 560~562
- 市原耿民, 户嶋浩明(1998). 最近のコロナチン研究. 植物の化学調節, 33 (1): 31~43
- Benedetti CE, Xie D, Turner JG (1995). *COI1*-Dependent expression of an Arabidopsis vegetative storage protein in flowers and siliques and in response to coronatine or methyl jasmonate. Plant Physiol, 109 (2): 567~572
- Blechert S, Bockelmann C, Fülllein M, Schrader Tv, Stelmach B, Niesel U, Weiler EW (1999). Structure-activity analyses reveal the existence of two separate groups of active octadecanoids in elicitation of the tendril-coiling response of *Bryonia dioica* Jacq. Planta, 207 (3): 470~479
- Block A, Schmelz E, Jones JB, Klee HJ (2005). Coronatine and salicylic acid: the battle between Arabidopsis and *Pseudomonas* for phytohormone control. Mol Plant Pathol, 6 (1): 79~83
- Boland W, Hopke J, Donath J, Nüske J, Bublitz F (1995). Jasmonic acid and coronatine induce odor production in plant. Angew Chem Int Ed Engl, 34 (15): 1600~1602
- Burns JK, Pozo LV, Arias CR, Hockema B, Rangaswamy V, Bender CL (2003). Coronatine and abscission in citrus. Am Soc Hortic Sci, 128 (3): 309~315
- Creelman RA, Mullet JE (1997). Biosynthesis and action of jasmonates in plants. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 48: 355~381
- Devadas SK, Enyedi A, Raina R (2002). The *Arabidopsis hr11* mutation reveals novel overlapping roles for salicylic acid, jasmonic acid and ethylene signalling in cell death and defense against pathogens. Plant J, 30 (4): 467~480
- Ferguson IB, Mitchell RE (1985). Stimulation of ethylene production in bean leaf discs by the pseudomonad phytotoxin coronatine. Plant Physiol, 77 (4): 969~973
- Feys B, Benedetti CE, Penfold CN, Turner JG (1994). *Arabidopsis* mutants selected for resistance to the phytotoxin coronatine are male sterile, insensitive to methyl jasmonate, and resistant to a bacterial pathogen. Plant Cell, 6 (5): 751~759
- Fliegmann J, Schüler G, Boland W, Ebel J, Mithofer A (2003). The role of octadecanoids and functional mimics in soybean defense responses. Biol Chem, 384 (3): 437~446
- Fujino K, Koda Y, Kikuta Y (1995). Reorientation of cortical microtubules in the sub-apical region during tuberization in single-node stem segments of potato in culture. Plant Cell Physiol, 36 (5): 891~895
- Glazebrook J, Chen W, Estes B, Chang HS, Nawrath C, Metraux JP, Zhu T, Katagiri F (2003). Topology of the network integrating salicylate and jasmonate signal transduction derived from global expression phenotyping. Plant J, 34 (2): 217~228
- Greulich F, Yoshihara T, Ichihara A (1995). Coronatine, a bacterial phytotoxin, acts as a stereospecific analog of jasmonate type signals in tomato cells and potato tissue. J Plant Physiol, 147: 359~366
- Harzallah D, Dehbi F, Larous L (2001). The physiological development of the chlorotic lesion induced by coronatine. Proceedings of the 53rd International Symposium on Crop Protect, Gent Belgium, Part I
- Hause B, Demus U, Teichmann C, Parthier B, Wasternack C (1996). Developmental and tissue-specific expression of JIP-23, a jasmonate-inducible protein of barley. Plant Cell Physiol, 37 (5): 641~649
- Hiraga S, Ito H, Sasaki K, Yamakawa H, Mitsuhashi I, Toshima H, Matsui H, Honma M, Ohashi Y (2000). Wound-induced expression of a tobacco peroxidase is not enhanced by ethphon and suppressed by methyl jasmonate and coronatine. Plant Cell Physiol, 41 (2): 165~170
- Holbrook L, Tung P, Ward K, Reid DM, Abrams S, Lamb N, Quail JW, Moloney MM (1997). Importance of the chiral centers of jasmonic acid in the responses of plants: activities and antagonism between natural and synthetic analogs. Plant Physiol, 114 (2): 419~428
- Ichihara A, Shiraishi K, Sato H, Sakamura S, Nishiyama K, Sakai R, Furusaki A, Matsumoto T (1977). The structure of coronatine. J Am Chem Soc, 99 (2): 636~637
- Kenyon JS, Turner JG (1992). The stimulation of ethylene synthesis in *Nicotiana tabacum* leaves by the phytotoxin coronatine. Plant Physiol, 100 (1): 219~224
- Kenyon J, Turner JG (1990). Physiological changes in *Nicotiana tabacum* leaves during development of chlorosis caused by coronatine. Physiol Mol Plant Pathol, 37 (6): 463~477
- Koda Y, Kikuta Y, Kitahara T, Nishi T, Mori K (1992). Comparisons of various biological activities of stereoisomers of methyl jasmonate. Phytochemistry, 31 (4): 1111~1114
- Koda Y, Takahashi K, Kikuta Y, Greulich F, Toshima H, Ichihara A (1996). Similarities of the biological activities of coronatine and coronafacic acid to those of jasmonic acid. Phytochemistry, 41 (1): 93~96
- Krumm T, Bandemer K, Boland W (1995). Induction of volatile biosynthesis in the Lima bean (*Phaseolus lunatus*) by leucine- and isoleucine conjugates of 1-oxo- and 1-hydroxyindan-4-carboxylic acid: evidence for amino acid conjugates of jasmonic acid as intermediates in the octadecanoid signalling pathway. FEBS Lett, 377 (3): 523~529
- Lauchli R, Boland W (2003). Indanoyl amino acid conjugates: tunable elicitors of plant secondary metabolism. Chem Rec, 3 (1): 12~21
- Leslie CA, Ramani RJ (1988). Inhibition of ethylene biosynthesis by salicylic acid. Plant Physiol, 88 (3): 833~837
- Mino Y, Matsushita Y, Sakai R (1987). Effect of coronatine on stomatal opening in leaves of broadbean and Italian ryegrass. Ann Phytopathol Soc Jpn, 53 (1): 53~55
- Mitchell RE, Hale CN, Shanks JC (1983). Production of different pathogenic symptoms and different toxins by strains of *Pseudomonas syringae* pv. tomato not distinguishable by gel-immunodiffusion assay. Physiol Plant Pathol, 23 (3):

- 315~322
- Mitchell RE (1982). Coronatine production by some phytopathogenic pseudomonads. *Physiol Plant Pathol*, 20 (1): 83~89
- Mitchell RE (1978). Halo blight of beans: toxin production by several *Pseudomonas phaseolicola* isolates. *Physiol Plant Pathol*, 13 (1): 37~49
- Moni Y, Sakai R, Uchino K, Sasabuchi T (1980). Effect of coronatine on the metabolism of phenolics in the discs of potato tuber. *Ann Phytopathol Soc Jpn*, 46 (4): 510~516
- Montesano M, Brader G, Palva ET (2003). Pathogen derived elicitors: searching for receptors in plants. *Mol Plant Pathol*, 4 (1): 73~79
- Nishida R, Acree TE, Fukami H (1985). Optical resolution of methyl jasmonate and methyl epijasmonate. *Agr Biol Chem*, 49 (3): 769~772
- Nishiyama K, Sakai R, Ezuka A, Ichihara A, Shiraishi K, Ogasawara M, Sato H, Sakamura S (1976). Phytotoxic effect of coronatine produced by *Pseudomonas coronafaciens* var. *atropurpurea* on leaves of Italian ryegrass. *Ann Phytopathol Soc Jpn*, 42 (5): 613~614
- Palmer DA, Bender CL (1995). Ultrastructure of tomato leaf tissue treated with the pseudomonad phytotoxin coronatine and comparison with methyl jasmonate. *Mol Plant-Microbe In*, 8 (5): 685~692
- Pena-Cortes H, Albrecht T, Prat S, Weiler EW, Willmitzer L (1993). Aspirin prevents wound-induced gene expression in tomato leaves by blocking jasmonic acid biosynthesis. *Planta*, 91 (1): 123~128
- Perner B, Schmauder HP, Müller J, Greulich F, Bublitz F (1994). Effect of coronatine on ethylene release and ATPase activity of tomato cell culture. *Phytopathology*, 142 (1): 27~36
- Perner B, Schmauder HP (1993). Effect of coronatine on plant cell cultures. *Phytopathology*, 138 (2): 98~104
- Reinbothe S, Reinbothe C (1996). The regulation of enzymes involved in chlorophyll biosynthesis. *Eur J Biochem*, 237 (2): 323~343
- Ryan CA (1992). The search for the proteinase inhibitor-inducing factor, P IIF. *Plant Mol Biol*, 19 (1): 123~133
- Sakai R, Akima M, Moni Y, Emami-Saravi R (1984). Effect of coronatine on membrane bound adenosine triphosphatase. *Ann Phytopathol Soc Jpn*, 50 (5): 653~655
- Sakai R, Moni Y, Hosoi E (1982). Effect of coronatine on the induction of cell wall degrading enzymes in potato tuber disks. *Ann Phytopathol Soc Jpn*, 48 (1): 52~57
- Sakai R, Moni Y, Takacki M, Enoki S (1979a). Effect of coronatine on the decomposition of starch grains in the discs of potato tuber. *Ann Phytopathol Soc Jpn*, 45 (5): 596~602
- Sakai R, Nishiyama K, Ichihara A, Shiraishi K, Sakamura S (1979b). Studies on the mechanism of physiological activity of coronatine. Effect of coronatine on cell wall extensibility and expansion of potato tuber tissue. *Ann Phytopathol Soc Jpn*, 45 (5): 645~653
- Sakai R (1980). Comparison of physiological activities between coronatine and indole-3-acetic acid to some plant tissues. *Ann Phytopathol Soc Jpn*, 46 (4): 499~503
- Sakai R (1981). Effects of coronatine on some physiological properties of plant cells. *Ann Phytopathol Soc Jpn*, 47 (1): 35~41
- Schüler G, Mithöfer A, Baldwin IT, Berger S, Ebel J, Santos JG, Herrmann G, Holscher D, Kramell R, Kutchan TM et al (2004). Coronalon: a powerful tool in plant stress physiology. *FEBS Lett*, 563 (1/3): 17~22
- Sembdner G, Parthier B (1993). The biochemistry and the physiological and molecular actions of jasmonates. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 44: 569~589
- Shiraishi K, Konoma K, Sato H, Ichihara A, Sakamura S, Nishiyama K, Sakai R (1979). The structure-activity relationships in coronatine analogs and amino compounds derived from (+)-coronafacic acid. *Agr Biol Chem*, 43 (8): 1753~1757
- Smith CJ (1996). Accumulation of phytoalexins: defence mechanism and stimulus response system. *New Phytol*, 132 (1): 1~45
- Spoel SH, Koornneef A, Claessens SMC, Korzelius JP, Pelt JA, van Mueller MJ, Buchala AJ, Metraux JP, Brown R, Kazan K et al (2003). NPR1 modulates cross-talk between salicylate- and jasmonate-dependent defense pathways through a novel function in the cytosol. *Plant Cell*, 15 (3): 760~770
- Staswick PE (1990). Novel regulation of vegetative storage protein gene. *Plant Cell*, 2 (1): 1~6
- Stelmach BA, Müller A, Weiler EW (1999). 12-Oxo-phytodeanoic acid and indole-3-acetic in jasmonic acid-treated tendrils of *Bryonia dioica*. *Phytochemistry*, 51 (2): 187~192
- Tamogami S, Kodama O (2000). Coronatine elicits phytoalexin production in rice leaves (*Oryza sativa* L.) in the same manner as jasmonic acid. *Phytochemistry*, 54 (7): 689~694
- Tamura K, Takikawa Y, Tsuyumu S, Goto M, Watanabe M (1992). Coronatine production by *Xanthomonas campestris* pv. *phormiicola*. *Ann Phytopathol Soc Jpn*, 58 (2): 276~281
- Uppalapati SR, Ayoubi P, Weng H, Palmer DA, Mitchell RE, Jones W, Bender CL (2005). The phytotoxin coronatine and methyl jasmonate impact multiple phytohormone pathways in tomato. *Plant J*, 42 (2): 201~217
- Vick BA, Zimmerman DC (1984). Biosynthesis of jasmonic acid by several plant species. *Plant Physiol*, 75 (2): 458~461
- Weiler EW, Albrecht T, Groth B, Xia ZQ, Luxem M, Liss H, Andert L, Spengler P (1993). Evidence for the involvement of jasmonates and their octadecanoid precursors in the tendril coiling response of *Bryonia dioica*. *Phytochemistry*, 32 (3): 591~600
- Weiler EW, Kutchan TM, Gorba T, Brodschelm W, Niesel U, Bublitz F (1994). The *Pseudomonas* phytotoxin coronatine mimics octadecanoid signalling molecules of higher plants. *FEBS Lett*, 345 (1): 9~13
- Xu Y, Chang PFL, Liu D, Narasimhan ML, Raghothama KG, Hasegawa PM, Bressan RA (1994). Plant defense genes are synergistically induced by ethylene and methyl jasmonate. *Plant Cell*, 6 (8): 1077~1085
- Young SA, Park SK, Rodgers C, Mitchell RE, Bender CL (1992). Physical and functional characterization of the gene cluster encoding the polyketide phytotoxin coronatine in *Pseudomonas syringae* pv. *glycinea*. *J Bacteriol*, 174 (6): 1837~1843
- Zhao YF, Thilmony R, Bender CL, Schaller A, He SY, Howe GA (2003). Virulence systems of *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* promote bacterial speck disease in tomato by targeting the jasmonate signaling pathway. *Plant J*, 36 (4): 485~499