

李结, 黄思源, 符秀梅, 等. 茉莉酸甲酯和乙烯对番茄果实中类胡萝卜素积累的影响 [J]. 华南农业大学学报, 2025, 46(5): 740-748.
LI Jie, HUANG Siyuan, FU Xiumei, et al. Effects of methyl jasmonate and ethylene on carotenoid accumulation in tomato fruits [J]. Journal of South China Agricultural University, 2025, 46(5): 740-748.

茉莉酸甲酯和乙烯对番茄果实中类胡萝卜素积累的影响

李 结¹, 黄思源¹, 符秀梅², 刘平武^{1,3}, 陈银华^{1,3}, 于晓惠¹

(1 海南大学 热带农林学院, 海南 儋州 571737; 2 海南科技职业大学 海南省药食同源植物资源重点实验室, 海南 海口 571126; 3 海南大学 南繁学院 (三亚南繁研究院), 海南 三亚 572024)

摘要:【目的】类胡萝卜素含量是影响番茄 *Solanum lycopersicum* 果实色泽和口感的重要因素。本研究旨在解析在番茄成熟过程中茉莉酸对类胡萝卜素积累的影响。【方法】采摘授粉后 38 d 的番茄果实, 施加外源激素及抑制剂, 培养 5 d 后检测果实中类胡萝卜素的含量, 并利用 qRT-PCR 技术系统分析番茄成熟过程中类胡萝卜素合成基因的表达变化, 研究茉莉酸、乙烯及抑制剂对这些基因表达的影响。【结果】乙烯和茉莉酸甲酯处理组番茄类胡萝卜素的质量浓度是对照组的 1.73 和 1.65 倍, 且类胡萝卜素合成相关基因 *SICRTISO*、*SIPSY1* 的表达量上调。此外, 乙烯生物合成通路基因 *SIACS1*、*SIACS2*、*SIACS3*、*SIACO1*、*SIACO2*、*SIACO3*、*SIACO5* 和 *SIACO6* 及乙烯信号转导通路基因 *SIERF.B3*、*SIEIL2* 的表达量上调, 茉莉酸信号转导通路核心基因 *SIMYC2* 的表达量也上调。【结论】茉莉酸甲酯对番茄果实中类胡萝卜素积累具有上调作用, 并影响主导果实成熟的关键激素——乙烯的合成及信号转导。本研究结果为发现茉莉酸调控番茄果实中类胡萝卜素合成的机制提供了较为重要的线索, 对实现番茄果实的成熟调控有指导意义。

关键词: 番茄; 乙烯; 茉莉酸甲酯; 类胡萝卜素; 基因表达

中图分类号: S641.2

文献标志码: A

文章编号: 1001-411X(2025)05-0740-09

Effects of methyl jasmonate and ethylene on carotenoid accumulation in tomato fruits

LI Jie¹, HUANG Siyuan¹, FU Xiumei², LIU Pingwu^{1,3}, CHEN Yinhu^{1,3}, YU Xiaohui¹

(1 College of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Danzhou 571737, China; 2 Hainan Key Laboratory of Medicinal and Edible Homologous Plant Resources, Hainan Vocational University of Science and Technology, Haikou 571126, China; 3 School of Breeding and Multiplication (Sanya Institute of Breeding and Multiplication), Hainan University, Sanya 572024, China)

Abstract: 【Objective】Carotenoid content is an important factor affecting the color and taste of tomato (*Solanum lycopersicum*) fruit. This study aims to investigate the effect of jasmonic acid on carotenoid accumulation during tomato ripening. 【Method】Tomato fruits at 38 days after pollination were harvested,

收稿日期: 2025-02-20 网络首发时间: 2025-07-14 15:00:18

首发网址: <https://link.cnki.net/urlid/44.1110.S.20250714.1425.007>

作者简介: 李 结, E-mail: 3221314402@qq.com; 通信作者: 陈银华, 主要从事热带作物与微生物互作基础及调控研究, E-mail: yhchen@hainanu.edu.cn; 于晓惠, 主要从事番茄基因功能研究, E-mail: xiaohuiyu@hainanu.edu.cn

基金项目: 海南省自然科学基金面上项目 (324MS011); 海南省自然科学基金青年基金项目 (322QN330); 国家自然科学基金地区基金 (31960526)

treated with exogenous hormones and their inhibitors and cultivated for five days. The carotenoid content was measured, and the expression changes of carotenoid synthesis genes during tomato ripening were systematically analyzed using qRT-PCR technology. The effects of jasmonic acid, ethylene and their inhibitors on the expression of these genes were studied. 【Result】 The results showed that methyl jasmonate and ethylene treatments increased the carotenoid mass concentrations to 1.65-fold and 1.73-fold of the control, respectively, and upregulated the expression levels of carotenoid synthesis-related genes *SICRTISO* and *SIPSY1*. In addition, the expression levels of ethylene biosynthesis pathway genes *SIACS1*, *SIACS2*, *SIACS3*, *SIACO1*, *SIACO2*, *SIACO3*, *SIACO5* and *SIACO6*, and ethylene signal transduction pathway genes *SIERF.B3* and *SIEIL2* were up-regulated. The expression of the core gene *SIMYC2* of the jasmonic acid signal transduction pathway was also up-regulated. 【Conclusion】 Methyl jasmonate positively regulates carotenoid accumulation in tomato fruits, and affects the synthesis and signal transduction of ethylene, the key hormone controlling fruit ripening. This study provides important clues for understanding jasmonic acid-mediated regulation of carotenoid synthesis, with implications for controlling tomato fruit ripening.

Key words: *Solanum lycopersicum*; Ethylene; Methyl jasmonate; Carotenoid; Gene expression

番茄 *Solanum lycopersicum* 是全球重要的蔬菜作物, 具有显著的经济价值和营养价值。在果实成熟过程中, 伴随果实颜色、口感、风味及硬度等一系列变化^[1], 这些变化受外部信号、内源激素和遗传调节因子的影响^[2-3]。色泽的变化是源于类胡萝卜素的大量积累和叶绿素的降解。类胡萝卜素含量是影响番茄果实色泽和口感的重要因素。番茄果实转色伴随着叶绿体向有色体转变, 在有色体中类胡萝卜素积累。类胡萝卜素种类繁多, 主要包括红色的番茄红素和黄色的 β -胡萝卜素^[4]。类胡萝卜素主要在植物的质体中合成, 合成过程中所需的相关酶由核基因编码, 并被转运到质体中直至成熟^[5]。类胡萝卜素的合成过程为: 由两分子的牻牛儿牻牛儿基二磷酸 (Geranylgeranyl pyrophosphat, GGPP) 缩合并在八氢番茄红素合酶 (Phytoene synthase, PSY) 的作用下形成无色的八氢番茄红素, 经八氢番茄红素脱氢酶 (Phytoene desaturase, PDS) 和 ζ -胡萝卜素脱氢酶 (ζ -carotene desaturase, ZDS) 脱氢形成顺式番茄红素, 然后由类胡萝卜素异构酶 (Carotenoid isomerase, CRTISO) 异构为反式番茄红素, 在番茄红素 β -环化酶 (Lycopene beta cyclase, LCYB) 和番茄红素 ϵ -环化酶 (Lycopene epsilon cyclase, LCYE) 的催化下进行环化, 分别生成 α -胡萝卜素和 β -胡萝卜素, 番茄红素的环化导致了类胡萝卜素的多样性^[6]。在许多植物中, LCYBs 由 2 个基因编码: *LCYB1* 编码质体特异性番茄红素环化酶, 强烈激活并促进 β -胡萝卜素积累, *LCYB1* 转录本在叶片、花被片和柱头中表达较低; *LCYB2* 是通过基因复制衍生的 *LCYB1* 旁系同源物, 研究表明, *LCYB2* 转录调

控的缺失可能是导致植物类胡萝卜素含量低的原因^[7-8], 质体特异性 *LCYB2* 的下调让番茄红素大量积累, 并使番茄果实呈现深红色^[9]。

乙烯 (Ethylene, ET) 对呼吸跃变型果实的成熟至关重要, 其生物合成和信号转导途径已被深入研究^[1,10]。大量研究表明, ET 通过调控 ET 应答基因的转录来调控果实成熟, 包括 ET 应答因子 *ERF* 家族基因和 ET 不敏感 3 (*EIN3/EIL*) 转录因子基因, 目前鉴定的多数 *ERFs* 都可以被 ET 诱导, 并且均与果实成熟密切相关^[11-12]。番茄中, *SIERF.B3* 参与调控 ET 的生物合成以及类胡萝卜素积累^[13], 而 *SIERF6* 是类胡萝卜素积累的负调控因子。RNAi 沉默 *SIERF6* 果实类胡萝卜素含量, 相较于野生型, 表型出现更高的类胡萝卜素积累水平。*SIERF6* 对外源 ET 有响应, 且在成熟突变体 *rin* 中, *SIERF6* 的表达水平均显著下降, 表现出 ET 依赖性^[14]。此外, 初级响应因子 *EIN3* 是次级响应因子 *ERF1* 表达的必要条件。过表达 *EIN3* 的转基因植物中, *ERF1* 组成型表达会激活多种 ET 反应基因和表型。*ERF1* 作用于 *EIN3* 和 ET 信号通路的下游, 这表明核蛋白 *EIN3* 和 *ERF1* 在由 ET 气体引发的转录调控级联中依次发挥作用^[15]。*EIN3/EIL* 包含 1 个小的转录因子基因家族, 且不同的 *SIEIL* 家族基因在番茄果实发育过程中具有不同的转录水平, 表明 *SIEIL* 之间的作用不同^[10,16]。在番茄果实成熟过程中, *EIL2* 对 β -胡萝卜素和抗坏血酸的积累具有调控作用, *SIEIL2* 可直接调控 *SIERF.G6* 和 *SIERF.H30* 的转录, 从而增加 *SILCYB2* 的表达, 以促进番茄红素向黄色的 β -胡萝卜素的转化^[17]。

茉莉酸 (Jasmonic acid, JA) 是一种近几年才被认识到的植物激素。JA 在植物中参与抗性调控、花粉育性、次生代谢产物合成等过程^[1], 除此之外, JA 还与果实成熟的多种性状密切相关, 包括 β -胡萝卜素、酚类物质、芳香物质的合成以及果实软化过程^[18], 从而影响果实成熟。JA 在不同果实的成熟调控中发挥着不同的作用, 甚至有时表现出相反的功能。在桃子中, 外源施用茉莉酸甲酯 (Methyl jasmonate, MeJA) 会负调控 ET 及吲哚乙酸 (Indole-3-acetic acid, IAA) 的生物合成及信号转导通路, 使 ET 合成基因 *ACS1* 和 *ACO1* 及受体基因 *ETR2* 在成熟初期短时下调, 同时生长素的合成、转运及感受基因的表达也发生下调, 从而阻碍成熟进程^[19-20]。然而, 对于大多数果实而言, JA 的作用则是加速成熟。在苹果中, JA 通过诱导信号转导途径中的 *MdMYC2* 基因的表达, 促进其与 ET 生物合成基因 *MdACO1* 和 *MdACS1* 启动子的结合, 从而提高果实中的 ET 含量^[21]。在番茄中, *SIMYC2* 过表达能增加果实中番茄红素和类胡萝卜素的含量^[22-23]。在猕猴桃中, 联合施用 JA 和 ET, 也可以通过影响 *NAC* 基因与 *ACS* 基因启动子的结合, 增加 ET 含量^[24]。在番茄中, JA 熏蒸处理可以增加番茄果实中番茄红素、类胡萝卜素、 α -萜类、愈创木酚及其他风味成分、挥发物质以及可溶性固体的含量, 同时抑制果实软化的过程^[25]。

综上所述, JA 对于果实成熟过程中的类胡萝卜素积累具有一定的调控作用, 但在番茄中, JA 对于上述过程影响的研究较少。ET 在番茄成熟过程中发挥了重要作用, JA 在影响果实成熟过程中是否通过 ET 途径, 这些也尚未可知。本研究对番茄果实外源施用 MeJA、ET 及其乙烯抑制剂 (MCP), 探讨 JA 对果实中类胡萝卜素积累的影响及可能的调控通路。通过这一研究, 旨在深入分析 JA 在番茄类胡萝卜素代谢途径中的作用, 为进一步研究 JA 在调控番茄果实成熟中的机制提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

本研究以番茄 AC (*Solanum lycopersicum* Mill. cv Ailsa Craig) 为试验材料, 种植于温室, 营养土与蛭石体积比为 3:1, 培养条件为: 在恒温 (25±1) °C 条件下白天 14 h 及夜间 10 h 培养, 光照强度 250 mmol/(m²·s), 相对空气湿度 80%。选取授粉后 38 d 的番茄果实, 进行不同激素处理, 将处理后的

果实置于光照为 20 000 lux、温度为 25 °C 的条件下培养。培养 5 d 后果实用于类胡萝卜素含量的检测, 将果实随机分为 5 组, 放入专门用于作激素处理的塑料瓶中, 设置 CK、ET、MCP、MeJA 和 MCP+MeJA 5 种处理, 分别用蒸馏水、1 g·L⁻¹ 乙烯利、1 mg·L⁻¹ MCP、100 μmol·mL⁻¹ MeJA 和 1 mg·L⁻¹ MCP+100 μmol·mL⁻¹ MeJA 将果实全部没过浸泡 1 h, 将溶液全部倒掉, 用喷壶把果实表面全部喷上对应试剂, 接着用密封袋将果实密封, 并用黑色塑料袋将其包裹放在 25 °C 培养箱中暗处理 24 h^[26], 每组处理 3 个重复, 最后将处理的材料在液氮中速冻, 并于-80 °C 保存, 用于之后的 RNA 提取。

1.2 方法

1.2.1 类胡萝卜素代谢相关基因的筛选与引物设计 根据文献 [17, 27] 筛选得到番茄类胡萝卜素相关基因, 使用 NCBI-Prime-BLAST 设计引物 (表 1), 由北京擎科生物技术有限公司海口分公司合成, 引物用于 qRT-PCR 分析。

1.2.2 番茄类胡萝卜素含量测定 番茄类胡萝卜素含量测定参照文献 [28] 进行改进, 类胡萝卜素的质量浓度 (单位: μg·mL⁻¹) 用下列公式计算:

$$\rho(\text{总类胡萝卜素}) = D_{450\text{ nm}} \div 0.25 \times V_{\text{样}} \times 1\,000 \div m,$$

式中, $V_{\text{样}}$ 为提取液体积, mL; m 为样本鲜质量, g。

1.2.3 总 RNA 的提取与反转录 以激素处理后的番茄果实为材料, 采用 Trizol 法分别提取 RNA。用琼脂糖凝胶电泳检测总 RNA 的质量, 使用 NANODROP 2000c (Thermo, 美国) 测定其浓度和纯度。根据反转录试剂盒 HiScript IV RT SuperMix for qPCR (+gDNA wiper) 反转录 RNA。

1.2.4 qRT-PCR 分析 以番茄果实各 cDNA 为模板, 根据 TaKaRa 公司的 TB Green™ Premix Ex Taq II (Ti RNaseH Plus) 说明书进行 qRT-PCR, 检测目的基因的表达情况。qRT-PCR 所使用的引物见表 1, 将第 1 链 cDNA 稀释至 100 ng·μL⁻¹ 作为模板, 以 *SIASRI* 为内参基因。反应体系为: TB GreenII 10 μL, cDNA 2 μL, 正、反向引物各 1 μL, ddH₂O 6 μL。反应程序为: 95 °C 预变性 30 s; 95 °C 变性 5 s, 60 °C 退火 34 s, 95 °C 延伸 15 s, 40 个循环; 60 °C 延伸 60 s。同一样品重复 3 个反应, 相对表达量以 2^{-ΔΔCt} 表示。

1.2.5 数据分析 用 Microsoft Excel 进行数据处理和计算, 用 Graphpad Prism 进行 *t* 检验和单因素方差分析, 用 Graphpad Prism 和 Adobe Illustrator 软件进行绘图。

表 1 引物信息
Table 1 Primer information

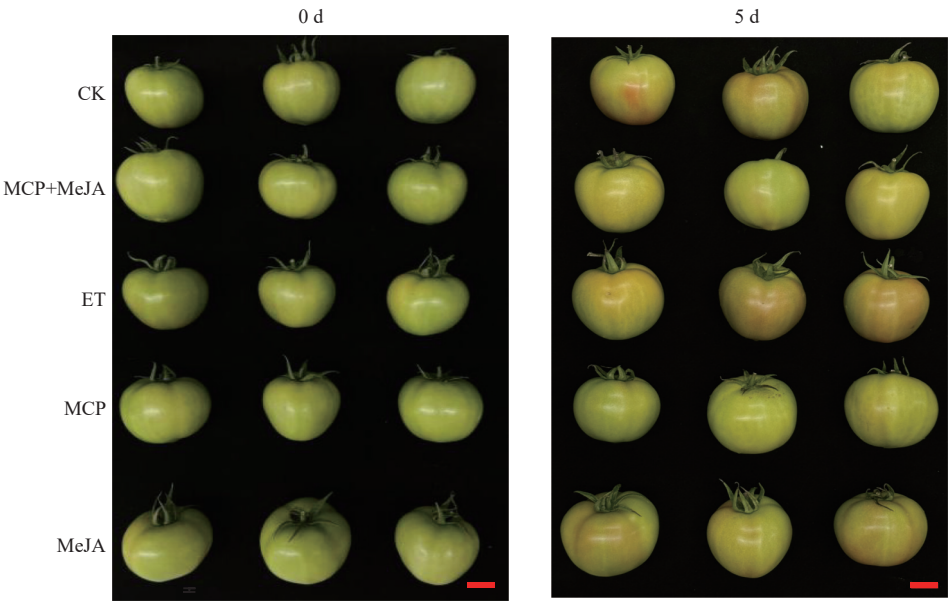
基因名称 Gene name	基因编号 Gene number	正向引物序列(5'→3') Forward primer sequence	反向引物序列(5'→3') Reverse primer sequence
<i>SIPSY1</i>	Solyc03g031860.3	AGAGGTGGTGGAAAGCAA	TCTCGGGAGTCATTAGCAT
<i>SIPDS</i>	Solyc03g123760.3	AAGGCGCTGTCTTATCAGGAAA	TAAACTACGCTTGCTTCCGACA
<i>SIZDS</i>	Solyc01g097810.3	ACCGTACAACACTACGTACAATGG	CATCTGGCGTATAGAGGAGATTG
<i>SICRTISO</i>	Solyc10g081650.2	GCTTTGTGGCTTGAGTTGGG	CTACCAGCATTCTGGGGCAA
<i>SILCYB</i>	Solyc04g040200.3	TTGACTTAGAACCTCGTTATTGG	AACAGTTCCCTTTGTCATTATCTC
<i>SILCYE</i>	Solyc12g008980.2	GCCACAGGTTATTTCAGTCGTCA	CCAGTCCAAAATAGGAAAAACGAT
<i>SIACS1</i>	Solyc08g008087.1	TGTGCTTCAAACAAAGGGACT	AATCCATCCAATCTTCGAAAACG
<i>SIACS2</i>	Solyc01g095080.3	TGGATGGAAAAAGAAGCAACA	TGAGGGAGGAATAGGTGACG
<i>SIACS3</i>	Solyc02g091990.3	TTTTGTGCGAGTCCACTGCTC	AGTCGAAAAAACCCTTGGGA
<i>SIACS4</i>	Solyc05g050010.3	CAAGCACAAATGGAAGAGGAA	CTACGAGCGAGGAATTGGAG
<i>SIACS5</i>	Solyc04g077410.3	ACAATTGCGAATTGGGTTGT	TTAATATATCTTCAATTTCCCTTTCAA
<i>SIACS6</i>	Solyc08g008087.1	AGAACAAGGAGCAAACCTTGAAA	TTCCTTGCTTGGACCATAGG
<i>SIACO1</i>	Solyc07g049530.3	TGCAAGTGCTTAGATCCCAAT	ACCATACATAAGAAGAGCAAATAATG
<i>SIACO2</i>	Solyc12g005940.2	GTGCATAGAGTGATCGCACA	CAACTAGAGCTGGTGCTGGA
<i>SIACO3</i>	Solyc09g089580	TTGATGATTACATGAAGTTATATGCTG	CAATTTGATCAACTAATTCCACATT
<i>SIACO4</i>	Solyc02g081190	GGCTAAGGAGCCTAGGTTTGA	AACAAATTCCCCCTTGAAAAA
<i>SIACO5</i>	Solyc07g026650.3	CACCTCGGCTTTCAGGATT	GAAAAAGGGGAAAATATATCACTG
<i>SIACO6</i>	Solyc02g036350	AAGAGCCAAGGTTTGAAGCA	TCTTTTCTTCCCATTTCCCAT
<i>SIMYC2</i>	Solyc08g076930.1	TGGTGCTAGAGAGACGTGGA	CACATTGGCACTGGAAGCAC
<i>SIERF.B3</i>	Solyc05g052030.1	TCCGATGACATCTCCCCTGT	ATGGCCTTCTCCTTACCCCT
<i>SIEIL1</i>	Solyc06g073720.2	CTACCCCTCACACCTTGCAG	TGCACTTTCCTTGGCTGTCA
<i>SIEIL2</i>	Solyc01g009170.3	CTGAAGGAGGCGGAAACAG	AGCAGGTCCATTGCGATCAA
<i>SIEIL3</i>	Solyc01g096810.3	TTGATCGAAATGGCCCTGCT	GGGTGGAGATACCCCTTCT
<i>SIEIL4</i>	Solyc06g073730.2	GGGGTTCTGTGGGGATCTTG	CGCTGTTAGGACACCAACCT
<i>SIASR1</i>	Solyc04g071610.3	CCTGTTCACCACAAGGACAA	GTGCCAAGTTTACCGATTTC

2 结果与分析

2.1 ET 和 MeJA 促进番茄果实类胡萝卜素积累

ET 和 MeJA 处理的果实颜色比对照组更深

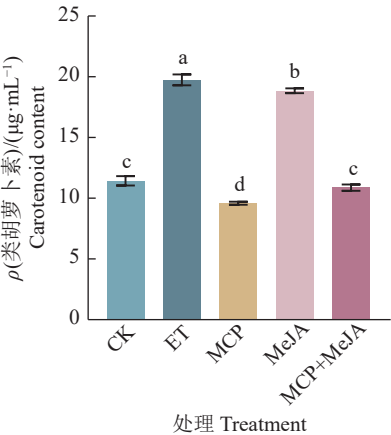
(图 1), 同时, ET 和 MeJA 处理组类胡萝卜素质量浓度是对照组的 1.73 和 1.65 倍, 而 MCP 抑制番茄皮中类胡萝卜素的积累, MeJA 则缓解了部分 MCP 对番茄类胡萝卜素积累的抑制 (图 2)。这些结果表



ET: 乙烯, MeJA: 茉莉酸甲酯, MCP: 乙烯抑制剂, MeJA+MCP : 茉莉酸甲酯+乙烯抑制剂; 标尺=2 cm。
ET: Ethylene, MeJA: Methyl jasmonate, MCP: Ethylene inhibitor, MeJA+MCP: Methyl jasmonate+ethylene inhibitor; Bar=2 cm.

图 1 不同激素处理后番茄果实的表型

Fig. 1 Phenotypes of tomato fruits after different hormone treatments



ET: 乙烯, MeJA: 茉莉酸甲酯, MCP: 乙烯抑制剂, MeJA+MCP: 茉莉酸甲酯+乙烯抑制剂; 柱子上方的不同小写字母表示显著差异 ($P<0.05$, 单因素方差分析)。

ET: Ethylene, MeJA: Methyl jasmonate, MCP: Ethylene inhibitor, MeJA+MCP: Methyl jasmonate+ethylene inhibitor; Different lowercase letters above the bars indicate significant differences ($P<0.05$, One-way ANOVA).

图 2 乙烯和茉莉酸甲酯诱导野生型番茄类胡萝卜素的积累
Fig. 2 Carotenoid accumulation in wild-type tomato induced by ethylene and methyl jasmonate

明, ET 和 JA 在番茄类胡萝卜素积累过程中可能存在相互作用, 并且 JA 可能通过 ET 来调控类胡萝卜素的合成。

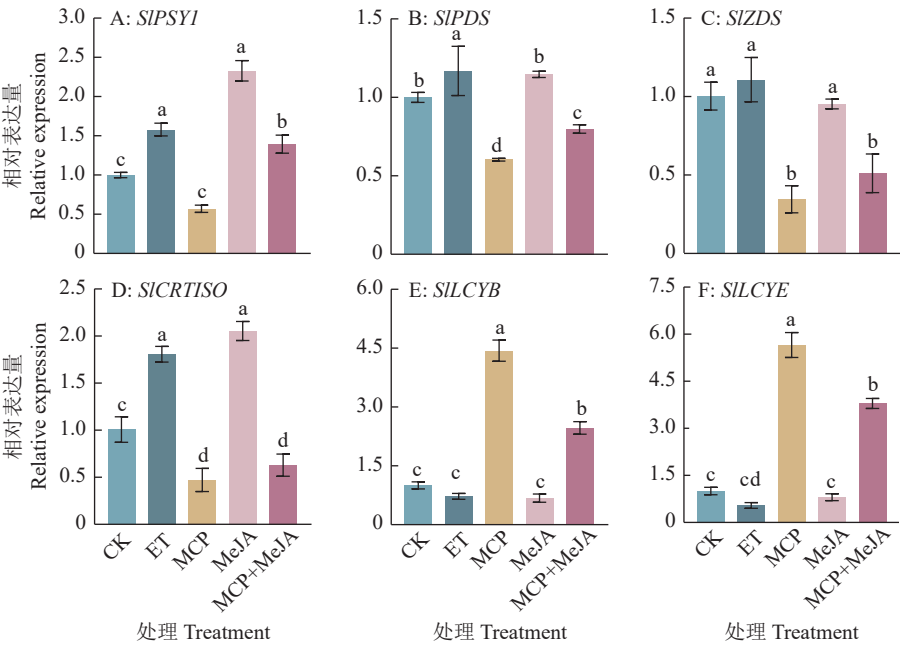
2.2 MeJA 诱导类胡萝卜素合成相关基因的表达

为了进一步从分子水平解析 JA 调控类胡萝卜素合成的机制, 我们在上述处理果实中检测了类胡萝卜素合成途径基因的表达水平。结果 (图 3) 显

示: 暴露于 ET 和 MeJA 的果实中, *SICRTISO* 和 *SIPSY1* 基因的表达水平显著高于对照果实。与对照果实相比, 暴露于 MCP 或 MeJA+MCP 的果实中, *SICRTISO*、*SIPDS* 和 *SIZDS* 基因的表达水平显著降低。而与番茄红素降解相关的基因 *SILCYB* 和 *SILCYE* 在 MCP 和 MeJA+MCP 处理组的表达水平显著高于对照组。这些结果表明 ET 和 MeJA 均能诱导番茄类胡萝卜素合成相关基因的表达, 而 MCP 抑制上述基因的表达。同时, MeJA 能够在一定程度上缓解 MCP 对上述基因的表达抑制作用, 提示 JA 可能通过与 ET 信号通路的相互作用调控类胡萝卜素的合成。

2.3 MeJA 诱导 ET 生物合成关键基因的表达

已有文献报道, *SIACS2* 和 *SIACS4* 在 ET 诱导下表达量上调, 并且与果实成熟过程中表达量上调, 与果实成熟正相关, 此外, *SIACO1* 和 *SIACO4* 的表达随果实成熟而被诱导, 而 *SIACO3* 在果实成熟前期表达量较高^[29-30]。如图 4 所示, 在 MeJA 处理后分析果实中 *SIACS* 基因的表达量, 发现 *SIACSI*、*SIACS2* 和 *SIACS3* 基因表达量均显著高于对照组, 而 *SIACS4*、*SIACS5* 和 *SIACS6* 基因的表达量均显著低于对照组。在 MeJA 处理的果实中, *SIACO1*、*SIACO2*、*SIACO3*、*SIACO5* 和 *SIACO6* 基因的表达量均显著高于对照组, 而 *SIACO4* 基因的表达量显著低于对照组。这些结果表明, MeJA 处



ET: 乙烯, MeJA: 茉莉酸甲酯, MCP: 乙烯抑制剂, MeJA+MCP: 茉莉酸甲酯+乙烯抑制剂; 各图中, 柱子上方的不同小写字母表示显著差异 ($P<0.05$, 单因素方差分析)。

ET: Ethylene, MeJA: Methyl jasmonate, MCP: Ethylene inhibitor, MeJA+MCP: Methyl jasmonate+ethylene inhibitor; In each figure, different lowercase letters above the bars indicate significant differences ($P<0.05$, One-way ANOVA).

图 3 促成熟激素及抑制剂对类胡萝卜素合成相关基因表达的影响

Fig. 3 Effects of maturation hormones and inhibitor on the expressions of genes related to carotenoid synthesis

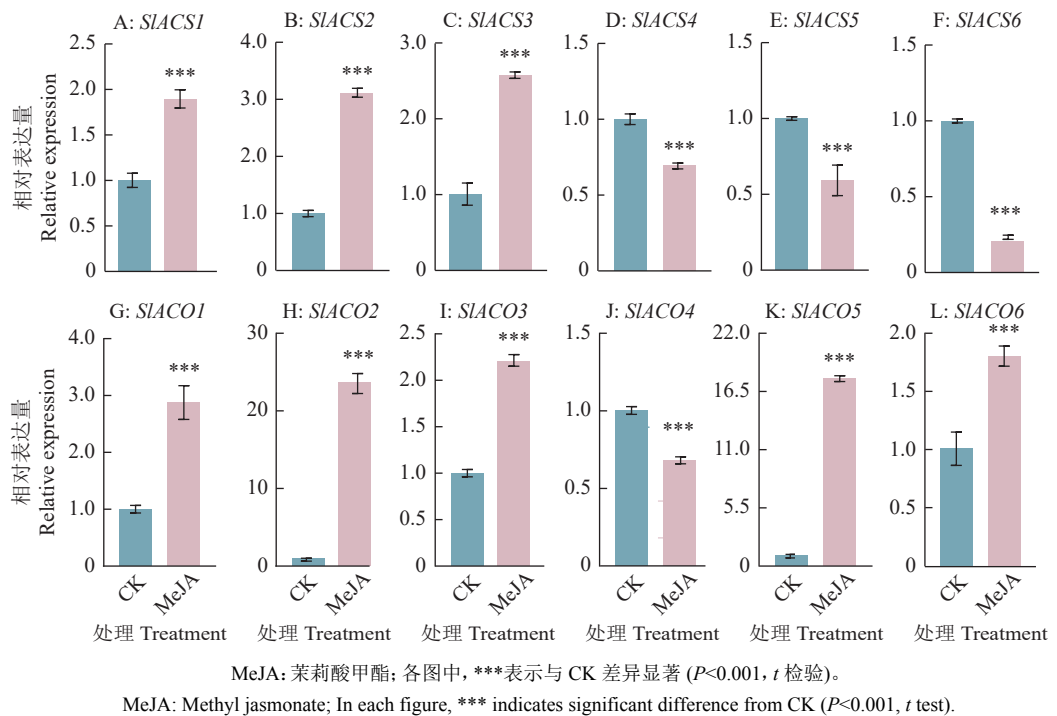


图 4 茉莉酸甲酯对乙烯生物合成关键基因表达的影响

Fig. 4 Effects of methyl jasmonate on the expressions of key genes in ethylene biosynthesis

理显著影响与 ET 合成相关的关键基因表达, 提示 JA 可能通过上调某些 ET 合成相关基因, 调控 ET 的生物合成, 从而促进果实的成熟过程。

2.4 MeJA 影响番茄果实中激素信号转导途径基因的表达

已有文献报道, JA 和 ET 均显著诱导番茄果实

中类胡萝卜素的合成, ET 和 JA 信号途径中多个基因在类胡萝卜素积累中发挥功能^[21,31]。本研究也检测了上述基因的表达。结果 (图 5) 显示, 暴露于 ET 和 MeJA 的果实中, *SIMYC2*、*SIERF.B3*、*SIEIL1*、*SIEIL2*、*SIEIL3* 和 *SIEIL4* 基因的表达量均显著高于对照组, 相比之下, 暴露于 MCP 和 MeJA+MCP 处

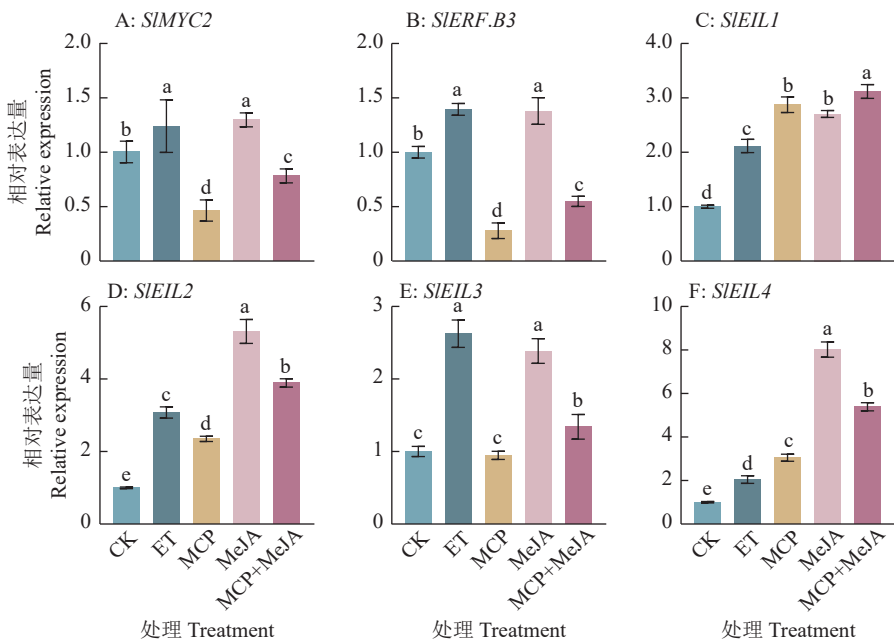


图 5 茉莉酸甲酯对激素信号转导途径基因表达的影响

Fig. 5 Effects of methyl jasmonate on expressions of hormone signaling pathway genes

理的果实中, 这些基因的表达水平较低。此外, 暴露于 ET、MeJA、MCP 和 MeJA+MCP 的果实中, *SIEIL1*、*SIEIL2* 和 *SIEIL4* 基因的表达量均显著高于对照组。这些结果表明, *SIMYC2*、*SIERF.B3*、*SIEIL1*、*SIEIL2*、*SIEIL3* 和 *SIEIL4* 在 ET 和 JA 诱导番茄类胡萝卜素合成过程中发挥重要作用, 且可能是 ET 和 JA 调控番茄类胡萝卜素的一个关键交叉节点。

3 讨论

果实成熟期的色泽变化主要源于类胡萝卜素的积累和叶绿素的降解, 其中番茄红素和 β -胡萝卜素是成熟果实的主要色素成分, 分别决定果实的红色和橙色特征^[32]。在类胡萝卜素合成通路中, *PSYI* 基因编码的 PSY 是该代谢途径的关键限速酶, 其表达水平直接影响类胡萝卜素的积累^[15]。在类胡萝卜素生物合成途径中, 番茄红素环化反应是一个关键分支点: *LCYE* 催化 ε -环化反应生成 α -胡萝卜素, 而 *LCYB* 则介导 β -环化反应生成 β -胡萝卜素^[33]。因此, 在番茄类胡萝卜素代谢过程中, *PSYI*、*LCYB* 及 *LCYE* 构成多基因协同调控网络: *LCYB* 及 *LCYE* 基因上调, 则番茄红素的含量降低; *PSY1* 基因下调, 则抑制类胡萝卜素合成通路; 三者协同使番茄果实呈现橙色表型^[34-35]。

本研究发现, 经 MeJA 处理的番茄果实中类胡萝卜素含量显著增加, 进一步的 qRT-PCR 分析表明, MeJA 能够促进 *SICRTISO* 和 *SIPSYI* 等合成相关基因的表达, 同时抑制 *SILCYB* 和 *SILCYE* 等降解相关基因的转录水平, 从而提高类胡萝卜素的积累。这些结果表明, MeJA 可能通过直接调控类胡萝卜素合成基因的表达, 促进番茄果实成熟期间色素的积累。

类胡萝卜素是番茄果实成熟过程中合成的重要色素营养物质。研究发现, 植物激素 MeJA 在果实成熟过程中起重要作用, 能够不影响收获质量的情况下改善水果颜色并加速成熟^[36]。MeJA 通过引发叶绿素降解, 促进其他有色色素的生物合成, 包括花色素苷和类胡萝卜素的积累^[37]。有研究指出, 颜色的改善与 ET 生物合成的加速密切相关, 尤其是在苹果中^[38]。Kondo 等^[39] 的研究显示, 在梨采后成熟中施用 MeJA 可增加呼吸跃变前期的 ET 生成, 而在达到呼吸跃变期后, MeJA 则抑制 ET 生成, 延缓果实在环境条件下的软化。我们的试验结果与此一致, MeJA 处理不仅能促进番茄果实中类胡萝卜素的积累, 还增强了与类胡萝卜素合成相关基因的表达。

此外, 有研究表明, *SIMYC2* 过表达可以增加番茄果实中番茄红素和类胡萝卜素的含量, *SIMYC2* 在果实发育和成熟过程中调节类胡萝卜素的生物合成^[22-23]。在番茄中, *SIERF.B3* 参与 ET 生物合成调控, 并对类胡萝卜素积累起到重要的作用^[13]。在番茄果实成熟过程中, *EIL2* 对 β -胡萝卜素和抗坏血酸的积累有调控作用, *SIEIL2* 可以直接调控 *SIERF.G6* 和 *SIERF.H30* 的转录, 促进番茄红素向黄色的 β -胡萝卜素转化^[17]。番茄中共鉴定到 8 个 *ACS* 基因家族成员, 其中 *SIACS2* 和 *SIACS4* 在 ET 诱导下, 表达量在果实成熟过程中上升, 且与果实成熟度呈正相关, 而 *SIACS1* 和 *SIACS6* 只在果实成熟初期发挥作用^[40]。*ACO* 催化是 ET 合成途径的最后一步反应。在番茄已克隆得到的 6 个 *ACO* 基因 (*SIACO1*~*SIACO6*) 中, *SIACO1* 和 *SIACO4* 在果实成熟过程中表达量上升^[32], 而 *SIACO2* 主要在花药中表达, *SIACO3* 在果实成熟前期表达较强^[41]。近年来, *ACO* 基因的功能也在多年生果树中得到转基因验证, 包括苹果、梨和猕猴桃等^[42]。在本研究中, MeJA 处理上调了与 ET 生物合成相关的基因, 包括 *SIACS1*、*SIACS2*、*SIACS3*、*SIACO1*、*SIACO2*、*SIACO3*、*SIACO5* 和 *SIACO6* 的表达水平。同时, MeJA 还上调了与 ET 信号转导相关基因的转录水平, 如 *SIERF.B3*、*SIEIL3* 和 *SIEIL4*。这表明, MeJA 促进番茄采后成熟的主要机制之一可能是通过上调 ET 合成相关基因的表达, 同时提升大多数 ET 信号转导相关基因的转录水平, 从而增强 ET 的产生、响应和作用。

综上所述, 本研究揭示了 JA 和 ET 在番茄果实类胡萝卜素合成中的重要作用及其相互作用。JA 不仅通过促进 ET 合成间接促进类胡萝卜素积累, 还可能通过直接调节类胡萝卜素合成途径的基因发挥重要作用。未来的研究可以进一步探索 JA 和 ET 在类胡萝卜素合成中的具体分子机制, 以及它们如何通过其他转录因子和信号通路相互作用, 调控番茄果实的成熟与品质。

4 结论

本研究揭示了 JA 在番茄类胡萝卜素积累及其调控机制中的重要作用。首先, JA 能促进番茄类胡萝卜素的合成与果实着色, 且与果实成熟主导激素 ET 之间可能存在相互作用, JA 可能通过调节 ET 信号通路进一步促进类胡萝卜素的积累。其次, JA 对类胡萝卜素合成相关基因的表达具有显著调控作用, 尤其是 *SICRTISO*、*SIPSYI* 等基因的表达在 JA 处理下显著上调, 与 ET 对上述基因的影响一

致, 而 MCP 处理则抑制了这些基因的表达。此外, JA 还通过上调 ET 合成相关基因, 如 *SIACS1*、*SIACS2*、*SIACS3*、*SIACO1*、*SIACO2*、*SIACO3*、*SIACO5* 和 *SIACO6* 等基因的表达, 调控 ET 的生物合成, 进一步促进果实成熟。最后, JA 信号通路基因 *SIMYC2* 在 MeJA 和 ET 的处理下表达量上调, 表明 *SIMYC2* 在 ET 和 JA 共同调控类胡萝卜素合成过程中发挥着至关重要的作用。因此, JA 可能通过与 ET 相互作用共同参与番茄果实中类胡萝卜素的合成过程, 本研究可以为今后的番茄果实成熟与色泽调控研究提供新的理论基础和研究方向。

参考文献:

[1] ALEXANDER L, GRIERSON D. Ethylene biosynthesis and action in tomato: A model for climacteric fruit ripening[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53(377): 2039-2055.

[2] YAZDANI M, SUN Z, YUAN H, et al. Ectopic expression of *ORANGE* promotes carotenoid accumulation and fruit development in tomato[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17(1): 33-49.

[3] ZHAO X, YUAN X, CHEN S, et al. Role of the tomato *TAGL1* gene in regulating fruit metabolites elucidated using RNA sequence and metabolomics analyses[J]. *PLoS One*, 2018, 13(6): e0199083.

[4] LI L, YUAN H. Chromoplast biogenesis and carotenoid accumulation[J]. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 2013, 539(2): 102-109.

[5] QUIAN-ULLOA R, STANGE C. Carotenoid biosynthesis and plastid development in plants: The role of light[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(3): 1184.

[6] 胡路艳. 套袋影响枇杷果实品质及转录因子 *EjHY5* 调控类胡萝卜素积累的研究[D]. 重庆: 西南大学, 2024.

[7] ALQUEZAR B, ZACARIAS L, RODRIGO M J. Molecular and functional characterization of a novel chromoplast-specific lycopene β -cyclase from *Citrus* and its relation to lycopene accumulation[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(6): 1783-1797.

[8] AHRAZEM O, RUBIO-MORAGA A, LOPEZ R C, et al. The expression of a chromoplast-specific lycopene beta cyclase gene is involved in the high production of saffron's apocarotenoid precursors[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61(1): 105-119.

[9] HU J, WANG J, MUHAMMAD T, et al. Functional analysis of fasciclin-like arabinogalactan in carotenoid synthesis during tomato fruit ripening[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2024, 210: 108589.

[10] LIU L, SHAO Z, ZHANG M, et al. Regulation of carotenoid metabolism in tomato[J]. *Molecular Plant*, 2015, 8(1): 28-39.

[11] PIRRELLO J, PRASAD B C N, ZHANG W, et al. Func-

tional analysis and binding affinity of tomato ethylene response factors provide insight on the molecular bases of plant differential responses to ethylene[J]. *BMC Plant Biology*, 2012, 12: 190.

[12] LIU J, CHEN N, CHEN F, et al. Genome-wide analysis and expression profile of the bZIP transcription factor gene family in grapevine (*Vitis vinifera*)[J]. *BMC Genomics*, 2014, 15: 281.

[13] LIU M, DIRETTO G, PIRRELLO J, et al. The chimeric repressor version of an Ethylene Response Factor (ERF) family member, *Sl-ERF.B3*, shows contrasting effects on tomato fruit ripening[J]. *New Phytologist*, 2014, 203(1): 206-218.

[14] LEE J M, JOUNG J G, MCQUINN R, et al. Combined transcriptome, genetic diversity and metabolite profiling in tomato fruit reveals that the ethylene response factor *SlERF6* plays an important role in ripening and carotenoid accumulation[J]. *The Plant Journal*, 2012, 70(2): 191-204.

[15] SOLANO R, STEPANOVA A, CHAO Q, et al. Nuclear events in ethylene signaling: A transcriptional cascade mediated by ETHYLENE-INSENSITIVE3 and ETHYLENE-RESPONSE-FACTOR1[J]. *Genes & Development*, 1998, 12(23): 3703-3714.

[16] YOKOTANI N, TAMURA S, NAKANO R, et al. Characterization of a novel tomato EIN3-like gene (*LeEIL4*)[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54(393): 2775-2776.

[17] CHEN C, ZHANG M, ZHANG M, et al. ETHYLENE-INSENSITIVE 3-LIKE 2 regulates β -carotene and ascorbic acid accumulation in tomatoes during ripening[J]. *Plant Physiology*, 2023, 192(3): 2067-2080.

[18] PEREZ A G, SANZ C, RICHARDSON D G, et al. Methyl jasmonate vapor promotes β -carotene synthesis and chlorophyll degradation in Golden Delicious apple peel[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 1993, 12: 163-167.

[19] SOTO A, RUIZ K B, ZIOSI V, et al. Ethylene and auxin biosynthesis and signaling are impaired by methyl jasmonate leading to a transient slowing down of ripening in peach fruit[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2012, 169(18): 1858-1865.

[20] ZIOSI V, BONGHI C, BREGOLI A M, et al. Jasmonate-induced transcriptional changes suggest a negative interference with the ripening syndrome in peach fruit[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(3): 563-573.

[21] LI T, XU Y, ZHANG L, et al. The jasmonate-activated transcription factor *MdMYC2* regulates ETHYLENE RESPONSE FACTOR and ethylene biosynthetic genes to promote ethylene biosynthesis during apple fruit ripening[J]. *The Plant Cell*, 2017, 29(6): 1316-1334.

[22] ZHANG Y, XING H Y, WANG H, et al. *SIMYC2* interacted with the *SITOR* promoter and mediated JA signaling to regulate growth and fruit quality in tomato[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1013445.

[23] ZHAO X, LI F, LI X, et al. Integrated transcriptomic and metabolomic analyses revealed the role of *SIMYC2* in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) fruit development and ripening[J]. *Scientia Horticulturae*, 2024, 325: 112691.

[24] WU Y, LIU X, FU B, et al. Methyl jasmonate enhances ethylene synthesis in kiwifruit by inducing *NAC* genes that activate *ACS1*[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2020, 68(10): 3267-3276.

[25] LIU L, WEI J, ZHANG M, et al. Ethylene independent induction of lycopene biosynthesis in tomato fruits by jasmonates[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(16): 5751-5761.

[26] LIU H, MENG F, MIAO H, et al. Effects of postharvest methyl jasmonate treatment on main health-promoting components and volatile organic compounds in cherry tomato fruits[J]. *Food Chemistry*, 2018, 263: 194-200.

[27] 曾文静, 杨军, 陈世美杰, 等. 番茄成熟过程中细胞壁代谢相关基因的表达及外源乙烯和 ABA 处理对其表达的影响[J]. 农业生物技术学报, 2021, 29(6): 1040-1049.

[28] SUN Q, HE Z, FENG D, et al. The abscisic acid-responsive transcriptional regulatory module *CsERF110-CsERF53* orchestrates *Citrus* fruit coloration[J]. *Plant Communications*, 2024, 5(11): 101065.

[29] 郭俊娥. 番茄组蛋白去乙酰化酶家族基因 *SIHDA1* 和 *SI-HDT3* 的功能研究[D]. 重庆: 重庆大学, 2017.

[30] HORIE Y, ITO H, KUSABA M, et al. Participation of chlorophyll b reductase in the initial step of the degradation of light-harvesting chlorophyll a/b-protein complexes in Arabidopsis[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2009, 284(26): 17449-17456.

[31] ALBA R, PAYTON P, FEI Z, et al. Transcriptome and selected metabolite analyses reveal multiple points of ethylene control during tomato fruit development[J]. *The Plant Cell*, 2005, 17(11): 2954-2965.

[32] NAKATSUKA A, MURACHI S, OKUNISHI H, et al. Differential expression and internal feedback regulation of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase, 1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase, and ethylene receptor genes in tomato fruit during development and ripening[J]. *Plant Physiology*, 1998, 118(4): 1295-1305.

[33] TAO X, WU Q, LI J, et al. Ethylene biosynthesis and signal transduction are enhanced during accelerated ripening of postharvest tomato treated with exogenous methyl jasmonate[J]. *Scientia Horticulturae*, 2021, 281: 109965.

[34] FRASER P D, TRUESDALE M R, BIRD C R, et al. Carotenoid biosynthesis during tomato fruit development (evidence for tissue-specific gene expression)[J]. *Plant Physiology*, 1994, 105(1): 405-413.

[35] PERVEEN R, SULERIA H A R, ANJUM F M, et al. Tomato (*Solanum lycopersicum*) carotenoids and lycopenes chemistry; Metabolism, absorption, nutrition, and allied health claims: A comprehensive review[J]. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 2015, 55(7): 919-929.

[36] RONEN G, CARMEL-GOREN L, ZAMIR D, et al. An alternative pathway to β -carotene formation in plant chloroplasts discovered by map-based cloning of beta and old-gold color mutations in tomato[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, 97(20): 11102-11107.

[37] KONDO S. Usage and action mechanism of oxylipins including jasmonic acid on physiological aspects of fruit production[J]. *Scientia Horticulturae*, 2022, 295: 110893.

[38] REHMAN M, SINGH Z, KHURSHID T, et al. Preharvest spray application of methyl jasmonate promotes fruit colour and regulates quality in M7 Navel orange grown in a Mediterranean climate[J]. *Australian Journal of Crop Science*, 2021, 15(3): 387-393.

[39] WHALE S K, SINGH Z. Endogenous ethylene and color development in the skin of ‘Pink Lady’ apple[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2007, 132(1): 20-28.

[40] KONDO S, YAMADA H, SETHA S. Effect of jasmonates differed at fruit ripening stages on 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) synthase and ACC oxidase gene expression in pears[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2007, 132(1): 120-125.

[41] BARRY C S, LLOP-TOUS M I, GRIERSON D. The regulation of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase gene expression during the transition from system-1 to system-2 ethylene synthesis in tomato[J]. *Plant Physiology*, 2000, 123(3): 979-986.

[42] 宋敏. 番茄 *SIE1L* 对乙烯合成的转录调控[D]. 杭州: 浙江大学, 2014.

【责任编辑 庄 延】