

系统素、茉莉酸在番茄系统伤反应中的作用

李玉玺¹, 刘俊华¹, 栾明², 麻鹏达^{2*}

(1. 滨州学院 生命科学系, 山东 滨州 256603; 2. 东北师范大学 遗传与细胞研究所, 长春 130024)

摘要: 当植物受到机械损伤或昆虫伤害时, 植物体会在受伤部位产生伤信号分子启动防御基因的系统表达, 蛋白酶抑制剂基因是防御基因的一典型代表。番茄是研究植物系统伤信号很好的模式植物, 目前, 三种类型的番茄系统伤信号突变体被鉴定出来, 通过对番茄系统伤信号突变体进行功能分析并在它们之间进行相互嫁接实验, 研究结果表明系统素和茉莉酸通过同一信号通路来激活防御基因的系统表达。系统素(或它的前体原系统素)在受伤部位激活茉莉酸的合成, 使之达到系统反应的水平, 应对外来伤害; 茉莉酸或其衍生物是重要的系统伤信号分子, 它诱导伤防御基因的系统表达。植物的系统伤反应可比做动物的炎症反应, 它们之间有许多相似之处。

关键词: 系统素; 茉莉酸; 系统伤信号

中图分类号: Q946

文献标识码: A

文章编号: 1000-3142(2009)04-0541-07

Role of systemin and jasmonic acid in systemic wounding response of tomato

LI Yu-Xi¹, LIU Jun-Hua¹, LUAN Ming², MA Peng-Da^{2*}

(1. College of Life Science, Binzhou University, Binzhou 256600, China; 2. Institute of Genetics and Cytology, Northeast Normal University, Changchun 130024, China)

Abstract: Plants produce systemic wounding signals in the wounding site which leads to the expression of systemic defense gene when plants receive the mechanical wounding or insect attack. Among the systemic defense gene, protease inhibitor gene is a representative sample. Tomato is a good model plant in studying the systemic wound response. Three type of wound-response mutants have been identified in tomato plant at present time, through the function analysis of the tomato wound-response mutants and the reciprocal grafting experiment among them, the results indicate that systemin and jasmonic acid activate defence gene systemic expression through a common signaling pathway. Systemin or its precursor protein prosystemin act at or near the site of wounding to increase jasmonate acid synthesis to a level that is required for the systemic response and jasmonic acid or its derivatives act as a mobile wound signal to induce the systemic defense gene expression. The systemic wound signal pathway in plant can be regarded as the inflammatory response in animal, they have lots of similarities.

Key words: systemin; jasmonic acid; systemic wound signal

高等植物在复杂的环境中生存, 面临着许多环境因素对它们的伤害, 如真菌感染、干旱胁迫、低温和昆虫伤害等, 其中昆虫伤害是很常见的一种。植物在漫长的进化过程中产生了一套自我防御机制,

去保护它们免受伤害, 主要有以下措施: (1) 产生影响昆虫消化、吸收营养的物质, 比如蛋白酶抑制剂 (proteinase inhibitors, PIs) 就是其中的一种。 (2) 产生毒素, 例如尼古丁 (nicotine)。 (3) 产生吸引昆

收稿日期: 2007-12-17 修回日期: 2008-10-06

基金项目: 滨州学院青年人才创新工程科研基金(BZXYQNLG200607)[Supported by Scientific Research Fund of Youth Talents Innovation Project of Binzhou University(BZXYQNLG200607)]

作者简介: 李玉玺(1980-), 男, 山东费县人, 助教, 研究方向: 植物分子生物学, (E-mail)liyuxinenu@yahoo.com.cn.

* 通讯作者(Author for correspondence, E-mail: mapengda@yahoo.com.cn)

虫天敌的挥发性物质(Kessler & Baldwin, 2002)。这些物质的产生受复杂信号系统的调控,主要包括信号的产生、传递、应答三个部分。

植物受到机械伤害或昆虫的攻击时会启动一系列防御基因的表达,有趣的是植物不仅在受伤部位产生防御反应(local defense response),而且在受伤部位的远端也会产生防御反应(systemic defense response),这种反应是受伤诱导信号分子调节控制的。当植物受到昆虫的攻击时,会引起一系列基因的表达,这些基因包括:(1)信号系统中的基因,这类基因在植物受到伤害 0.5 h 后就能检测到其表达,2~3 h 后达到最大值,因此这类基因又称作早反应基因(early response gene),如原系统素(prosystemin)、脂氧化酶(lipoxygenase, LOX)、丙二烯氧化物合酶(allene oxide synthase, AOS)、钙调蛋白(calmodulin, CaM)等基因;(2)防御基因,它们在受到伤害后 2~4 h 开始表达,5~8 h 达到最大值,因此又称为晚反应基因(late response gene),如蛋白酶抑制剂、组织蛋白酶 D 抑制剂(cathepsin D inhibitor, CDI)、金属羧肽酶抑制剂(metalloprotease inhibitor, CPI)等;(3)一些蛋白酶基因(Ryan, 2000)。

伤诱导蛋白酶抑制剂在茄科中的系统表达是研究番茄伤信号很好的一个模式。在正常番茄植株中,当植株受到机械损伤或昆虫伤害后 2 h,蛋白酶抑制剂基因就会产生系统表达(Ryan, 2000)。Green & Ryan(1972)推测系统伤信号分子在受伤部位产生,在植物体中运输,最终产生系统反应。虽然人们对许多植物系统防御反应中的化学、物理信号进行了较为深入的研究,但是对这些信号分子之间的相互作用及长距离传递的机制知之甚少。

系统素(systemin)和茉莉酸(jasmonic acid, JA)被认为是最可能的细胞间伤信号。茉莉酸及其甲基酯(Me-JA)作为潜在信号能诱导蛋白酶抑制剂合成,为茉莉酸家族在植物伤信号中起着重要作用提供了一个重要的证据,因此许多详细的研究,特别是番茄系统伤反应突变体的鉴定和嫁接技术的应用使我们茉莉酸在植物伤信号中所起的作用有了比较完整的理解(Li 等, 2002)。大量生物化学和遗传学证据表明系统素和茉莉酸在同一伤信号通路中,相互协作来诱导蛋白酶抑制剂等相关防御基因的表达;系统素(原系统素)位于植物伤信号的上游,是原初信号分子,它们通过激活 18 碳烷酸途径(octade-

canoid pathway)来促使茉莉酸的合成,进而激活蛋白酶抑制剂等相关防御基因的表达(Ryan, 2000)。本文根据近年植物伤信号所取得的进展,重点论述了系统素、茉莉酸在番茄系统伤信号中所扮演的角色。

1 植物蛋白酶抑制剂

番茄和其他一些茄科植物受到伤害时会引起蛋白酶抑制剂基因的系统表达,形成大量的积累(Green 等, 1972),这作为一个模式系统来研究植物系统伤信号机制,目前被广泛应用。蛋白酶抑制剂是一类富含丝氨酸的小分子量碱性蛋白分子,它能与昆虫肠道内蛋白酶活性中心结合,形成酶抑制剂复合物,抑制酶的活性,从而阻断或减弱蛋白酶对外源蛋白质的水解,使昆虫营养不良、生病、致死,此外,蛋白酶抑制剂还可通过消化道进入昆虫的血淋巴系统,从而严重干扰昆虫的蜕皮过程和免疫应答。蛋白酶抑制剂在植物、动物、微生物中广泛存在,其中在植物中至少有 10 类,表 1 列举了植物中存在的蛋白酶抑制剂家族(Ryan, 1990)。

表 1 植物来源的蛋白酶抑制剂家族(Ryan, 1990)
Table 1 Protease inhibitor families in plant tissue

- | |
|--|
| 1. 大豆胰蛋白酶抑制剂家族(Soybean trypsin inhibitor (Kunitz) family) |
| 2. Bowman-Biirk 蛋白酶抑制剂家族(Bowman-Biirk inhibitor family) |
| 3. 大麦胰蛋白酶抑制剂家族(Barley Trypsin inhibitor family) |
| 4. 马铃薯蛋白酶抑制剂 I 家族(Potato Inhibitor I family) |
| 5. 马铃薯蛋白酶抑制剂 II 家族(Potato Inhibitor II family) |
| 6. 南瓜蛋白酶抑制剂家族(Squash inhibitor family) |
| 7. 鸭脚稗—玉米双功能蛋白酶抑制剂家族(Ragi I-2/Maize bifunctional inhibitor family) |
| 8. 羧肽酶 A, B 抑制剂家族(Carboxypeptidase A, B inhibitor family) |
| 9. 半胱氨酸蛋白酶抑制剂家族(Cysteine proteinase inhibitor family (cystatins)) |
| 10. 天冬酰胺蛋白酶抑制剂家族(Aspartyl proteinase inhibitor family) |

2 系统素、茉莉酸及其衍生物在番茄伤信号中扮演着重要的角色

系统素是植物受到外界伤害时在细胞质中产生的具有信号传导功能的内源多肽物质,它是由 18 个氨基酸组成的短肽链,由它的前体原系统素的 C-末端水解、剪切形成的(Pearce 等, 1991)。原系统素有

200 个氨基酸组成,具亲水性。编码原系统素的基因由 11 个外显子,其中包含 5 个重复的区域所组成(McGurl 等,1992)。表 2 列出了番茄中的原系统素和系统素氨基酸序列。

许多生理、生化证据表明系统素(原系统素)在番茄伤信号中扮演着重要的角色:(1)将反义链的原系统素基因转入番茄中,转基因番茄不能合成蛋白酶抑制剂,对昆虫的伤害特别敏感,抗性减弱(McGurl 等,1992)。(2)在番茄中过表达前系统素

基因,转基因番茄即使在没有受到伤害时也能持续的表达蛋白酶抑制剂、多酚氧化物(polyphenol oxidase,PPO)等相关防御基因,进而表现出对昆虫的抗性(McGurl 等,1994)。

具有生物活性的茉莉酸家族化合物主要包括茉莉酸(JA)、甲酯茉莉酸(methyl-JA,MeJA)以及它们的前体 12-氧代-顺-10,15-植物二烯酸(12-oxo-phytodienoic acid,12-OPDA)(Farmer & Ryan,1992;Doares & Syrovets,1995)。

表 2 番茄中原系统素、系统素的氨基酸序列(Clarence & Ryan,2000)

Table 2 Amino acid sequence of systemin and prosystemin in tomato

MGTPSYDIKNKGDDMQEEPVKVLHHEKGGDEKEDIIEKETPSODENNKDTISSYVLRDDTQEIPKMEHEEGGYVKEKIVEKE
TESQYIIKIEGDDDAOEKLKVEYEEEEYEKEKIVEKETPSQDINNKGDDAQEKPDVEHEEGDDKETPSQDIKMEGEGALEITK
VVCEKIIVREDI.AVQSKPPSKRDPPKMQTDNNKL

注:下划线为系统素氨基酸序列。 Note: Underlined sequences indicate the systemin amino acids.

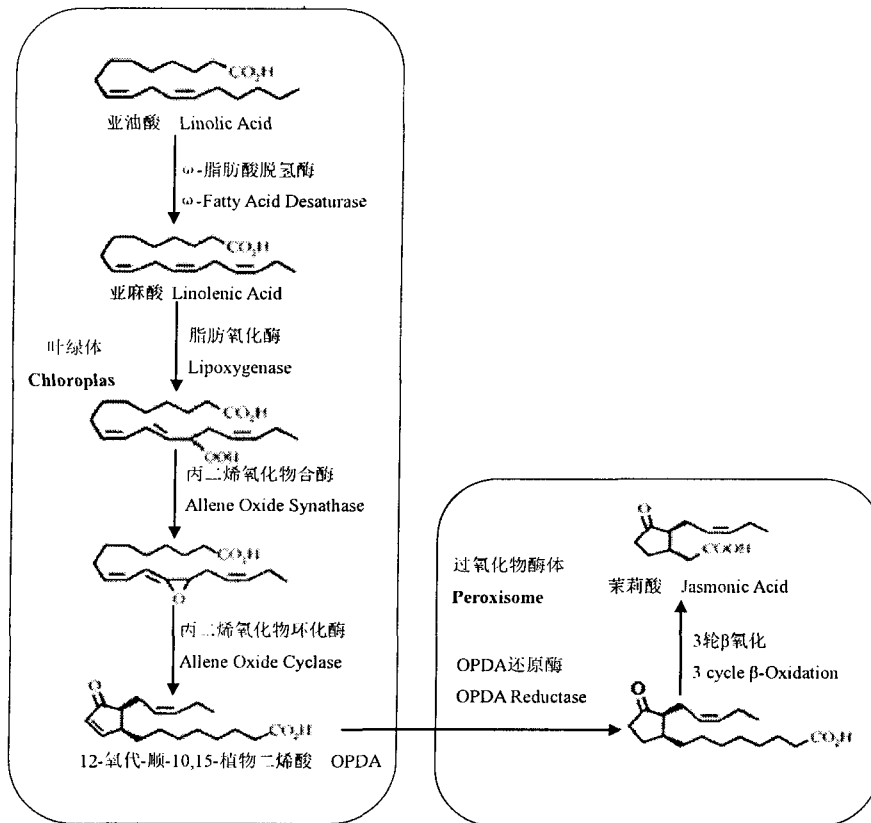


图 1 茉莉酸合成的十八碳烷酸途径。茉莉酸的合成起始于叶绿体,由亚麻酸经过一系列氧化反应形成 OPDA,OPDA 经过某种尚不清楚的机制运输到过氧化物酶体中,然后通过 OPDA 还原酶和 3 轮 β -氧化最终转化为茉莉酸。图中显示了已知中间产物的化学结构和已经鉴定的有关酶的作用次序(李常保等,2005)。

Fig. 1 The octadecanoid pathway for biosynthesis of jasmonic acid. The reactions from linolenic acid to OPDA take place in the stroma of plastids, then OPDA is exported from the plastid and imported into the peroxisomes through an unclear mechanism, the following reactions occur in peroxisomes by OPDA reductase and three cycles of β -oxidation, the chemical structure of the intermediate and the enzyme are shown in the figure.

茉莉酸通过 18 碳烷酸途径合成,它是 18 碳烷酸途径的终产物,所谓 18 碳烷酸途径是指从亚麻酸

到茉莉酸的合成过程(图 1)。其中参与由亚麻酸(linolenic acid, LA)到 12-OPDA 这一过程的几个

关键性的酶,包括脂肪氧化酶、丙二烯氧化物合酶和丙二烯氧化物环化酶(allene oxide cyclase, AOC)等都定位于叶绿体,因此研究已相对清楚的茉莉酸生物合成的初始步骤(如从 LA 到 OPDA 的合成)被认为是在叶绿体中进行的(Schaller, 2001; 李常保等, 2005)。根据理论预测,由 OPDA 转化成茉莉酸的过程应该在过氧化物酶体中完成。越来越多的研究不断为这一预测的正确性提供实验证据。OPDA 先被 12-OPDA 还原酶(12-oxo-phytodienoic acid reductase, OPR)催化生成 3-氧代-2-(顺 2'-戊烯基)-环戊烷-1-辛酸(3-oxo-2-(2'(Z)-pentenyl)-yclopentane-1-

octanoic acid, OPC-8:0),然后经过 3 轮 β -氧化(β -oxidation)生成最终产物茉莉酸(李常保等, 2005)。

许多证据表明茉莉酸在番茄伤信号中起着重要的作用:(1)用外源茉莉酸处理植物能启动相关防御基因的表达,这些基因在植物受到机械损伤或害虫的攻击时也会表达(Farmer & Ryan, 1992)。(2)植物受到伤害或昆虫攻击时,内源茉莉酸含量增加。(3)茉莉酸合成突变体、感知突变体受到机械损伤或昆虫的攻击时不能启动蛋白酶抑制剂等相关防御基因的表达,使植物对伤害特别敏感(Howe 等, 1996; Li 等, 2004)。

表 3 番茄系统创伤信号突变体 (Anthony 等, 2005)
Table 3 The systemic wound response mutants in tomato plants

生化过程 Biochemical process	名称 Name	基因产物 Gene product	参考文献 References
茉莉酸合成 JA biosynthesis	def1	未知	Li 等, 2002
	acx1	酰基辅酶 A 氧化酶(Acyl-CoAoxidase)	Li 等, 2005
	aoc	二烯炔氧环化酶(Alleneoxidecyclase)	Stenzel 等, 2003
	spr2	ω -脂肪酸脱氢酶(ω -3fattyacididesaturase)	Howe 等, 1999
茉莉酸感知 JA sensitive	jail	COII, F-box 蛋白(COII, F-boxprotein)	Li 等, 2004
系统素感知 Systemin sensitive	spr1	未知(unknown)	Lee 等, 2003

3 番茄伤信号突变体

人们广泛应用伤信号突变体来研究伤信号及伤信号分子在伤信号中的作用。目前主要用以下策略鉴定突变体:机械伤害(Lightner 等, 1993);施加外源茉莉酸酯(Li 等 2004);将 35S 原系统素基因序列(35S:prosystemin)转入番茄,该转基因番茄即使在没有受到伤害时也能引起蛋白酶抑制剂等相关防御基因的组成型表达(Howe & Ryan, 1999)。如上述策略不能引起蛋白酶抑制剂基因的表达,则为突变株,所有这些突变株在受到伤害时,均不能引起蛋白酶抑制剂等防御基因的系统表达,对昆虫的伤害特别敏感。

目前已在番茄中分离鉴定出三种类型伤信号突变体(表 3):(1)茉莉酸合成突变体,如 spr2(suppressor of prosystemin-mediated response 2),该突变体对系统素等原初伤信号分子不敏感,但对茉莉酸及其衍生物敏感,该突变体受到伤害时,不能引起蛋白酶抑制剂等防御基因的表达。用该突变体和野生型番茄相互嫁接,实验结果表明该突变体影响系统伤信号分子的产生,但是并不影响对系统伤信号分子的感知;茉莉酸或 18 碳烷酸途径的产物是产生伤信号

所必需的(Li 等, 2002)。(2)茉莉酸感知突变体,如 jail(jasmonic acid-insensitive 1),该突变体对系统素等原初伤信号分子和茉莉酸及其衍生物均不敏感,该突变体受到伤害时,不能引起蛋白酶抑制剂等防御基因的表达。用该突变体和野生型番茄相互嫁接,实验结果表明它并不影响在受伤部位产生系统伤信号分子,但是影响对系统伤信号分子的感知(Li 等, 2002)。(3)系统素功能突变体,如 spr 1(suppressor of prosystemin-mediated response 1),该突变体对系统素和它的前体原系统素不敏感,在该突变体中,外源系统素不能引起茉莉酸的积累及蛋白酶抑制剂等相关防御基因的表达,但该突变体对其它的一些原初信号分子(低聚糖、壳聚糖等)敏感,值得注意的是系统素激活蛋白酶抑制剂表达的能力是其它原初信号分子(低聚糖,壳聚糖等)的上万倍(Ryan, 1992)。该突变体并不影响受伤部位蛋白酶抑制剂等防御基因的表达,主要影响受伤部位的远端蛋白酶抑制剂等防御基因的表达。用该突变体和野生型番茄相互嫁接,实验结果表明该突变体主要影响伤信号的合成而不影响伤信号的感知,它主要影响系统素在受伤部位附近起作用,从而不能激活茉莉酸的生物合成,使茉莉酸不能在短时间内达到引起系统扩散、传递的积累水平(Lee 等, 2003)。

4 系统素、茉莉酸在番茄伤信号系统中的相互关系

Farmer 和 Ryan 建立的植物伤信号模型中指出系统素和其它的原初信号分子(低聚糖等)(Doares 等,1995)在植物受伤部位产生,它们通过激活 18 碳烷酸途径来促使茉莉酸的合成,进而引起蛋白酶抑制剂等相关防御基因的表达(图 2),主要

表现在:(1)系统素能使番茄叶片中茉莉酸的含量增加(Conconi 等,1996)。(2)18 碳烷酸途径的抑制子如水杨酸(salicylic acid)(Doares 等,1995)、二乙基二硫代氨基甲酸盐(diethylthiocarbamate)(Farmer 等,1994)等能抑制系统素诱导的防御基因的表达。(3)茉莉酸合成突变体、茉莉酸感知突变体对系统素的诱导不敏感,不能启动蛋白酶抑制剂等相关防御基因的表达(Howe 等,1996)。

研究表明,编码原系统素和一些生物合成茉莉

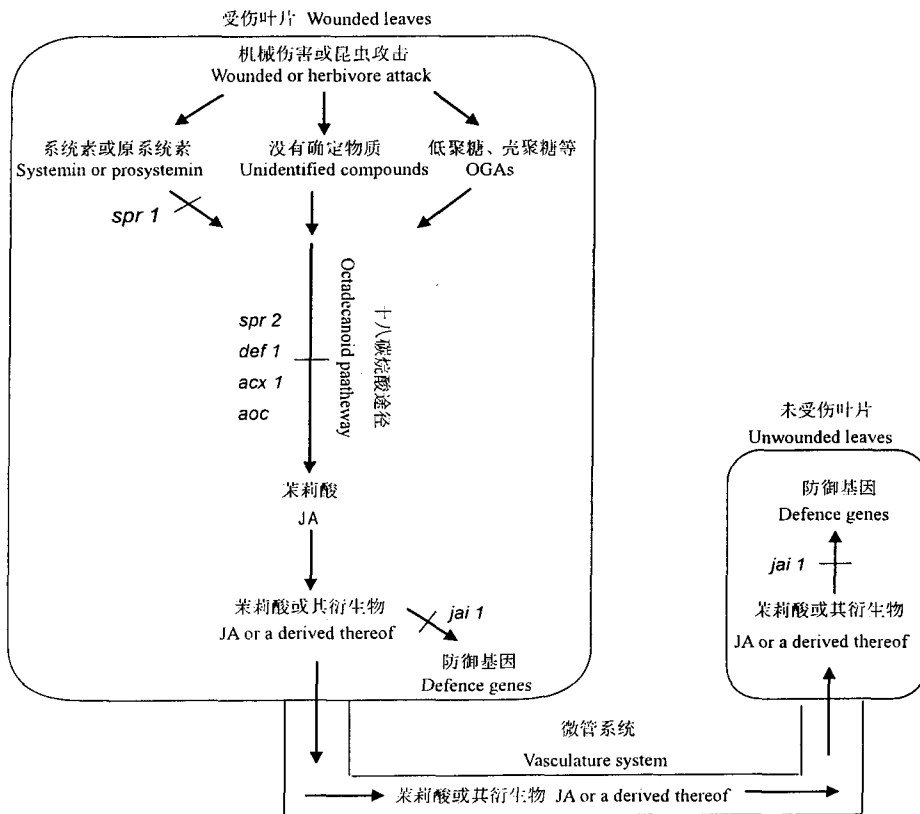


图 2 番茄中系统创伤信号模型,系统创伤信号的不同突变体用斜体标出(Johannes 等,2003)

Fig. 2 The model of the systemic wound signal in tomato. Mutation that block various steps in the wound-signaling pathway are indicated in italics

酸的酶都定位在维管束细胞上,但是蛋白酶抑制剂等相关防御基因是在邻近叶肉细胞的栅栏组织和海绵组织内表达的,由于这种伤信号分子的细胞特异性表达,人们推测伤害诱导系统素释放到周围的维管组织,激活维管组织上合成茉莉酸相关的酶合成茉莉酸,然后茉莉酸扩散传递,诱导临近叶肉细胞表达蛋白酶抑制剂等相关防御基因。具体过程为系统素与质体上的系统素膜结合受体结合,该受体为 SR160,它属于亮氨酸富集重复受体激酶家族,是一个 160 kD 的膜蛋白,包括 1 个位于胞外的能与配体相互

作用的富含亮氨酸的重复结构域(LRR)、1 个跨膜结构域和 1 个位于胞内的 Ser/Thr 激酶结构域(李常保等,2005;Scheer 等,2002),系统素结合到细胞膜表面、相互作用,引起一系列快速信号事件,包括增加细胞质中钙离子的浓度、膜的去极化、质膜上 H^+ -AT-Pase 酶失活,激活促分裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK) 活性(Moyen 等,1996,1998;Stratmann 等,1997;Schaller 等,1999)等,激活磷脂酶,磷脂酶催化质膜上的类脂类合成茉莉酸的前体—亚麻酸,进而通过 18 碳烷酸途径合成茉莉

酸,由茉莉酸或其衍生物去激活蛋白酶抑制剂等相关防御的表达(Farmer 等,1992)。

植物体中伤诱导蛋白酶抑制剂等相关防御基因的表达还需要已烯、过氧化氢的生物合成和参与(Leon 等,2001;Sagi 等,2004)。值得注意的是当植物受到伤害时,除系统素/茉莉酸伤信号系统外,还有与之独立或平行的其它伤信号来诱导蛋白酶抑制剂等相关防御基因的表达。茉莉酸信号并不是简单线性的,它与错综复杂的其它生物信号途径连通,是它们的一个组成部分(Devoto 等,2005;Gfeller 等,2004)。

5 植物伤信号与动物炎症反应的相似性

由系统素、茉莉酸介导的植物系统伤信号可比作动物巨嗜细胞、肥大细胞对病原体、寄生虫的炎症反应(inflammatory response)(Bergey 等,1996)。

在动物的炎症反应中,一多肽细胞因子——TNF- α ,触发花生酸(arachidonic acid,AA)(20个碳,4个双键)从动物细胞膜上的释放,引起前列腺素(prostaglandin,PG)的合成、发烧、炎症反应。番茄叶片受到昆虫的攻击时,产生的由亚麻酸(18个碳,3个双键)转化而来的植物二烯酸和茉莉酸与动物的前列腺素相似(Samuelsson 等,1978)。

植物系统伤信号途径同动物伤诱导的急性期反应(acute-phase response)也表现出很多的相似点(Haumann 等,1994)(图3),当动物受到严重地物理损伤(创伤,外科手术,紫外线伤害等)或细菌、病毒、寄生虫的感染时,动物体会产生一系列复杂的生理变化,包括发烧、血管渗透性的变化等,在动物的急性期反应中,至少引起25个基因在数天内的表达。不管是动物的急性期反应还是植物的伤反应都激活几类基因的表达,包括蛋白酶、蛋白酶抑制剂等,它们

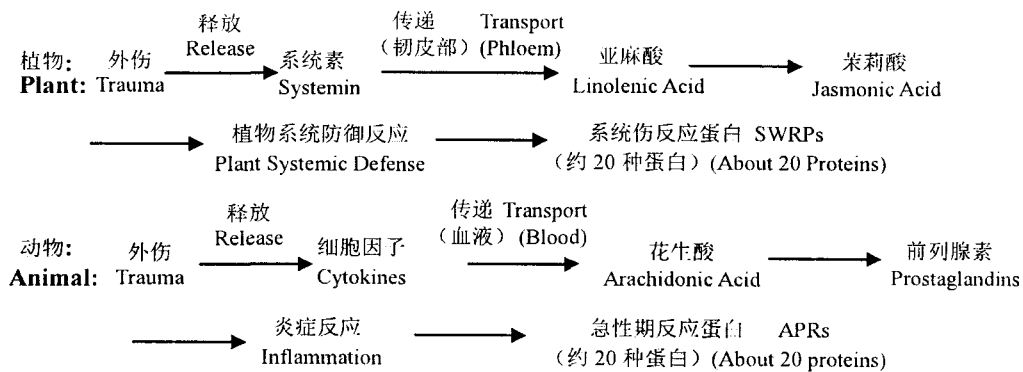


图3 植物、动物对外伤反应的一些特点的比较 伤信号诱导植物体合成系统伤反应蛋白,诱导动物体合成急性期反应蛋白(Clarence 等,1998)

Fig. 3 Comparison of some features of trauma responses in plants and animals Wound signaling pathways leading to the synthesis of systemic wound response proteins(SWRPs)in plants and acute phase response proteins(APRs)in animals

一方面是为了防御,一方面是为了创伤的愈合。

6 展望

番茄已成为研究植物系统伤信号的一种模式植物,系统素、茉莉酸在番茄系统伤信号中起着重要的作用。Howe实验室对番茄系统伤信号的遗传、茉莉酸的合成突变体、感知突变体的分析以及Ryan实验室对系统素等多肽的功能分析会给人们以更多消息。今后关于植物系统伤信号的研究应将主要集中在以下几方面:植物受到伤害后的最初信号事件;伤害对茉莉酸合成及代谢的调控机制;以脂类为基础的茉莉酸介导的伤信号机制的分析和茉莉酸受体

的研究;与茉莉酸运输有关的专一行基因产物分析;茉莉酸信号途径和其他信号途径的相互作用。得出满意的答案需要遗传学、生物化学、细胞生物学方法的综合运用和对不同的模式植物进行分析。

参考文献:

- 李常保,孙加强,蒋红玲,等. 2005. 番茄系统抗性反应的信号传导. 中国科学[J]. 50(16):1 677-1 683
- Anthony LS, Gregg AH. 2005. Systemic signaling in the wound response[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 8:369-377
- Bergey D, Howe G, Ryan CA. 1996. Polypeptide signaling for plant defensive genes exhibits analogies to defense signaling in animals[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 93:12 053-12 058
- Clarence A, Ryan. 2000. The systemin signaling pathway: differential activation of plant defensive genes[J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1 477:112-121

- Clarence A, Ryan, Gregory Pearce. 1998. SYSTEMIN: A polypeptide signal for plant defensive genes[J]. *Annu Rev Cell Dev Biol*, **14**:1—17
- Conconi A, Miquel M, Ryan CA. 1996. Changes in the intracellular lipid composition and free fatty acids of tomato leaves in response to wounding[J]. *Plant Physiol*, **111**:797—803
- Devoto A, Turner JG. 2005. Jasmonate-regulated *Arabidopsis* stress signaling network[J]. *Physiol Plant*, **123**:161—172
- Doares S H, Syrovets T, et al. 1995. Oligogalacturonides and chitosan activate plant defensive genes through the octadecanoid pathway[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **2**:4 095—4 098
- Doares S, Narvaez-Vasquez J, Conconi A, et al. 1995. Salicylic acid inhibits synthesis of proteinase inhibitors in tomato leaves induced by systemin and jasmonic acid[J]. *Plant Physiol*, **108**:1 741—1 746
- Farmer E E, Calderini D, Walker-Simmons M, et al. 1994. Diethylthiocarbamic acid(DIECA) inhibits the octadecanoid signaling pathway for the wound-induction of proteinase inhibitors in tomato leaves[J]. *Plant Physiol*, **106**:337—342
- Farmer EE, Ryan CA. 1992. Octadecanoid precursors of jasmonic acid activate the synthesis of wound-inducible proteinase inhibitors[J]. *Plant Cell*, **4**:129—134
- Gfeller A, Farmer EE. 2004. Keeping the leaves green above us [J]. *Science*, **306**:1 515—1 516
- Green TR, Ryan CA. 1972. Wound-induced proteinase inhibitor in plant leaves — possible defense mechanism against insects [J]. *Science*, **175**:776—777
- Gregg A, Howc. 2004. Jasmonates as Signals in the Wound Response[J]. *J Plant Growth Regul*, **23**:223—237
- Haumann H, Gaudie J. 1994. The acute phase response[J]. *Immunol Today*, **15**:75—80
- Howe GA, Lightner J, Browse J, et al. 1996. An octadecanoid pathway mutant(JL5) of tomato is compromised in signaling for defense against insect attack[J]. *Plant Cell*, **8**:2 067—2 077
- Howe GA, Ryan CA. 1999. Suppressors of systemin signaling identify genes in the tomato wound response pathway[J]. *Genetics*, **153**:1 411—1 421
- Howe G, Lightner J, Browse J, et al. 1996. Characterization of a tomato wound response mutant blocked in the octadecanoid defense signaling pathway[J]. *Plant Cell*, **8**:2 067—2 077
- Johannes W, Stratmann. 2003. Long distance run in the wound response-jasmonic acid is pulling ahead[J]. *TRENDS Plant Sci*, **8**(6):247—250
- Kessler A, Baldwin IT. 2002. Plant responses to insect herbivory: the emerging molecular analysis[J]. *Annu Rev Plant Biol*, **53**:299—328
- Lee GI, Howe GA. 2003. The tomato mutant spr1 is defective in systemin perception and the production of a systemic wound signal for defense gene expression[J]. *Plant J*, **33**:567—576
- Leon J, Rojo E, Sanchez-Serrano JJ. 2001. Wound signaling in plants[J]. *J Exp Bot*, **52**:1—9
- Li C, Schillmiller AL, Liu G, et al. 2005. Role of β -oxidation in jasmonate biosynthesis and systemic wound signaling in tomato [J]. *Plant Cell*, **17**:971—986
- Li C, Williams MM, Loh YT, et al. 2002. Resistance of cultivated tomato to cell content-feeding herbivores is regulated by the octadecanoid-signaling pathway[J]. *Plant Physiol*, **130**:494—503
- Li L, Li C, Lee GI, et al. 2002. Distinct roles for jasmonate synthesis and action in the systemic wound response of tomato[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **99**:6 416—6 421
- Li L, Zhao Y, McCaig BC, et al. 2004. The tomato homolog of CORONATINEINSENSITIVE1 is required for the maternal control of seed maturation, jasmonate-signaled defense responses, and glandular trichome development[J]. *Plant Cell*, **16**:126—143
- Lightner J, Pearce G, Ryan CA, et al. 1993. Isolation of signaling mutants of tomato(*Lycopersicon esculentum*) [J]. *Mol Gen Genet*, **241**:595—601
- McGurl BM, Ryan CA. 1992. The organization of the prosystemin gene[J]. *Plant Mol Biol*, **20**:405—409
- McGurl B, Orozco-Cardenas M, Pearce G, et al. 1994. Overexpression of the prosystemin gene in transgenic tomato plants generates a systemic signal that constitutively induces proteinase inhibitor synthesis[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **91**:9 799—9 802
- McGurl B, Pearce G, Orozco-Cardenas M, et al. 1992. Structure, expression, and antisense inhibition of the systemin precursor gene[J]. *Science*, **255**:1 570—1 573
- Moyen C, Hammond-Kosack KE, Jones J, et al. 1998. Systemin triggers an increase of cytoplasmic calcium in tomato mesophyll cells: Ca²⁺ mobilization from intra- and extracellular compartments[J]. *Plant Cell Environ*, **21**:1 101—1 111
- Moyen C, Johannes E. 1996. Systemin transiently depolarises the tomato mesophyll cell membrane and antagonizes fusicoccin-induced extracellular acidification of mesophyll tissue[J]. *Plant Cell Environ*, **19**:464—470
- Pearce G, Strydom D, Johnson S, et al. 1991. A polypeptide from tomato leaves induces wound-inducible proteinase inhibitor proteins[J]. *Science*, **253**:895—989
- Ryan CA. 1990. Proteinase inhibitors in plants; genes for improving defenses against insects and pathogens[J]. *Annu Rev Phytopathol*, **28**:425—449
- Ryan CA. 1992. The search for the proteinase inhibitor-inducing factor, PIIF[J]. *Plant Mol Biol*, **19**:123—133
- Ryan CA. 2000. The systemin signaling pathway; differential activation of plant defensive genes [J]. *Biochim Biophys Acta*, **1 477**:112—121
- Sagi M, Davydov O, Orazova S, et al. 2004. Plant respiratory burst oxidase homologs impinge on wound responsiveness and development in *Lycopersicon esculentum* [J]. *Plant Cell*, **16**:616—628
- Samuelsson B, Goldyne E, Granström M, et al. 1978. Prostaglandins and thromboxanes[J]. *Annu Rev Biochem*, **47**:997—1 029
- Schaller A, Oecking C. 1999. Modulation of plasma membrane H⁺-ATPase activity differentially activates wound and pathogen defense responses in tomato plants[J]. *Plant Cell*, **11**:263—272
- Schaller F. 2001. Enzymes of the biosynthesis of octadecanoid-signaling molecules[J]. *J Exper Bot*, **52**:11—23
- Scheer JM, Ryan CA. 2002. The systemin receptor SR160 from *Lycopersicon peruvianum* is a member of the LRR receptor kinase family[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **99**:9 585—9 590
- Stenzel I, Hause B, Maucher H, et al. 2003. Allene oxide cyclase dependence of the wound response and vascular bundle-specific generation of jasmonates in tomato -amplification in wound signaling[J]. *Plant J*, **33**:577—589
- Stratmann JW, Ryan CA. 1997. Myelin basic protein kinase activity in tomato leaves is induced systemically by wounding and increases in response to systemin and oligosaccharide Elicitors[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **94**:11 085—11 089