植物学通报 2001，18（5）：546～553
Chinese Bulletin of Botany

茉莉酸类与植物地下贮藏器官的形成①

[1]甘立军 [2]曾晓春 [1]周 燮

[1]（南京农业大学农学院 南京 210095） [2]（江西农业大学农学院 南昌 330045）

摘要 茉莉酸类化合物（茉莉酸及其衍生物）可能参与了马铃薯、薯蓣、菊芋的块茎，甘薯的块根以及洋葱、大蒜的鳞茎形成。JA及MeJA均可诱导离体条件下马铃薯块茎的形成和马铃薯髓部细胞的膨大。JA诱导细胞膨大是由于蔗糖积累导致渗透压增加以及细胞壁结构变化，从而使其伸展性增加，纤维素的合成起了重要作用，细胞骨架也是JA诱导细胞膨大所必需的。但迄今为止，尚未确定块茎形成的直接诱导物。

关键词 茉莉酸类（JAs），马铃薯，块茎，块根，鳞茎

Possible Involvement of Jasmonates in the Morphogenesis of Underground Storage Organs in Plants

[1]GAN Li-Jun [2]ZENG Xiao-Chun [1]ZHOU Xie

[1]（*College of Agriculture*, *Nanjing Agricultural University*, Nanjing 210095）

[2]（*College of Agriculture*, *Jiangxi Agricultural University*, Nanchang 330045）

Abstract Jasmonates (jasmonic acid and its derivatives) seem to be involved in the morphogenesis of underground storage organs in plants, such as tuberization (potato, yam, and Jerusalem artichoke), tuberous root formation (sweet potato), and bulb formation (onion and garlic). JA and MeJA can induce tuber formation *in vitro* and cells expansion of medullary tissue. JA-induced expansion of cells is attributable to both the increase of osmotic pressure due to the accumulation of sucrose and the changes in cell wall architecture that appears to affect extensibility of the wall. Moreover, the synthesis of cellulose and the involvement of microtubles (MTs) might be indispensable for JA-induced expansion. But so far we do not know what is the real trigger of potato tuberization. The exact nature of JAs-mediated morphogenesis of underground storage organs in plants remains to be elucidated.

Key words Jasmonates (JAs), Potato, Tuber, Tuberous root, Bulb

植物的地下贮藏器官是根和茎生长到一定阶段后，改变发育方向，变成具有营养贮藏功能的特殊形态，称之为器官的变态。地下贮藏器官是人类的主要食用部分，包括肉质根、块根、块茎、球茎、鳞茎及根茎等。植物器官的变态是一种遗传性状，但它的发生和发育在很大程度上受环境、植物激素和营养条件的调节（曹宗巽等，1998）。以研究较多的马铃薯为例，其块茎的形成受短日照（SD）诱导，蔗糖、光强促进其块茎的发生，而长日照（LD）、赤霉素（GA）、高温、高氮水平则起抑制作用（Jackson，1999）。较为普遍的观点是两

① 国家自然科学基金资助项目（39970437）。
https://www.cnki.com/doi/10.3724/CBB-t20-105
作者简介：甘立军，现为南京农业大学植物生理专业博士研究生。曾晓春，现为江西农业大学农学院教授，主要从事植物激素的研究。导师周燮，系南京农大教授，主要从事植物激素及其免疫检测技术方面的研究。
收稿日期：2000-07-25 接受日期：2001-03-15 责任编辑：姜联合

种或更多的因素(促进和抑制) 的相对水平决定块茎的形成。GA 的抑制效应早已被普遍接受(Ewing,1995),但究竟哪种激素可以拮抗 GA 的作用,一直未能确定。自 Koda 从马铃薯叶片中分离出具有块茎诱导活性的化合物块茎酸葡萄糖苷(glucosyltuberonic acid,TAG;图 1) 以来 (Koda and Okazawa,1988;Yoshihara *et al*,1989),陆续有实验表明,茉莉酸类(JAs)与 GA 的平衡可能调控马铃薯块茎形成。以茉莉酸(jasmonic acid,JA)及其甲酯(methyl-Jasmonate,MeJA)为主体的茉莉酸类(图 1)作为一类植物激素已得到国际学术界的公认(Stawick,1995)。JAs 是环戊烷类化合物,还包括 JA 的某些氨基酸结合物,葡萄糖苷和其羟化衍生物等,它们广泛存在于多种植物体之中(李宗霆和周燮,1996)。随后的研究又表明,JAs 在其它植物的块茎、块根和鳞茎形成中也起着重要作用。本文中将着重对该领域的近期研究进行介绍。

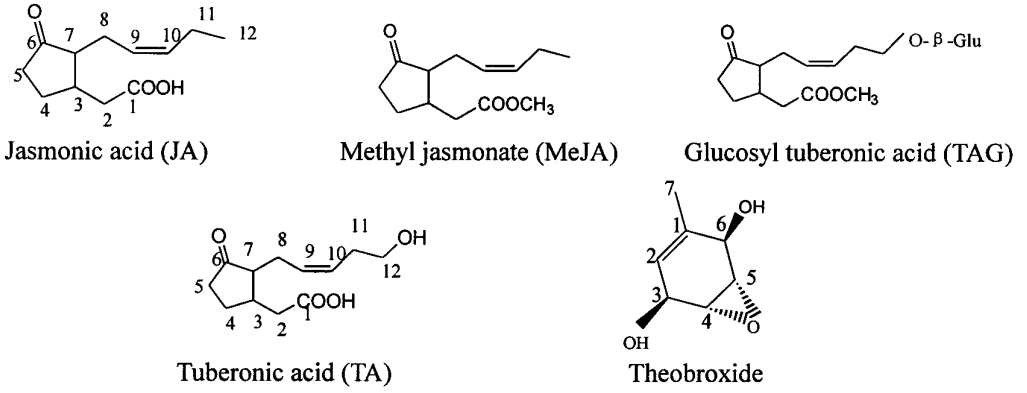


图 1　茉莉酸及其衍生物以及 theobroxide 的分子结构式

1　茉莉酸类与马铃薯块茎形成

马铃薯(*Solanum tuberosum*) 的块茎是由匍匐茎的亚顶端部位(离开顶芽约 2.5 cm)不断膨大而成的。Koda 和 Okazawa (1983)认为匍匐茎顶端停止伸长是亚顶端部位开始膨大的先兆。这时该部位的髓细胞以径向扩张为主,随后伴以细胞分裂和多向的细胞扩张,并有淀粉积累。当顶端分生组织陷入肿大的亚顶端部位,并形成芽眼时,则块茎发生完成。但淀粉积累和块茎形成可以是两个独立的过程(Sergeeva *et al*,2000)。

Gregory (1956) 利用嫁接实验发现马铃薯叶片在短日照下生成一种特异的块茎诱导物。Koda 和 Okazawa (1988)利用离体培养的马铃薯单节茎段(single-node segment)的小块茎(micro-tuber)形成作为块茎诱导物活性的生物试法。他们报道在马铃薯叶中存在两种具有活性的酸性物质,在短日照下其活性增加,长日照下保持稳定。其中之一被鉴定为 TAG (Yoshihara *et al*,1989),其配基被命名为块茎酸(tuberonic acid,TA 图 1),为 12 位羟化的 JA。Koda 和 Kikuta (1991a)以马铃薯单节茎段(取自马铃薯芽眼中抽出的黄化枝条)的离体培养为实验体系研究了 JA 和 MeJA 对块茎形成的诱导效应。发现培养基中 JA 或 MeJA 的浓度在 10^{-7} mol/L 以上时,经 25 ℃暗培养 3 周的单节茎段,其上长出的枝条可形成小块茎。10^{-7}和 10^{-6} mol/L 浓度下,块茎形成率(形成块茎的枝条/总枝条数)分别为

https://www.scientific.net/doi/10.3724/SP.J.1238-133-120-105

20%和 50%左右。而浓度达 10^{-5} mol/L 时,块茎形成率几乎达 100%。JA 有两个手性 C 原子(C-3 和 C-7),因此 JA 有 4 种立体异构体,而自然界中天然存在的 JA 有 3R,7R 和 3R,7S 两种构型,其中 3R,7S 构型具有最强的块茎诱导活性(Koda *et al*,1992)。

块茎形成的整个过程受几种植物激素的共同作用。高水平 GA 抑制块茎形成,在非诱导条件下马铃薯植株的 GA 含量高(Kumar and Wareing, 1974),而在块茎发生的早期 GA 水平下降(Koda and Okazawa, 1983; Xin *et al*, 1998)。外源 GA 可以减少马铃薯的块茎形成(Kumar and Wareing, 1974),并且可模拟非诱导条件的其它效应(Ewing, 1995)。GA 的生物合成抑制剂 CCC 在非诱导条件下可提高块茎形成率(Kumar and Wareing, 1974; Menzel, 1980)。细胞分裂素可能在肿大部分积累,诱导细胞分裂并使其进行加粗生长(Koda and Okazawa, 1983),外源 JA 或 MeJA 可以诱导离体条件下马铃薯块茎的形成,可能与其增加体内活性 CTK 的含量有关 (Dermastia *et al*,1994)。Jackson 和 Willmitzer (1994) 对长日照(LD)条件下 *Solanum tuberosum* spp. *andigena* 和 *Solanum tuberosum* spp. *demissum* 植株反复喷施 JA 溶液,浓度高达 10^{-4} mol/L,并不能诱导块茎形成。SD 与 LD 下马铃薯叶片内源 JA 水平无显著差异,JA 合成关键酶脂氧合酶(LOX)的抑制剂 SHAM(salicylhydroxamic acid)也不能抑制块茎形成(Helder *et al*,1993)。因此他们认为 JA 不是马铃薯植株块茎形成的信号。Koda(1997)认为 Jackson 等所用植株为特晚熟类型,通常需严格的短日照才可形成块茎。晚熟品种的植株高,提示其内源 GA 水平高;马铃薯块茎形成的启动被认为受 JAs 和作为反块茎形成激素的 GA 之间的平衡调控,高水平 GA 不利于块茎形成。要在迟熟类型的植株中诱导块茎形成,大幅度地增加 JAs 和降低 GA 看来是必须的。Jackson 等(1993)是根据蛋白酶抑制剂 II (PI_2) 的水平确认施用的 JA 进入到植物体。然而,根据 Farmer 和 Ryan (1990) 的研究,MeJA 诱导 PI_2 的浓度阈值是 10^{-9} mol/L,这一浓度远低于块茎诱导所需的浓度(10^{-7} mol/L)。因此,它们不能诱导块茎形成的原因可能是没有足够的 JA 进入植物体。

Helder 等(1993)报道光周期影响 JA 的羟化,与 JA 羟化有关的酶可能在块茎形成中起关键作用。在短日照下,已形成块茎的野生型马铃薯(*S. demissum*)叶片中含有 11-OH-JA 和 12-OH-JA (TA),而 JA 含量在 SD 与 LD 下无显著差异。这暗示 光周期控制 JA 羟化,JA 的羟化衍生物而非 JA 本身可能控制马铃薯的块茎形成。Yoshihara *et al*(1996a)研究了 LD 和 SD 下生长的马铃薯(*S. tuberosum*)中 2-^{14}C-JA 的代谢和运输。在 10 天内,施在叶上的 JA 基本上都转化为 TAG,而且无论在 LD 或 SD 下,植株上部叶片、茎及下部叶片的放射性强度无差异。在 SD 下生长的植株能形成块茎且匍匐茎的放射性强度比 LD 下生长的高 10 倍(Yoshihara *et al*,1996b)。这提示 光周期影响 TAG 的运输。

真菌 *Lasiodiplodia theobromae* 不仅产生 JA,其产生的 theobroxide 也可诱导离体马铃薯的块茎形成(Nakamori *et al*,1994),theobroxide 的结构(图 1)与 JA 相差甚远,其作用机理有待进一步查明。

2 JAs 诱导马铃薯块茎形成的可能机理

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t20-105

Takahashi 等(1994)发现 JA 和 MeJA 能诱导马铃薯块茎细胞膨大。将块茎髓部组织的小圆片(直径 6 mm,厚度 1 mm) 在含有 JA(30 μmol/L)的培养基上培养,2 d 后,小圆片显

著膨大。5 d 后，圆片鲜重为 118 mg，而对照仅为 66 mg。用光学显微镜观察发现，组织膨大是由于细胞扩张，而不是细胞分裂的结果。JA 浓度在 10^{-5} mol/L 以上时都具有诱导细胞膨大的活性。通常认为细胞膨大程度主要取决于两个因素，即细胞内膨压和细胞壁伸展性，后者与多糖合成密切相关。在块茎形成过程中，蔗糖含量上升，葡萄糖无明显变化，而果糖水平下降（Viola *et al*，2001）。JA 诱导细胞膨大时蔗糖水平上升，而果糖、葡萄糖则无变化（Takahashi *et al*，1995）。与 JA 抑制 IAA 诱导的燕麦胚芽鞘细胞伸长是通过抑制细胞壁多糖的合成不同（Miyamoto *et al*，1997），JA 诱导的马铃薯细胞膨大增加了细胞壁多糖的含量，其包括纤维素、半纤维素和果胶。纤维素合成抑制剂 2，6-二氯苄腈（DCB）存在时，JA 不能诱导细胞膨大（Takahashi *et al*，1995）。提示 JA 诱导细胞膨大是由于蔗糖积累导致渗透压增加以及细胞壁结构变化使其伸展性增加，纤维素可能参与了 JA 诱导的细胞膨大。

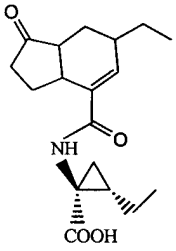
有许多报道表明周质微管参与控制细胞膨大的方向（Shibaoka，1994）。洋葱叶鞘细胞膨大形成鳞茎时，洋葱植株叶鞘细胞内的 JA 含量上升，伴随着微管的解聚（Mita and Shibaoka，1984）。但是离体马铃薯匍匐茎亚顶端细胞膨大导致块茎形成，伴随着微管的重排，而不是微管的解聚（Fujino *et al*，1995）。正在生长的亚顶端细胞的微管几乎都是横向排列的，当匍匐茎停止生长开始膨大时，肿大部分细胞的微管变为沿着茎轴纵向排列。JA 诱导的离体块茎形成也伴随着微管的重排，而且 JA 诱导细胞膨大时也发生同样现象（Takahashi *et al*，未发表数据）。微管形成的抑制剂秋水仙碱（colchicine）和 N-苯基氨基甲酸异丙酯（isopropyl N-phenylcarbamate）与微丝合成抑制剂细胞松弛素 B（cytochalasin B）也强烈抑制 JA 诱导的细胞膨大。提示细胞骨架也是 JA 诱导细胞扩张所必需（Takahashi *et al*，1995）。蔗糖、纤维素及微管参与了 JA 诱导的离体马铃薯髓部细胞膨大，而马铃薯块茎形成起始于匍匐茎亚顶端髓组织细胞的径向扩张，由此推测：蔗糖、纤维素及微管也可能参与了 JA 诱导的离体块茎的形成。

3　马铃薯块茎形成的真正触发物

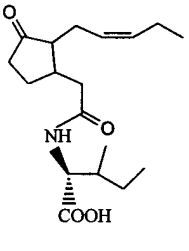
由于从马铃薯叶中已分离到 TAG，且证明 TA 和 TAG 均有很强的块茎诱导活性。TA/TAG 可能与 JA/MeJA 同样，也可诱导髓部细胞膨大。但实验表明，TA 和 TAG 在任何测试的浓度下均无效应（Koda，1997）。由于块茎形成起始于髓部细胞膨大，因此很难想象块茎形成与细胞膨大无关。TA 和 TAG 有可能仅是块茎形成的信号，在叶中合成，长距离运输到匍匐茎后导致 JA 水平上升，然后 JA 通过诱导髓细胞膨大触发块茎形成。但 Koda 的实验表明，肿大的匍匐茎和发育中的块茎内源 JA 水平很低，不足以诱导块茎形成（Koda，1997）。而且迄今为止，还未见在非诱导条件下，外源喷施 JA 可诱导马铃薯植株块茎形成的报道。暗示 JA 本身并不是块茎形成的真正触发物。

近来，Koda 等（1996）发现植物冠毒素 coronatine（图 2）具有诱导块茎形成和细胞膨大的活性，其活性比 JA 高 100 ~ 1000 倍。Krumm 和 Boland（1996）注意到，coronatine 与 JA 的异亮氨酸结合物结构相似，并推测可能 JA 转化为氨基酸结合物后起作用。Koda 等人合成了 JA 的不同氨基酸结合物，并比较了它们与 JA 的细胞膨大活性，证实所有的结合物活性都低于 JA 本身，表明 JA 并非通过其氨基酸结合物起作用（Koda，1997）。Weiler 等

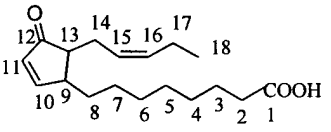
(1994)发现,coronatine 可诱导 *Bryonia dioica* 的卷须卷曲。该化合物与 JA 前体 12-氧-植物二烯酸(12-oxo-phytodienoicacid,12-oxo-PDA)结构同源,且 12-oxo-PDA 诱导卷曲的活性比 JA 高,因此他们提出 coronatine 通过模拟 12-oxo-PDA 发挥生理作用。但 Boguslawa 等(1999)发现,JA 和 coronatine 是通过提高内源 12-oxo-PDA 的水平来诱导 *Bryonia dioica* 的卷须卷曲。既然 12-oxo-PDA 具有诱导细胞膨大和块茎形成的双重活性(Koda,未发表数据),因此可推测诱导块茎形成的真正触发物是 JA 的前体 12-oxo-PDA。



Coronatine



JA-异亮氨酸



12-氧-植物二烯酸

图 2 Coronatine, JA-异亮氨酸及 12-氧-植物二烯酸的分子结构式

4 JA 在其它植物块茎形成中的作用

薯蓣(*Dioscorea* spp.)为单子叶植物,通常在匍匐茎最低节形成一个大的地下块茎,侧芽形成许多侧块茎,形态上这两种块茎相同。其块茎形成也受短日照诱导。从薯蓣叶中已分离出 JA,且具有块茎诱导活性(Koda and Kikuta,1991b)。其叶中不含有 TA,MeJA 含量也很少。开始生长的薯蓣叶片内源 JA 浓度约为 3×10^{-7} mol/kg·FW,伴随着生长进程,其含量增加。利用薯蓣单节茎段离体培养方法测定外源 JA 诱导薯蓣块茎形成的活性,发现无论在连续黑暗或 12 h 光照、12 h 黑暗条件下,当 JA 浓度高于 10^{-7} mol/L 时,均可诱导离体条件下薯蓣的块茎形成。这些结果表明薯预的块茎形成主要受 JA 控制。

菊芋(*Helianthus tuberosus*)的块茎形成也受短日照诱导。Koda 等(1994)发现幼嫩植株的叶内 JA 水平较高,但随着植株生长,体内 JA 水平大幅度下降。而水溶性 JA 衍生物随着植株生长不断增加,在块茎膨大开始时,达到最大值。外源 JA 具有强烈的块茎诱导活性。这表明 JA 或其衍生物可能参与了菊芋的块茎形成。

5 JA 在甘薯的块根形成中的作用

有些报道认为 CTK,特别是玉米素核苷,参与了甘薯(*Ipomea batatas*)的块根形成(Matsuo *et al*,1983),但很难说出刺激甘薯块根形成的真正触发物。其原因是缺少验证离体块根形成的实验系统。从甘薯叶片中已分离到 JA,其浓度约为 10^{-6} mol/kg·FW (Nakatani and Koda,1993)。JA 能诱导离体培养的茎生不定根的轻微加粗生长,并且使根从白色变为块根的特征性颜色红色,但 JA 不能诱导块根形成,因为缺乏对于块根形成所必需的原始形成层。叶面喷施 JA 于不能形成块根的野生型甘薯(*Ipomea*)上,同样能诱导根的轻微加粗生长。后来 Nakatani(1994)用两种分别含有 JA 和 BA 的培养基来诱导离体甘薯块根形成,将约 15 cm 长的根切断的切口端插入到含 10^{-5} mol/L JA 的固体培养基,根尖浸没在

http://www.chinbullbotany.com

含 10^{-6} mol/L BA 的液体培养基中，中间部分暴露在空中，可观察到中间部位加粗生长，并发育出原始形成层和表皮，形成块根。这些结果表明，JA 和 CTK 参与了甘薯块根的形成。

6　JA 在洋葱和大蒜的鳞茎形成中的作用

洋葱（*Allium cepa*）和大蒜（*Allium sativum*）的鳞茎形成与马铃薯和薯蓣相反，受长日照的诱导。洋葱鳞茎是由鳞盘所生出的叶鞘基部膨大而成。大蒜鳞茎又称蒜头，具有蒜瓣，是由茎盘所出的侧芽的叶鞘膨大而成。通常认为鳞茎形成是由未知的鳞茎激素和赤霉素之间平衡调控的，GA 是抑制鳞茎形成的激素。在鳞茎形成过程中，叶鞘细胞中横向排列的微管解聚。JA 和 MeJA 能解聚离体培养的烟草和马铃薯细胞的微管，很可能 JA 就是鳞茎形成激素（Abe *et al*，1990；Matsuki *et al*，1992）。Nojiri 等（1992）比较了形成鳞茎和没有形成鳞茎的洋葱内 JA 的含量。叶鞘中每克鲜重所含 JA 的量，前者仅为后者的四分之一。但以整个植株而言，形成鳞茎的植株每克鲜重组织的 JA 含量约为未形成鳞茎植株的 4 倍。叶片内 JA 含量两者差别较小，形成鳞茎的根中 JA 含量低于未形成鳞茎的。Nojiri 等进一步发现 10^{-4} ~ 10^{-6} mol/L JA 不能诱导离体条件下洋葱的鳞茎形成。所以有关 JA 与洋葱鳞茎形成之间的关系还需进一步研究。

Rossi 等（1997）从大蒜鳞茎和叶内分离出 JA，且发现鳞茎内 JA 含量高于叶片。进一步研究了离体条件下大蒜鳞茎形成与 JA 的关系，发现大蒜鳞茎的形成与蔗糖和 JA 浓度有关，高浓度蔗糖可能通过诱导 JA 合成来促进大蒜鳞茎的形成。MeJA 可诱导离体大蒜鳞茎形成和促进鳞茎膨大，最佳浓度为 2 μmol/L，诱导率高达 97%，鳞茎鲜重可达 100 mg（熊正琴等，1999）。李春香等（2000）认为 SA 在大蒜鳞茎膨大过程中起重要的作用。SA 和 MeJA 可互相抑制生物合成，并且在诱导植物病程相关蛋白方面表现拮抗效应（Niki *et al*，1998）。但李春香等认为 MeJA 可能通过提高内源 SA 含量来促进大蒜鳞茎的膨大。以上均表明 JA 参与了大蒜鳞茎的形成，但两者之间的关系以及 SA 在其中的作用还需进一步探讨。

7　结束语

综上所述，茉莉酸类对离体马铃薯、薯蓣、菊芋的块茎形成和甘薯的块根以及大蒜、洋葱的鳞茎形成具有显著的促进效应。但对田间生长的马铃薯植株的块茎形成未见有促进效应的报道，其原因有待进一步研究。目前对于 JAs 与植物地下贮藏器官形成的研究主要是通过外施的效应和内源含量的分析进行，还没有突变体和转基因植物方面的研究。JAs 生物合成的研究已有相当进展，其多种酶的 cDNA 已克隆。今后应从突变体的筛选，及采用分子生物学的手段进一步阐明 JAs 在植物地下贮藏器官形成中的作用。

参　考　文　献

李宗霆，周燮，1996．植物激素及其免疫检测技术．南京：江苏科技出版社，225 ~ 236
李春香，杨军，王树才，夏凯，2000．水杨酸在大蒜鳞茎膨大中的作用．园艺学报，**27**(3)：220 ~ 222
曹宗巽，周阮宝，赵毓桔，1998．其它植物生长调节物质．见：余叔文，汤章城主编．植物生理与分子生物学（第二版），北京：科学出版社，514 ~ 518
熊正琴，李式军，周燮，刘高琼，黄保健，1999．茉莉酸甲酯和水杨酸促进大蒜试管鳞茎的形成．园艺学报，**26**(6)：408 ~ 409

Abe M, Shibaoka H, Yamane H, Takahashi N, 1990. Cell cycle-dependent disruption of microtubules by methyl jasmonates in tobacco BY-2 cells. *Protoplasma*, **156**: 1 ~ 8

Boguslawa A, Stelmach, Axel Mller, Elmar W, Weiler, 1999. 12-Oxo-phytodienoic acid and indole-3-acetic acid in jasmonic acid-treated tendrils of *Bryonia dioica*. *Phytochemistry*, **51**: 187 ~ 192

Dermastia M, Ravnikar M, Vilhar B, Kovac M, 1994. Increased level of cytokinin ribosides in jasmonic acid -treated potato (*Solanum tuberosum*) stem node cultures. *Physiol Plant*, **92**: 241 ~ 246

Ewing E E, 1995. The role of hormones in potato (*Solanum Tuberosum* L.) tuberization. In: Davies PJ ed. Plant Hormones Physiology, Biochemistry and Molecular Biology. (2nd ed). Dordrecht: Kluwer Academic Pub, 698 ~ 724

Farmer E E, Ryan C A, 1990. Interplant communication: Air-borne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. *Proc Natl Acad Sci USA*, **87**: 7713 ~ 7716

Fujino K, Koda 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**: 891 ~ 895

Gregory L, 1956. Some factors for tuberization in the potato plant. *Am J Bot*, **43**: 281 ~ 288

Helder H, Miersch O, Vreugdenhil D, 1993. Occurrence of hydroxylated jasmonic acid in leaflet of Solanum demissum plants growth under long and short-day conditions. *Physiol Plant*, **93**: 695 ~ 708

Jackson S D, Willmitzer L. 1994. Jasmonic acid spraying does not induce tuberization in short-day-requiring potato species kept in non-inducing condition. *Planta*, **194**: 155 ~ 159

Jackson S D, 1999. Multiple signaling pathways control tuber inducing in potato. *Plant Physiol*, **119**: 1 ~ 8

Koda Y, Okazawa Y, 1983. Characteristic change in the levels of endogenous plant hormones in relation to onset of potato tuberization. *Jpn J Crop Sci*, **52**: 592 ~ 597

Koda Y, Okazawa Y, 1988. Detection of potato tuber-inducing activity in potato leaves and old tubers. *Plant Cell Physiol*, **29**: 969 ~ 974

Koda Y, Kikuta Y, 1991a. Potato tuber inducing activity of jasmonic acid and related compounds. *Phytochemistry*, **30**: 1435 ~ 1438

Koda Y, Kikuta Y, 1991b. Possible involvement of jasmonic acid in tuberization in yam plants. *Plant Cell Physiol*, **32**: 629 ~ 633

Koda Y, Kikuta Y, Kitahara T, Nishi T, Mori K, 1992. Comparisons of various biological activities of stereoisomers of methyl jasmonate. *Phytochemistry*, **31**: 1111 ~ 1114

Koda Y, Takahashi K, Kikuta Y, 1994. Involvement of jasmonic acid and related compounds in the tuberization of jerusalem artichoke plants (*Helianthus tuberosus* L.). *Jpn J Crop Sci*, **63(2)**: 333 ~ 338

Koda Y, Takahashi K, 1996. Similarities of the biological activities of coronatine and coronafic acid to those of jasmonic acid. *Phytochemistry*, **41**: 93 ~ 96

Koda Y, 1997. Possible involvement of jasmonates in various morphogenic events. *Physiol Plant*, **100**: 639 ~ 649

Krumm T, Boland W, 1996. Leucine and isoleucine conjugates of l-oxo-2,3-dihydro-indene-4-carboxylic acid: Mimics of jasmonate type signals and the phytotoxin coronatine. *Molecules*, **1**: 23 ~ 26

Kumar D, Wareing PE, 1974. Studies on tuberization of *Solanum andigena*. II. Growth hormones and tuberization. *New Phytol*, **73**: 833 ~ 840

Matsuo T, Tazaki H, Fujimori T, Hogetsu Y, 1992. The influences of jasmonic acid methyl ester on microtubules in potato cells and formation of potato tubers. *Biosci Biotech Biochem*, **56**: 1329 ~ 1330

Matsuo T, Yoneda T, Itoo S, 1983. Identification of free cytokinins and the changes in endogenous levels during tuber development of sweet potato (*Ipomea batatas*). *Plant Cell Physiol*, **24**: 1305 ~ 1312

Menzel B M, 1980. Tuberization in potato at high temperatures: responses to Gibberellin and growth inhibitors. *Ann Bot*, **46**: 259 ~ 265

Mita T, Shibaoka H, 1984. Gibberellic acid promotes growth and cell wall synthesis in Avena internodes regardless of orientation of cell expansion . *Physiol Plant*, **94**: 7 ~ 18

Miyamoto K, Oka M and Ueda J, 1997. Update on the possible mode of action of the jasmonates: Focus on the metabolism of cell wall polysaccharides in relation to growth and development. *Physiol Plant*, **100**: 63 l ~ 638

Nakamori K, Matsuura H, Yoshihara T, l994. Potato micro-tuber inducing substances from Lasiodiplodia theobromae. *Phytochemistry*, **35**: 835 ~ 839

Nakatani M, 1994. *In vitro* formation of tuberous roots in sweet potato. *Jpn J Crop Sci*, **63**: 158 ~ 159

Nakatani M, Koda Y, 1993. Identification of jasmonic acid and its effects on root development in sweet potato. Low input sustainable crop production systems in Asia Korean Soc. *Plant Sci*, 521 ~ 523

Niki T, Mitsuhara I, Seo S, Ohtsubo N and Ohashi Y, 1998. Antagonistic effect of salicylic acid and jasmonic acid on the expression of pathogenesis-related(PR) protein genes in wounded mature tobacco leaves. *Plant Cell Physiol*, **39**: 500 ~ 507

Nojiri H, Yamane H, Seto H, Yamaguchi I, Murofushi N, Yoshihara T, Shibaoka H, 1992. Qualitative and quantitative analysis of endogenous jasmonic acid in bulbing and non-bulbing onion plants. *Plant Cell Physiol*, **33**: 1225 ~ 1231

Rossi Jaume A, Corral M, Tizio R, 1997. Possible involvement of jasmonic acid in bulb formation of garlic (*Allium sativuml* L.). *Acta Hort*, **433**: 381 ~ 388

http://www.chinbullbotany.com.cn

Sergeeva L I, de Bruijn S M, Koot-Gronsveld EA M, Navratil O, Vreugdenhil D, 2000. Tuber morphology and starch accumulation are independent phenomena: Evidence from ipt-transgenic potato lines. *Physiol Plant*, **108**: 435 ~ 443

Shibaoka H, 1994. Plant hormones-induced changes in the orientation of cortical microtubules: Alterations in the cross-linking between microtubulesand the plasma membrane. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **45**: 527 ~ 544

Staswick PE, 1995. Jasmonates, Salicylic acid and Brassinolides. In: Davies PJ (ed), Plant Hormones Physiology, Biochemistry and Molecular Biology. (2nd ed). Dordrecht: Kluwer Academic Pub, 179 ~ 187

Takahashi K, Fujino K, Kikuta Y, Koda Y, 1994. Expansion of potato cell in response to jasmonic acid. *Plant Sci*, **100**: 3 ~ 8

Takahashi K, Fujino K, Kikuta Y, Koda Y, 1995. Involvement of the accumulation of sucrose and the synthesis of cell wall polysaccharides in the expansion of potato cell in response to jasmonic acid and its methyl ester. *Physiol Plant*, **52**: 305 ~ 309

Viola R, Roberts A G, Haupt S, Gazzani S, Hancock R D, Marmiroli M, Machray G C, Oparka K J, 2001. Tuberization in potato involves a switch from apoplastic to symplastic phloem unloading. *The Plant Cell*, **13**: 385 ~ 398

Weiler E W, Kutchan T M, Golba T, Brodschekm W, Niesek U, Bublitz F, 1994. The pseudomonas phytoxin coronatine mimics octadecanoid signalling molecules of higher plant. *FEBS Lett*, **345**: 9 ~ 13

Xin Xu, Andre A M, Van Lammeren, Evert V, Dick V, 1998. The role of Gibberellin, Abscisic acid, and sucrose in the regulation of potato tuber formation *in vitro*. *Plant Physiol*, **117**: 575 ~ 584

Yoshihara T, Omer EL A, Koshino H, Sakamura S, . Kikuta Y, Koda Y, 1989. Structure of a tuber-inducing stimulus from potato leaves (*Solamum tuberosum* L). *Agric Boil Chem*, **53**: 2835 ~ 2837

Yoshihara T, Amanuma M, Tsutsumi T, Okumura y, Matsuura H, Ichihara A, 1996a. Metabolism and transport of 2-^{14}C-jasmonic acid in the potato plant. *Plant Cell Physiol*, **37**: 586 ~ 590

Yoshihara T, Ohmori F, Ichihara A, 1996b. Metabolism and transport of 2-^{14}C-jasmonic acid under the different photoperiod. *Plant Cell Physiol*, **37**(Suppl): 9

(上接 570 页)

参 考 文 献

Hooker B S, Lee J M, An G, 1989. Response of plant tissue culture to a high shear environment. *Enzyme Microb Technol*, **11**: 484 ~ 490

Hulst A C, Meyer M M T, Breteler H, J Tramper, 1989. Effect of aggregate size in cell cultures of *Tagetes patula* on thiophene production and cell growth. *Appl Microb Biotechnol*, **30**: 18 ~ 25

Kato A, Shimizu Y, Nagai S, 1975. Effect of initial K_La on the growth of tobacco cells in batch culture. *J Ferment Technol*, **53**: 744 ~ 751

Keβer M, Hens J G, Hoopen T, Shintaro F, 1999. The effect of the aggregate size on the production of ajmalicine and tryptamine in *Catharanthus roseus* suspension culture. *Enzyme Microb Technol*, **24**: 308 ~ 315

Leckie F, Scragg H, 1991. An investigation into the role of initial KLa on the growth and alkaloid accumulation by cultures of *Catharanthus* Roseus. *Biotech and Bioeng*, **37**: 364 ~ 370

Schlatmann J E, Nuutila A M, Van Gulik W M, Hoopin H J, 1993. Scaleup of ajmalicine production by plant cell cultures of *Catharanthus roseus*. *Biotech and Bioeng*, **41**: 253 ~ 262

Scragg A H, Morris P, Allan E J, Bond P, Hegarty P, Hegarty P, Smart N J, Fowler M W, 1987. The effect of scale-up on plant-cell culture performance. In: Webbc M F (Eds), Plant and animal cells: process possibilities. Ellis Horwood Publishers, Chichester, England, 77 ~ 91

Speiler H, Alfermann W, Reinhard E, 1985. Biotransformation of β-methyldigitoxin by cell cultures of *Digitalis lanata* in airlift and stirred tank reactors. *Appl Microbiol Biotechnol*, **23**: 1 ~ 4

Verpoorte R, Varder R, Schripsema J, 1993. Plant cell biotechnology for the production of alkaloids: present status and prospect. *J Natural Product*, **56**: 186 ~ 207

Wayne R C, Alden H E, 1993. Plant cell suspension culture rheology. *Biotechnol and Bioeng*, **42**: 520 ~ 526

Zhong J J, Tatsuji S, Kinoshita S, Yoshida T, 1992. Rhological characteristics of cell suspension and cell culture of Perilla frutescens. *Biotech and Bioeng*, **40**: 1256 ~ 1262

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t20-105