

参赛队员姓名: 刘天瑶 胥浩宇 孟元

中学: 中国人民大学附属中学

省份: 北京

国家/地区: 中国

指导教师姓名: 李峰

论文题目: 植物激素 Jasmonates 产生极性
信号传递, 调节茅膏菜捕虫运动过程

论文题目：植物激素 Jasmonates 产生极性信号传递，调节茅膏菜捕虫运动过程

摘要：

茅膏菜是通过黏液腺分泌黏液来捕捉昆虫的食虫植物（carnivorous plant），从达尔文时代就成为了深受博物学家关注和研究的对象。捕捉到猎物后，茅膏菜通过积累茉莉素（Jasmonates, JAs）引起叶片捕虫运动。然而对于茅膏菜如何完成捕虫过程，JAs 信号如何调节茅膏菜的生理反应都了解很少。本文通过扫描电镜、持续延时摄影手段，详细观察记录了两种茅膏菜（*Drosera capensis* 和 *Drosera binata*）捕虫过程及其捕虫反应的差异，并将茅膏菜的捕虫过程分解为腺毛运动和叶片卷曲两个相对独立的运动过程。在用 MeJA（茉莉酸甲酯）处理后，*Drosera capensis* 和 *Drosera binata* 茅膏菜中均能引起向远轴端方向的依次腺体弯曲，中间区域腺毛的破坏不影响远轴端的腺毛的运动，说明极性信号在叶片中传递。由于外施 MeJA 能够恢复 *Drosera binata*（叉叶茅膏菜）的捕虫运动，推测在捕捉到猎物后，*Drosera binata* 不能将猎物的机械刺激转化为合成或者积累 JAs。

关键词：茅膏菜，食虫植物，捕虫运动，茉莉素，极性运输

Title : Phytohormone Jasmonates trigger polar signal transport and regulate insect-trapping movement in *Drosera*

Abstract:

Drosera is a carnivorous plant that secretes mucous from its tentacles to trap insects. It has been elaborately studied by naturalists since Darwin's time. After capturing the prey, Jasmonates (JAs) accumulate and thus induce insect-trapping movements in *Drosera* leaves. However, how the trapping process in *Drosera* works and how the JAs signal regulates it remain largely unknown. In this paper, we observed and recorded the process of insect-trapping movement in *Drosera capensis* and *Drosera binata* using continuous time-lapse photography. We separated the process into two relatively independent motions: tentacles movement and leaf curling. After MeJA (methyl jasmonic acid) treatment, the tentacles of both *Drosera capensis* and *Drosera binata* bend towards the distal end. Damaging the tentacles of *Drosera capensis* that grow on the middle part does not affect the MeJA-induced movement of the tentacles on the distal end. This result confirms the polar signal transport through leaf blade. Applying MeJA externally can restore *Drosera binata's* leaf curling movement, and thus it indicates that *Drosera binata* cannot transform the struggling stimulation to JAs synthesization or accumulation.

Key words: *Drosera*, carnivorous plant, insect-trapping movement, Jasmonates, polar transport

一、研究背景

世界上有 600 多种食虫植物 (Carnivorous Plant), 按照捕虫原理可以大致分为三类, 1 依靠快速运动捕捉猎物的捕蝇草 (flytrap), 2 依靠复杂陷阱结构捕捉猎物的 pitcher plant (例如猪笼草和瓶子草), 3 茅膏菜 (sundew plant) 则是通过腺体分泌黏液捕捉猎物[1]。有关茅膏菜的记录最早见于 12 世纪的意大利萨莱诺, 修道士 Matthaeus Platearius 把它称作“herba sole”, 意思是太阳的植物(sun plant)。当时人们认为茅膏菜在太阳下也能收集露水很神奇, 取了现在的英文名“Sundew”(太阳的露珠)[2]。在 19 世纪, 茅膏菜已经吸引了很多博物学家的关注, 达尔文通过对圆叶茅膏菜 (*Drosera rotundifolia*) 系统的研究工作, 不仅证实了食虫植物的存在, 也发现了很多茅膏菜神奇的生物学特征。茅膏菜的腺体能感受猎物持续、微小的挣扎, 引起腺体和叶片的运动, 形成“外胃”, 分泌大量消化酶分解猎物, 吸收营养物质[3][4]。茅膏菜还能感受极其微量的含氮类化学物质, 在没有猎物的情况下引起捕虫运动。达尔文在给美国植物学家阿萨·格雷的信中称茅膏菜为“最了不起的化学家”[4]。达尔文还记录了一种原产澳大利亚的茅膏菜--*Drosera binata* (叉叶茅膏菜), 这种植物黏住猎物后叶片没有捕虫运动: “叶片, 包括锐形叶尖, 从未见卷曲过” [4]。

自达尔文时代以来, 茅膏菜如何感受外界变化, 作出适当的捕虫运动; 在捕捉到猎物后如何启动内部调控机制、实现复杂的肉食行为等等, 都还缺少深入的研究。在最近的研究中发现, 茅膏菜黏液腺能否分泌黏液受光周期调节, 长日照条件促进分泌黏液, 短日照抑制分泌黏液([5])。人们还发现植物激素茉莉素 (JAs Jasmonates) 是引起 *Drosera capensis* (好望角茅膏菜 Cape sundew) 叶片捕虫运动的信号分子。*Drosera capensis* 原产南非, 捕捉到猎物时, 叶片弯曲部位 JA 含量显著上升, 而生长素含量没有明显变化; 并且在没有猎物的情况下, 外施 JAs (JA-Ile) 也能诱导 *Drosera capensis* 叶片卷曲[3]。在 2017 年, 科学家发现在机械刺激后, 会引起 *Drosera capensis* 腺体的头部和柄部产生动作电位 (APs), 机械刺激、猎物挣扎、损伤都会引起 JAs 积累, 并且会产生酸性磷酸酶 (Acid phosphatases)、蛋白水解酶 (Proteolytic enzymes) 等蛋白酶积累[6]。JAs 广泛参与植物的环境响应、防御反应、生长发育过程当中[7][8][9][10], 是重要的植物激素之一。在食虫植物茅膏菜中 JAs 可能成为了控制捕虫运动的直接信号分

子。

由于植物细胞类型复杂，生物电信号检测难度很大，对于食虫植物茅膏菜是如何感受外界机械刺激并转化成内部电信号；电信号又如何刺激内源激素JAs积累，引起叶片产生复杂的卷曲运动，都还一无所知。就像达尔文在一百多年前所说的那样，“虽然已经对食虫植物开展了较为系统的研究，但整体上仍处于初始阶段，需要探索的未知部分依然无法估量[4]。”

为了能够更好的研究食虫植物如何感知外界环境变化，完成神奇的捕虫过程，我们细致的记录分析了茅膏菜捕虫特征，重新描述了茅膏菜捕虫过程中叶片运动的特点。并且通过茅膏菜捕虫运动的“天然突变体”—*Drosera binata*，深入分析了JAs如何在茅膏菜捕虫过程中发挥作用。初步回答了达尔文记录的为什么 *Drosera binata* 捕捉到猎物之后不能弯曲的问题。

二、实验结果

2. 1 *Drosera capensis* 和 *Drosera binata* 的叶片形态特征和捕虫运动特点。

茅膏菜属 (*Drosera*) 在世界上分布广泛，共有 194 个种[2]，具有极其多样的叶片形态，包括圆盘状、勺状、披针状 (lanceolate leaf)、丝状等等，所有的类型都在叶片上表面分布很多腺体，通过腺体分泌黏液来捕捉昆虫。*Drosera capensis* 和 *Drosera binata* 具有类似的片状叶片形态。*Drosera capensis* 叶片扁平，而 *Drosera binata* 叶片会多次分叉，形态更加复杂。腺体分布于叶片部位，叶柄处无腺体 (Figure1 a、d)。腺体分为长柄的和短柄的两类[11]，长柄的分布在叶片两侧，短柄的主要分布在叶片中间 (Figure1 b、e)。两类茅膏菜的腺体头部和柄部没有明显差别 (Figure1 c、f 和 Figure2)。*Drosera capensis* 捕捉到果蝇后，长柄的腺毛涌向果蝇，叶片会发生 180°的卷曲运动包裹住猎物，而 *Drosera binata* 捕捉到果蝇后，仅局部腺毛涌向猎物，叶片大多数不能明显弯曲 (Figure3 a 和 d; Video1-2)。

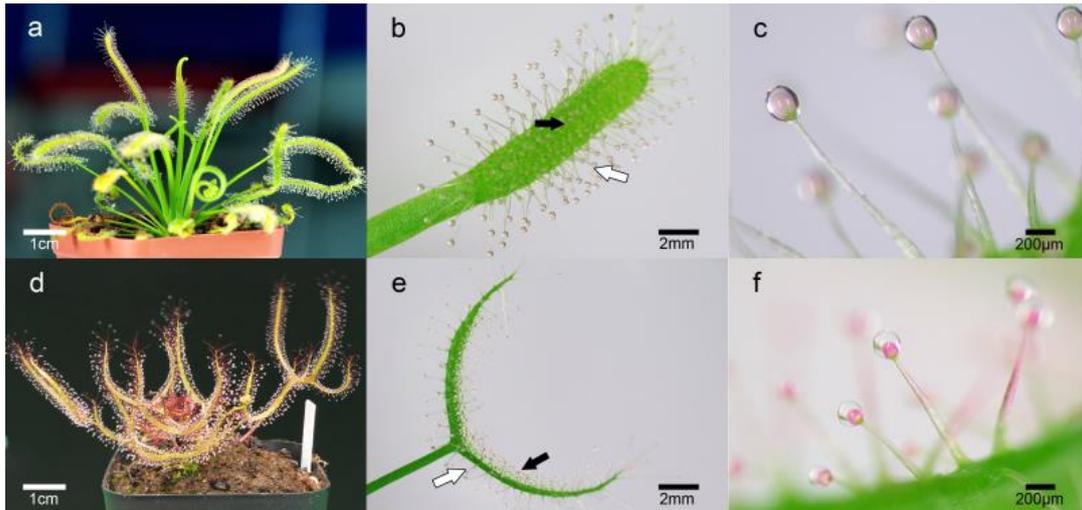


Figure1 *Drosera capensis* 和 *Drosera binata* 叶片形态特征

Drosera capensis (a-c) 和 *Drosera binata* (d-f) 都具有扁平的叶片，叶片上表面具有长柄（白色箭头）和短柄（黑色箭头）两类粘液腺（b），粘液腺分为头部和柄部（c）。标尺如图所示。

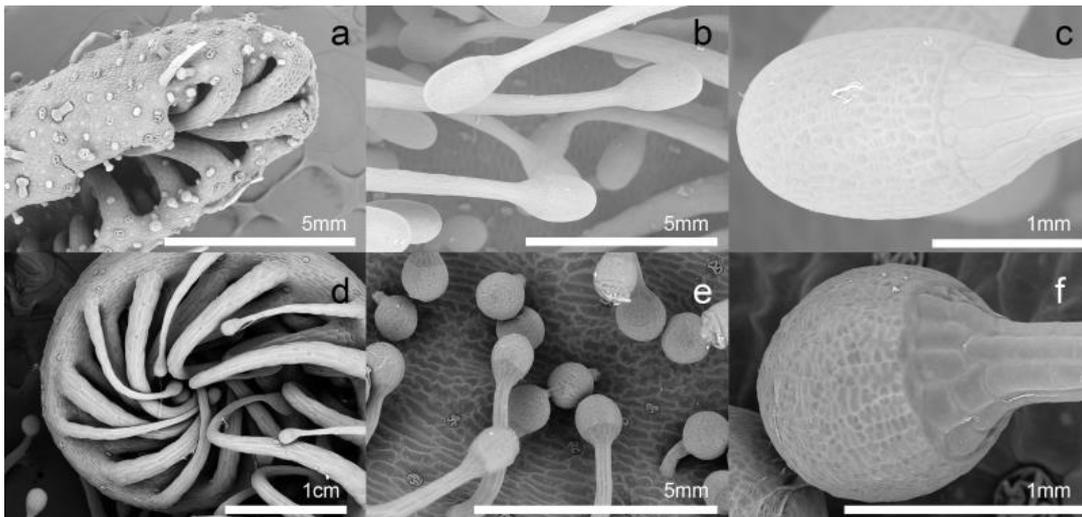


Figure2 *Drosera capensis* 和 *Drosera binata* 具有相似的腺体形态

a-c: *Drosera capensis* 未完全展开幼叶的 SEM。

d-f: *Drosera binata* 未完全展开幼叶的 SEM。两种植物的腺体在结构上没有明显区别。标尺如图所示。

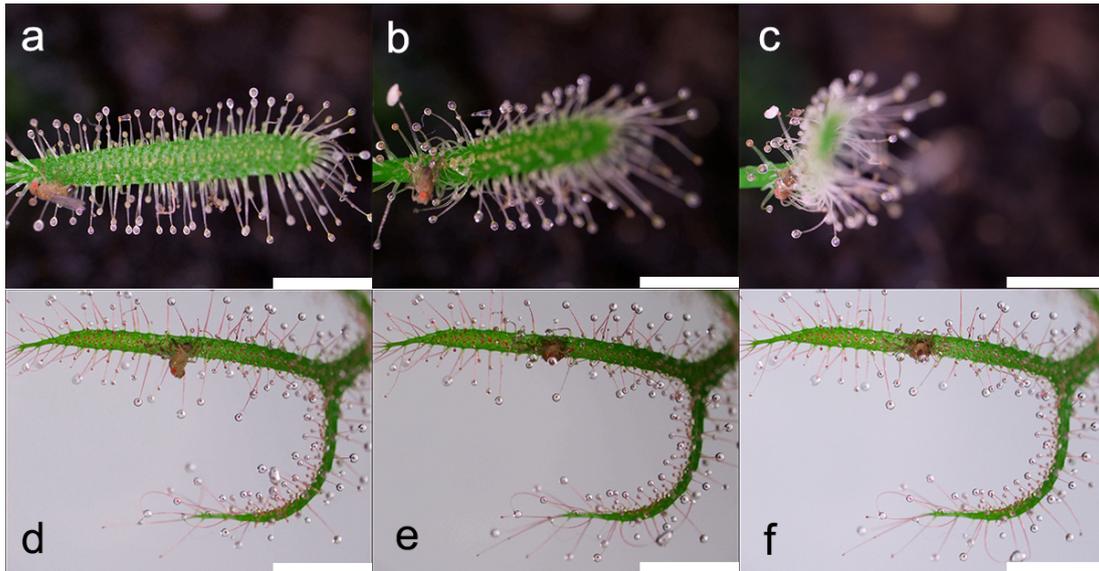


Figure3 在饲喂果蝇后, *Drosera capensis* 和 *Drosera binata* 具有不同的捕虫运动特征

a-c: *Drosera capensis* 饲喂果蝇后 0h (a), 10h (b), 24h (c)。

d-f: *Drosera binata* 饲喂果蝇后 0h (d), 10h (e), 24h (f), 叶片不能弯曲。标尺长度:

5mm。n>5。

2. 2 MeJA (茉莉酸甲酯) 产生极性信号运输, 引起茅膏菜捕虫运动。

不存在猎物的情况下, MeJA 可以引起茅膏菜叶片卷曲运动 ([3])。在使用 MeJA 处理后, 发现 MeJA 不仅能引起叶片卷曲反应, 还能产生极性传递的信号, 引起向远轴端方向的依次腺体弯曲, 而近轴端的腺体始终不会弯曲 (Figure4 a-c, Figure5, Figure6 a, Video3), 在一些成熟老化的 *Drosera capensis* 叶片中还会出现只有腺毛弯曲而无叶片弯曲的现象 (supplemental Video1)。在 *Drosera binata* 中信号的极性运输非常明显, 如果 MeJA 滴加在 *Drosera binata* 的叶片分叉点中央, 则分叉点左右两端叶片上的腺毛都会发生运动, 如果滴加在分叉点的一侧, 则只有同侧下游的腺毛能够发生卷曲运动, 并有一定比例的叶片卷曲 (Figure4 d-i, Figure6 b, Video 4-7)。施加 MeJA 后, *Drosera capensis* 和 *Drosera binata* 发生腺毛运动和叶片卷曲的时间上有明显差别, *Drosera capensis* 在 250min 基本完成反应, 而 *Drosera binata* 需要 500min 以上。在处理 250min 时, *Drosera binata* 对于不同浓度 (0.1mM 和 1mM) 的 MeJA 反应强度相似, 而 *Drosera capensis* 引起捕虫反应所需 JAs 阈值更低。 (Figure 6 c-d)。在 *Drosera capensis* 和 *Drosera*

binata 中都会出现少量个体在只加溶剂 (0.1% TritonX-100) 情况下出现微小叶片运动和腺体运动的情况 (supplemental Video2-3)。由于两类茅膏菜的腺体和叶片都不存在腺毛的周期性节律运动 (supplemental Video4-5)。我们推测, 出现少量个体在无激素和猎物情况下出现捕虫运动, 可能是由于施加液体带来的机械震动刺激造成, 或者是少量植物处于敏感状态。另外通过拍摄视频记录腺毛弯曲运动的时间, 估算由 MeJA 引发的极性信号在 *Drosera capensis* 叶片中的传递速度为 4-6mm/h, 在 *Drosera binata* 叶片中传递速度为 6-9mm/h, 两种茅膏菜中信号传递速度相近。

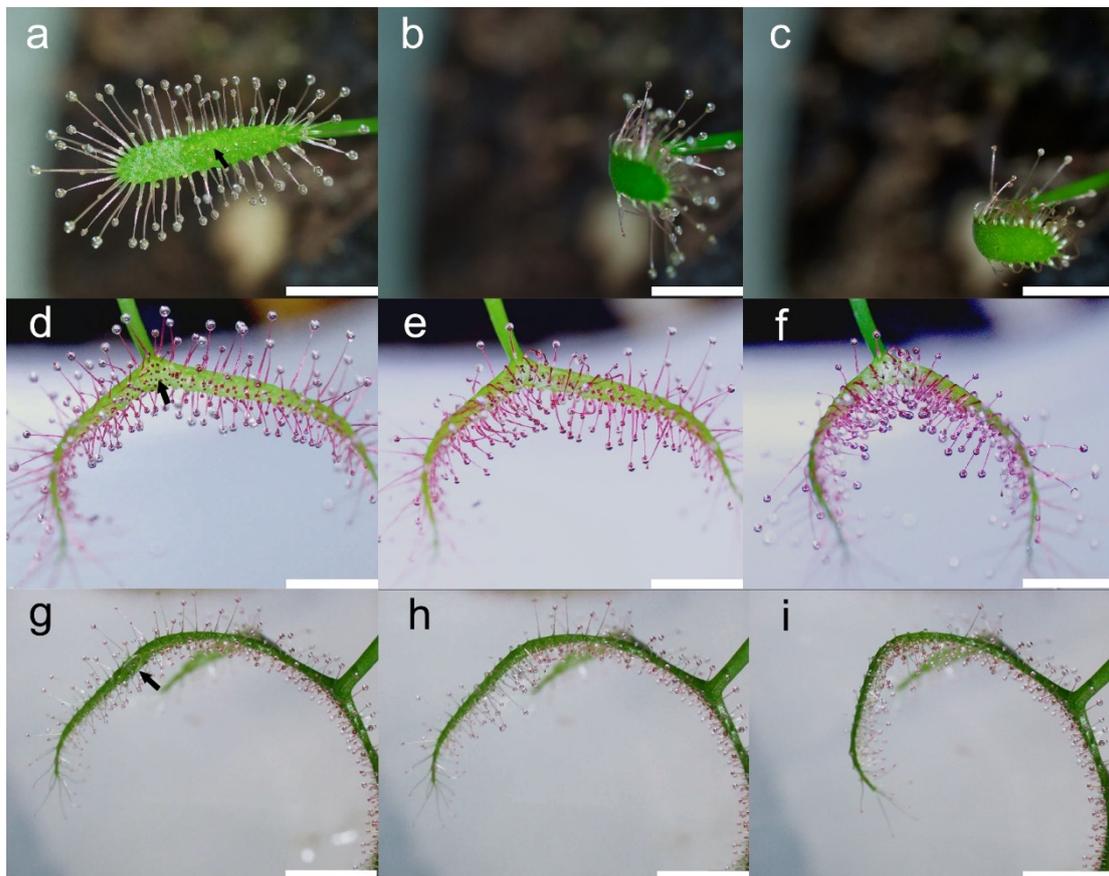


Figure 4 在施加 MeJA 后, *Drosera capensis* 和 *Drosera binata* 均能引起叶片弯曲和腺毛运动

a-c: *Drosera capensis* 施用 MeJA 后 0h (a), 3h (b), 10h (c)。

d-f: *Drosera binata* 叶片分叉点施用 MeJA 后 0h (d), 3h (e), 10h (f)。

g-i: *Drosera binata* 叶片单个分叉上施用 MeJA 后 0h (g), 3h (h), 10h (i)。箭头尖端示激素施加位置。标尺长度: 5mm; MeJA 浓度 1mM。

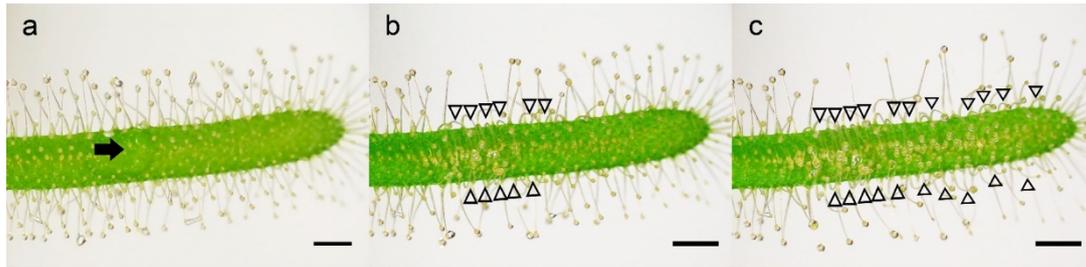


Figure 5 在施加 MeJA 后, *Drosera capensis* 腺毛由近轴端向远轴端依次弯曲

a-c: *Drosera capensis* 施用 MeJA (黑色箭头 1mM) 后 0h (a), 4h (b), 8h (c), 腺毛依次产生弯曲运动 (黑色空心箭头)。标尺长度: 2mm。

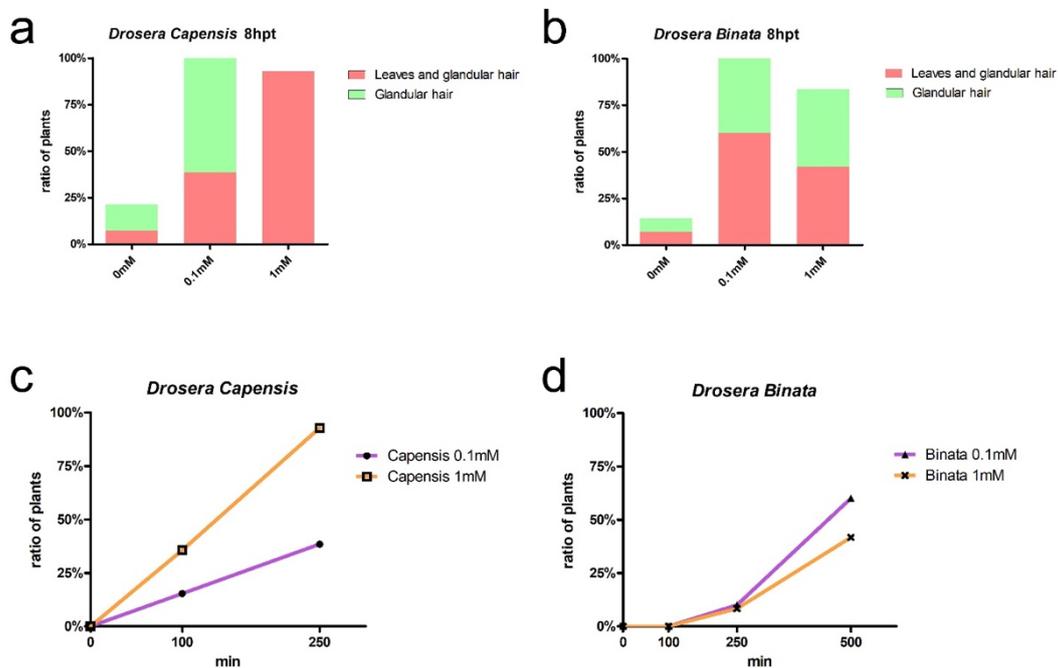


Figure 6 *Drosera capensis* 和 *Drosera binata* 对外施 MeJA 的反应差异

a: *Drosera capensis* 施加不同浓度 MeJA (0mM, 0.1mM 和 1mM) 后 8h 时, 腺体弯曲和叶片卷曲的比例。0mM n=2/14 (仅腺毛弯曲)、1/14 (腺毛、叶片弯曲); 0.1mM n=8/13 (仅腺毛弯曲)、5/13 (腺毛、叶片弯曲); 1mM n=0/14、(仅腺毛弯曲) 13/14 (腺毛、叶片弯曲)。

b: *Drosera binata* 施加不同浓度 MeJA (0.1mM 和 1mM) 后 8h 时, 腺体弯曲和叶片卷曲的比例。0mM n=1/14 (仅腺毛弯曲)、1/14 (腺毛、叶片弯曲); 0.1mM n=4/10 (仅腺毛弯曲)、6/10 (腺毛、叶片弯曲); 1mM n=5/12 (仅腺毛弯曲)、5/12 (腺毛、叶片弯曲)。

c: *Drosera capensis* 外施 MeJA 后 0-4 小时发生捕虫反应比例。

d: *Drosera binata* 外施 MeJA 后 0-8 小时发生捕虫反应比例。

2. 3 MeJA 引起的极性信号运输通过叶片组织传递, 不依赖于腺毛的存在。

为了进一步研究茅膏菜如何传递由 JAs 引起的极性信号, 我们通过化学试剂处理破坏或者人工剪除腺毛, 然后在处理部位上游外施 MeJA, 来检验信号传递是否需要腺毛的存在。经过处理发现, 极性信号依然能够通过腺毛被破坏的区域, 引起远轴端的腺毛产生运动, 但是叶片不再发生卷曲运动 (Figure 7 和 Video 8-9)。

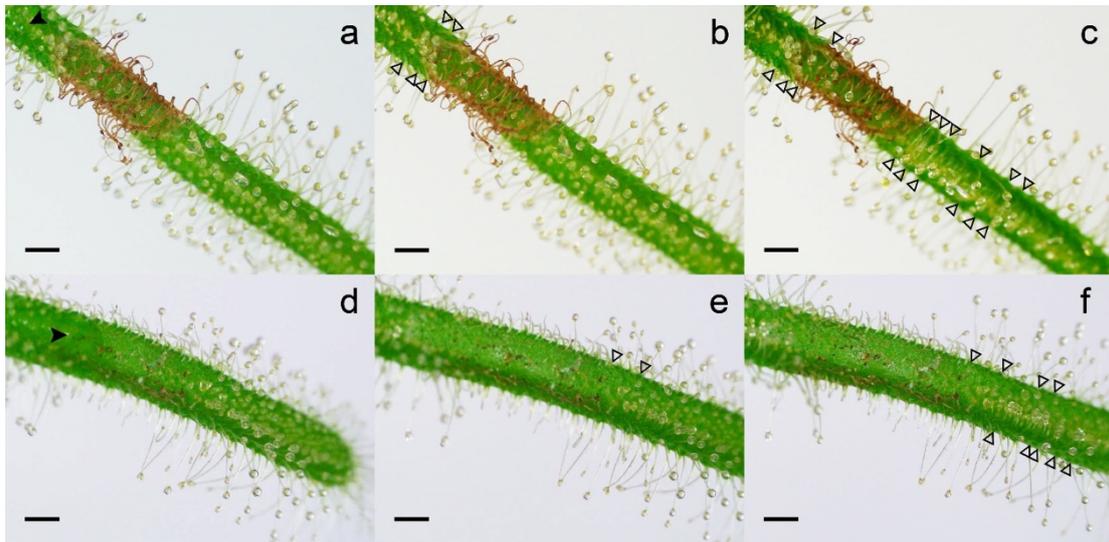


Figure 7 去除腺毛后, 施加 MeJA 仍能引起极性信号传递

通过施加 0.1% Triton X-100 杀死腺毛 (a-c) 或者剪除腺毛 (d-f), 在处理区域上游 (黑色箭头) 外施 MeJA (1mM) 后, 仍能引起信号极性运输, 使下游远端腺体发生弯曲运动 (黑色空心箭头), 但是叶片则失去弯曲能力。a、d-0h, b、e-4h, c、f-10h。标尺 2mm。n>5。

2. 4 引起 *Drosera capensis* 的正常捕虫运动, 需要有长柄腺毛存在。

为了进一步验证茅膏菜捕虫过程中信号传递的空间特征, 检验腺体是否参与外界机械刺激信号转换为植物内部极性信号的传递过程, 我们剪除 *Drosera capensis* 的长柄腺毛, 仍保留短柄腺毛来分泌黏液, 在剪除长柄腺毛的部位饲喂活果蝇。剪除长柄腺毛后, 活果蝇不能引起腺毛运动和叶片卷曲的反应。但是在剪除腺毛的位置施加 MeJA (1mM), 仍然能够引起叶片卷曲和下游远端腺体弯曲 (Figure 8 a-f 和 Video 10-11)。实验结果说明, 如果没有腺毛存在, 机械刺激无法在叶片中引起捕虫运动, 而施加 JAs 则可继续引起捕虫反应。同时也说明长

短两种腺毛可能有不同生理功能，在捕虫运动中扮演不同角色。

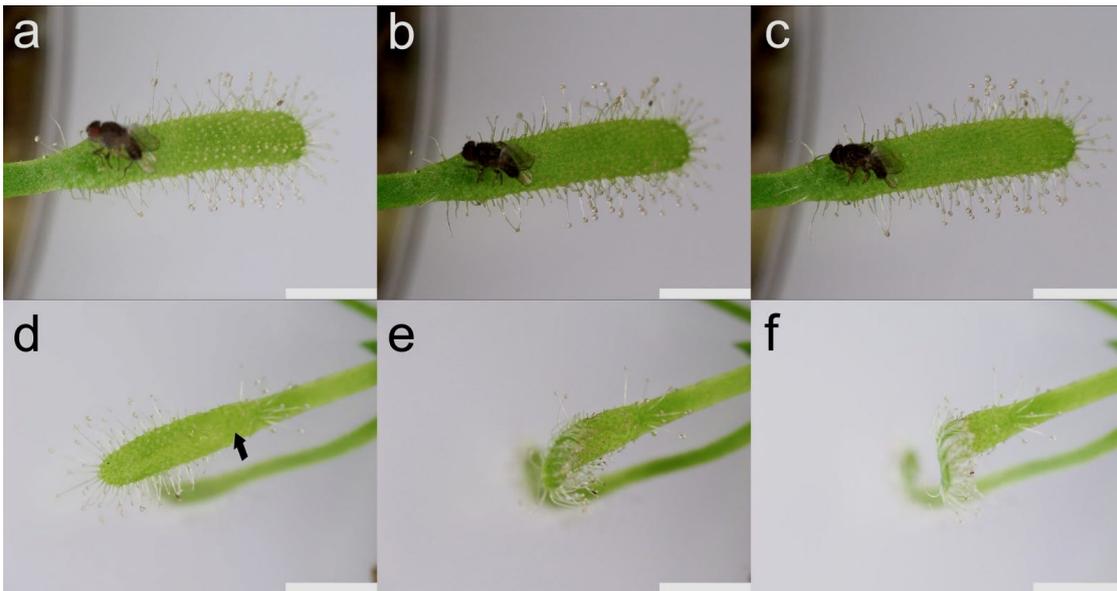


Figure8 叶片的捕虫运动需要有腺毛存在

a-c: 剪除腺毛后，在剪除腺毛区域放置活的果蝇，无法引起叶片卷曲和下游远端腺毛运动。0h (a)，10h (b)，24h (c)。

d-f: 剪除腺毛后，在剪除腺毛区域施加 MeJA (黑色箭头处，1mM)，叶片仍然可以卷曲，下游远轴端腺毛可以运动。0h (d)，10h (e)，24h (f)。标尺：5mm。
n>5。

三、讨论

通过细致的形态学观察和生理学实验，我们系统地分析了茅膏菜的捕虫运动特征，并划分为腺体运动和叶片卷曲运动两个过程，并且初步分析了 MeJA 在叶片中引起的信号极性传递的特征。茅膏菜长短两种腺毛可能承担不同的生物学功能。通过 MeJA 处理，我们还解释了从达尔文时代起就关注 *Drosera binata* 捕虫时不能叶片弯曲的现象：可能是由于 *Drosera binata* 体内不能合成 JAs，或者不能感受机械刺激、转化为其它信号促进 JAs 合成。在人工施加 JAs 时，*Drosera binata* 也能像其它茅膏菜一样，发生腺毛弯曲、叶片卷曲运动。

根据电生理研究结果发现，猎物、机械刺激引起茅膏菜产生的 APs，仅限于腺体头部和柄部，叶片没有检测到明显的 APs[6]。我们的实验结果证明，由 MeJA 引起的内源极性信号传递发生在叶片，腺体被破坏后，仍能在叶片中传递极性信

号。

但是由捕捉到猎物引起的叶片卷曲运动则需要腺体存在：没有长柄腺体，即使捕捉到活果蝇，叶片和远端腺体不能弯曲。但是在去除腺体的部位外施 MeJA，则叶片又可以弯曲了，并且引起信号极性运输，导致远端腺体弯曲。综合电生理实验和本文研究结果，我们推测茅膏菜通过腺毛分泌黏液粘住猎物后，猎物的持续挣扎引起腺毛（主要是长柄腺毛）产生动作电位并传导到叶片组织，引起叶片细胞中 JAs 的积累，在捕捉到猎物的部位引起叶片卷曲运动，并以极性运输的方式向叶片远轴端传递信号，引起更多腺毛弯曲，涌向猎物，使猎物更加难以逃脱。随后茅膏菜分泌各种消化酶，形成外胃来分解猎物。我们实验中新发现的具有极性运输性质的信号可能是某种活性很强的 JAs，也有可能是由 JA 信号途径转化为其它类型的信号。因为根据视频测量的传递速度远慢于已知的植物中 JAs 传递速度，存在 JAs 转换为其它类型信号分子的可能性。

自然界存在“捕虫运动突变体”*Drosera binata*，为我们提供了绝好的机会，来研究 JAs 引起的茅膏菜捕虫运动。我们计划通过 LC-MS/MS 技术，检测 *Drosera capensis* 和 *Drosera binata* 两种茅膏菜在捕捉到猎物后是否内源激素水平有差异。并且通过使用 jasmonic acid, (+)-7-iso-JA-Leu, (+)-7-iso-JA-Val, (+)-7-iso-JA-Met, and (+)-7-iso-JA-Ala 等 JAs 活性分子外施处理[12]，寻找真正起信号作用的 JAs 分子，并推测可能的导致 *Drosera binata* 捕虫运动缺失的相关基因，例如合成 JAs 的重要限速酶。同时，根据已有的 *Drosera binata* 表达谱数据（杨涯实验室未发表数据），结合我们的实验处理，进行系统的基因表达水平分析，寻找 *Drosera capensis* 和 *Drosera binata* 的差异表达基因。通过现代分子生物学技术，我们将深入解释从达尔文时代开始研究的食虫植物。这些研究工作将有助于回答茅膏菜怎样感受外界信息，在没有快速运动能力、没有复杂陷阱结构的情况下，茅膏菜是如何实现捕捉猎物、获得生长发育必须营养物质的；更重要的是在演化过程中，茅膏菜如何把其它植物中用于防御昆虫伤害的 JAs 信号途径转化为捕食昆虫的信号传递手段。

即使能够通过现代生物学技术回答以上演化-发育问题，仍然有很多未解之谜有待探索。例如腺体如何把机械刺激转化为电信号、电信号如何刺激 JAs 积累，尤其是没有含羞草中特殊的叶枕细胞结构的情况下，茅膏菜是如何实现可恢复的

腺毛弯曲、叶片卷曲运动的。正如达尔文所说：需要探索的未知部分依然无法估量。

四、实验材料与方法

4. 1 *Drosera binata* Labill (叉叶茅膏菜) 和 *Drosera capensis* L. (好望角茅膏菜) 购于淘宝店铺小虫草堂, 在温室中培养。温室中温度 25-35°C (白天), 18-22°C (夜晚), 湿度 50%-70%, 长日照。饲喂用残翅大果蝇购于淘宝店铺甲虫联盟, 在 25°C 的空调房间中培养。

4. 2 试剂 MeJA 购于 Sigma-Aldrich, 货号 392707, 4°C 储存。TritonX-100 购于 Sigma-Aldrich, 货号 V900502, 常温储存。用 0.1% TritonX-100 配制成相应浓度的工作液。

4. 3 MeJA 处理和 JAs 处理

将茅膏菜按顺序摆放在固定位置, 每次滴加 2 微升溶液, 用相机定点拍照。分别于 100min, 250min, 400min, 500min 记录一次现象。以腺毛由向外伸展变为向内包裹 (角度变化约为 180 度) 为标准判定腺毛运动; 以好望角茅膏菜叶片与初始状态相比弯曲超过 30 度, 且叶片未死亡为标准判定叶片弯曲; 以叉叶茅膏菜叶片与初始状态相比张角减小超过 20 度, 且叶片未死亡为标准判定叶片弯曲。JAs 氨基酸修饰小分子来自于清华谢道昕实验室, 合成与使用方法见[12]。

4. 4 视频拍摄

好望角茅膏菜与叉叶茅膏菜放置在解剖镜 (奥林帕斯 X7) 下对焦拍摄。设置拍照间隔为 5 分钟, 总时长 8-24 小时。

视频列表

Video 1 *Drosera capensis* catch fly。24h 6000X, 标尺 2mm

Video 2 *Drosera binata* catch fly。24h 6000X, 标尺 2mm

Video 3 Treat *Drosera capensis* with MeJA。10h 3600X, 标尺 2mm

Video 4 Treat *Drosera binata* with MeJA in the branching point。10h 3600X, 标尺 2mm

Video 5 Treat *Drosera binata* with MeJA on one side. 10h 7200X, 标尺 2mm

Video 6 Treat *Drosera binata* with MeJA in the branching point. 12h 5400X, 标尺 2mm

Video 7 Treat *Drosera binata* with MeJA on one side. 12h 5400X, 标尺 2mm

Video 8 Remove tentacles by chemicals before treat with MeJA. 10h 6000X, 标尺 2mm

Video 9 Remove tentacles by scissors before treat with MeJA. 10h 6000X, 标尺 2mm

Video 10 Remove tentacles by scissors before treat with fly. 24h 6000X, 标尺 2mm

Video 11 Remove tentacles by scissors before treat with MeJA. 22h 6000X, 标尺 2mm

supplemental Video 1 Treat *Drosera capensis* old leaf with MeJA. 8h 5400X, 标尺 2mm

supplemental Video 2 Treat *Drosera capensis* with 0.1% Triton X-100. 8h 7200X, 标尺 2mm

supplemental Video 3 Treat *Drosera binata* with 0.1% Triton X-100. 10h 6000X, 标尺 2mm

supplemental Video 4 *Drosera capensis* tentacles don't have rhythmic movement 10h 6000X, 标尺 2mm

supplemental Video 5 *Drosera capensis* tentacles don't have rhythmic movement 10h 6000X, 标尺 2mm

4. 5 材料固定与扫描电镜

① FAA 固定 (100%酒精: 50ml, 37-40%甲醛: 10ml, 乙酸: 5ml)。固定的步骤包括: 取材并将材料浸泡在固定液中 (醛类固定剂); 使用真空泵温和地抽气, 直到材料沉入固定液内; 固定 12-24 小时, 中间换一次固定液。

② 脱水: 过程逐级进行, 一般的程序如下: 50% 乙醇 20-30min; 70% 乙醇 20-30min; 90% 乙醇 20-30min; 100% 乙醇两次, 每次 20-30min。

③ 临界点干燥：材料转移到无水硫酸铜-酒精溶液中，放入样品篮，酒精没过材料，全程过程中材料不能干燥。

④ 喷金 90s：15nm 厚度（需要相对较厚，避免电导过低或不均匀）

⑤ 扫描电镜（Hitachi TM3030）拍照。

五、致谢

感谢北京大学白书农实验室、清华大学谢道昕实验室的老师与研究生同学在实验过程中的指导和无私帮助。感谢清华大学高华在实验和论文写作中的热情帮助。感谢北京大学任合同同学在扫描电镜过程中的指导。感谢美国明尼苏达大学杨涯实验室提供的表达谱数据信息。感谢人大附中毕业生、美国莱斯大学崔羽霏同学在研学过程中的指导与帮助。

参考文献

1. Li, F., *Carnivorous Plant*. Publishing House of Electronics Industry, 2017.
2. McPherson, S., *Carnivorous Plants and their Habitats*. Redfern Natural History Productions, 2010. Volume one.
3. Nakamura, Y., et al., *Jasmonates trigger prey-induced formation of 'outer stomach' in carnivorous sundew plants*. Proc Biol Sci, 2013. 280(1759): p. 20130228.
4. C., D., *Insectivorous plants*. London, UK: John Murray, 1875.
5. DH, W., *Photoperiod regulates Cape Sundew (Drosera capensis) gland secretion and leaf development*. Carnivorous Plant Newsletter, 2015. 44 p. 197-203.
6. Krausko, M., et al., *The role of electrical and jasmonate signalling in the recognition of captured prey in the carnivorous sundew plant Drosera capensis*. New Phytol, 2017. 213(4): p. 1818-1835.
7. Xie, D.X., et al., *COI1: an Arabidopsis gene required for jasmonate-regulated defense and fertility*. Science, 1998. 280(5366): p. 1091-4.
8. Acosta, I.F. and E.E. Farmer, *Jasmonates*. Arabidopsis Book, 2010. 8: p. e0129.
9. Wasternack, C. and B. Hause, *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(6): p. 1021-58.
10. Wasternack, C., *Action of jasmonates in plant stress responses and development--applied aspects*. Biotechnol Adv, 2014. 32(1): p. 31-9.
11. Poppinga, S., et al., *Trap diversity and evolution in the family Droseraceae*. Plant Signal Behav, 2013. 8(7): p. e24685.
12. Yan, J., et al., *Endogenous Bioactive Jasmonate Is Composed of a Set of (+)-7-iso-JA-Amino Acid Conjugates*. Plant Physiol, 2016. 172(4): p. 2154-2164.

本参赛团队声明所提交的论文是在指导老师指导下进行的研究工作和取得的研究成果。尽本团队所知,除了文中特别加以标注和致谢中所罗列的内容以外,论文中不包含其他人已经发表或撰写过的研究成果。若有不实之处,本人愿意承担一切相关责任。

参赛队员:

翟浩宇
刘子涵
孟元

指导老师:

李峰

2017年09月12日

每位作者在研究中的贡献

实验设计——李峰、刘天瑶、胥浩宇、孟元

实验操作——胥浩宇、刘天瑶、孟元

数据处理——刘天瑶、胥浩宇

结论整理——孟元、胥浩宇

论文撰写——李峰、刘天瑶、胥浩宇、孟元