

陈晨,胡秋倩,杨凯波,等.茉莉酸甲酯调控植物生长发育的研究进展[J].江苏农业科学,2023,51(12):1-11.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.12.001

茉莉酸甲酯调控植物生长发育的研究进展

陈晨^{1,2}, 胡秋倩¹, 杨凯波¹, 王奎萍¹, 喻方圆², 戴鹏飞³

(1. 扬州市职业大学园林园艺学院,江苏扬州 225009; 2. 南京林业大学林学院/南方现代林业协同创新中心,江苏南京 210037;
3. 江西环境工程职业学院,江西赣州 341000)

摘要:作为一种天然植物激素,茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MJ)以其环保、无毒无害、广谱等优点吸引了研究者的关注,在农林业生产上有着广泛运用。MJ 能够调节植物营养生长,如改善植物香气成分、促进次生代谢物产生、调控植物光合作用等。此外, MJ 还影响植物的生殖生长,外源 MJ 可以调控植物开花时间、提高开花数量、延长花期;适宜浓度的 MJ 处理有利于植物结实,提高种实产量和质量。MJ 与植物抗逆性密切相关,植物受到外界胁迫后,体内抗氧化系统遭到破坏,生长发育受阻。外源 MJ 处理可以提高植物体内相关抗氧化酶活性,降低丙二醛含量,提高植物抵御不良生长环境的能力。随着分子生物学研究的迅猛发展,研究方法不断创新,借助这些新方法, MJ 生物合成过程中的重要基因、相关酶相继被揭示,一系列与 MJ 相关的基因功能及其作用机制被阐明。用外源 MJ 处理后, LOX、AOS、JMT 等与 MJ 生物合成及信号转导相关的基因被挖掘和鉴定,这些基因的高表达有利于 MJ 调控植物生长发育。本文综述了近年来有关 MJ 对植物营养生长和生殖生长的调控、增强植物抗逆性以及 MJ 调控的相关分子生物学研究等领域的研究进展,探讨了目前关于 MJ 研究中仍存在的问题,并对今后 MJ 的研究方向进行了讨论与展望。

关键词:茉莉酸甲酯;营养生长;生殖生长;抗逆性;分子生物学

中图分类号:S184 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)12-0001-10

茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MJ)是茉莉酸类化合物的一种重要衍生物,可由茉莉酸羧基甲基转移酶催化生成^[1]。MJ 最早由 Demole 等从素馨属(*Jasminum*)素馨花(*J. grandiflorum*)中分离而来^[2],其对植物的生理作用与茉莉酸(JA)相似^[3]。MJ 作为广泛存在于高等植物体内的一种信号分子,已被报道在调节植物防御基因的信号转导过程中发挥重要作用^[4-5]。此外, MJ 还对植物生长发育具有重要的调控作用,目前已在植物光合作用、果实保鲜及色泽形成、花香成分改良等方面得到了广泛应用^[6-8]。本文综述了 MJ 调控植物营养生长和生殖生长、MJ 与植物抗性的关系以及有关 MJ 的分子生物学研究等成果,并对今后 MJ 的研究方向及存在的一些问题进行了讨论与展望,以期对科研工作者提供参考。

1 茉莉酸甲酯在植物营养生长中的调控作用

1.1 茉莉酸甲酯改善植物香气成分

邢勇翔采用 Trace ISQ 气相色谱-质谱技术结合转录组测序技术研究了外源 MJ 对玫瑰(*Rosa rugosa*)香气成分的影响,结果表明, MJ 对香茅醇、橙花醇含量的促进作用较小,而对乙酸香茅醇、乙酸香叶醇、丁酸苯乙酯、苯乙醇含量的促进作用较大,总体而言, MJ 改善了玫瑰花香气成分;进一步分析可知, *RrAFS1* 和 *RrAFS2* 基因可能与玫瑰花香成分合成紧密相关^[9]。周金鑫等在玫瑰开放前采用 0.25% MJ 喷施花蕾和叶片,在花蕾期、半开期和盛花期取整朵花进行花香成分检测,结果显示,花蕾期处理组样品中共检测到 33 种化合物,少于对照组的 35 种,此时萜烯类和醛类化合物为主要香气成分;而在半开期和盛花期, MJ 处理的花朵中香气物质种类多于未处理的花朵,以醇类、萜烯类和酯类为主;尽管 MJ 处理并未诱导新的挥发物产生,但对香茅醇、乙酸香叶酯、乙酸苯乙酯等化合物含量有促进作用^[10]。Chen 等将野茉莉(*Styrax japonicus*)开花期划分为始花期、盛花期和末花期,在每个花期采用 200 $\mu\text{mol/L}$ MJ 处理花朵并检测花中香气成

收稿日期:2022-09-07

基金项目:江苏高校优势学科建设项目(PAPD);江苏省研究生科研创新计划(编号:SKY19-0882)。

作者简介:陈晨(1994—),男,江苏盐城人,博士,讲师,主要研究方向为植物生理。E-mail:cccc0212@163.com。

通信作者:喻方圆,博士,教授,主要研究方向为林木种苗。E-mail:fyu@njfu.edu.cn。

分,共有 22 种香气物质在 3 个花期均被检测到,作为野茉莉花香的主要化合物,外源 MJ 处理显著增加了 α -蒎烯和芳樟醇的含量^[8]。MJ 处理后,罗勒 (*Ocimum basilicum*) 中挥发性物质种类和含量随采样时间的变化而变化,萜类化合物是主要的香气成分^[11]。有研究指出,外源 MJ 处理还可以提高母菊 (*Matricaria recutita*) 中 (*E*)- β -法尼烯含量和其合成相关基因的转录水平^[12]。外源 MJ 处理能够诱导茶树 (*Camellia sinensis*) 叶片中萜烯类、己烯酯类等挥发性物质含量的提高,其中 0.25%、0.50% 浓度的 MJ 处理促进作用最显著^[13]。MJ 处理对植物挥发性化合物种类和相对含量有一定的改善作用,可能是因为外源喷施 MJ 促进了这些化合物生物合成途径中相关酶基因的表达,从而提高了酶的活性,最终有利于相关化合物的生物合成和积累^[14]。

1.2 茉莉酸甲酯促进次生代谢物产生

MJ 在植物生长和次生代谢物合成过程中发挥着重要的诱导作用,外施 MJ 可以调控植物体内次生代谢产物的积累^[15-16]。邱枫等利用超高效液相色谱和质谱分析技术分析了 MJ 处理后印楝 (*Azadirachta indica*) 愈伤组织中的代谢物变化情况,结果表明,处理组的印楝愈伤组织代谢活性明显改变,共有 52 种初生代谢物和 80 种次生代谢物被检测到,其中印楝素 A 的合成量大幅提高,而印楝素 B 和 D 的合成受到抑制^[17]。中低浓度 (20、50 $\mu\text{mol/L}$) 的 MJ 处理在前期促进了甘草 (*Glycyrrhiza uralensis*) 中甘草酸的合成;随着 MJ 浓度的提高和处理时间的延长,甘草酸含量升高幅度减缓^[18]。宋小锋等采用外源 MJ 处理地黄 (*Rehmannia glutinosa*) 毛状根,研究毛状根中的毛蕊花糖苷、梓醇和总环烯醚萜苷含量,他们指出,在 MJ 处理初期,毛蕊花糖苷含量增加幅度明显,而在处理后期毛蕊花糖苷含量降低,总环烯醚萜苷含量在 MJ 处理全过程中变化不显著,处理组和对照组的地黄毛状根中并未检测到梓醇^[19]。与对照相比,10 mmol/L MJ 处理增加了西兰花 (*Brassica oleracea*) 毛状根中萝卜硫苷的含量^[20]。一定浓度的 MJ 可以提高西兰花中酚类物质的含量^[21]。外施 MJ 则显著提高了西洋参 (*American ginseng*) 毛状根中熊烷类三萜和人参皂苷等三萜类化合物含量^[22]。张晓霞等用不同浓度 MJ 喷施番茄 (*Lycopersicon esculentum*) 植株,设置清水处理的植株为对照,考察叶片内营养物质、次生代谢产物和相关抗氧化酶活

性的变化;结果表明,MJ 处理降低了番茄叶片中营养物质含量,但有利于多酚氧化酶 (PPO) 和过氧化物酶 (POD) 活性的升高,同时促进了单宁和黄酮的积累^[23]。张济萌以冬凌草 (*Isodon rubescens*) 为试验材料,通过预试验确定了 50 $\mu\text{mol/L}$ MJ 是促进其生长和次生代谢物积累的最适宜浓度处理,该浓度下,冬凌草中甲素和迷迭香酸积累,转录组测序得到的差异基因主要富集在次生代谢产物的生物合成、物质代谢、植物激素信号转导等通路,他还指出,MJ 是通过影响冬凌草次生代谢途径和促进冬凌草甲素形成来调控冬凌草生长的^[24]。闫希焕等用 100 $\mu\text{mol/L}$ MJ 溶液喷施不同品种树莓 (*Rubus idaeus*) 果实 15、30、90、180 min^[25],结合高效液相色谱技术对果实内树莓酮含量进行分析,结果显示,经 MJ 处理 15 min 的 3 个品种树莓果实内树莓酮含量较高,其中托拉蜜果实内树莓酮含量与对照存在显著差异,与 Pedapudi 等得出的结论一致,即 MJ 喷施有利于提高树莓果实中树莓酮含量^[26]。此外,外源 MJ 处理还有利于雷公藤 (*Tripterygium wilfordii*) 中雷公藤素的生物合成^[27],以及人参 (*Panax ginseng*) 根中黄酮和总酚含量的增加^[28]。

1.3 茉莉酸甲酯调控植物光合作用

MJ 不仅与植物香气成分、诱导次生物质合成和积累等有关,还参与植物光合作用的调控,影响植物的生长发育过程。为研究不同浓度 MJ 处理对连翘 (*Forsythia suspensa*) 叶片光合特性的影响,陶娟等用 0.01、0.1、1 mmol/L MJ 喷施连翘叶片,采样后测定了叶片光合相关指标,分析试验数据后得出:高浓度 MJ 会抑制连翘叶片气孔导度和蒸腾速率,而低浓度 MJ 则相反;在各处理下,叶片气孔导度和蒸腾速率随着处理时间的延长,总体呈现“先上升后下降”的变化趋势^[29]。赵许朋等在试验中用 5 种浓度的 MJ (0、0.1、0.5、2.5、7.5 mmol/L) 处理头花蓼 (*Polygonum capitatum*) 植株^[30],采集叶片后测定净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、胞间 CO_2 浓度、最大荧光等指标,试验结果表明,0.5 mmol/L MJ 处理显著提高了头花蓼叶片光合效率,该处理下叶片最大荧光、净光合速率、胞间 CO_2 浓度、最大光量子产量等均为最大。Ahmadi 等的试验结果表明,与对照组相比,100 $\mu\text{mol/L}$ 外源 MJ 处理并未提高油菜 (*B. napus*) 的光合速率,但显著增加了植株呼吸速率和 CO_2 补偿点,从而改善植株光合作用能力^[31]。吴建慧等指出, MJ 处理提高了狭叶黄芩 (*Scutellaria*

regeliana) 叶片的蒸腾速率、气孔导度和净光合速率^[32];魏祯祯等在研究不同浓度 MJ 处理对油用牡丹凤丹(*Paeonia ostia* ‘Feng Dan’) 光合特性的影响时也得出相同结论^[33]。Tavallali 等用不同浓度 MJ (0、0.025、0.050、0.075 mmol/L) 喷施扁桃(*Prunus dulcis*) 植株,研究其对光合作用相关指标的影响,试验结果表明,0.025、0.050 mmol/L 为适宜扁桃生长的 MJ 浓度,这 2 个处理下叶片胞间 CO₂ 浓度、光合速率和气孔导度显著提高^[34]。Ma 等则认为,MJ 通过改变叶片净光合速率、气孔导度、蒸腾速率来调控小麦(*Triticum aestivum*) 的光合作用能力^[35]。王春丽等的研究指出,MJ 处理破坏了丹参(*Salvia miltiorrhiza*) 叶绿体基粒片层结构,处理组叶片叶绿素 a 和类胡萝卜素含量下降趋势明显,MJ 处理后的叶片净光合速率低于对照,可见外源 MJ 降低了丹参叶片光合作用能力^[36]。

2 茉莉酸甲酯在植物生殖生长中的调控作用

2.1 茉莉酸甲酯调节植物开花

MJ 对植物开花具有重要的调节作用。孙灿用 1.2、2.4、4.8 mmol/L MJ 处理黄瓜(*Cucumis sativus*) 幼苗,考察不同浓度 MJ 对植株开花的影响;试验结果表明,植株开花数大致随 MJ 浓度升高不断增加,4.8 mmol/L MJ 处理的黄瓜幼苗开花数显著高于对照组,可见该浓度处理对黄瓜开花量的影响较大^[37]。MJ 有利于水稻(*Oryza sativa*) 开花,王义研究指出,外源 MJ 处理使水稻不育系 II32A 和珍汕 97A 开花提前^[38]。50 μmol/L MJ 处理后,6 个甘蓝型油菜品种均出现早花现象^[39]。刘世家等认为 MJ 对小麦颖花开放有促进作用,主要是通过促进呼吸作用来加快浆片的吸水膨胀以及诱导浆片死亡实现的^[40]。外源水杨酸(SA)处理显著抑制了意大利黑麦草(*Lolium multiflorum*) 颖花开放,但施加 MJ 处理可解除这种抑制作用^[41]。晏姿等比较了叶面喷施 MJ 和 MJ 水溶液浸泡种球对香雪兰(*Freesia hybrida*) 生长发育的影响,结果表明,10 mg/L MJ 叶面处理增加了香雪兰小花数,而 1 mg/L MJ 叶面喷施则导致植株开花提前,并延长了花期;不同浓度 MJ 水溶液浸泡种球处理均促进了香雪兰株高的生长,其中 1、100 mg/L MJ 处理下植株小花数最多^[42]。适宜浓度的 MJ 处理还可以提高洋甘菊(*Matricaria chamomilla*) 开花量^[43]。李红利等采用不同浓度 MJ 对营养生长期和现蕾期的东方百合索

蚌(*Lilium orential* ‘Sorbonne’) 进行叶面喷施,试验数据显示,MJ 处理对百合单株花量无显著影响,但 1、10 mg/L 外源 MJ 处理分别提高了百合单株花期和群体花期,比对照分别延长 2.09、3.75 d^[44]。

2.2 茉莉酸甲酯影响结实

不同浓度的 MJ 处理抑制了黄瓜结实,但对果质量有促进作用,且浓度越高,果质量越大^[37]。Redman 等的试验也表明,较高浓度 MJ 处理不利于番茄坐果^[45]。而杨天宇等在云薯 505 马铃薯(*Solanum tuberosum* ‘Yunshu 505’) 块茎形成期至收获期,采用 100 μmol/L MJ 溶液按 2 次/d、1 次/d 和 1 次/2 d 的频率喷施马铃薯叶面,结果发现,2 次/d 喷施 100 μmol/L MJ 处理下单株结薯量和单株薯质量最大,且均显著高于对照;3 种处理对马铃薯茎粗有明显促进作用,但对株高影响不大^[46]。杨宇尘等以 4 个粳稻品种为材料,研究抽穗开花期喷施不同浓度 MJ 对粳稻产量和品质的影响^[47]。他们发现,外施 MJ 显著降低了粳稻产量,且浓度越高,抑制作用越明显,结实率下降是导致产量降低的主要原因;但不同浓度 MJ 对有效穗粒、穗粒数和千粒质量影响不显著。有研究指出,MJ 处理诱导了颖花提前开放,而提前开放的颖花花器官发育尚未完全,导致受精不良,从而造成结实率下降^[48]。在高温胁迫下,武运粳 24 和宁粳 3 号的结实率、产量和千粒质量显著下降,而喷施 MJ 后,2 个品种粳稻的结实率、产量和千粒质量均大幅上升,可见 MJ 有效缓解了高温对植株生长的伤害,并通过提高结实率来降低因高温而导致的减产^[49]。

3 茉莉酸甲酯对植物抗逆性的调控作用

3.1 茉莉酸甲酯与低温胁迫

MJ 与植物抗逆性密切相关,研究表明,植物体内防御基因在外源 MJ 处理后启动表达,植物的防御系统被诱导,外界胁迫对植物造成的伤害得到有效缓解^[50]。低温下,K326 和豫烟 6 号 2 个品种烟草(*Nicotiana tabacum*) 幼苗生长受到抑制,表现为叶片内丙二醛(MDA)含量升高,而相关抗氧化酶[如超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)]活性较低;外源 MJ 处理后,幼苗生长得到恢复,MDA 含量降低,SOD 和 POD 活性显著高于未喷施 MJ 的幼苗^[51]。胡美斯在研究低温对青椒(*Capsicum annuum*) 生长影响时得出结论:低温(4 ℃)导致青椒相对电导率、腐烂率、MDA 含量上

升,细胞受损严重,叶绿素含量下降;而施用 100 $\mu\text{mol/L}$ MJ 后,叶绿素分解速率减缓,青椒耐寒性增强,且品质得到提高^[52]。在低温(昼 15 $^{\circ}\text{C}$ /夜 6 $^{\circ}\text{C}$)环境中,厚皮甜瓜迎春(*Cucumis melo* ‘Yingchun’)生长受到明显抑制,叶片 POD 和过氧化氢酶(CAT)活性、可溶性蛋白和脯氨酸含量均较低,用 2 $\mu\text{mol/L}$ MJ 处理厚皮甜瓜后,以上生理指标均明显上升,说明 MJ 通过提高叶片抗氧化酶活性和促进渗透调节物质积累来减轻低温造成的伤害;而 2 000 $\mu\text{mol/L}$ MJ 处理则加剧了对幼苗的伤害,可见外源 MJ 处理对植物耐寒性的影响因浓度而异^[53]。李杨洋等采用双蒸水和 100 $\mu\text{mol/L}$ MJ 喷洒小麦幼苗叶片后将幼苗置于 4 $^{\circ}\text{C}$ 条件中处理 7 d,之后统计幼苗成活率,并测定叶片中 SOD、POD、CAT 活性及 MDA 含量,数据表明,MJ 处理的幼苗成活率高达 91%,显著高于对照组;处理组幼苗叶片 SOD、POD、CAT 活性大幅升高,MDA 含量较对照组下降了 5%^[54]。MJ 处理还增加了香蕉(*Musa paradisiacal*)、黄瓜、脐橙(*Citrus sinensis* Osbeck)对低温胁迫的耐受性^[55-57]。

3.2 茉莉酸甲酯与干旱胁迫

关于 MJ 影响植物在干旱胁迫下生长的研究已经广泛开展。有报道指出,外源 MJ 处理可在一定程度上减轻干旱胁迫对植物造成的伤害,从而提高植物抗旱能力,改善植物生长状况^[58-59]。在干旱胁迫下,对照组玫瑰长势受到抑制,而 MJ 处理后的植株长势明显优于前者,且叶片含水量、叶绿素含量、SOD 活性和 POD 活性维持在较高水平,MDA 含量低于对照组,可见 MJ 喷施是提高玫瑰对干旱不利生长条件耐受性的有效途径^[9]。MJ 处理增强黄果柑(*C. cultivar*)在干旱胁迫下的耐受性是通过提高其体内渗透调节物质含量和抗氧化酶活性实现的^[60]。陈燕琼等以生长在干旱条件下的清水处理和 MJ 处理的冬青(*Ilex chinensis*)扦插苗为试验材料,研究不同处理下植株生长表现,结果表明,对照组冬青幼苗叶片含水量、叶绿素含量和类胡萝卜素含量显著下降,MDA 含量上升,而 MJ 处理的幼苗叶片含水量、叶绿素含量和类胡萝卜素含量均升高,MDA 含量下降,且相关抗氧化酶活性提高,可见外源添加 MJ 激活了植株抗氧化保护系统,植株体内的活性氧被清除,植株抗旱性显著提升^[61]。Mohamed 等以 2 种基因型大豆(*Glycine max*)为研究对象,探讨干旱胁迫对其生长的影响,数据显示,处

理组大豆小枝的干鲜质量、黄酮含量、POD 活性等均大幅上升,他们认为 MJ 可作为干旱环境中促进植物生长的有效植物生长调节剂^[62]。在干旱胁迫下,MJ 能促进甘蓝(*B. oleracea*)幼苗的生长和干物质积累,提高 SOD、POD、CAT、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽还原酶(GR)活性以及脯氨酸、可溶性糖含量,还能抑制脂质过氧化物(MDA 和 H_2O_2)的产生速率,因此,MJ 可通过促进甘蓝幼苗防御相关代谢来缓解干旱胁迫造成的不利影响,提高甘蓝的抗旱能力^[63]。Ma 等研究指出,MJ 处理通过改善小麦的水分状况和抗氧化能力来增强其光合作用能力,提高植株对干旱胁迫的耐受性^[35]。有关 MJ 能够增强植物在干旱胁迫下耐受性的结论在香蕉和大豆的研究中也得到证实^[64-65]。

3.3 茉莉酸甲酯与重金属胁迫

马志强等的研究发现,在 100 $\mu\text{mol/L}$ 镉胁迫下,外施 25 ~ 75 $\mu\text{mol/L}$ MJ 可提高高羊茅(*Festuca elata*)叶片叶绿素含量与 SOD、POD、CAT 活性,降低 MDA、 H_2O_2 和 $\text{O}_2^- \cdot$ 含量,因此,一定浓度的 MJ 有助于增加高羊茅的生理活性,增强其对不利环境的抵御能力^[66]。为研究 MJ 对镉胁迫下波斯菊(*Cosmos bipinnatus*)种子萌发和幼苗生长的影响,鲜靖苹采用 0、0.5、1.0、5.0、10.0、25.0 $\mu\text{mol/L}$ MJ 溶液浸润滤纸用于种子萌发,同时用其喷洒幼苗叶片,测定种子发芽率、发芽势、幼苗叶片叶绿素含量、干物质含量和相关抗氧化酶活性,试验结果显示,1.0、5.0 $\mu\text{mol/L}$ MJ 处理促进了波斯菊种子萌发,并有利于幼苗叶片叶绿素和干物质含量的积累与 SOD、POD、APX 等活性升高,而 10.0、25.0 $\mu\text{mol/L}$ MJ 处理则表现出相反的作用,他们推测适宜浓度的 MJ 处理可以通过降低渗透调节物质含量和提高抗氧化酶活性来缓解镉胁迫对植株造成的伤害^[67]。有关 MJ 处理能够增强植物在镉胁迫下耐受性的研究在大豆、龙葵(*Solanum nigrum*)、秋茄(*Kandelia obovata*)中也有报道^[68-70]。Salavati 等研究了 MJ 处理对铅胁迫下水稻幼苗生长的影响,他们发现,施用 MJ 可调控水稻根系中 *HMA*s、*PCS1*、*PCS2* 和 *ABCC1* 基因的表达,使根系中铅固定化,减少其向地上部分的转运;同时,外源 MJ 还能通过调节脯氨酸和叶绿素代谢,增加植物螯合素的积累,减少铅在水稻幼苗中的积累,从而促进铅胁迫下水稻的生长和产量;MJ 处理提高了抗氧化酶活性,并降低 MDA、 H_2O_2 的水平,缓解了铅胁迫对水稻植株造成

的不利影响^[71]。Kaushik 等的研究指出,MJ 可能通过刺激抗氧化防御系统来缓解铜和镉胁迫引起的氧化应激反应,从而促进木豆(*Cajanus cajan*)幼苗的生长^[72]。

3.4 茉莉酸甲酯与盐胁迫

包颖等比较了 SA、MJ 对盐胁迫下月月粉(*R. chinensis* ‘Old Blush’)生理特征的影响,结果表明,SA、MJ 均大幅提高了叶片叶绿素、脯氨酸含量,而显著降低了叶片、根系中 MDA 含量,且 MJ 对增强月月粉抗逆能力的效果优于 SA^[73]。外源 MJ 处理提高了高盐条件下黄芩植株体内相关抗氧化酶活性,进而保护植株免受活性氧伤害,维持细胞膜系统稳定^[74]。未经 MJ 处理的洋甘菊在盐胁迫下的生长表现不佳,而用 MJ 处理的植株根系干质量较高,MJ 通过提高叶片光合速率来缓解盐胁迫造成的损害^[43]。Yoon 等的试验结果表明,外源施用 MJ 提高了大豆中的脯氨酸、叶绿素含量,但降低了其光合速率,他们指出,MJ 可以提升大豆在盐胁迫下的抗性^[75]。在盐胁迫下,甘蓝植株的干质量显著下降,叶片 CO₂ 同化和根呼吸受阻,而外源 MJ 处理改善了植株生长状况,并能将气体交换参数维持在与对照组植株相近的水平,因此可见,叶面喷施 MJ 提高了甘蓝的耐盐性^[76]。为了探究盐胁迫下 MJ 处理的最适宜浓度,Karimi 等用 0、50、100 μmol/L MJ 喷洒 2 个葡萄(*Vitis vinifera*)品种叶片,比较其生长过程中叶片生理指标的变化情况,结果表明,50、100 μmol/L MJ 处理显著减少了离子外渗、MDA 和 H₂O₂ 的产生,而叶片光合色素、碳水化合物、脯氨酸、总酚和类黄酮含量显著上升^[77]。此外,与对照组相比,100 μmol/L MJ 处理还提高了盐胁迫下植株叶片内的 CAT、POD、APX 活性,提高了叶片细胞生物膜的稳定性,因此,叶面施用 MJ,特别是施用 100 μmol/L MJ,可能有助于降低盐胁迫对葡萄造成的毒害效应。叶面施用不同浓度的 MJ 提高了罗勒挥发性油含量和抗氧化酶活性,从而降低了盐胁迫的负面效应^[78]。MJ 通过上调抗性相关基因表达来增强刺槐(*Robinia pseudoacacia*)的耐盐性^[79]。此外,MJ 还能提高意大利箭竹(*Anchusa italica*)、新疆沙冬青(*Ammopiptanthus nanus*)、穿心莲(*Andrographis paniculata*)等在盐胁迫下的抗逆性^[80-82]。

3.5 茉莉酸甲酯与病虫害

作为一种重要的信号物质,MJ 参与植物对外界

逆境胁迫的应答反应和信号传递,能够抑制病原菌和诱导寄主产生免疫反应,减缓病害发生^[83]。为了研究 MJ 对翠冠梨(*Pyrus pyrifolia* ‘Cuiguan’)果实青霉病和果实品质的影响,吴帆等采用注入 100 μmol/L MJ 和用 100 μmol/L MJ 熏蒸 36 h 的方法处理果实,结果显示,MJ 注入处理、熏蒸处理对果实抗青霉病的诱导效应最高分别可达 12.38%、15.60%,此外,MJ 处理还能显著降低果实的腐烂率,增加果实内总糖、可溶性固形物的含量,提高果实品质^[84]。赵泽花等用不同浓度的 MJ 处理草地早熟禾(*Poa pratensis*),研究 MJ 对草地早熟禾抗白粉病的影响,结果表明,不同浓度 MJ 处理均增强了草地早熟禾的抗病性,提高了植株体内的脯氨酸、可溶性糖、叶绿素含量与 SOD、POD、CAT 等酶的活性,降低了叶片相对电导率、MDA 含量、超氧阴离子自由基的产生速率和 H₂O₂ 的积累量,可见外源 MJ 处理有助于减轻白粉病对草地早熟禾造成的损害^[85]。蔚慧欣等指出,外源 MJ 处理能显著抑制小麦条锈菌夏孢子的萌发及条锈菌的胞间菌丝、吸器母细胞和吸器的发育,从而诱导小麦幼苗产生抗病性^[86]。樊婕研究叶面喷施 0.01、0.05、0.10、0.50、1.00 mmol/L MJ 对杭白菊(*Chrysanthemum morifolium*)抗蚜性及生长的影响,发现 5 种浓度的 MJ 处理均不同程度地减少了蚜虫数量,以 0.5 mmol/L MJ 处理的效果最佳;MJ 处理的植株生长状况较好,其株高、叶面积、根系干鲜质量等均高于对照组植株^[87]。王俊斌等用 100 μmol/L MJ 溶液处理烟草叶片,通过测定棉铃虫取食叶片面积及其体质量、叶片 PPO 活性、POD 活性、脂氧合酶(LOX)活性及相关基因的表达量,阐明了 MJ 诱导烟草抗虫性的机制^[88]。试验结果显示,100 μmol/L MJ 处理提高了叶片抗氧化相关酶活性和基因表达量,棉铃虫取食的烟草叶片面积较对照组减少,且棉铃虫体质量增长变慢,可见 MJ 处理对诱导烟草抵御棉铃虫取食有重要作用。此外,外源 MJ 处理还能诱导辣椒(*Capsicum annuum*)对烟粉虱、金橘(*Fortunella margarita*)对褐软蚧、番茄对颈腐根腐病的抗性,降低病虫害对植物造成的危害^[89-91]。

4 茉莉酸甲酯的分子生物学研究进展

4.1 茉莉酸甲酯的生物合成与调控

JA、MJ 同属脂肪酸衍生物,植物遭受伤害或病原物侵染时能够启动脂肪信号传递系统,促进寡

糖、抗毒素等的产生,两者与细胞质膜上的信号受体相结合,从而激活膜上磷酸酯酶,催化膜脂水解释放 α -亚麻酸^[92]。首先,脂氧合酶能够催化 α -亚麻酸形成 13(S)-氢过氧亚麻酸,然后在丙二烯氧化物合成酶和丙二烯氧化物环化酶的作用下形成 12-氧-植物二烯酸,接着,经过进一步还原与 3 次 β 氧化形成 JA,最后,茉莉酸甲基转移酶催化被甲基化的 JA 生成 MJ^[93-94]。此外,JA 还可被羟基化、糖基化或与氨基酸结合形成不同的 JA 衍生物^[95]。

有研究表明,在 41 个 MJ 应答基因中有 5 个是与 JA 生物合成有关的基因,并且所有编码 JA 生物合成酶的基因均受 JA 的诱导^[96]。当野生型拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 受到 JA 诱导时,植株体内的 AOC 表达量升高,而未受到 JA 诱导的植株 AOC 表达量下降,可见在 JA 生物合成途径中存在着正反馈调节机制^[97]。*LOX*、*AOS*、*JMT* 及 *DAD1* 等基因编码的酶是 JA/MJ 生物合成途径中的关键调控因子,在识别和转导伤害信号过程中发挥重要作用^[93,98-102]。当 *LOX3* 基因表达受阻时,植物不能诱导 JAs 和相关防御物质的合成,易受草食动物的侵害^[103-104];而当植物受到病原物侵染时,*LOX* 被激活,诱导 JA/MJ 的合成和积累,合成的 JA 又激活了 *LOX* 的表达,更多的 JAs 被积累^[105]。Harms 等指出,在转基因马铃薯中超量表达 *AOS* 后,JA 含量显著升高,但并未因此促进 JA 应答基因的转录^[106];超量表达 *JMT* 基因后,拟南芥植株在无机机械伤害和 JA 处理的情况下,仅由其内源 MJ 也能诱导 JA 应答抗性基因的组成型表达;野生型拟南芥在受到伤害或经外源 MJ 处理后,植株体内 *JMT* 基因局部或系统性表达^[93]。以上结果表明,*JMT* 可以接受和应答由外部刺激而引起的局部和系统性的信号,而 MJ 本身可能就是一种信号转导分子^[95]。

4.2 茉莉酸甲酯促进功能基因表达,影响植物生长发育

张润吉等用不同浓度 MJ 处理香菇 (*Lentinula edodes*),研究其对香菇生长及多糖合成的影响^[107],结果表明,10 $\mu\text{mol/L}$ MJ 显著促进了香菇菌丝生长及生物量,并提高了 UDP-葡萄糖焦磷酸化酶 (UGPase)、 α -葡萄糖磷酸变位酶 (α -PGM)、葡萄糖磷酸异构酶 (PGI) 活性,3 种酶编码基因的表达量较对照显著上调,多糖含量大幅上升,可见 MJ 处理促进了 *ugp*、*pgi*、 α -*pgm* 的表达,进而提高了这些基

因编码的相关酶的活性,促进了多糖合成,试验结果有助于深入了解 MJ 调控香菇多糖代谢关键酶基因表达、促进多糖生物合成的分子机制。张悦以甘遂 (*Euphorbia kansui*) 为试验材料,研究 MJ 对甘遂黄酮类化合物、相关酶活性及基因表达的影响,并用分子生物学手段分析 *EkFLS* 基因的作用机制和其编码蛋白的信息,同时采用转基因技术验证该基因的功能,结果表明,100 $\mu\text{mol/L}$ MJ 处理增加了甘遂不同组织中的总黄酮含量,黄酮合成途径中关键酶基因 (*CHS*、*ANS*、*DFR*、*CHI*、*FLS*) 均显著上调;生物信息学分析结果显示,*EkFLS* 基因蛋白质编码区 (CDS) 全长 1 023 bp,编码的 FLS 蛋白包含 340 个氨基酸,相对分子量为 38.67 ku,等电点为 6.19;通过农杆菌介导法转化 *EkFLS* 基因至拟南芥中,通过外源 MJ 处理不同胁迫条件下的转基因植株,结果表明,转基因拟南芥中,黄酮合成通路相关基因大幅上调表达,类黄酮含量升高,同时 POD、SOD 编码基因表达量及酶活性上升,可见过表达 *EkFLS* 基因通过提高类黄酮合成量及 ROS 清除通路的关键酶转录水平来增加黄酮含量和抗氧化酶活性,增强转基因植株抗逆性^[108]。高文杰以用 MJ 处理的神农香菊 (*C. indicum* var. *aromaticum*) 为试验材料进行转录组测序,研究萜类物质合成途径中重要基因的表达水平,旨在揭示神农香菊香味形成的分子机制,结果显示,组装后共获得 176 091 个 Unigenes,差异基因被富集到 33 个次生代谢相关途径,MJ 处理使得大多数差异基因上调表达^[109]。Li 等研究发现,MJ 喷施能够有效促进三七 (*Panax notoginseng*) 叶片中皂苷的积累;转录组分析发现,MJ 诱导后的差异基因主要富集在萜类物质生物合成、不饱和脂肪酸生物合成、倍半萜类和三萜类生物合成、脂肪酸代谢和苯丙烷类生物合成等通路;qRT-PCR 分析可知,MJ 能正向调控茉莉酸信号通路的分子响应,而 MJ 介导的三七叶片中皂甙积累可能与 *FPS*、*SS*、*SE*、*DS*、*UGTs* 的高表达和 *CYP716A53v2*、 β -AS 的低表达有关^[110]。Liu 等指出,MJ 可以通过调控茉莉酸生物合成相关基因、茉莉酸信号通路相关基因的转录水平来增强三七对腐皮镰刀菌的抵御能力^[111]。Hao 等对 MJ 处理后不同时间点的香紫苏 (*Salvia sclarea*) 叶片、根进行转录组测序,结果表明,外源 MJ 诱导了大量苯丙素生物合成相关基因的表达,以 MJ 处理后 0~10、10~26 h 的相对表达量最为显著^[112]。此外,许多编码转录因子、细胞色

素 P450s、糖基转移酶、甲基转移酶和转运蛋白的基因被证明对 MJ 诱导有响应,与结构分子活性、细胞死亡相关的差异基因表达量随 MJ 处理时间的延长表现出显著变化;通过对 MJ 处理后 26 h、73 h、6 d 的代谢产物进行分析,发现转录组的变化先于 MJ 诱导的次生代谢产物含量的变化,可见香紫苏不同部位功能基因对 MJ 的诱导响应迅速,并且表达量的变化趋势各异,这一结果有助于理解 MJ 处理后香紫苏中与次生代谢相关的基因表达情况及分子调控机制。Yi 等通过试验发现,与对照组相比,MJ 处理后的苦瓜 (*Momordica charantia*) 幼苗中共鉴定出 554 个差异表达基因,其中 328 个基因上调表达,226 个基因下调表达,大多数差异表达基因与次生代谢和应激反应有关;转录组测序分析结果表明,11 个差异表达基因显著富集的通路可能参与 MJ 诱导的次生代谢物的生物合成;检测到的 9 个转录因子大多数经 MJ 处理后上调,可能参与调控次生代谢产物的生物合成,试验结果清晰地构建了 MJ 处理后苦瓜幼苗中次生代谢产物生物合成相关基因的表达图谱^[113]。

5 讨论与展望

作为一种信号转导分子,MJ 在植物界普遍存在,具有广泛的生理作用,如 MJ 在植物生长发育、代谢调节、植物抗逆等方面起到了重要作用。近年来,随着分子生物学的快速发展,研究者们利用转录组学、蛋白质组学、基因组学、超高效液相色谱等技术进一步揭示了 MJ 合成、调控和信号转导等的分子机制,为实现 MJ 对植物生长发育的精细调控提供了科学指导。

可以说 MJ 的应用为促进植物生长发育提供了一条简便、高效的途径,前景十分广阔。然而,要实现 MJ 在生产实际中的合理、高效和广泛应用,仍有如下尚待解决的问题:(1) MJ 广泛参与植物生长发育过程和代谢调控,并且在干旱、低温、病虫害等胁迫防御过程中起到关键作用,但是目前关于 MJ 合成调控、防御基因诱导表达及信号转导的机制尚不明晰;(2) MJ 的生物合成过程复杂,有多种酶、基因和细胞器参与,但合成过程中各个环节的酶未完全确定,这就需要筛选出新的 MJ 合成和代谢突变体,分离并鉴定 MJ 合成和代谢过程中的新基因和酶,分析这些酶的功能,揭示它们所起的作用;(3) MJ 是否与其他植物激素(如油菜素内酯、脱落酸、赤霉

素等)存在交叉重叠的生理功能,以及 MJ 与这些激素是如何通过协调多种分子调控模式来响应内外信号的刺激以最终调节植物生长发育的,还需要借助分子生物学手段进一步阐明;(4) 外源 MJ 处理是否会改变内源 MJ 含量,以及外源 MJ 是如何调控相应基因的表达,进而调控内源 MJ 的生物合成过程及随后的信号感知及信号传导过程的仍不清楚;(5) MJ 作为信号分子参与植物的次生代谢,并能通过调控相关基因的表达、相应蛋白质的合成、关键酶的活性来影响作用对象的生命活动,但目前对它们之间相互作用的系统性研究还有待加强。

因此,今后的工作应集中于以下几个方面:(1) 加强对 MJ 敏感、不敏感突变体的研究,分离出更多与 MJ 信号转导和调控相关的编码基因,通过对突变体和调控基因的研究有利于进一步确定 MJ 的作用与分子机制;(2) 利用先进的功能基因组学等研究方法筛选 MJ 应答基因,并对这些应答基因进行遗传分析,以便进一步了解其信号转导机制;(3) 针对不同植物和不同应用目的,应深入研究 MJ 的应用时机、浓度和方法,以期为促进植物生长发育提供参考;(4) MJ 具有环境友好、无毒无害等特点,对果蔬保鲜、提高果实品质等具有重要作用,今后可利用基因编辑或基因沉默等技术对 MJ 合成、代谢和信号转导等过程进行更细致的研究,挖掘出关键的功能基因,为充分发挥 MJ 可以改善果蔬品质的调控作用提供依据;(5) 已知 MJ 可与水杨酸(SA)、一氧化氮(NO)等处理协同作用,调控植物生长发育,但有关 MJ 与这些处理或其他处理间的协同作用机制还有待进一步探索,应采用系统的研究方法和先进的研究手段来构建 MJ 与 SA、NO 等信号分子之间的调控网络。

参考文献:

- [1] 何雅丽,陈振江,魏学凯,等. 喷施茉莉酮甲酯及感染内生真菌促进醉马草抗虫性的生理作用研究[J]. 草业学报,2020,29(3):121-129.
- [2] Demole E, Lederer E, Mercier D. Isolement et determination de la structure du jasmonate de methyle, constituant odorant caracteristique de l'essence de jasmin[J]. Helvetica Chimica Acta, 1962, 45: 675-685.
- [3] 杨宇尘. 不同生态区梗稻的花时对茉莉酸甲酯调控的响应及敏感性差异[D]. 沈阳:沈阳农业大学,2019.
- [4] Farmer E E. Plant biology: jasmonate perception machines[J]. Nature, 2007, 448(7154): 659-660.
- [5] D'Onofrio C, Matarese F, Cuzzola A. Effect of methyl jasmonate on

- the aroma of Sangiovese grapes and wines[J]. Food Chemistry, 2018, 242:352–361.
- [6] 李秋利, 高登涛, 魏志峰, 等. 不同浓度茉莉酸甲酯对春蜜桃果实品质的影响[J]. 浙江农业学报, 2018, 30(6):985–991.
- [7] 黎晓茜, 龙友华, 尹显慧, 等. 茉莉酸甲酯处理对猕猴桃软腐病菌作用机制及果实品质的影响[J]. 食品科学, 2019, 40(15):239–248.
- [8] Chen C, Chen H, Ni M, et al. Methyl jasmonate application and flowering stage affect scent emission of *Styrax japonicus*[J]. Flavour and Fragrance Journal, 2021, 36(4):497–504.
- [9] 邢勇翔. 外源茉莉酸甲酯处理影响玫瑰抗旱性与花香合成的机理研究[D]. 扬州:扬州大学, 2021.
- [10] 周金鑫, 魏恬恬, 袁晓雨, 等. 外源茉莉酸甲酯处理对玫瑰花香成分及含量的影响[J]. 分子植物育种, 2019, 17(14):4776–4784.
- [11] Jiang Y F, Ye J Y, Li S, et al. Regulation of floral terpenoid emission and biosynthesis in sweet basil (*Ocimum basilicum*) [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2016, 35(4):921–935.
- [12] Su S S, Liu X Y, Pan G F. *In vitro* characterization of a (*E*) – β – farnesene synthase from *Matricaria recutita* L. and its up – regulation by methyl jasmonate[J]. Gene, 2015, 571(1):58–64.
- [13] 王 力. 外源茉莉酸甲酯对茶叶香气影响的研究[D]. 杭州:中国农业科学院, 2010.
- [14] Hampel D, Mosandl A, Wüst M. Induction of de novo volatile terpene biosynthesis via cytosolic and plastidial pathways by methyl jasmonate in foliage of *Vitis vinifera* L. [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2005, 53(7):2652–2657.
- [15] Narayani M, Srivastava S. Elicitation: a stimulation of stress in *in vitro* plant cell/tissue cultures for enhancement of secondary metabolite production[J]. Phytochemistry Reviews, 2017, 16(1):1227–1252.
- [16] Pastřová A, Repčák M, Eliasová A. Salicylic acid induces changes of coumarin metabolites in *Matricaria chamomilla* L. [J]. Plant Science, 2004, 167(4):819–824.
- [17] 邱 枫, 谢婷婷, 荀 航, 等. 外源鲨烯和茉莉酸甲酯对印楝素生物合成代谢网络的影响[J]. 安徽农业大学学报, 2021, 48(4):539–544.
- [18] 梁晓薇, 杨 全, 李 丹, 等. 茉莉酸甲酯对甘草根次生代谢的调控[J]. 广东农业科学, 2017, 44(6):57–62.
- [19] 宋小锋, 原增艳, 刘婉莹, 等. 茉莉酸甲酯对地黄毛状根次生代谢的影响[J]. 北方园艺, 2020, (8):116–121.
- [20] 张秀民. 茉莉酸甲酯调控西兰花毛状根次生代谢物体外释放的研究[D]. 兰州:甘肃农业大学, 2021.
- [21] Guan Y, Hu W Z, Jiang A L, et al. Effect of methyl jasmonate on phenolic accumulation in wounded broccoli [J]. Molecules, 2019, 24(19):3537.
- [22] Kochan E, Balcerzak E, Lipert A, et al. Methyl jasmonate as a control factor of the synthase squalene gene promoter and ginsenoside production in American ginseng hairy root cultured in shake flasks and a nutrient sprinkle bioreactor[J]. Industrial Crops and Products, 2018, 115:182–193.
- [23] 张晓霞, 洪 波, 景亮亮, 等. 外源茉莉酸甲酯诱导番茄对烟粉虱的抗性[J]. 生态学杂志, 2020, 39(11):3651–3657.
- [24] 张济萌. 茉莉酸甲酯对冬凌草次生代谢的调控机理研究[D]. 郑州:郑州大学, 2021.
- [25] 闫希焕, 刘 芳, 杨梅霞, 等. 树莓果实中树莓酮含量变化及受茉莉酸甲酯调控影响分析[J]. 北京农学院学报, 2020, 35(3):1–7.
- [26] Pedapudi S, Chin C K, Pedersen H. Production and elicitation of benzalacetone and the raspberry ketone in cell suspension cultures of *Rubus idaeus* [J]. Biotechnology Progress, 2000, 16(3):346–349.
- [27] Su P, Guan H Y, Zhao Y J, et al. Identification and functional characterization of diterpene synthases for triptolide biosynthesis from *Tripterygium wilfordii* [J]. Plant Journal, 2018, 93(1):50–65.
- [28] Ali M B, Hahn E J, Paek K Y. Methyl jasmonate and salicylic acid induced oxidative stress and accumulation of phenolics in *Panax ginseng* bioreactor root suspension cultures[J]. Molecules, 2007, 12(3):607–621.
- [29] 陶 娟, 宋小锋, 周圆圆. MeJA 对连翘叶片光合作用及次生代谢的影响[J]. 河南农业科学, 2021, 50(6):54–60.
- [30] 赵许朋, 刘 燕, 魏加练, 等. 不同浓度 MeJA 对头花蓼光合和荧光特性的影响[J]. 东北农业科学, 2019, 44(4):37–42, 109.
- [31] Ahmadi F I, Karimi K, Struik P C. Effect of exogenous application of methyl jasmonate on physiological and biochemical characteristics of *Brassica napus* L. cv. Talaye under salinity stress[J]. South African Journal of Botany, 2018, 115:5–11.
- [32] 吴建慧, 范卫芳, 牛 喆, 等. 外源茉莉酸甲酯对干旱胁迫下狭叶黄芩光合和生理特性的影响[J]. 植物研究, 2020, 40(3):360–367.
- [33] 魏祯祯, 严宁宁, 牛童非, 等. 茉莉酸甲酯处理的油用牡丹干旱下的光合及生理特性[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2022, 48(2):175–180.
- [34] Tavallali V, Karimi S. Methyl jasmonate enhances salt tolerance of almond rootstocks by regulating endogenous phytohormones, antioxidant activity and gas – exchange [J]. Journal of Plant Physiology, 2019, 234/235:98–105.
- [35] Ma C, Wang Z Q, Zhang L T, et al. Photosynthetic responses of wheat (*Triticum aestivum* L.) to combined effects of drought and exogenous methyl jasmonate [J]. Photosynthetica, 2014, 52(3):377–385.
- [36] 王春丽, 梁宗锁, 李殿荣, 等. 水杨酸和茉莉酸甲酯对丹参幼苗叶片显微结构、光合及非结构糖积累的影响[J]. 植物科学学报, 2012, 30(5):501–510.
- [37] 孙 灿. 不同浓度茉莉酸甲酯诱导对植物营养和繁殖性状的影响[D]. 上海:华东师范大学, 2010.
- [38] 王 义. 茉莉酸甲酯调节杂交水稻制种父母本花时、花期提高制种产量的研究[D]. 南京:南京农业大学, 2005.
- [39] 郭 媛. 茉莉酸甲酯对油菜花期的调控和花器官发育的影响及其分子机制[D]. 杭州:浙江大学, 2010.

- [40] 刘世家, 夏 凯, 曾晓春, 等. 茉莉酸甲酯对小麦颖花开放的诱导效应及其受水杨酸的抑制[J]. 作物学报, 2001, 27(1): 123–126.
- [41] 甘立军, 曾晓春, 夏 凯, 等. 茉莉酸甲酯与水杨酸在诱导黑麦草颖花开放中的拮抗效应[J]. 植物生理学通讯, 2001, 37(1): 9–11.
- [42] 晏 姿, 吴月琴, 孙 忆, 等. 外源茉莉酸甲酯对香雪兰生长的影响[J]. 上海交通大学学报(农业科学版), 2018, 36(3): 61–66, 72.
- [43] Salimi F, Shekari F, Hamzei J. Methyl jasmonate improves salinity resistance in German chamomile (*Matricaria chamomilla* L.) by increasing activity of antioxidant enzymes[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2016, 38(1): 1–14.
- [44] 李红利, 孙振元, 赵梁军, 等. 茉莉酸甲酯对东方百合生长发育的影响[J]. 中国农业大学学报, 2010, 15(1): 25–30.
- [45] Redman A M, Cipollini D F, Schultz J C. Fitness costs of jasmonic acid – induced defense in tomato, *Lycopersicon esculentum* [J]. Oecologia, 2001, 126(3): 380–385.
- [46] 杨天宇, 韩小女, 徐允先, 等. 叶面喷施茉莉酸甲酯对马铃薯微型薯生长及产量的影响[J]. 亚热带植物科学, 2020, 49(4): 247–252.
- [47] 杨宇尘, 杜志敏, 张小鹏, 等. 抽穗开花期喷施 MeJA 对粳稻产量和品质的影响[J]. 作物杂志, 2021(2): 71–76.
- [48] Kobayasi K, Atsuta Y. Sterility and poor pollination due to early flower opening induced by methyl jasmonate[J]. Plant Production Science, 2010, 13(1): 29–36.
- [49] 刘 霞, 唐 设, 窦 志, 等. 茉莉酸甲酯对武运粳 24 和宁粳 3 号灌浆早期高温胁迫生理特性的影响[J]. 中国水稻科学, 2016, 30(3): 291–303.
- [50] Yu X X, Zhang W J, Zhang Y, et al. The roles of methyl jasmonate to stress in plants[J]. Functional Plant Biology, 2019, 46(3): 197–212.
- [51] 张海帆, 邢雪霞, 牛莉莉, 等. 外源茉莉酸甲酯对烟草幼苗耐冷性的影响[J]. 贵州农业科学, 2020, 48(12): 8–12.
- [52] 胡美斯. 茉莉酸甲酯处理对冷胁迫青椒中 CBF 信号通路的调控[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2020.
- [53] 左彬彬, 张彦萍, 刘海河, 等. 茉莉酸甲酯对厚皮甜瓜幼苗耐冷性的影响[J]. 河北农业大学学报, 2018, 41(5): 75–79.
- [54] 李杨洋, 焦 滇. 外源茉莉酸甲酯对小麦幼苗低温耐受性的影响[J]. 生物技术通报, 2018, 34(3): 87–92.
- [55] 冯 斗, 裯维言, 黄政树, 等. 茉莉酸甲酯对低温胁迫下香蕉幼苗的生理效应[J]. 果树学报, 2009, 26(3): 390–393.
- [56] Liu Y F, Yang X X, Zhu S J, et al. Postharvest application of MeJA and NO reduced chilling injury in cucumber (*Cucumis sativus*) through inhibition of H₂O₂ accumulation[J]. Postharvest Biology and Technology, 2016, 119: 77–83.
- [57] Muneer R, Zora S, Tahir K. Methyl jasmonate alleviates chilling injury and regulates fruit quality in ‘Midnight’ Valencia orange [J]. Postharvest Biology and Technology, 2018, 141(1): 58–62.
- [58] Berger S. Jasmonate – related mutants of *Arabidopsis* as tools for studying stress signaling[J]. Planta, 2002, 214(4): 497–504.
- [59] Arimura G, Ozawa R, Shimoda T, et al. Herbivory – induced volatiles elicit defence genes in lima bean leaves[J]. Nature, 2000, 406(6795): 512–515.
- [60] Xiong B, Wang Y, Zhang Y, et al. Alleviation of drought stress and the physiological mechanisms in *Citrus* cultivar (Huangguogan) treated with methyl jasmonate[J]. Bioscience Biotechnology and Biochemistry, 2020, 84(9): 1958–1965.
- [61] 陈燕琼, 沈 瑒, 范佳露, 等. 茉莉酸甲酯对干旱及复水下落叶冬青苗叶片抗氧化水平的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2018, 42(6): 35–43.
- [62] Mohamed H I, Latif H H. Improvement of drought tolerance of soybean plants by using methyl jasmonate [J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2017, 23(3): 545–556.
- [63] Wu H L, Wu X L, Li Z H, et al. Physiological evaluation of drought stress tolerance and recovery in cauliflower (*Brassica oleracea* L.) seedlings treated with methyl jasmonate and coronatine[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2012, 31: 113–123.
- [64] Mahmood M, Bidabadi S S, Ghobadi C, et al. Effect of methyl jasmonate treatments on alleviation of polyethylene glycol – mediated water stress in banana (*Musa acuminata* cv. ‘Berangan’, AAA) shoot tip cultures [J]. Plant Growth Regulation, 2012, 68(2): 161–169.
- [65] Anjum S A, Xie X Y, Farooq M, et al. Effect of exogenous methyl jasmonate on growth, gas exchange and chlorophyll contents of soybean subjected to drought[J]. African Journal of Biotechnology, 2011, 10(47): 9640–9646.
- [66] 马志强, 史 毅, 种培芳. 外源茉莉酸甲酯对镉胁迫下高羊茅生长及生理指标的影响[J]. 草地学报, 2022, 30(4): 974–982.
- [67] 鲜靖芊. 外源 MeJA 对镉胁迫下波斯菊生长及抗氧化系统的影响[J]. 西北植物学报, 2019, 39(9): 1627–1635.
- [68] Keramat B, Kalantari K M, Arvin M J. Effects of methyl jasmonate in regulating cadmium induced oxidative stress in soybean plant (*Glycine max* L.) [J]. African Journal of Microbiology Research, 2009, 3(5): 240–244.
- [69] Yan Z Z, Zhang W, Chen J, et al. Methyl jasmonate alleviates cadmium toxicity in *Solanum nigrum* by regulating metal uptake and antioxidative capacity[J]. Biologia Plantarum, 2015, 59(2): 373–381.
- [70] Chen J, Yan Z Z, Li X Z. Effect of methyl jasmonate on cadmium uptake and antioxidative capacity in *Kandelia obovata* seedlings under cadmium stress[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2014, 104: 349–356.
- [71] Salavati J, Fallah H, Niknejad Y, et al. Methyl jasmonate ameliorates lead toxicity in *Oryza sativa* by modulating chlorophyll metabolism, antioxidative capacity and metal translocation [J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2021, 27(5): 1089–1104.
- [72] Kaushik S, Sharma P, Kaur G, et al. Seed priming with methyl jasmonate mitigates copper and cadmium toxicity by modifying biochemical attributes and antioxidants in *Cajanus cajan* [J]. Saudi Journal of Biological Sciences, 2022, 29(2): 721–729.

- [73]包 颖,魏琳燕,陈 超. 水杨酸和茉莉酸甲酯对盐胁迫下月季品种月月粉生理特性的影响[J]. 云南农业大学学报(自然科学),2020,35(6):1040–1045.
- [74]李小玲,华智锐. 外源茉莉酸甲酯对盐胁迫下黄芩种子萌发及幼苗生理特性的影响[J]. 山西农业科学,2016,44(11):1603–1607.
- [75]Yoon J Y,Hamayun M,Lee S K,et al. Methyl jasmonate alleviated salinity stress in soybean [J]. Journal of Crop Science and Biotechnology,2009,12(2):63–68.
- [76]del Amor F M,Cuadra – Crespo P. Alleviation of salinity stress in broccoli using foliar urea or methyl – jasmonate:analysis of growth, gas exchange, and isotope composition [J]. Plant Growth Regulation,2011,63(1):55–62.
- [77]Karimi R, Gavili – Kilaneh K, Khadivi A. Methyl jasmonate promotes salinity adaptation responses in two grapevine (*Vitis vinifera* L.) cultivars differing in salt tolerance [J]. Food Chemistry,2022,375:131667.
- [78]Talebi M,Moghaddam M,Pirbalouti A G. Methyl jasmonate effects on volatile oil compounds and antioxidant activity of leaf extract of two basil cultivars under salinity stress [J]. Acta Physiologiae Plantarum,2018,40:34.
- [79]Jiang M Q,Xu F L,Peng M,et al. Methyl jasmonate regulated diploid and tetraploid black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) tolerance to salt stress[J]. Acta Physiologiae Plantarum,2016,38(4):1–13.
- [80]Taheri Z,Vatankhah E,Jafarian V. Methyl jasmonate improves physiological and biochemical responses of *Anchusa italica* under salinity stress [J]. South African Journal of Botany,2020,130:375–382.
- [81]刘 蕾,高海波,沈应柏. MeJA 熏蒸叶片对新疆沙冬青根细胞跨膜离子流及抗盐性的影响[J]. 植物生理学报,2014,50(4):477–482.
- [82]温赛群,姜 涛,温春秀,等. 外施茉莉酸甲酯对穿心莲耐盐性的影响[J]. 北方园艺,2020(18):127–131.
- [83]Wang S Y,Shi X C,Liu F Q,et al. Effects of exogenous methyl jasmonate on quality and preservation of postharvest fruits:a review [J]. Food Chemistry,2021,353:129482.
- [84]吴 帆,肖刘华,赵显阳,等. 外源茉莉酸甲酯处理对梨果实青霉病和贮藏品质的影响[J]. 江西农业大学学报,2021,43(6):1250–1258.
- [85]赵泽花,马 祥,董文科,等. 外源茉莉酸甲酯诱导草地早熟禾对白粉病抗性的研究[J]. 草原与草坪,2020,40(2):59–66.
- [86]蔚慧欣,高 利,刘太国,等. 外源茉莉酸甲酯诱导小麦抗条锈病的研究[J]. 植物病理学报,2016,46(2):190–197.
- [87]樊 婕. 茉莉酸甲酯对菊花抗蚜性的影响机理研究[D]. 泰安:山东农业大学,2020.
- [88]王俊斌,王海凤,崔新仪,等. 茉莉酸甲酯对烟草抵御棉铃虫的诱导作用[J]. 中国农学通报,2010,26(17):277–280.
- [89]吴晓霞,何 菁,周福才,等. 不同烟粉虱抗性辣椒对外源茉莉酸甲酯的生理响应[J]. 生态学杂志,2019,38(3):704–709.
- [90]王 旭. 茉莉酸甲酯诱导金橘和柿树对蚜虫的防御反应研究[D]. 太原:山西大学,2010.
- [91]王 宇,刘常金,张 秀,等. 茉莉酸甲酯对番茄颈腐根腐病抑制效果[J]. 北方园艺,2021(16):39–43.
- [92]Ryan C A. The search for the proteinase inhibitor inducing factor, PIIF[J]. Plant Molecular Biology,1992,19(1):123–133.
- [93]Seo H S,Song J T,Cheong J J,et al. Jasmonic acid carboxyl methyl – transferase:a key enzyme for jasmonate – regulated plant responses [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,2001,98(8):4788–4793.
- [94]薛仁镐,金圣爱. 茉莉酸甲酯:一种重要的植物信号转导分子[J]. 生物技术通讯,2006(6):985–988.
- [95]Cheong J J,Choi Y D. Methyl jasmonate as a vital substance in plants[J]. Trends in Genetics,2003,19(7):409.
- [96]李清清,李大鹏,李德全. 茉莉酸和茉莉酸甲酯生物合成及其调控机制[J]. 生物技术通报,2010(1):53–57,62.
- [97]Sasaki Y,Asamizu E,Shibata D,et al. Monitoring of methyl jasmonate – responsive genes in *Arabidopsis* by cDNA macroarray: self – activation of jasmonic acid biosynthesis and crosstalk with other phytohormone signaling pathways[J]. DNA Research,2001,8(4):153–161.
- [98]Laudert D W,Weiler E W. Allene oxide synthase:a major control point in *Arabidopsis thaliana* octadecanoid signalling [J]. Plant Journal,1998,15(5):675–684.
- [99]Müssig C,Biesgen C,Lisso J,et al. A novel stress – inducible 12 – oxophytodienoate reductase from *Arabidopsis thaliana* provides a potential link between Brassinosteroid – action and Jasmonic – acid synthesis[J]. Journal of Plant Physiology,2000,157(2):143–152.
- [100]Ishiguro S,Kawai – Oda A,Ueda K,et al. The defective in anther dehiscence gene encodes a novel phospholipase A1 catalyzing the initial step of jasmonic acid biosynthesis,which synchronizes pollen maturation,anther dehiscence, and flower opening in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell,2001,13(10):2191–2209.
- [101]Creelman R A,Mullet J E. Biosynthesis and action of jasmonates in plants [J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology,1997,48(1):355–381.
- [102]Wasternack C,Hause B. Jasmonates and octadecanoids:Signals in plant stress responses and development[J]. Progress in Nucleic Acid Research and Molecular Biology,2002,72:165–221.
- [103]Halitschke R,Baldwin I T. Antisense LOX expression increases herbivore performance by decreasing defense responses and inhibiting growth – related transcriptional reorganization in *Nicotiana attenuate*[J]. Plant Journal,2003,36(6):794–807.
- [104]Li L,Zhao Y F,McCaig B C,et al. The tomato homolog of CORONATINE – INSENSITIVE 1 is required for the maternal control of seed maturation,jasmonate – signaled defense responses, and glandular trichome development [J]. Plant Cell,2004,16(1):126–143.
- [105]Grimes H D,Koetje D S,Franceschi V R. Expression,activity, and cellular accumulation of methyl jasmonate – responsive lipoygenase in soybean seedlings[J]. Plant Physiology,1992,100(1):433–443.

侯新蕊,陈慧杰,杨士红,等. 干湿循环老化生物炭及其对农业生产与农田环境的影响研究进展[J]. 江苏农业科学,2023,51(11):11-19.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.11002

干湿循环老化生物炭及其对农业生产与农田环境的影响研究进展

侯新蕊¹, 陈慧杰², 杨士红¹, 江贻伟¹, 许伊¹

(1. 河海大学农业科学与工程学院, 江苏南京 210098; 2. 山东省临沂市森林湿地保护中心, 山东临沂 276037)

摘要:生物炭在农田固碳、温室气体减排、土壤改良、土壤肥力提高和面源污染治理方面的作用逐渐得到认可,然而其在土壤中并不是一成不变的,会发生老化,而老化作用又导致其理化性质和表面结构发生明显改变。水分是影响生物炭稳定性的重要因素,土壤干湿循环的主要特征是水分的交替变化,因而干湿循环是引起生物炭老化的重要类型,而干湿循环老化生物炭在提高土壤肥力、促进作物生长和改善农田环境效应方面发挥重要作用。综述近年来国内外学者关于干湿循环老化对生物炭性质影响的研究进展,总结干湿循环老化生物炭对农业生产及农田环境效应影响的研究成果,针对现有问题进行分析,进一步提出后续有待研究的问题,旨在为生物炭的推广应用与农业可持续发展提供科技支撑。

关键词:生物炭老化;干湿循环;农业生产;土壤肥力;土壤重金属;农田环境效应

中图分类号:S181 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)12-0011-09

生物炭是将生物质和化石燃料在无氧或氧气含量极低的条件下,通过相对低温热解(一般为400~500℃)的方式得到的一种固态含碳产物^[1],具有高度生物化学和热稳定性,多孔结构使其具有较强的吸附能力,可广泛应用于农田固碳减排^[2-3]、

重金属钝化^[4-5]、改善土壤肥力^[6-7]等,受到国内外学者的高度关注。生物炭在添加到田间土壤后会因外部因素如温度、湿度、降水、光照和微生物等的影响,使生物炭理化性质及表面结构发生改变,这便是生物炭的老化,其中土壤干湿循环是引起生物炭老化的重要方式^[8-9]。由灌溉、降水引起的土壤干湿循环过程在农业生产中普遍存在,尤其在喷灌、滴灌、水稻节水灌溉技术等大面积推广应用条件下,探究干湿循环对生物炭理化性质和结构的影响、生物炭老化后的环境效应变化及老化生物炭对土壤肥力和作物生长的影响,对于改善农田土壤环境和保障粮食安全可以发挥积极作用。因此,本研

收稿日期:2022-08-11

基金项目:国家自然科学基金(编号:51879076);中央高校业务费项目(编号:B210204016、B220203009)。

作者简介:侯新蕊(1999—),女,辽宁凌源人,硕士研究生,主要从事节水灌溉与农田生态效应研究。E-mail:hxr0405@hhu.edu.cn。

通信作者:杨士红,博士,教授,主要从事节水灌溉与农田生态效应研究。E-mail:ysh7731@hhu.edu.cn。

[106] Harms K, Atzorn R, Brash A, et al. Expression of a flax allene oxide synthase cDNA leads to increased endogenous jasmonic acid (JA) levels in transgenic potato plants but not to a corresponding activation of JA-responder genes[J]. Plant Cell, 1995, 7(10): 1645-1654.

[107] 张润吉, 黄熙瀛, 向泉桔, 等. 外源茉莉酸甲酯诱导对香菇多糖代谢及关键酶基因表达的影响[J]. 菌物学报, 2020, 39(12): 2338-2345.

[108] 张悦. 茉莉酸甲酯对甘遂黄酮积累的影响及 *EkFSL* (黄酮醇合成酶) 基因功能验证与表达调控研究[D]. 西安: 西北大学, 2020.

[109] 高文杰. 茉莉酸甲酯诱导下神农香菊萜类物质合成相关基因的挖掘及功能分析[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2019.

[110] Li Y, Lin Y, Jia B, et al. Transcriptome analysis reveals molecular

mechanisms underlying methyl jasmonate-mediated biosynthesis of protopanaxadiol-type saponins in *Panax notoginseng* leaves[J]. Journal of Plant Biology, 2022, 65: 29-41.

[111] Liu D Q, Zhao Q, Cui X M, et al. A transcriptome analysis uncovers *Panax notoginseng* resistance to *Fusarium solani* induced by methyl jasmonate[J]. Genes & Genomics, 2019, 41(12): 1383-1396.

[112] Hao D C, Chen S L, Osbourn A. Temporal transcriptome changes induced by methyl jasmonate in *Salvia sclarea*[J]. Gene, 2015, 558(1): 41-53.

[113] Yi S Y, Song X W, Yu W Y, et al. De novo assembly and transcriptome analysis of the *Momordica charantia* seedlings responding to methyl jasmonate using 454 pyrosequencing[J]. Gene Expression Patterns, 2021, 40: 119160.