

# 水曲柳 *FmJAZ1* 基因在非生物胁迫中的响应模式和激素诱导表达分析

屈申<sup>1</sup>, 刘宗林<sup>1</sup>, 杨少彤<sup>1</sup>, 于磊<sup>1,2</sup>, 何利明<sup>1</sup>, 韩丹宇<sup>1</sup>, 詹亚光<sup>1,2</sup>

(<sup>1</sup>东北林业大学生命科学学院, 哈尔滨 150040; <sup>2</sup>东北林业大学 / 国家林木遗传育种国家重点实验室, 哈尔滨 150040)

**摘要:** 克隆 *FmJAZ1* 基因, 明确其在低温和 NaCl 胁迫中的响应模式和激素诱导下的转录表达特性。通过基因克隆的方法得到水曲柳中的 *FmJAZ1* 基因, 利用生物信息学软件对所得到的序列进行分析并构建系统进化树, 对水曲柳 *FmJAZ1* 基因进行了时空表达特异性的分析, 对根、茎、叶、芽、雄花、雌花、种子等 7 个部位以及在 5-9 月 5 个月份分别取样, 对水曲柳进行低温 (4°C) 和盐胁迫 (200 mmol/L NaCl) 2 种非生物胁迫处理以及脱落酸 (ABA)、赤霉素 (GA<sub>3</sub>)、生长素 (IAA)、茉莉酸 (JA)、水杨酸 (SA) 等激素信号诱导处理, 然后对试验材料进行荧光定量分析。克隆出全长为 684 bp 的核苷酸序列。生物信息学软件分析得到 *JZA1* 基因具有完整的开放阅读框, 编码 227 个氨基酸, *JAZ1* 蛋白不含有信号肽, 不属于跨膜蛋白, 为不稳定亲水性蛋白。时空表达结果显示, *FmJAZ1* 基因在茎中表达量最高, 且在 8 月份表达量最高; 非生物胁迫结果表明低温处理后 *FmJAZ1* 在 6h、24h 表达量较高; 而 NaCl 处理后, 在 24 h 表达量较高, 且该基因响应低温胁迫较 NaCl 胁迫迅速; 激素信号诱导结果显示, 处理后不同时间, 基因表达量变化较为明显, 其中 GA<sub>3</sub> 处理后 3h 最为明显, 为对照组的 77.3 倍, 分析了 *FmJAZ1* 基因在低温、NaCl 胁迫和激素诱导下的表达模式。*FmJAZ1* 基因充分响应了逆境胁迫和激素信号诱导, 通过蛋白和基因层面对逆境进行响应, *JAZ* 蛋白在其中起到了桥梁的作用, 并扮演了重要的角色。

**关键词:** *FmJAZ1*; 非生物胁迫; 激素信号诱导

## Analysis of Expression of *FmJAZ1* Gene in *Fraxinus mandshurica*: Response Model to Abiotic Stresses and Hormone Induction

QU Shen<sup>1</sup>, LIU Zong-lin<sup>1</sup>, YANG Shao-tong<sup>1</sup>, YU Lei<sup>1,2</sup>,  
HE Li-ming<sup>1</sup>, HAN Dan-yu<sup>1</sup>, ZHAN Ya-guang<sup>1,2</sup>

(<sup>1</sup>College of Life Science, Northeast Forestry University, Harbin 150040; <sup>2</sup>Northeast Forestry University/State

Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, Harbin 150040)

**Abstract:** This study aims to clone the *FmJAZ1* gene and clarify its response model under low temperature and NaCl stresses and its hormone-induced transcriptional expression characteristics. The *FmJAZ1* gene of *Fraxinus mandshurica* Rupr. was obtained by gene cloning. The sequence was analyzed by bioinformatics software and phylogenetic tree was constructed. Spatiotemporal expression specificity of *Fraxinus mandshurica* Rupr. *FmJAZ1* gene was analyzed. Samples of root, stem, leaf, bud, male flower, female flower and seed were taken in May, June, July, August, and September respectively for plants of *Fraxinus mandshurica* Rupr. under low temperature stress (4°C) and salt stress (NaCl solution), or treated with hormone signal induction of abscisic acid (ABA), gibberellin (GA<sub>3</sub>), auxin (IAA), jasmonate (JA), and salicylic acid (SA). The treated materials were then subjected to fluorescence quantitative analysis. The full length nucleotide sequence of 684 bp was

收稿日期: 2019-05-07 修回日期: 2019-05-28 网络出版日期: 2019-07-26

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20190507003>

第一作者研究方向为植物基因工程, E-mail: qushenhefu@163.com

通信作者: 詹亚光, 研究方向为林木遗传育种, E-mail: yangguangzhan@126.com

基金项目: 国家重点研发计划课题 (2017YFD0600605-01); 大学生创新课题 (201810225127)

**Foundation project:** National Key Research and Development Project (2017YFD0600605-01), College Students' Innovative Topic (201810225127)

cloned in this experiment. Bioinformatics software analysis showed that *JAZ1* gene had a complete open reading frame, encoding 227 amino acids. *JAZ1* protein did not contain signal peptide, it was not a transmembrane protein, and it was an unstable hydrophilic protein. The spatial expression of *FmJAZ1* gene was the highest in stem, and the temporal expression was the highest in August. The expression level of *FmJAZ1* gene was higher at 6 h and 24 h after low temperature treatment, and higher 24 h after NaCl treatment, with the response to low temperature stress faster than that to salt stress. The expression level of *FmJAZ1* gene changed significantly with time after the treatments of hormone signal induction, and the expression pattern of *FmJAZ1* gene was analyzed for low temperature, NaCl stress and hormone induction treatments. The expression change of *FmJAZ1* gene was 77.3 times higher than that of control group at 3 h after GA<sub>3</sub> treatment. *FmJAZ1* gene fully responded to abiotic stresses and hormone signal induction, with JAZ protein acting as a bridge and playing an important role in the responses at protein and gene levels.

**Key words:** *FmJAZ1*; abiotic stress; hormone signal induction

水曲柳(*Fraxinus mandshurica* Rupr.)属于木犀科(Oleaceae)白蜡树属落叶乔木。具有高大挺拔,树型圆润,适应性强,耐严寒、抗干旱的优良性状,是东北地区珍贵的木材,是“三大硬阔”树种之一。水曲柳中具有丰富的抗逆基因资源,其中JAZ(jasmonate-ZIM-domain)蛋白是茉莉酸途径中重要的负调控因子,JAZ蛋白因具有ZIM结构域(Zinc-inflorescence meristem)和Jas结构域(位于26个氨基酸的C末端)而得名。JAZ蛋白家族有多种蛋白,在茉莉酸途径中协同生长素、赤霉素、脱落酸、乙烯、水杨酸等激素通路共同控制植物生长代谢。

研究表明JAZ基因在其他植物的非生物胁迫和激素处理的响应中扮演重要角色。例如在苔藓中高表达*PnJAZ1*可以增强盐胁迫耐受性,并且抑制ABA途径相关基因的表达<sup>[1]</sup>;在拟南芥中*AtJAZ7*的过量表达可提高植物的抗旱性,并且是通过JAZ基因的表达影响其光合速率、植物激素途径、次生代谢产物从而增强其抗旱性<sup>[2]</sup>;在水稻中*OsJAZ1*基因能够增强水稻的抗旱性,*OsJAZ9*能够调节耐盐碱性<sup>[3]</sup>,并且也有结果表明*OsJAZ1*在茉莉酸信号途径中起到调控作用<sup>[4]</sup>,过量表达*OsJAZ9*能够使茉莉酸(JA)通路的相关基因表达量下降,使赤霉素(GA)通路的相关基因表达量上升,*OsJAZ9*缺失体中JA通路的相关基因表达量上升,GA通路的相关基因表达量下降<sup>[5]</sup>;在大豆中,过表达*GsJAZ*家族的基因,能够增强其耐盐和耐碱性<sup>[6]</sup>;在青蒿中,*JAZ5*在叶中的表达量较高,对茉莉酸类激素响应较快,对机械伤害响应较慢,而*JAZ6*在根中的表达量较高,对机械伤害响应较快,对茉莉酸类激素响应较慢<sup>[7]</sup>;在橡胶树JAZ家族中,不同的JAZ

基因多数位于不同的染色体上,并且同一基因在不同的部位表达不同,不同基因在同一部位的表达量差距较大,一定程度上说明了JAZ蛋白的作用方式和作用的结果不尽相同<sup>[8]</sup>;在粗山羊草中,不同的JAZ基因会有选择性表达的现象<sup>[9]</sup>。在一些植物中JAZ蛋白不仅在逆境中起作用,还能调节植物的生长发育,例如*SiJAZ2*可以调控番茄植物形态,加速花的发生<sup>[10]</sup>;JAZ蛋白还可以间接促进花青素的产生<sup>[11]</sup>。迄今为止未见水曲柳的相关报道。

水曲柳作为东北树种,盐碱和低温是影响该植物生长的主要因素。植物抵御逆境的途径是通过多种方式实现的,本试验拟克隆水曲柳的*JAZ1*基因,进行生物信息学分析,深入研究在低温和盐胁迫下该基因的表达,进而结合几种相关激素的诱导表达,探讨胁迫和激素诱导下该基因的响应特征,综合不同的响应途径解析*FmJAZ1*基因在水曲柳抵抗逆境中的作用,为揭示水曲柳的抗逆机制奠定基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

在东北林业大学实验林场中筛选到水曲柳的种子(将具有明显损伤、变色及种皮不完整的种子去除),将种子进行简单处理后(用水简单冲洗,再次确认种子无明显损伤及坏死),在温室中进行培养,培养基质的体积比为营养土:蛭石=3:1。在培养至30~35 d时选取生长状况较为一致的水曲柳幼苗作为试验材料(从培养开始到进行非生物胁迫和激素诱导前,每2 d进行1次浇水,选用实验室统一购买的蒸馏水),培养室温度(25±

3 ℃), 湿度 60%~80%, 16 h 光照培养条件下的幼苗作为对照组。除试验处理外, 试验组幼苗生长条件与对照组相同。对试验材料进行非生物胁迫和激素诱导, 低温(4 ℃)和盐胁迫(200 mmol/L NaCl 溶液)处理作为 2 种非生物胁迫处理; 用浓度均为 100 μmol/L 的赤霉素(GA<sub>3</sub>)、脱落酸(ABA)、生长素(IAA)、茉莉酸(JA)、水杨酸(SA)作为激素信号诱导处理, 除处理外其他生长条件相同。于处理后 0 h、1 h、3 h、6 h、12 h、24 h、48 h 分别取样, 3 次重复, 样品存于 -80 ℃冰箱保存。

## 1.2 试验方法

用十六烷基三甲基溴化铵法(CTAB 法)提取水曲柳叶片的总 RNA, 并将所提取的 RNA 利用反转录得到 cDNA。通过研究团队的早期排除, 使用 BioEdit 应用软件分析得到序列, 通过已知序列设计引物(表 1 中的 FmJAZ1-F 和 FmJAZ1-R), 克隆出目的序列。通过凝胶回收试剂盒回收纯化特异性扩增产物, 采用 pMD18-T 载体连接纯化产物, 转化克隆进入 JM109 感受态细胞, 送生公司测序, 得到基因全长。通过 ProtParam、SignalP 等在线分析软件, 分析已知的 JAZ1 基因的序列, 推测出该基因编码的氨基酸序列, 并对氨基酸的理化性质进行分析, 同时构建系统进化树。

以水曲柳维管蛋白基因 TU 作为内参基因<sup>[12]</sup>, 设计荧光定量引物(表 1)对 JAZ1 基因的表达量进行分析。对水曲柳幼苗在 5~9 月进行取材, 并将根、茎、叶混为一个大样进行荧光定量, 以内参基因的表达量作为对照。在 5 月对同一水曲柳的根、茎、叶、芽、雄花、雌花、种子 7 个部位取材, 以内参基因的表达量作为对照。

表 1 FmJAZ1 基因克隆及荧光定量引物

Table 1 Primers used for cloning the coding regions of FmJAZ1 gene and fluorescent quantification

引物名称 Primer name	引物序列 Primer sequence
FmJAZ1-F	5'-ATGGGTTCATCGGAAATTATAGATT-3'
FmJAZ1-R	5'-TCAATTGAGTTGGTATTGAGGA-3'
Tu-F	5'-AGGACGCTGCCAACAACTT-3'
Tu-R	5'-TTGAGGGAAAGGGTAAATAGTG-3'
qRT-FmJAZ1-F	5'-GGCGGTCAAATGATAGTTTCG-3'
qRT-FmJAZ1-R	5'-GATGTTGTGGCGGATTCAAG-3'

## 2 结果与分析

### 2.1 FmJAZ1 基因的鉴定及氨基酸序列的预测

利用反转录得到的 cDNA 作为模板进行 PCR 扩增(图 1)。经测序, 最终获得了 JAZ 基因序列, 命名为 FmJAZ1, 该基因编码区全长为 684 bp。用 DNAMAN 软件对 FmJAZ1 进行分析, 氨基酸序列长度预测为 227 个(图 2)。

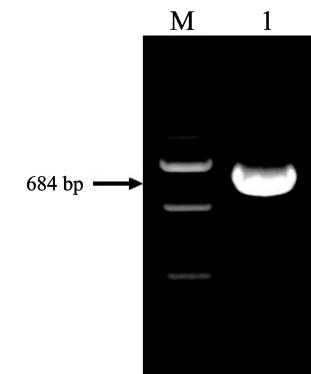


图 1 FmJAZ1 基因的 PCR 扩增片段(M: DL 2000)

Fig. 1 PCR amplified fragments of FmJAZ1 gene (M: DL 2000)

### 2.2 JAZ1 蛋白质结构的分析

经 ProtParam 在线软件分析得到该蛋白的相对分子质量为 24745.21, 等电点(PI)为 6.92; 不稳定指数为 50.33%, 为不稳定蛋白质; 平均总亲水性系数为 -0.402, 为亲水性蛋白。

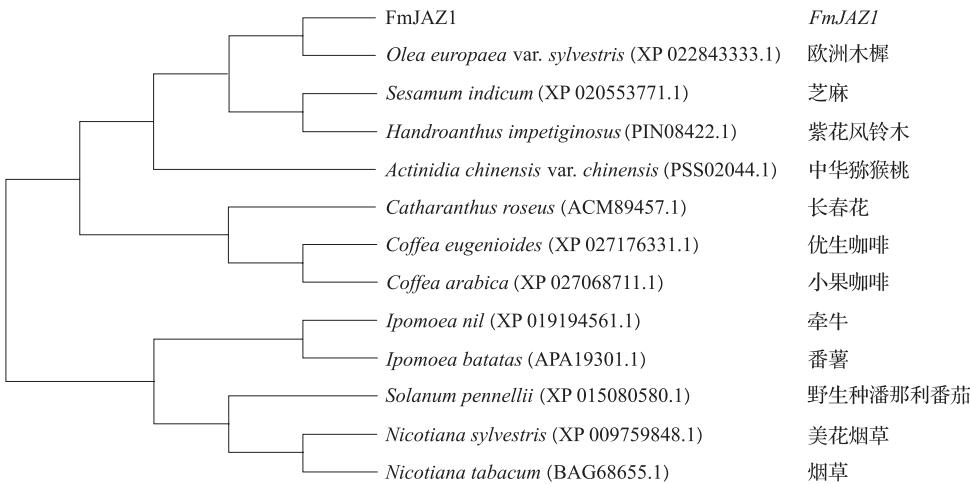
JAZ1 蛋白经 SignalP 在线软件进行信号肽预测, 结果表明不存在信号肽; 经 TMpred 在线软件对跨膜结构域进行分析, 结果表明不存在跨膜结构域, 不属于跨膜蛋白。

### 2.3 基因系统进化树分析

对 FmJAZ1 基因编码的氨基酸序列进行同源序列比对分析, 通过 NCBI 的 blast 功能, 得到结果, FmJAZ1 蛋白与野生油橄榄(*Olea europaea* var. *sylvestris*(Mill.) LehrD)、芝麻(*Sesamum indicum* L.)等蛋白有较高的同源性。

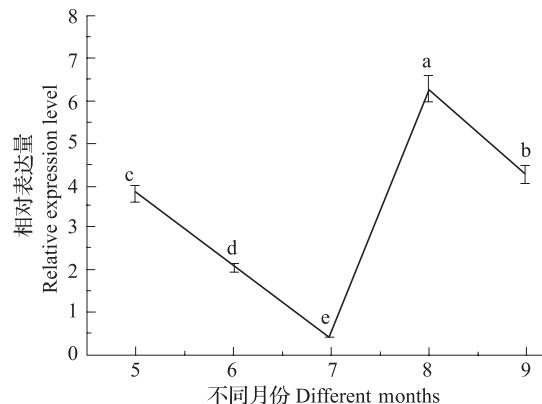
为了更加清楚的了解 FmJAZ1 与其他物种 JAZ 的进化关系, 利用 MEGA 软件构建了系统进化树(图 3)。结果与同源序列比对的结果相同, FmJAZ1 蛋白与欧洲木樨(*Olea europaea* var. *sylvestris*(Mill.) LehrD)、芝麻(*Sesamum indicum* L.)等蛋白有较高的同源性, 推测水曲柳的 FmJAZ1 蛋白与欧洲木樨和芝麻的 JAZ1 蛋白具有相似的结构和功能。

10            20            30            40            50            60            70            80            90            100  
*FmJAZ1* ATGGGTTCATCGGAAATTATAGATTCCGGCAAGGTTTCGGGCCAGGGTCAATTCTCACAGACCTGTAGTTGTGAGCCAGTACTTGAAAGGAAGG 100  
 M G S S E I I D S G R F S G Q R S N F S Q T C S L L S Q Y L K E K  
  
 110            120            130            140            150            160            170            180            190            200  
*FmJAZ1* GTAGCTTGGAGATAATTGCTCTAGATCTCAGAATTGGAAACCAAAGGAGCTCCAGCAGCACTGAGACCATGAACTGGAGAA 200  
 G S F G D I A L D L T Q N F E P K G A P A A T E T M N F F P V M E K  
  
 210            220            230            240            250            260            270            280            290            300  
*FmJAZ1* ATCTGAAACTCGGACCCAGGAAAACCAACAGCTCAATTCCCTAGAAGAAAAGTGTCTAGTGGGCAAAAATTGAGCCAGAAACTGCACAAATG 300  
 S E T P T H G K L N T L I I P Q K K T D L S G T K F E P E T A Q M  
  
 310            320            330            340            350            360            370            380            390            400  
*FmJAZ1* ACCATATTCTACGGGGTCAAATGATAGTTTCGATGATTTCGGCAGAAAAGGCAAAAGAAATCATGATTTGGCTAGCAAGTCAAGTACCAACGGCT 400  
 T I F Y G G Q M I V F D D F P A E K A N E I M I L A S K S S T I A  
  
 410            420            430            440            450            460            470            480            490            500  
*FmJAZ1* TACCTCCGCAAGCATGGTCAAAGTCAGCTGAATCCGCACAAACATCCAGTTGGCTGTTCACTTATTCAGGCTGTCCACCTTTGGCTCAA 500  
 L P P F S M V Q S P A E S A T N I P V A A S P I S K A V P T I L V H N  
  
 510            520            530            540            550            560            570            580            590            600  
*FmJAZ1* CCATCCTCAGGCTCCCTTGCCCTGATTACCAATTACAAGGAACATTCGCTTAACCGTTCTGGAGAAAGATAGGATCACATCAAAGCA 600  
 H P Q P S L A S D L P I T R K H S L T R F L E K R K D R I T S K A  
  
 610            620            630            640            650            660            670            680  
*FmJAZ1* CCATACGAACTGGACCTCCAAGGCAATCAAAACTGAGAAATGGCTGGGATTTGGCTCTCAATACCCAACTTCAATG 684  
 P Y E A M A P P K A I K T E E W L G L A P Q Y P T S N \*

图 2 *FmJAZ1* 基因的编码区序列及预测的氨基酸序列Fig. 2 Sequence of the coding region of *FmJAZ1* gene and predicted sequence of amino acids图 3 *FmJAZ1* 蛋白系统进化树Fig. 3 Phylogenetic tree of *FmJAZ1* protein

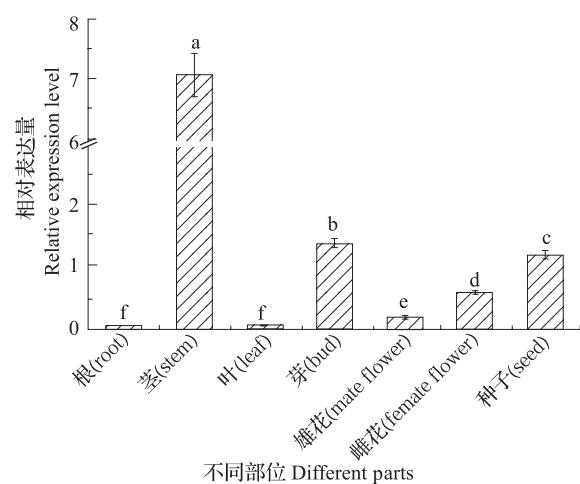
#### 2.4 *FmJAZ1* 基因的时空表达

对水曲柳幼苗进行不同月份取材,并将根、茎、叶混为一个大样进行荧光定量,以内参基因的表达量作为对照,检测 *FmJAZ1* 基因的表达量,结果表明基因的表达量随月份的变化很大(图 4),其中 7 月份基因的表达量最低,8 月份表达量达到峰值。对水曲柳的不同部位取材(5 月),以内参基因的表达量作为对照,进行荧光定量,检测 *FmJAZ1* 基因的表达量,结果表明不同部位的基因表达量差异较为明显(图 5),在根、叶、雄花中的表达量很低,在茎中的表达量最高,在芽、雌花、种子中的表达量适中。



小写字母代表  $P<0.05$  水平上差异显著。下同  
Small letters represent significant difference at the level of  $P<0.05$ . The same as below

图 4 *FmJAZ1* 基因的不同月份表达情况Fig. 4 Expression of *FmJAZ1* gene in different months



//: 将纵轴分割为单位长度不同的两个部分, 以确保数据在大跨度范围内可以被直观展示。下同  
//: divide the vertical axis into two parts which have the different length unit so all data can be visually displayed within a large range.  
The same as below

图 5 FmJAZ1 基因在不同部位的表达

Fig. 5 Expression of *FmJAZ1* gene in different plant parts

## 2.5 FmJAZ1 基因在非生物胁迫下的表达模式

水曲柳 *FmJAZ1* 基因的表达量随非生物胁迫处理时间的变化较为明显(图 6), 以内参基因 *TU* 的表达量作为对照, 低温( $4^{\circ}\text{C}$ )处理, 基因的表达量为先上调, 在 6h 基因的表达量达到顶峰, 为对照组的 59.4 倍; 之后下降, 在 24h 再次达到较高的值, 48h 降到最低值, 低于对照组。NaCl 处理后, 基因的表达量为先上调, 之后下调, 在 24h 突然达到峰值, 为对照组的 57.2 倍; 48h 表达量较低, 低于对照组。结果表明, 水曲柳 *FmJAZ1* 基

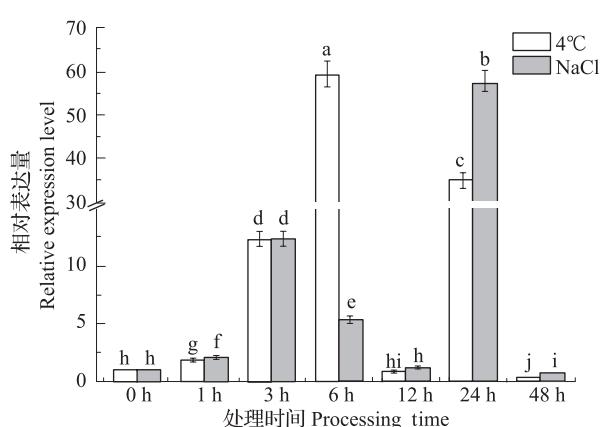


图 6 FmJAZ1 基因在非生物胁迫下的表达量

Fig. 6 The relative expression of *FmJAZ1* gene under abiotic stresses

因响应这两种非生物胁迫, 均在 24h 表达量较高, 但 *FmJAZ1* 基因响应低温胁迫较 NaCl 胁迫迅速。

## 2.6 FmJAZ1 基因在激素诱导下的表达模式

水曲柳 *FmJAZ1* 基因在激素信号的诱导下, 随着时间的变化, 表达量发生了明显的变化(图 7、图 8)。以内参基因 *TU* 的表达量作为对照, 其中经 ABA 处理后, *FmJAZ1* 在 1h、3h 表达量较高, 分别为对照组的 23.8 倍和 46.9 倍, 但在 24h、48h 基因的表达量出现了下调, 并且明显低于对照组; 经 IAA 处理后, 1h 时基因的表达量升高较为明显, 3h 时的表达量较低, 之后在 12h 达到峰值, 为对照组的 8.2 倍, 在 48h 基因的表达量低于对照组; 经  $\text{GA}_3$  处理后, 基因的表达量在 3h、6h、24h 的表达量远大于对照组, 分别为对照组的 77.3 倍、28.6 倍、58.6 倍, 48h 的表达量为对照组的 0.2 倍。经 JA 处理后, 在 6h 达到峰值, 为对照组的 6.9 倍, 之后 9h、12h、24h 基因表达的变化量在一定范围内浮动, 但均高于对照组, 在 48h 基因的表达量略低于对照组; 经 SA 处理后, 基因的表达量在 1h 最高, 为对照组的 6.0 倍, 之后基因的表达量出现了波动, 但均高于对照组。结果表明 *FmJAZ1* 基因的表达量受这几种激素的诱导较为明显, 说明该基因响应了 ABA、IAA、 $\text{GA}_3$ 、JA、SA 的激素诱导过程, 其中 ABA 和 IAA 诱导的峰值出现在早中期,  $\text{GA}_3$  在早期和中晚期出现峰值。JA、SA 处理后的相对表达量虽然没有上述激素变化幅度大, 但也基本在处理后的 6h 达到表达的最高值, 随后有小的起伏。这些说明 *FmJAZ1* 基因可被激素快速诱导表达, 通过调节相关通路开启, 抵抗非生物胁迫。

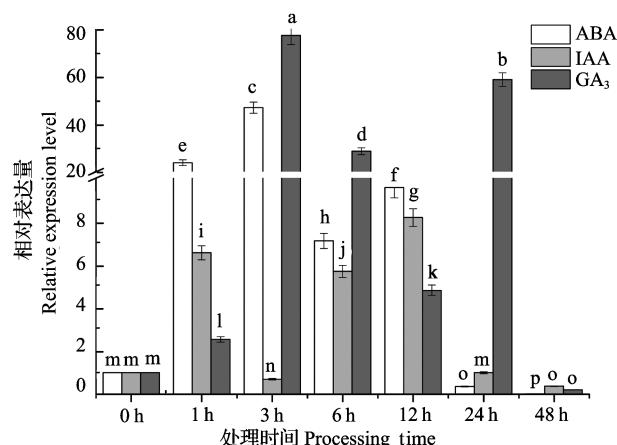


图 7 FmJAZ1 基因在 ABA、IAA、GA<sub>3</sub> 处理后的相对表达量

Fig. 7 The relative expression of *FmJAZ1* gene after ABA, IAA and GA<sub>3</sub>treatments

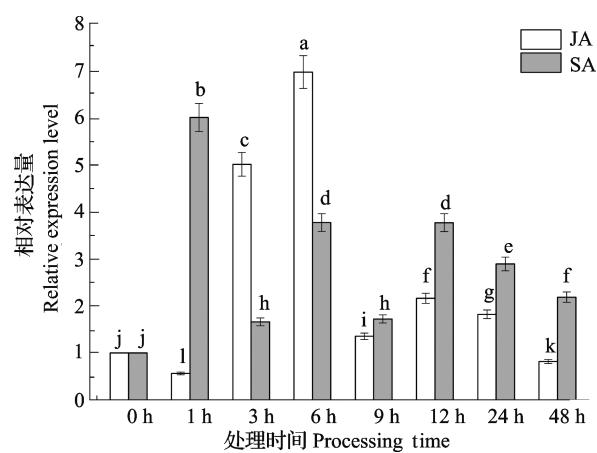


图 8 *FmJAZ1* 基因在 JA、SA 处理后的相对表达量  
Fig. 8 The relative expression of *FmJAZ1* gene after JA and SA treatments

### 3 讨论

在不同的生长月份中, *FmJAZ1* 基因在 8 月份的表达量最高, 因水曲柳逐渐形成顶芽进入停止生长期, 推测 8 月份植物要为休眠做准备, 很有可能 *FmJAZ1* 基因在水曲柳启动休眠过程中也起到了一定的作用。水曲柳在根、叶、雄花的表达量较低, 茎的表达量较高, 说明茎是主要响应 *FmJAZ1* 基因的器官。在其他植物如青蒿中的 *AaJAZ5* 在叶中的表达量最高, *AaJAZ6* 在根中的表达量最高<sup>[7]</sup>; 粗山羊草中的 *AetJAZ2* 在雄蕊中表达量最高, *AetJAZ3* 在叶中的表达量最高, *AetJAZ5* 在根中的表达量最高<sup>[9]</sup>; 表明不同的 *JAZ* 基因响应的部位是不同的。

经 ABA 和 JA 处理后, 水曲柳 *FmJAZ1* 基因在早中期表达量较高, 这是因为植物体本身存在抑制途径, 当 JA 应答基因表达量上升即 JA 通路开启时, *JAZs* 也被诱导, *JAZs* 的表达量会上升, 产生 *JAZ* 蛋白, 用来抑制 MYC2 转录因子的活性, 从而封闭 JA 响应, 使植物体不会产生过于猛烈的 JA 应答反应, 避免植物体能量的过度消耗<sup>[13]</sup>。其他植物中的研究结果也表明 *JAZ* 基因在早期的表达量较高且为 ABA 和 JA 通路的负调控因子<sup>[1, 7, 14]</sup>。*OsJAZ9* 为 JA 通路的负调控因子, GA 通路的正调控因子<sup>[5]</sup>, 同时 *JAZ* 基因在调节 GA 应答通路的过程中可能与 DELLA 蛋白的作用有关<sup>[15]</sup>, 而 GA 通路开启之后能够促进 IAA 氧化酶的活性, 从而使 IAA 通路开启, 由此推测 *JAZ* 蛋白在激素协同响应的过程中起到桥梁的作用。

在寒冷和盐胁迫的条件下 *JAZ* 基因在早期表

达量较高, 其他植物中也有相似的结果<sup>[1]</sup>。本试验中 *FmJAZ1* 基因表达量的第一次高峰在早中期, 这是因为在植物正常条件下 JA-Ile 水平很低, *JAZs* 结合 MYC2 等转录因子并结合其他共阻遏物抑制 JA 应答基因转录, 从而阻止植物体进行 JA 应答反应; 当受到外界胁迫处理后, 体内 JA-Ile 水平升高, *JAZ* 阻遏蛋白被 COI1 结合并通过 SCF<sup>COI1</sup>/26S 蛋白酶通路降解, 从而启动相应应答基因的转录<sup>[16-17]</sup>。水曲柳在遇到低温或盐胁迫时, 在早中期 *FmJAZ1* 基因表达量达到第一次高峰, 经 JA 激素信号诱导后, *FmJAZ1* 基因的表达量也在早中期达到高峰。其他植物在低温或盐胁迫的处理后与 JA 激素信号诱导后均在早期达到高峰, *FmJAZ1* 与其他植物逆境下 JA 激素的响应途径相同, 不同的是响应速度略慢, 可能与水曲柳是东北地区特有的树种有关。胁迫处理的早中期, *JAZ* 基因的表达量上升用来抑制 JA 响应, 当 *JAZ* 蛋白过多后 JA-Ile 会使 *JAZ* 蛋白降解, 在中期和中晚期这种反馈机制进行调节, 达到平衡, 最终在晚期 *JAZ* 基因和 *JAZ* 蛋白的含量都很低, 从而使植物的 JA 应答基因表达量上升, 开启之后的一系列生理响应。可能是 *JAZ* 蛋白在中间起到桥梁的作用, 将所有的激素响应途径连接起来, 这些推测都有待于进一步研究。激素诱导结果表明 *FmJAZ1* 基因的表达还受 IAA 和 SA 的影响, *FmJAZ1* 基因的表达量也有较明显的变化, 但是之间的关系仍没有相关方面的研究, 并且在逆境胁迫后 IAA 和 SA 的含量也有变化, *JAZ* 基因在其中发挥的作用也有待进一步研究, 此试验为揭示在逆境胁迫下的激素响应途径奠定了基础。综上所述, 并非所有的 *JAZ* 基因都为茉莉酸通路的负调控因子, 但本试验通过时空表达特异性、非生物胁迫和激素处理, 初步推测 *FmJAZ1* 基因主要在茎中表达, 并且为茉莉酸途径的负调控因子。水曲柳在低温或盐胁迫后, 推测激素的响应途径是一方面通过激活 ABA 的合成, 或使现有 ABA 重新转运分配, 诱导靶细胞表面或细胞内 ABA 浓度升高, 转化为可见的生理效应, 此过程中 *JAZ* 蛋白可能参与调节<sup>[18-19]</sup>; 另一方面胁迫条件使 JA-Ile 水平上升, 通过反馈调节机制最后使 JA 应答基因表达量上升, 从而响应胁迫, 但 *JAZ* 基因能否直接影响 IAA 途径, 目前仍未出现相关研究结果。经过 SA 和 IAA 激素处理后, *FmJAZ1* 基因的表达量也有较明显的变化, 并且在逆境胁迫后它们的含量也有变化<sup>[20]</sup>, *JAZ* 基因在其中发挥的作用也有待进一步研究。

## 参考文献

- [1] Liu S, Zhang P Y, Li C C, Xia G M. The moss jasmonate ZIM-domain protein PnJAZ1 confers salinity tolerance via crosstalk with the abscisic acid signalling pathway. *Plant Science*, 2019, 280: 1-11
- [2] Meng L, Zhang T, Geng S, Scott P B, Li H Y, Chen S X. Comparative proteomics and metabolomics of JAZ7-mediated drought tolerance in *Arabidopsis*. *Journal of Proteomics*, 2019, 196: 81-91
- [3] 吴华. 水稻JAZ家族抗逆相关基因的鉴定和功能分析. 武汉: 华中农业大学, 2015  
Wu H. Characterization and function analysis of rice stress-related JAZ genes. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2015
- [4] Tian J Q, Cao L C, Chen X F, Chen M J, Zhang P, Cao L M, Persson S, Zhang D B, Yuan Z. The OsJAZ1 degron modulates jasmonate signaling sensitivity during rice development. *Development*. 2019, DOI: 10.1242/dev.173419
- [5] Um T Y, Lee H Y, Lee S, Chang S H, Chung P J, Oh K B, Kim J K, Jang G, Choi Y D. Jasmonate Zim-Domain Protein 9 interacts with slender rice 1 to mediate the antagonistic interaction between jasmonic and gibberellin acid signals in rice. *Frontiers in Plant Science*, 2018, DOI: 10.3389/fpls.2018.01866
- [6] Zhu D, Cai H, Luo X, Bai X, Deyholos M K, Chen Q, Chen C, Ji W, Zhu Y M. Over-expression of a novel JAZ family gene from *Glycine soja*, increases salt and alkali stress tolerance. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2012, 426 (2): 273-279
- [7] 夏菁, 简东琴, 曾俊岚, 王焕燕, 廖志华, 杨春贤. 青蒿JAZ基因克隆及其功能分析. 药学学报, 2018, 53 (5): 812-818  
Xia J, Jian D Q, Zeng J L, Wang H Y, Liao Z H, Yang C X. Cloning and functional analysis of JAZ genes in *Artemisia annua*. *Acta Pharmaceutica Sinica*, 2018, 53 (5): 812-818
- [8] 李晓燕, 苏莉莉, 高佳佳, 王英, 高和琼, 庄南生. JAZ基因家族6个成员在橡胶树上的物理定位. 分子植物育种, 2017, 15 (12): 4992-4999  
Li X Y, Su L L, Gao J J, Wang Y, Gao H Q, Zhuang N S. Physical location of six members of JAZ gene family in *Hevea brasiliensis*. *Molecular Plant Breeding*, 2017, 15 (12): 4992-4999
- [9] 王玉昆, 苑少华, 苑国良, 段文静, 王鹏, 廖祥政, 陈兆波, 王娜, 王拯, 张利平, 赵昌平. 粗山羊草JAZ基因家族的全基因组鉴定与分析. 麦类作物学报, 2016, 36 (1): 9-17  
Wang Y K, Yuan S H, Yuan G L, Duan W J, Wang P, Liao X Z, Chen Z B, Wang N, Wang Z, Zhang L P, Zhao C P. Genome-wide identification and analysis of JAZ gene family in *Aegilops tauschii*. *Journal of Triticeae Crops*, 2016, 36 (1): 9-17
- [10] Yu X H, Chen G P, Tang B Y, Zhang J L, Zhou S E, Hu Z L. The Jasmonate ZIM-domain protein gene *SlJAZ2* regulates plant morphology and accelerates flower initiation in *Solanum lycopersicum* plants. *Plant Science*, 2018, 267: 65-73
- [11] Xie Y, Tan H J, Ma Z X, Huang J R. DELLA proteins promote anthocyanin biosynthesis via sequestering MYBL2 and JAZ suppressors of the MYB/bHLH/WD40 complex in *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Plant*, 2016, 9 (5): 711-721
- [12] 刘春浩, 梁楠松, 于磊, 赵兴堂, 刘颖, 孙爽, 王紫晴, 詹亚光. 水曲柳TCP4转录因子克隆及胁迫和激素下的表达分析. 北京林业大学学报, 2017, 39 (6): 22-31  
Liu C H, Liang N S, Yu L, Zhao X T, Liu Y, Sun S, Wang Z Q, Zhan Y G. Cloning, analysing and homologous expression of TCP4 transcription factor under abiotic stress and hormones signal in *Fraxinus mandschurica*. *Journal of Beijing Forestry University*, 2017, 39 (6): 22-31
- [13] Wen J F, Li Y, Qi T C, Gao H, Liu B, Zhang M, Huang H, Song S S. The C-terminal domains of *Arabidopsis* GL3/EGL3/TT8 interact with JAZ proteins and mediate dimeric interactions. *Plant Signaling & Behavior*, 2018, 13 (1): e1422460
- [14] 蔡肖, 甄军波, 江振兴, 刘琳琳, 刘迪, 张建宏, 田海燕, 张香云, 迟吉娜. 陆地棉低温响应基因 GhJAZ1 的克隆及表达分析. 华北农学报, 2018, 33 (1): 7-13  
Cai X, Zhen J B, Jiang Z X, Liu L L, Liu D, Zhang J H, Tian H Y, Zhang X Y, Chi J N. Cloning and expression analysis of cold response gene GhJAZ1 from *Gossypium hirsutum* L.. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2018, 33 (1): 7-13
- [15] Fukazawa J, Ito T, Kamiya Y, Yamaguchi S, Takahashi Y. Binding of GID1 to DELLA promotes dissociation of GAF1 from DELLA in GA dependent manner. *Plant Signaling & Behavior*, 2015, 10 (10): e1052923
- [16] 孙程, 周晓今, 陈茹梅, 范云六, 王磊. 植物JAZ蛋白的功能概述. 生物技术通报, 2014 (6): 1-8  
Sun C, Zhou X J, Chen R M, Fan Y L, Wang L. Comprehensive overview of JAZ proteins in plants. *Biotechnology Bulletin*, 2014 (6): 1-8
- [17] Thines B, Katsir L, Melotto M, Niu Y, Mandaokar A, Liu G, Nomura K, He S Y, Howe G A, Browse J. JAZ repressor proteins are targets of the SCF(COII) complex during jasmonate signalling. *Nature*, 2007, 448 (7154): 661-665
- [18] 张大鹏. 始于质体/叶绿体的ABA信号通路. 植物学报, 2011, 46 (4): 361-369  
Zhang D P. An abscisic acid signaling pathway starting from plastid/chloroplast. *Bulletin of Botany*, 2011, 46 (4): 361-369
- [19] 巩楷, 宋继玲, 甘晓燕, 刘璇, 陈虞超, 郭志乾, 宋玉霞. 模拟干旱胁迫下马铃薯 *StNCED1* 表达量及与ABA含量的相关性分析. 植物遗传资源学报, 2018, 19 (3): 561-567  
Gong L, Song J L, Gan X Y, Liu X, Chen Y C, Guo Z Q, Song Y X. Correlation analysis of *StNCED1* expression level and ABA content of potato under simulated drought stress. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2018, 19 (3): 561-567
- [20] 朱婷婷, 王彦霞, 裴丽丽, 谢传磊, 陈明, 陈隽, 周永斌, 马有志, 徐兆师. 植物蛋白激酶与作物非生物胁迫抗性的研究. 植物遗传资源学报, 2017, 18 (4): 763-770  
Zhu T T, Wang Y X, Pei L L, Xie C L, Chen M, Chen J, Zhou Y B, Ma Y Z, Xu Z S. Research progress of plant protein kinase and abiotic stress resistance. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2017, 18 (4): 763-770