

文章编号:1001-6880(2015)1-0185-06

外源茉莉酸类激素对药用植物次生代谢的影响研究

田 娇,刘 园,房敏峰*

西部资源生物与现代生物技术教育部重点实验室 西北大学,西安 710069

摘要:茉莉酸类物质是普遍存在于植物界的一类内源性激素,在植物次生代谢过程中发挥重要作用,能够诱导酚类、萜类和生物碱等多种药用活性成分在植物体内的合成。本文综述了国内外应用茉莉酸类激素对药用植物次生代谢影响的研究进展与现状,其宗旨在于能够为药用植物栽培和开发利用提供参考和依据。

关键词:外源茉莉酸类;植物激素;次生代谢;药用植物

中图分类号:R282.2

文献标识码:A

DOI:10.16333/j.1001-6880.2015.01.037

Review on the Influence of Exogenous Jasmonates on Medicinal Plant Secondary Metabolism

TIAN Jiao, LIU Yuan, FANG Min-feng*

Key Laboratory of Resource Biological and Biotechnology in Western China, College of Life Sciences, Northwest University, Shaanxi Xi'an 710069, China;

Abstract: Jasmonates are a type of endogenous hormones widely distributed in plants. They play an important role in plant secondary metabolism and they can induce the synthesis of phenols, terpenoids, alkaloids and other kinds of active pharmaceutical ingredients in plants. In this study, the research progress on the influence of exogenous jasmonates on the accumulation of plant secondary metabolites were summarized. It was hoped to provide some references for the cultivation and resource exploitations of the medicinal plants.

Key words: exogenous jasmonates; plant hormone; secondary metabolism; medicinal plant

植物内源激素在调控植物生长发育和代谢活动中起着非常重要的作用,因此,开展研究植物激素在药材产量和品质形成中的作用及机理,对保障药材产量和品质的稳定性具有重要意义。茉莉酸类激素是一类新型植物激素,在植物体内普遍存在,对一些重要的次生代谢过程均起到调控作用^[1-3]。本文综述了国内外有关外源茉莉酸类植物激素对药用植物次生代谢产物影响的相关文献,旨在揭示其调节次生代谢的作用机制及规律性,以期为药用植物栽培和开发利用提供科学依据。

1 茉莉酸类物质简介

茉莉酸类物质(Jasmonates, JAs)是一类具有环戊酮结构的新型植物内源激素,代表物质为茉莉酸

(Jasmonic acid, JA) 和茉莉酸甲酯(Methyl jasmonate, MeJA),因 MeJA 具有挥发性、不被离子化、易透过细胞膜等特点,常作为外源施用的首选形式^[4,5]。迄今已在 150 属 206 种植物中发现 30 多种 JAs,被子植物中分布最普遍,含量较高,裸子植物、藻类、蕨类、藓类和真菌中也有分布。内源 JAs 含量一般为 10 ng/gfw (ng/g 鲜重) ~ 3 μg/gfw (μg/g 鲜重),但因发育时期、器官和所处环境的不同而有所差异,在茎顶端、嫩叶、未成熟的果实、根尖中含量较高,生殖器官尤其是果实比营养器官如叶、茎、芽含量高,逆境下,植物体叶片的 JAs 含量明显增加,但是其他组织中却没有很大变化^[6,7]。此类物质通常通过韧皮部运输,也可以在木质部及细胞间隙运输^[8]。至今研究发现, JAs 对次生代谢产物的诱导作用与产物的结构类型无关,对酚类、萜类和生物碱类次生代谢物都有影响,其作用特征与其他植物激素相似,它们既相互协同又相互独立。

2 酚类化合物

植物中含有大量的酚类化合物,且结构多样,包

收稿日期:2014-08-11 接受日期:2014-11-19

基金项目:陕西省科技厅社发攻关项目(2013K14-03-02);陕西省教育厅自然科学专项(2013JK0808);西北大学教改研究成果培育与推广计划(JX13017);陕西省大学生创新创业训练计划项目(201410697116)

* 通讯作者 Tel:86-29-88302411;E-mail:fff885@126.com

括黄酮类、简单酚类和醌类,具有清除自由基、抗氧化、抗衰老、抗菌、抗肿瘤等多种药理活性。

2.1 黄酮类

黄酮类化合物是广泛存在于自然界的一类多酚化合物,有许多药用价值,具有抗肿瘤、抗心血管疾病、抗氧化抗衰老、免疫调节等作用。王旭云等^[9]报道喷施 5 mmol/L MeJA 后,贯叶连翘 *Hypericum perforatum* L. 叶片中芦丁、金丝桃苷、槲皮苷、槲皮素在 0~6 h 内迅速积累。Elwekeel 等^[10]考察了外源 MeJA 对水飞蓟 *Silybum marianum* (L.) Gaertn. 毛状根中黄酮木脂素的影响,其中水飞蓟亭、水飞蓟宁和花旗松素含量分别提高了 0.9 倍、1.51 倍和 1.94 倍,同时发现 3,3',5,5',7-5 羟基黄烷酮含量提高了 4.55 倍。宫玉艳等^[11]采用 0.1 mmol/L JA 喷施枸杞 *Lycium barbarum* L. 叶片第 5 d 后,其总黄酮含量显著增加。此外,外源 JAs 对黄酮含量的调控呈现出植物激素所特有的“双重效应”,表现为低浓度促进黄酮类成分合成,高浓度抑制其合成^[12,13]。

2.2 其他酚类

酚酸类成分广泛分布在多数植物中,其具有清除自由基、抗炎抗病毒、免疫调节、抗凝血及抗肿瘤作用。王春丽等^[14]发现丹参 *Salvia miltiorrhiza* Bge. 幼苗经 0.2 mmol/L MeJA 处理后,根系中的丹参素钠、原儿茶酸、咖啡酸、迷迭香酸、丹酚酸 B 以及肉桂酸含量较对照均显著增加,其中丹酚酸 B 含量增加了 93.1%,而总酚酸含量较对照组增加了 77.7%。李明^[15]等采用 $5 \times 10^{-9} \sim 5 \times 10^{-3}$ mol/L MeJA 喷施丹参叶片,其茎叶中的总酚酸和丹酚酸 B 含量均有不同程度的提高,叶中总酚酸较对照增加了 30.7%~106.3%,而丹酚酸 B 增加了 30.7%~117%;茎中总酚酸含量较对照增加了 7%~46.35%,而丹酚酸 B 增加了 3%~57%。牛晓雪等^[16]采用不同浓度 MeJA 喷施金银花 *Lonicera japonica* Thunb. 叶片,其花蕾中有效成分含量随 MeJA 浓度的升高而增加,高剂量(1600 μmol/L)处理后绿原酸、异绿原酸 C 和总酚含量分别增加了 22.38%、19.11% 和 20.36%。王逸文等^[17]采用 200 μmol/L MeJA 对高山红景天 *Rodiola sachalinensis* A. Bor. 进行处理,其主要活性成分红景天苷含量较对照组提高了 32%,是野生红景天的 2.5 倍。徐亮胜等^[18]向肉苁蓉 *Cistanche deserticola* Ma. 悬浮细胞中添加 MeJA 后,苯乙醇苷和松果菊苷大量积累。冯远娇等^[19]等采用不同浓度 JA 处理玉米根系,发现外源

JA 对玉米根系中总酚的调控作用强于叶片。

外源 JAs 对香豆素类的诱导作用也有报道。Repčák 和 Suvák^[20]喷施 MeJA 于德国洋甘菊 *Echinothrips americanus* L. 叶片后,幼叶、成熟叶片和衰老叶片中的(E)-2-β-D-吡喃葡萄糖苷-4-甲氧基肉桂酸和 7-甲氧基香豆素含量显著升高,幼叶和成熟叶片中伞形花内酯含量明显增加,衰老叶片中含量无明显变化。

醌类化合物对外源 JAs 也有一定响应。Fan 等^[21]报道外源 MeJA 能促进茜草 *Rubia cordifolia* L. 中紫色素(蒽醌类成分)的积累,而对大叶茜草素(萘醌类成分)的合成有抑制作用。Sakunphueak 和 Panichayupakaranant^[22]向凤仙花 *Impatiens balsamina* L. 毛状根中添加 MeJA 后,2-羟基-1,4-萘醌、2-甲氧基-1,4-萘醌和 3,3'-亚甲基-二指甲花醌含量增加。

上述研究结果表明,外源 JAs 的喷施时间、喷施浓度以及植物器官对 JAs 的吸收率和吸收过程等因素均会影响 JAs 在植物体内的分布,从而影响酚类的含量。^①外源 JAs 处理后,随着时间延长,植物中酚类含量先增加后降低,可能是 JAs 在植物体内不断消耗,导致其只能在短时间内增强酚类次生代谢过程;^②喷施较低浓度 JAs 会促进植物体内酚类物质的合成,而提高浓度则会抑制酚类合成。一般情况下,当外源 JAs 浓度低于 200 μmol/L 时能促进植物细胞悬浮液中酚类物质合成,高于 200 μmol/L 时则抑制悬浮液中酚类合成;而能促进完整植株中酚类合成的外源 JAs 浓度在 0.005 μmol/L~5 mmol/L 范围内;^③外源 JAs 的喷施部位一般为叶片,少量为根部。外源 JAs 经喷施器官吸收后,通过韧皮部和木质部转运到植物其他器官,因其含量在运输过程中逐渐减少,导致 JAs 对直接喷施器官中酚类的合成调节作用强于其他植物器官。由此可见,合理控制 JAs 的喷施时间、喷施浓度、喷施部位是有效提高药用植物中酚类次生代谢成分的关键。

3 蒽类化合物

蒽类是植物次生代谢物中最大的一类,根据结构可以分为三蒽、二蒽、倍半蒽和单蒽等,具有良好的抗肿瘤活性。

3.1 三蒽类及甾醇

三蒽类化合物在自然界分布广泛,资源丰富,具有抗癌、抗炎、抗菌等活性。谢阳姣等^[23]向苦玄参 *Picria felterrae* Lour. 植株喷施 0.05 mmol/L MeJA,

苦玄参苷 IA 和苦玄参苷 IB 的积累均有所提高。Bonfill 等^[24]向积雪草 *Centella asiatica* L. 悬浮细胞中添加 MeJA 后,三萜类物质含量增加,而植物甾醇含量降低。Mangas 等^[25]向积雪草 *Centella asiatica* L.、假叶树 *Ruscus aculeatus* L. 和金英树 *Galphimia glauca* Kav. 悬浮细胞体系中加入 MeJA,同样发现积雪草和金英树中三萜成分积累增加,而假叶树中甾醇的合成受到抑制。Scholz 等^[26]报道了埃及黑种草 *Nigella sativa* L. 经 100 μmol/L MeJA 处理后,常春藤皂苷和刺楸皂苷 I 含量较对照增加了 12 倍。Ren 等^[27]发现 MeJA 可以促进灵芝 *Ganoderma lucidum* (Curtis:Fr.) P. Karst. 中灵芝酸的积累。此外,外源 MeJA 对人参、丹参、西洋参中的三萜皂苷也具有诱导作用^[28-30]。

上述研究发现, JAs 对次生代谢途径具有选择性诱导作用。三萜化合物代谢途径中,2,3-氧鲨烯的环化处于三萜和甾醇合成路径的分支点,一条路径为 β 香树脂合酶(CabAS)和鲨烯合酶(CaSQS)催化生成三萜类成分,另一条路径为环阿屯醇合酶(CaCYS)催化生成甾醇,报道发现 JAs 能够选择性提高 CabAS 和 CaSQS 基因的表达从而诱导三萜类成分合成,同时降低 CaCYS 基因表达量而抑制植物甾醇合成。由此可见,应根据目标产物的类型合理使用 JAs。

3.2 二萜类

紫杉烷是红豆杉属植物特有的一类二萜化合物,其中最具代表性的为抗癌活性成分紫杉醇。已发现,MeJA 是迄今为止对紫杉醇生物合成最具有诱导活力的一类 JAs^[31]。Ketchum 等^[32]发现 MeJA 对紫杉烷 C-13 位氧化作用强于 C-14 位,从而更利于激活紫杉醇分支的合成路径,促进紫杉醇的积累。Wang 等^[33]发现当中国红豆杉 *Taxus chinensis* var. *mairei* 悬浮细胞体系中添加 100 μmol/L MeJA 后,三尖杉宁碱含量降低,巴卡亭 III 含量轻微升高,10-去乙酰基巴卡亭 III 和紫杉醇含量较对照分别增加了 255.3% 和 298%。赵春芳等^[34]对 MeJA 诱导后的紫杉烷类物质群进行了代谢轮廓分析,发现中国红豆杉 *Taxus chinensis* (Pilger) Rehd. 细胞体系中所有(13 个)紫杉烷含量在处理后均有所提高,其中紫杉醇和巴卡亭 III 的含量较对照增加了 3 倍,而云南紫杉烷和 C-14 位衍生物的含量增加幅度较小。

以上研究表明, JAs 能从整体上调控二萜次生代谢途径中多个关键酶基因的表达,全面诱导二萜

代谢产物的合成,但对不同分支路径的作用强度不同,导致不同代谢流向的二萜产物含量差异较大,其中对于 C-13 位紫杉烷衍生物的诱导作用强于 C-14 位。可见, JAs 对二萜类代谢产物的调控作用具有整体性和选择性。

3.3 倍半萜及单萜类

Wang 等^[35]用 300 μmol/L MeJA 喷施青蒿 *Artemisia annua* L. 叶片,可提高青蒿素及其合成前体物质青蒿酸、二氢青蒿酸含量,并通过 OLS-PLS 方法检测发现 6 种倍半萜和 3 种三萜含量也有所增加,其中甾醇增加了 67%,甲基青蒿酸增加了 50%。Maes 等^[36]鉴定出青蒿中近 493 个 JA 诱导的相关基因,发现青蒿中包括类黄酮在内的很多次生代谢途径相关基因的表达均受到 JA 的诱导,其中 TFAR1 基因与倍半萜的合成有关。朱金荣等^[37]用 MeJA 喷施薄荷 *Mentha haplocalyx* Briq. 叶片后,倍半萜类、脂肪族类及芳香族类成分的相对含量下降,甚至有些成分未能检出,而大多数单萜成分出现同分异构体间的相互转化。

由此可见,采用 JAs 调控次生代谢过程,并结合功能基因组学等相关技术进行转录组分析,可以弄清许多尚不清晰的次生代谢途径,因此,通过外施 JAs 来提高内源 JAs 含量,从而调控植物次生代谢过程,是增加植物中相应代谢产物含量的有效方法。

4 生物碱类化合物

生物碱是一类含氮碱性化合物,种类繁多,在心血管系统、中枢神经系统、抗炎、抗癌等多方面具有明显药理活性。

4.1 莨菪烷类生物碱

莨菪烷类生物碱是一类分子中存在莨菪烷骨架的化合物,具有良好的药理活性。Deng^[38]采用 10⁻⁷ μmol/L MeJA 喷施曼陀罗 *Datura stramonium* L. 幼苗后,其莨菪生物碱含量增加。孙际薇等^[39]发现向曼陀罗 *Datura stramonium* L. 毛状根中添加 MeJA 后,东莨菪碱含量呈增加趋势,而莨菪碱含量先增加后降低。Kang 等^[40]报道外源 MeJA 能促进小白花地榆 *Scopolia parviflora* var. *alba* 毛状根中莨菪碱和东莨菪碱的积累。

上述结果表明, JAs 可从整体上增加莨菪烷类生物碱含量,同时具有选择性调控作用,表现在莨菪碱和东莨菪碱含量增加的差异性。

4.2 蒽类吲哚生物碱

蒽类吲哚生物碱是生物碱中一大类结构多样性的具药理活性的化合物,代表物为抗肿瘤活性成分长春碱和长春新碱。Aerts 等^[41]采用 6 mg/L MeJA 喷施长春花 *Catharanthus roseus* (L.) G. Don 和金鸡纳 *Cinchona ledgeriana* (Howard) Moens ex Trim. 幼苗,两者生物碱含量均有所增加,其中长春花中单蒽类吲哚生物碱含量显著增加,文多灵、长春质碱和水甘草碱含量分别提高了 111%、203%、309%,而双蒽类吲哚生物碱(长春花碱)含量无显著变化。Vázquez-Flotaand 等^[42]发现喷施 1.25 mg/L MeJA 也可以诱导长春花 *Catharanthus roseus* (L.) G. Don 幼苗中文多灵和水甘草碱的积累。有关长春花蒽类吲哚生物碱代谢途径及其调控机制的研究虽已取得一定进展,有报道称 MeJA 类似于 1 个信号总开关,介导参与长春花蒽类吲哚生物碱代谢中的多个转录因子协调作用于一系列关键酶,从而调节整个蒽类吲哚生物碱代谢途径^[43]。

由上可知,JAs 不仅能整体上调控整个蒽类吲哚类生物碱代谢途径,还能够选择性诱导单蒽类吲哚生物碱合成,但对双蒽类吲哚生物碱的合成无明显作用。

4.3 其他生物碱

黄永鑫等^[44]采用 0.5 和 50 μmol/LMeJA 浸泡喜树 *Camptotheca acuminata* Decne 种子,发现 10-羟基喜树碱含量在萌发初期大幅度提高,而喜树碱含量在萌发后期上升。

5 总结与展望

综上所述,外源 JAs 对植物次生代谢的调节作用具有以下特点:①作用对象的普遍性。JAs 对多数植物中次生代谢产物的合成均具有调节作用,在有些植物体内对次生代谢产物的合成有显著的促进作用;②作用部位的多样性。JAs 对植物的根、茎、叶、花、果实和种子等不同器官中的次生代谢均具有调节作用;③代谢调控的广泛性、整体性和选择性。JAs 对酚类、蒽类和生物碱三大类代谢产物的合成均具有诱导作用,而且能够调控次生代谢途径中多个相关关键酶基因的表达,影响关键酶活性,全面控制多种目标产物的合成,但针对不同分支路径调控强度不同,使不同产物含量存在差异性。由此可见,外源 JAs 在药用植物的次生代谢过程中发挥着重要作用,值得关注的是,其调节作用的发挥受到喷施浓

度、喷施时间等因素影响。不同植物适宜的喷施浓度和喷施时期不尽相同,喷施浓度过高会对次生代谢物合成产生抑制作用,浓度过低可能对次生代谢无显著影响,在不同生长期喷施激素,植物体内代谢产物的响应也不同,因此,只有选择合适的喷施浓度和喷施时间,才能有效诱导次生代谢物的合成和积累。

目前,茉莉酸类激素在改善农产品品质方面已得到广泛使用,与传统的化学药剂相比,作为植物体内的一种天然物质,JAs 处理农产品后不会产生化学危害,具有较高的安全性,同时能够在一定程度上延长农产品保鲜时间,增强抗腐烂能力^[45]。然而,外源 JAs 对药用植物影响的研究才刚刚起步,大部分研究停留在酚类和蒽类,生物碱类研究较少,药用植物的种类也较为局限;JAs 影响药用植物代谢途径的机制,包括对基因调控和关键酶表达及活性等也停留在紫杉烷等少数成分;对和其他植物激素的复合作用研究甚少。因此,应借助基因组学、蛋白质组学及植物代谢组学等方法手段,深入研究茉莉酸类激素对药用植物的影响机制,并在此基础上,加强多种植物激素对药材产量和质量的综合影响研究,为更好理解药用植物产量和品质形成机制,指导药用植物优质高产提供依据。

致谢:西北大学生命科学学院岳明教授给本文提出了宝贵的修改意见,在此表示感谢!

参考文献

- Ghasemi PA, et al. A review (research and patents) on jasmonic acid and its derivatives. *Archiv der Pharmazie*, 2014, 347:229-239.
- Wasternack C, Hause B. Jasmonates: biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. An update to the 2007 review in *Annals of Botany*. *Ann Bot*, 2013, 111:1021-1058.
- Shitan N, et al. Functional analysis of jasmonic acid-responsive secondary metabolite transporters. *Jasmonate Signaling* Humana Press, 2013:241-250.
- Lu X(陆续), et al. Research progress of jasmonates' regulation on the plant secondary metabolism. *J Shanghai Jiaotong Univ*(上海交通大学学报), 2011, 29(6):87-91.
- Zhan JJ(战晴晴), et al. Cultivation of adventitious roots and effect of methyl jasmonate on its saikosaponins contents for *Bupleurum chinense* DC. *Lett Biotech*(生物技术通讯), 2011, 22:57-60.

- 6 Li HG(李浩戈), Cui D(崔迪). Physiological functions of jasmonate acid and its signal transduction pathway. *Liaoning Agric Sci(辽宁农业科学)*, 2010, 6:32-37.
- 7 Kondo S, et al. Jasmonic acid, polyamine, and antioxidant levels in apple seedlings as affected by Ultraviolet-C irradiation. *Plant Growth Regul*, 2011, 64:83-89.
- 8 Tian AM(田爱梅), et al. Study on the physiological effects of jasmonates on crops. *Anhui Agric Sci(安徽农业科学)*, 2008, 36:13037-13039.
- 9 Wang XY(王旭云), et al. Influence of jasmonic acid methyl ester on the contents of rutin, hyperin, guercitrin and guercetin from *Hypericum perforatum* L. . *China Med Herald(中国医药导报)*, 2012, 9:115-117.
- 10 Elweekeel A, et al. Enhanced accumulation of flavonolignans in *Silybum marianum* cultured roots by methyl jasmonate. *Phytoch Lett*, 2012, 5:393-396.
- 11 Gong YY(宫玉艳), et al. Induced effects of jasmonic acid on the contents of biochemical substances and enzyme activity in wolfberry leaves. *Plant Pro(植物保护)*, 2010, 36:61-65.
- 12 Jiang W(姜维), et al. Response of the total flavonoid content in leaves and resistance to photooxidation of *E. breviscapus* to exogenous jasmonic acid. *J Yunnan Univ, Nat Sci(云南大学学报,自然科学版)*, 2011, 33:484-487.
- 13 Liu YJ(刘雅静), et al. Effects of methyl jasmonate, sucrose concentration and nitrogen on the growth and flavonoid accumulation of *Astragalus mongolicus* Bge.. *J Inner Mongolia Univ(内蒙古大学学报)*, 2012, 43:63-68.
- 14 Wang CL(王春丽), et al. Effects of salicylic acid and methyl jasmonate on sucrose metabolism and phenolic compounds accumulation in *Salvia miltiorrhiza* Bunge seedlings. *Acta Botan Boreali-Occidentalia Sin(西北植物学报)*, 2011, 31: 1405-1410.
- 15 Li M(李明), Feng SY(冯世阳). Study on the effect of methyl jasmonate on total phenolic acids and salvianolic acid B contents in the leaves and stems of *Salvia miltiorrhiza*. *Lishizhen Med Mater Med Res(时珍国医国药)*, 2009, 20: 1921-1923.
- 16 Niu XX(牛晓雪), et al. Influences of micronutrient fertilizer and methyl jasmonate treatments on the content of compounds in *Lonicera japonica*. *China J TCM Pharm(中华中医药杂志)*, 2013, 28:398-401.
- 17 Wang YW(王逸文), et al. Effects of methyl jasmonate and 2-aminoindan-2-phosphate treatment on growth and salidroside accumulation in callus culture of *Rhodiola sachalinensis* A. Bor.. *J Shenyang Pharm Univ(沈阳药科大学学报)*, 2012, 29:718-723.
- 18 Xu LS(徐亮胜), et al. Effects of methyl jasmonate and salicylic acid on phenylethanoid glycosides synthesis in suspension cultures of *Cistanche deserticola*. *Chin J Biotech(生物工程学报)*, 2005, 21:402-406.
- 19 Feng YJ(冯远娇), et al. Timing and concentration effect of belowground treatment with jasmonic acid on maize seedlings chemical defense response. *Chin J Appl Ecol(应用生态学报)*, 2009, 20:1883-1890.
- 20 Repčák M, Suvák M. Methyl jasmonate and *Echinothrips americanus* regulate coumarin accumulation in leaves of *Matricaria chamomilla*. *Biochem Syst Ecol*, 2013, 47:38-41.
- 21 Fan X(樊星), et al. Effects of lovastatin, clomazone and methyl jasmonate treatment on the accumulation of purpurin and mollugin in cell suspension cultures of *Rubia cordifolia*. *Chin J Nat Med(中国天然药物杂志)*, 2013, 11:396-400.
- 22 Sakunphueak A, Panichayupakaranant P. Increased production of naphthoquinones in *Impatiens balsamina* root cultures by elicitation with methyl jasmonate. *Bioresource Tech*, 2010, 101:8777-8783.
- 23 Xie YJ(谢阳姣), et al. Effects of methyl jasmonate on the growth and accumulation of picfeltrarraenin glycosides of *Picria felteriae* Lour. . *Crops(作物杂志)*, 2013, 2:80-84.
- 24 Bonfill M, et al. Production of centelloides and phytosterols in cell suspension cultures of *Centella asiatica*. *Plant Cell*, 2011, 104:61-67.
- 25 Mangas S, et al. The effect of methyl jasmonate on triterpene and sterol metabolisms of *Centella asiatica*, *Ruscus aculeatus* and *Galphimia glauca* cultured plants. *Phytochemistry*, 2006, 67:2041-2049.
- 26 Scholz M, et al. Methyl jasmonate induced accumulation of kalopanaxsaponin I in *Nigella sativa*. *Phytochemistry*, 2009, 70:517-522.
- 27 Ren A, et al. Methyl jasmonate induces ganoderic acid biosynthesis in the basidiomycetous fungus *Ganoderma lucidum*. *Bioresource Tech*, 2010, 101:6785-6790.
- 28 Ali MB, et al. Differential responses of anti-oxidants enzymes, lipoxygenase activity, ascorbate content and the production of saponins in tissue cultured root of mountain *Panax ginseng* CA Mayer and *Panax quinquefolium* L. in bioreactor subjected to methyl jasmonate stress. *Plant Sci*, 2005, 169: 83-92.
- 29 Wang XY(王学勇), et al. Effects of methyl jasmonate on accumulation and release of tanshinones in suspension cultures of *Salvia miltiorrhiza* hairy root. *China J Chin Mat Med(中国中药杂志)*, 2007, 32:300-302.
- 30 Zhao SJ(赵寿经), et al. Induction of Hairy Root of *Panax quinquefolium* L. and Effects of Different Extrinsic Regulators

- on the Growth and Ginsenoside Content of Hairy Root. *Nat Prod Res Dev* (天然产物研究与开发), 2010, 22: 98-103.
- 31 Dong HD, Zhong JJ. Significant improvement of taxane production in suspension cultures of *Taxus chinensis* by combining elicitation with sucrose feed. *Biochem Eng J*, 2001, 8: 145-150.
- 32 Ketchum REB, et al. *Taxus* metabolomics: methyl jasmonate preferentially induces production of taxoids oxygenated at C-13 in *Taxus x media* cell cultures. *Phytochemistry*, 2003, 62: 901-909.
- 33 Wang YD, et al. Induction studies of methyl jasmonate and salicylic acid on taxane production in suspension cultures of *Taxus chinensis* var. *mairei*. *Biochem Eng J*, 2004, 19: 259-265.
- 34 Zhao CF(赵春芳), et al. Metabolic profiling analysis of taxanes in *Taxus chinensis* cell cultures elicited by methyl jasmonate. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 2005, 27: 557-564.
- 35 Wang H, et al. Effects of exogenous methyl jasmonate on artemisinin biosynthesis and secondary metabolites in *Artemisia annua* L. . *Ind Crops Pro*, 2010, 31: 214-218.
- 36 Maes L, et al. Dissection of the phytohormonal regulation of trichome formation and biosynthesis of the antimalarial compound artemisinin in *Artemisia annua* plants. *New Phytol*, 2011, 189: 176-189.
- 37 Zhu JR(朱金荣), et al. Effect of methyl jasmonate on the secondary metabolites of *Mentha haplocalyx*. *Lishizhen Med Mater Med Res* (时珍国医国药), 2008, 19: 2011-2012.
- 38 Deng F. Effects of glyphosate, chlorsulfuron, and methyl jasmonate on growth and alkaloid biosynthesis of *jimsonweed* (*Datura stramonium* L.). *Pestic Biochem Physiol*, 2005, 82: 16-26.
- 39 Sun JW(孙际薇), et al. Effects of methyl jasmonate on accumulation and release of main tropane alkaloids in liquid cultures of *Datura stramonium* hairy root. *China J Chin Mat Med* (中国中药杂志), 2013, 38: 1712-1718.
- 40 Kang SM, et al. Effects of methyl jasmonate and salicylic acid on the production of tropane alkaloids and the expression of PMT and H6H in adventitious root cultures of *Scopolia parviflora*. *Plant Sci*, 2004, 166: 745-751.
- 41 Aerts RJ, et al. Methyl jasmonate vapor increases the developmentally controlled synthesis of alkaloids in *Catharanthus* and *Cinchona* seedlings. *Plant J*, 1994, 5: 635-643.
- 42 Vázquez-Flotaand FA, Luca VD. Jasmonate modulates development and light-regulated alkaloid biosynthesis in *Catharanthus roseus*. *Phytochemistry*, 1998, 49: 395-402.
- 43 Yang ZR(杨致荣), et al. Jasmonates-induced Transcriptional Machineries of Alkanoid Metabolism in *Catharanthus roseus*. *Chin J Biochem Mol Biol* (中国生物化学与分子生物学学报), 2014, 30: 533-542.
- 44 Huang YX(黄永鑫), et al. Influence of salicylic acid and methyl jasmonate on secondary metabolin content in *Camptotheca acuminata* seed. *Value Eng* (价值工程), 2011, 30: 299.
- 45 Shi J(施江), et al. Research progress in quality improvement of agricultural products induced by exogenous methyl jasmonate and its mechanism. *Sci Tech Food Ind* (食品工业科技), 2013, 13: 364-368.

(上接第 119 页)

- 11 Qi HM, Zhang QB, Zhao TT, et al. In vitro antioxidant activity of acetylated and benzoylated derivatives of polysaccharide extracted from *Ulva pertusa* (Chlorophyta). *Bio Med Chem Lett*, 2006, 16: 2441-2445.
- 12 Qi HM, Zhao TT, Zhang QB, et al. Antioxidant activity of different molecular weight sulfated polysaccharides from *Ulva pertusa* Kjellm (Chlorophyta). *J App Phy*, 2005, 17: 527-

534.

- 13 Zhang LH(张丽华), Song X(宋逍), Zhao P(赵鹏), et al. Study on carboxymethylated derivatives synthesis of polysaccharides from *Tussilago farfara*. *Nat Prod Res Dev* (天然产物研究与开发), 2013, 25: 892-896.
- 14 Zhao P(赵鹏). Isolation, characterization of polysaccharide from *Tussilago farfara*. Xi'an: Northwest University (西北大学), PhD. 2010.