

西瓜雄性不育系花蕾不同发育时期生理特性的变化

高宁宁, 李晓慧, 康利允, 王 琰, 常高正, 李海伦, 王慧颖, 赵卫星

(河南省农业科学院园艺研究所 郑州 450002)

摘要:比较西瓜雄性不育株和可育株雄花蕾不同发育时期抗氧化酶活性、代谢物质及内源激素含量的变化,以探究西瓜雄性不育生理生化机制。以西瓜雄性不育系 GMS4 为试材,测定分析雄花蕾不同发育时期的生理生化指标。结果表明,在整个花蕾发育时期,不育株 SOD 活性和 CAT 活性整体下降,POD 活性整体上升。不育株雄花蕾整个时期可溶性蛋白含量均低于可育株,脯氨酸含量不育株呈下降趋势,而可育株与其相反。不育株和可育株雄花蕾中的 IAA、ABA、ZR、GA₃ 和 JA 等内源激素含量差异明显,且变化趋势不同。结果表明,抗氧化酶活性、代谢物质和内源激素含量的变化可能与西瓜花药败育有关。

关键词:西瓜;雄性不育;抗氧化酶;代谢物质;内源激素

中图分类号:S651

文献标志码:A

文章编号:1673-2871(2024)12-060-06

Physiological characteristics changes of flower buds of watermelon male sterile lines in different developmental stages

GAO Ningning, LI Xiaohui, KANG Liyun, WANG Yan, CHANG Gaozheng, LI Hailun, WANG Huiying, ZHAO Weixing

(Horticulture Institute, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, Henan, China)

Abstract: In order to explore the physiological and biochemical mechanism of male sterility in watermelon, the changes of antioxidant enzymes, metabolic substances and endogenous hormones in male flower buds of male sterile strains and fertile strains were compared at different developmental stages. Using the male sterile line GMS4 of watermelon as the test material, the physiological and biochemical indicators of male bud at different developmental stages were determined. The results showed that the SOD and CAT activities decreased overall and while the POD activity increased during the whole bud development period. The soluble protein content of male buds of sterile strains was lower than that of fertile strains, and the proline content of male buds of sterile strains showed a decreasing trend, while that of fertile strains was the opposite. The content of IAA, ABA, ZR, GA₃ and JA endogenous hormones in male flower buds between sterile and fertile strains were significantly different, and the change trend was different. The results showed that the changes of antioxidant enzyme activity, metabolic substances and endogenous hormone contents might be related to watermelon anther abortion.

Key words: Watermelon; Male sterility; Antioxidant enzymes; Metabolic substances; Endogenous hormone

植物雄性不育的发生是一个较为复杂的过程,会伴随着一系列异常的生理代谢和基因表达^[1]。将植物雄性不育的生理变化过程与遗传和形态建成联系起来,有利于充分全面地了解雄性不育发生机制^[2]。目前,雄性不育在玉米、小麦、水稻等作物生产中已经得到应用^[3-5],在细胞学、形态学、生理生化及分子生物学等方面取得了一些新进展^[6-8],研究发现,脂质代谢、淀粉和糖代谢异常会导致玉米和小

麦花粉壁发育异常,茉莉酸(JA)含量变化会影响水稻雄蕊花丝早期伸长和花药开裂,从而导致雄性不育的发生。近年来,不少学者研究了雄性不育材料在抗氧化酶活性、物质代谢和内源激素含量方面的生理生化机制。抗氧化酶参与活性氧的清除过程,在对水稻^[9]、厚轴茶^[10]、百合^[11]等不育株和可育株花蕾不同发育时期 POD、SOD 和 CAT 等抗氧化酶活性的研究中表明两者存在不同程度的差异。脯氨

收稿日期:2024-09-06;修回日期:2024-10-16

基金项目:财政部和农业农村部:国家现代农业产业技术体系(CARS-25);河南省农业科学院优秀青年科技基金项目(2022YQ12);河南省农业科学院自主创新资助项目(2024ZC031);河南省重大科技专项(221100110400)

作者简介:高宁宁,女,助理研究员,主要从事西瓜甜瓜分子育种研究。E-mail:gannzhu@163.com

通信作者:赵卫星,男,副研究员,主要从事西瓜甜瓜育种与逆境生理研究。E-mail:wzxhao2008@163.com

酸能够促进花粉的发育和花粉管的伸长,在对西瓜^[12]、小麦^[13]、烟草^[14]等雄性不育材料的研究中发现,不育株花药中脯氨酸含量低于可育株。内源激素能够协同调控植物的生长发育,通过对小麦^[15]、水稻^[16]、百合^[17]等雄性不育系的研究发现,雄性不育花药败育与内源激素含量不均衡关系密切。雄性不育是西瓜杂交育种中一种重要的种质资源,能够大幅提高育种效率,但西瓜雄性不育的发生涉及多方面因素,包括基因调控、植物体内的生理生化反应、表型特征等。目前关于西瓜生理生化机制的研究较少,笔者分别从抗氧化酶活性、物质代谢及内源激素含量等的变化对西瓜花药败育进行探索,以期对西瓜雄性不育生理生化机制的研究奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

供试材料为西瓜雄性不育系 GMS4,该材料是由 1 对隐性基因控制的细胞核雄性不育。由河南省农业科学院园艺研究所西甜瓜课题组提供。试验于 2022 年 3—6 月在河南省农业科学院现代农业科技试验示范基地连栋棚内进行,利用基质穴盘育苗,棚内定植的行株距为 1.1 m×0.4 m。

1.2 方法

1.2.1 取样 随机采集 30 株西瓜雄性不育系 GMS4 可育和不育植株不同发育时期的雄花蕾,采集后迅速放入液氮中进行冷冻,取出后于-70℃冰箱保存。花蕾长度参考王永琦^[12]的分级,分别取 0.5~1.5 mm(花粉母细胞期)、2~3 mm(减数分裂期)、4~5 mm(单-双核小孢子期)和当天开放的雄花(花粉

粒成熟期),雄花蕾的长度为花托至花蕾顶部^[12]。

1.2.2 抗氧化酶活性测定方法 采用 WST-8 法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性,采用愈创木酚法测定过氧化物酶(POD)活性,采用紫外波长转换到可见波长检测过氧化氢酶(CAT)活性,检测试剂盒均由苏州格锐思生物科技有限公司提供。每个样品 3 次重复。

1.2.3 代谢物质测定方法 采用 BCA 法测定可溶性蛋白含量,采用苯酚法测定可溶性糖含量,采用磺基水杨酸法测定脯氨酸(PRO)含量,检测试剂盒均由苏州格锐思生物科技有限公司提供。每个样品 3 次重复。

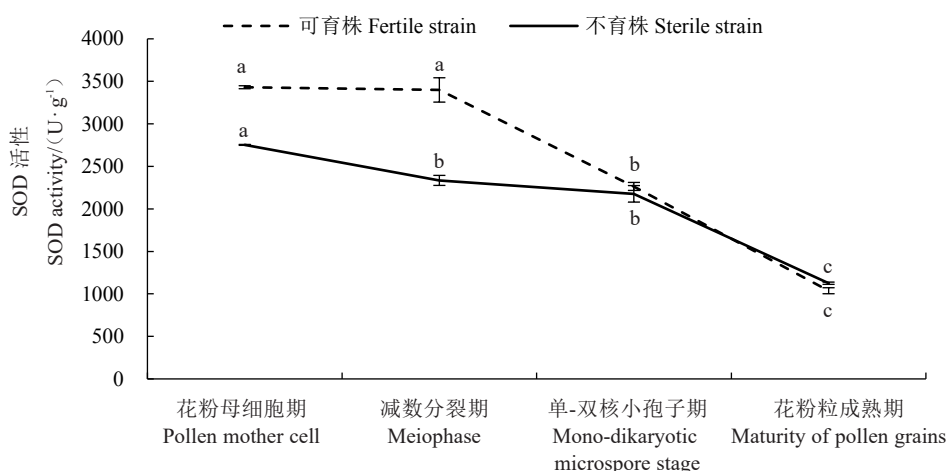
1.2.4 内源激素测定方法 内源激素 IAA、ABA、ZR、GA₃、JA 的样品提取参照黄志^[18]的方法,采用液相色谱法参考赵卫星等^[19]的方法测定。每个样品 3 次重复。

1.2.5 数据统计分析 采用 Excel 与 SPSS 18 软件分析试验数据。

2 结果与分析

2.1 花蕾抗氧化酶活性的变化

雄性可育株与不育株 SOD 活性在花蕾不同发育时期的变化一致,均呈不断下降趋势,在花粉母细胞期和减数分裂期可育株 SOD 活性高于不育株,分别是不育株的 1.2 倍和 1.5 倍,在后期两者趋于一致(图 1)。在花蕾不同发育时期雄性可育株 POD 活性先升高后降低再升高,不育株 POD 活性先降低后升高,在减数分裂期两者差异最大,可育株是不育株的 1.2 倍,在后期两者趋于一致,不育株略高于可育株(图 2)。CAT 活性雄性可育株一直处



注:不同小写字母表示同一材料不同发育时期在 0.05 水平差异显著。下同。

Note: Different lowercase letters indicate that the same material is significantly different at 0.05 level in different development stages. The same below.

图 1 雄性可育株与不育株花蕾 SOD 活性比较

Fig. 1 Comparison of SOD activity in flower buds of male fertile and sterile plants

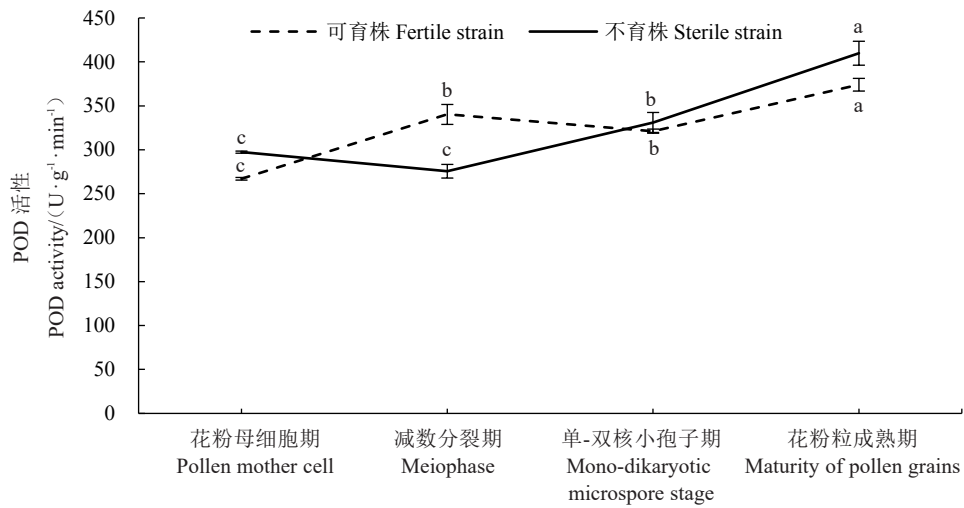


图2 雄性可育株与不育株花蕾 POD 活性比较

Fig. 2 Comparison of POD activity in flower buds of male fertile and sterile plants

于下降趋势,在花粉母细胞期达到最高值,在花粉粒成熟期活性达到最低值,不育株先升高后下降,在减数分裂期达到最高值,在花粉粒成熟期最低,可育株是不育株的 2.9 倍(图 3)。

2.2 花蕾代谢物质含量的变化

雄性可育株可溶性蛋白含量呈先升高后降低的趋势,在单-双核小孢子期达到最高值,而雄性不育株可溶性蛋白含量先下降后上升,在单-双核小孢

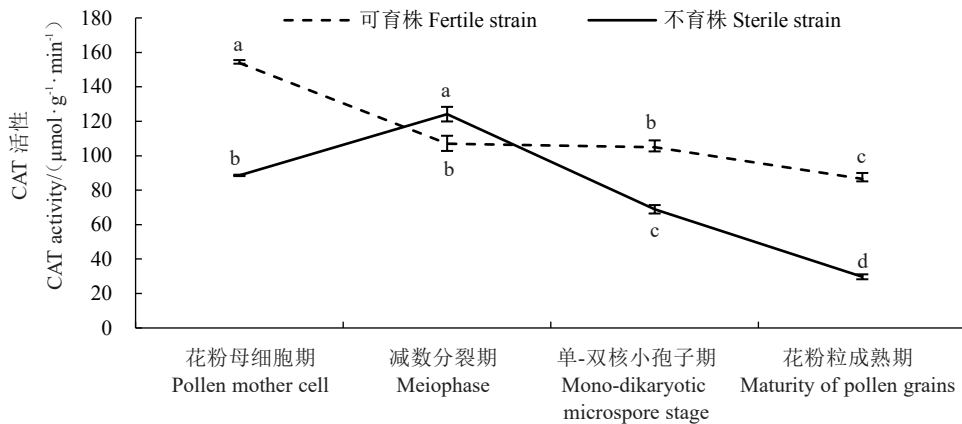


图3 雄性可育株与不育株花蕾 CAT 活性比较

Fig. 3 Comparison of CAT activity in flower buds of male fertile and sterile plants

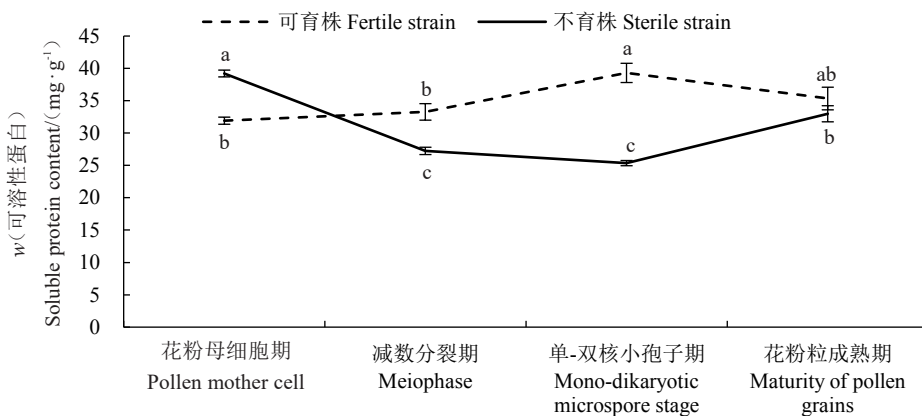


图4 雄性可育株与不育株可溶性蛋白含量比较

Fig. 4 Comparison of soluble protein content between male fertile and sterile plants

子期含量最低,可育株是不育株的1.6倍(图4)。雄性可育株脯氨酸含量在花粉母细胞期和减数分裂期差异不大,在单-双核小孢子期含量上升,雄性不育株前期脯氨酸含量变化较小,在花粉粒成熟期含量降到最低值,可育株是不育株含量的3.1倍(图

5)。雄性不育与可育株可溶性糖含量变化基本一致,在前三个时期的含量变化比较平稳,在花粉粒成熟期含量上升至最高值(图6)。

2.3 花蕾内源激素含量的变化

由表1可知,花蕾不同发育时期 IAA 含量差异

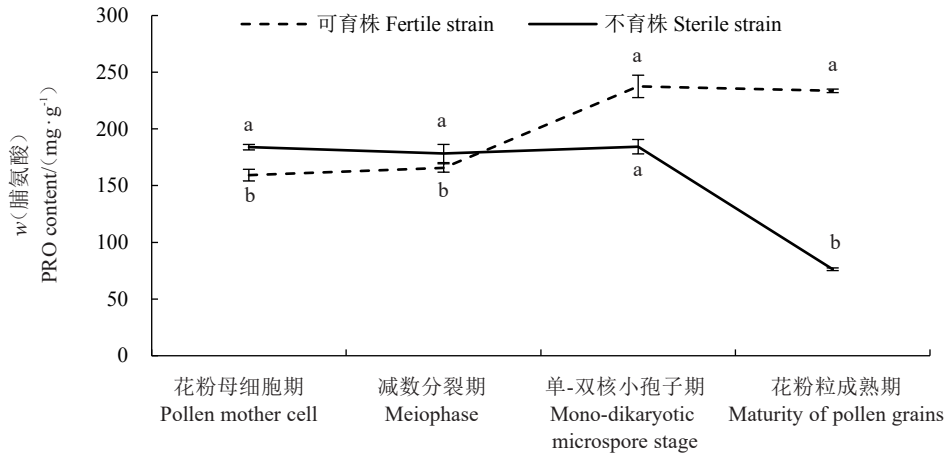


图5 雄性可育株与不育株脯氨酸含量比较

Fig. 5 Comparison of proline content between male fertile and sterile plants

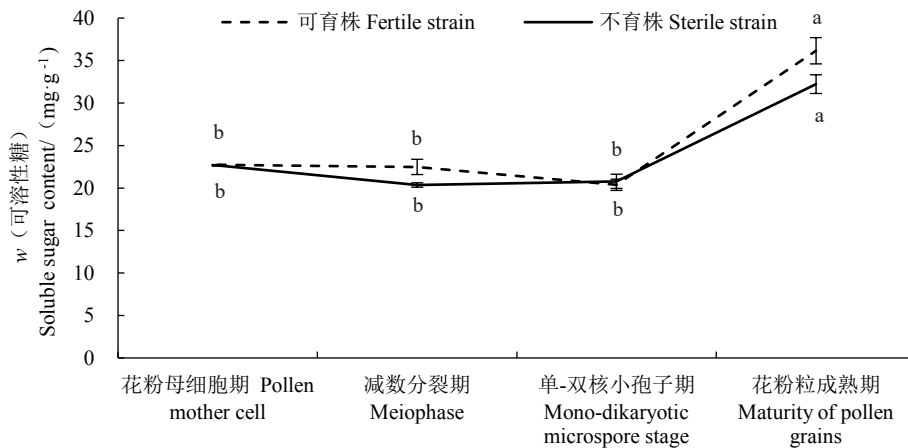


图6 雄性可育株与不育株可溶性糖含量比较

Fig. 6 Comparison of soluble sugar content between male fertile and sterile plants

表1 可育株和不育株不同发育时期雄花蕾中激素含量比较

Table 1 Comparison of hormone content in male flower buds of fertile and sterile plants at different developmental stages ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)

发育时期 Development stage	样品 Sample	w(IAA)	w(ABA)	w(ZR)	w(GA ₃)	w(JA)
花粉母细胞期 Pollen mother cell	可育 Fertility	3.599±0.003 bc	0.589±0.034 ab	10.114±2.776 b	62.016±1.402 f	22.693±1.044 b
	不育 Sterility	4.090±0.548 abc	0.703±0.152 ab	4.096±0.906 c	147.264±1.230 c	3.079±0.009 e
减数分裂期 Meiophase	可育 Fertility	6.596±1.852 a	0.488±0.207 bc	14.586±0.880 a	99.668±0.224 d	27.156±1.248 a
	不育 Sterility	3.380±0.981 bc	0.463±0.002 bc	11.631±2.326 ab	30.772±4.112 g	4.425±1.577 e
单-双核小孢子期 Mono-dikaryotic microspore stage	可育 Fertility	3.980±1.996 abc	0.213±0.019 c	4.919±1.396 c	96.323±1.199 d	8.664±0.517 d
	不育 Sterility	2.455±0.692 c	0.140±0.002 c	11.168±0.594 ab	81.873±0.738 e	3.621±0.567 e
花粉粒成熟期 Maturity of pollen grains	可育 Fertility	5.181±0.441 abc	0.465±0.255 bc	4.992±1.510 c	245.042±4.020 a	11.178±0.489 c
	不育 Sterility	5.530±0.782 ab	0.935±0.198 a	13.280±1.150 ab	213.634±1.340 b	3.797±0.618 e

注:同列不同小写字母表示在0.05水平差异显著。

Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant difference at 0.05 level.

较大,雄性可育株 IAA 含量先升高后降低再升高,不育株 IAA 含量先降低后升高,减数分裂期和单-双核小孢子期 IAA 含量低于可育株;ABA 含量在花蕾发育早期雄性可育株和不育株差异不明显,ABA 含量在花粉粒成熟期不育株显著高于可育株,是可育株含量的 2.0 倍;雄性可育株 ZR 含量先升高后降低,而不育株 ZR 含量呈升高趋势,但在花蕾发育后期差异不大,花蕾发育早期 ZR 含量雄性可育株高于不育株,后期则相反;GA₃ 含量仅在花粉母细胞期不育株高于可育株,其他时期可育株均高于不育株,在可育株中随着花蕾的发育,GA₃ 含量整体呈升高趋势,在不育株中先降低后升高;JA 含量可育株高于不育株,不育株 JA 含量变化不明显,一直处于较低水平,可育株 JA 含量变化差异较大,发育前期高于后期。

3 讨论与结论

植物雄性不育的发生是一个较为复杂的过程,通常受植物体内外各种因素的影响,并伴随着一系列生理生化反应。活性氧在植物体内的积累被认为是雄性不育发生的重要因素之一^[1],SOD、POD 和 CAT 等是酶促防御系统的主要成分。王永琦等^[20]在对西瓜核雄性不育两用系 Se18 的研究中发现,SOD 活性仅在减数分裂期低于可育株,其他时期 SOD 活性均高于可育株,POD 活性不育株高于可育株。马雪璟等^[21]在研究万寿菊花药时发现,POD 和 CAT 活性均为不育株高于可育株。但是抗氧化酶活性与作物种类关系很大,张子学等^[22]研究发现,辣椒雄性不育系从花药减数分裂前开始,不育株中 SOD 活性持续低于可育株。汪李宏^[23]在研究小麦不育材料时发现,雄性可育花蕾中的 CAT 活性显著高于不育花蕾。在本研究中,SOD 活性在花蕾发育前期不育株低于可育株,在花粉粒成熟期不育株高于可育株。不育株 POD 活性先降低后升高,在减数分裂期可育株高于不育株,在花粉粒成熟期降到最低。不育株 CAT 活性先升高后下降,仅在减数分裂期高于可育株。冯小磊等^[2]认为,SOD 和 CAT 活性降低可能是植物雄性败育的原因。

小孢子发育需要积累糖类、氨基酸、蛋白质等大量营养物质,代谢物质的变化会导致花药败育。在植物花发育过程中,脯氨酸为其提供营养物质和能量,促进花粉发育和花粉管伸长^[24-25]。可溶性蛋白包括各种酶分子、酶原等物质,在花蕾形成发育过程中起到重要作用。王永琦^[12]通过对西瓜核雄性

不育系两用系的研究发现,不育株雄花蕾整个时期可溶性蛋白含量均低于可育株,游离脯氨酸含量在单-双核小孢子期和花粉粒成熟期可育株花蕾显著高于不育株。刘齐元等^[26]对烟草雄性不育系的研究发现,不育系的游离脯氨酸含量低于保持系,认为造成花药败育的原因是脯氨酸合成能力减弱。本研究结果跟前人的研究结果一致,雄性不育株雄花蕾可溶性蛋白含量除在花粉母细胞时期高于可育株雄花蕾,其他时期均低于可育株,雄性不育株花蕾脯氨酸含量在单-双核小孢子期和花粉粒成熟期均显著低于可育株花蕾。糖类是植物体内主要的一类有机物,许多学者发现,在雄性不育发生过程中可溶性糖含量也发生了变化。李冰等^[27]发现,茄子反向温敏雄性不育材料花蕾可溶性糖含量均低于可育材料,推断是由营养物质含量不足导致败育发生。与本研究不育株花蕾整个发育时期可溶性糖含量低于可育株结果一致。

植物内源激素是调节生长发育的重要因素,雄性不育的发生与内源激素含量密切相关。许小勇等^[28]研究发现,大白菜 CMS7311 雄性不育系花药发育后期可育株花蕾的 IAA 含量高于不育株,表明 IAA 亏缺是白菜败育的原因之一。在小麦^[29]、百合^[11]、西瓜^[20]等雄性不育系材料的研究中也得到了相似的结果。本研究结果表明,在减数分裂期和单-双核小孢子期可育株花蕾 IAA 含量高于不育株。IAA 缺乏会使不育株体内营养物质不足,导致小孢子发育异常产生败育。刘红艳等^[30]认为,ABA 积累会加速花粉母细胞的死亡,与花粉败育发生密切相关。王永琦等^[20]发现,西瓜雄性不育花蕾在减数分裂期和单-双核小孢子期 ABA 含量高于可育雄花蕾,并认为不育雄花蕾的较早掉落可能与 ABA 含量的变化异常有关。本研究结果表明,ABA 含量在花蕾发育早期雄性可育和不育株差异不明显,在花粉粒成熟期不育株花蕾高于可育株,是可育株的 2.0 倍。吴智明等^[31]在辣椒花蕾发育过程的研究中发现,细胞质雄性不育材料花蕾的 ZR 含量明显低于可育材料。而在亚麻雄性不育系花蕾发育过程中发现,不育花药 ZR 含量高^[32]。在本研究中,雄性可育株花蕾发育早期 ZR 含量高于不育株,后期不育株含量高于可育株,整个发育期不育株 ZR 含量波动不大,可育株发育前期高于后期。安岩等^[33]对胡萝卜雄性不育系花蕾的研究表明,不育系 GA₃ 含量均低于保持系。黄炜^[34]对辣椒核雄性不育两用系的研究发现,不育雄花蕾 GA₃ 含量显著低于可育

株。本研究结果表明,GA₃含量在减数分裂期、单-双核小孢子期、花粉粒成熟期可育株均高于不育株,在可育株中随着花蕾的发育,GA₃含量不断升高,不育株在减数分裂期GA₃含量最低,因此GA₃缺乏可能与不育的发生有关。这与Sawhney等^[35]提出的GA₃降低可能会导致雄性不育的论点一致。Delker等^[36]发现,拟南芥雄性不育株中JA含量低,花丝无法伸长,花药开裂异常。在本研究中,不育株JA含量变化不明显,但一直处于较低水平,可育株JA含量变化差异较大,发育前期高于后期,整个发育期JA含量可育株均高于不育株。JA含量不足可能是前期亏缺的延续,也可能是雄性不育发生的结果。

综上所述,笔者推断雄花蕾中抗氧化酶SOD、POD和CAT活性变化,代谢物质可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量差异及内源激素IAA、ABA、ZR、GA₃和JA的盈亏与西瓜花药败育的发生密切相关,其含量过高或是过低可能导致西瓜雄性不育发生。

参考文献

- [1] 洪奔,陶建敏,农慧兰,等.‘阳光玫瑰’雄性不育株花蕾发育期抗氧化酶活性和内源激素含量的变化[J].西北植物学报,2022,42(3):444-452.
- [2] 冯小磊,范光宇,苏旭,等.植物雄性不育生理生化研究进展[J].作物杂志,2012(3):6-11.
- [3] 朱通通.玉米光温敏无雄穗系Pvtv3生物学特性研究和育种价值评价[D].长沙:湖南农业大学,2022.
- [4] 苑少华,李艳梅,白建芳,等.小麦雄性不育系BS366和FA-101的配合力及杂种优势分析[J].麦类作物学报,2020,40(12):1441-1447.
- [5] 唐焱锋,余东,袁定阳.水稻雄性不育类型及不育机制的研究进展[J].杂交水稻,2023,38(2):1-11.
- [6] 任源,林彦萍.玉米细胞核雄性不育基因的研究进展及其在玉米育种中的应用[J].分子植物育种,2022,20(12):3959-3973.
- [7] NIU F Q, LIU Z H, LIU Y J, et al. Comparative transcriptome analysis reveals the impact of daily temperature difference on male sterility in photo-thermo-sensitive male sterile wheat[J]. BMC Genomics, 2024, 25(1): 740.
- [8] FANG Y X, GUO D S, WANG Y, et al. Rice transcriptional repressor OsTIE1 controls anther dehiscence and male sterility by regulating JA biosynthesis[J]. The Plant Cell, 2024, 36(5): 1697-1717.
- [9] 白云秀.不同温度下PTGMS水稻花药绒毡层PCD和抗氧化特征研究[D].武汉:华中农业大学,2022.
- [10] 蒋会兵,许燕,宋维希,等.厚轴茶雄性不育株花蕾发育过程中的生理生化变化[J].植物生理学报,2020,56(9):1807-1817.
- [11] 贾文杰,郑洁,崔光芬,等.百合育性与花药发育过程中激素和内源物质含量及能量代谢酶活性的关系[J].西北植物学报,2019,39(3):480-488.
- [12] 王永琦.西瓜核雄性不育两用系Se18不育特性的生理生化与分子机制研究[D].陕西杨凌:西北农林科技大学,2020.
- [13] 宋喜悦,胡银岗,马翎健,等.YS型小麦温敏雄性不育系A3314育性转换期间幼穗和叶片中物质含量的变化[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2009,37(8):81-86.
- [14] 刘齐元,朱肖文,刘飞虎,等.烟草雄性不育花蕾发育过程中几种物质含量的变化[J].江西农业大学学报,2007,29(3):336-340.
- [15] 李英贤,张爱民,黄铁城.小麦细胞质雄性不育与花药组织内源激素的关系[J].农业生物技术学报,1996,4(4):307-313.
- [16] TANG R S, ZHENG J C, JIN Z Q, et al. Possible correlation between high temperature-induced floret sterility and endogenous levels of IAA, GAs and ABA in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Plant Growth Regulation, 2008, 54(1): 37-43.
- [17] JIA W, LI X, WANG R, et al. Disruption of the contents of endogenous hormones cause pollen development obstruction and abortion in male-sterile hybrid lily populations[J]. Plants, 2023, 12(22): 3804.
- [18] 黄志.丛枝菌根真菌对甜瓜抗旱性的生理效应及分子机制的研究[D].陕西杨凌:西北农林科技大学,2010.
- [19] 赵卫星,高宁宁,康利允,等.甜瓜双单倍体组培生根过程中内源激素、多胺及相关氧化酶活性的变化[J].果树学报,2023,40(10):2195-2203.
- [20] 王永琦,杨小振,莫言玲,等.西瓜雄性不育系‘Se18’抗氧化酶活性和内源激素含量变化分析[J].园艺学报,2016,43(11):2161-2172.
- [21] 马雪璟,唐楠,张五华,等.万寿菊雄性不育两用系抗氧化酶活性分析[J].青海大学学报,2023,41(5):68-73.
- [22] 张子学,侯喜林.辣椒细胞质雄性不育与活性氧代谢的关系[J].西北植物学报,2005,25(4):799-802.
- [23] 汪李宏.生理型雄性不育小麦花药结构和活性氧变化的研究[D].陕西杨凌:西北农林科技大学,2011.
- [24] 宋亮亮,孙学振,刘英欣.棉花ms5、ms6核雄性不育花药中碳水化合物和游离氨基酸的变化[J].棉花学报,2001,13(6):334-336.
- [25] 刘红艳.芝麻细胞核雄性不育的遗传特性、生理生化及分子标记研究[D].北京:中国农业科学院,2013.
- [26] 刘齐元,朱肖文,刘飞虎,等.烟草游离脯氨酸含量与雄性不育性的关系[J].烟草科技,2007,(5):58-61.
- [27] 李冰,潘秀清,武彦荣,等.茄子反向温敏雄性不育系可溶性糖含量及相关基因表达分析[J].中国瓜菜,2020,33(5):18-23.
- [28] 许小勇,张静,孙希禄,等.大白菜CMS7311雄性不育的发生与花蕾内源激素含量变化的关系研究[J].华北农学报,2014,29(6):177-182.
- [29] ZHANG J K, ZONG X F, YU G D, et al. Relationship between phytohormones and male sterility in thermo-photo-sensitive genic male sterile (TGMS) wheat[J]. Euphytica, 2006, 150(1/2): 241-248.
- [30] 刘红艳,吴坤,杨敏敏,等.芝麻显性细胞核雄性不育系内源激素、可溶性糖和淀粉含量变化[J].中国油料作物学报,2014,36(2):175-180.
- [31] 吴智明,胡开林,符积钦,等.辣椒胞质雄性不育与花蕾内源激素含量的关系[J].华南农业大学学报,2010,31(2):1-4.
- [32] 关天霞,党占海,张建平,等.亚麻温敏型雄性不育系花蕾发育过程中内源激素的变化[J].中国油料作物学报,2007,29(3):248-252.
- [33] 安岩,沈火林,乔志霞,胡萝卜雄性不育系和保持系生理生化特性的比较分析[J].中国瓜菜,2008,21(1):3-7.
- [34] 黄炜.辣椒核雄性不育两用系创制及其不育机理研究[D].陕西杨凌:西北农林科技大学,2012.
- [35] SAWHNEY V K, SHUKLA A. Male sterility in flowering plant: Are plant growth substances involved[J]. American Journal of Botany, 1994, 81(12): 1640-1647.
- [36] DELKER C, STENZEL I, HAUSE B, et al. Jasmonate biosynthesis *Arabidopsis thaliana* enzymes, products, regulation[J]. Plant Biology, 2006, 8(3): 297-306.