

## 远红光介导茉莉酸调控番茄种子萌发的分子机制

莫秋香<sup>1,4</sup>, 高莉薇<sup>1,2\*</sup>, 刘振<sup>1,3</sup>, 毕建杰<sup>1</sup>, 胥倩<sup>1,3\*\*</sup>

1. 山东农业大学农学院, 山东 泰安 271018
2. 山东农业大学未来技术学院(齐鲁学堂), 山东 泰安 271018
3. 山东农业大学德州齐河小麦产业研究院, 山东 德州 251199
4. 安徽达健医学科技有限公司广州分公司, 广东 广州 510700

**摘要:** 种子萌发是植物生长发育的关键生理阶段,对农业生产具有重要影响。番茄(*Solanum lycopersicum*)作为全球主要蔬菜作物之一,其种子休眠与萌发的调控机制的解析,不仅有助于提升番茄产业效益,也为理解植物种子萌发的分子机理提供了新的视角和参考依据。本研究以番茄栽培品种以及茉莉酸合成和信号传导途径的突变体作为试验材料,探究茉莉酸和远红光对种子萌发的影响。试验结果显示:外施低浓度(1  $\mu\text{M}$ )茉莉酸可促进番茄种子萌发,而高浓度(5-100  $\mu\text{M}$ )则显著抑制;通过茉莉酸合成和信号传导途径遗传材料表明,茉莉酸合成途径和信号途径均有抑制番茄种子萌发的作用;远红光抑制番茄种子萌发,可通过抑制茉莉酸生物合成进而提高脱落酸(ABA)积累水平,最终实现对种子萌发的调控。进一步的试验表明,该过程依赖于茉莉酸信号途径核心转录因子MYC2的介导,在MYC2-RNAi种子中,远红光处理和黑暗条件下,ABA含量差异消失,同时远红光对SIDOG1(番茄萌发延迟蛋白基因)、SINCEDI(番茄ABA生物合成关键基因)和SIGAI(番茄赤霉素不敏感基因)等关键基因的显著上调作用也不复存在。本研究揭示了番茄种子萌发的光信号调控,依赖于茉莉酸信号途径对ABA合成的调控,为作物遗传改良和种子处理技术提供了理论支撑。

**关键词:** 番茄; 种子萌发; 远红光; 茉莉酸

中图分类号: S330.2+5

文献标识码: A

文章编号: 1000-2324(2026)02-0355-10

## Molecular Mechanism of Far-Red Light-Mediated Jasmonate Regulation of Tomato Seed Germination

MO Qiu-xiang<sup>1,4</sup>, GAO Li-wei<sup>1,2\*</sup>, LIU Zhen<sup>1,3</sup>, BI Jian-jie<sup>1</sup>, XU Qian<sup>1,3\*\*</sup>

1. College of Agronomy/Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China
2. College of Future Technology (Qilu College)/Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China
3. Shandong Agricultural University Dezhou Qihe Wheat Industry Research Institute, De'zhou 251199, China
4. Anhui Dajian Medical Technology Co., Ltd. Guangzhou Branch, Guang'zhou 510700, China

**Abstract:** Seed germination is a critical physiological stage in plant growth and development, with significant implications for agricultural production. Tomato (*Solanum lycopersicum*), as a globally important vegetable crop, elucidating the regulatory mechanisms governing its seed dormancy and germination not only enhances tomato industry efficiency but also provides new perspectives and references for understanding the molecular basis of seed germination in plants. This study utilizes cultivated tomato varieties and mutants in jasmonic acid (JA) biosynthesis and signaling pathways as experimental materials to investigate the effects of JA and far-red light (FR) on seed germination. Experimental results demonstrate that exogenous application of low-concentration JA (1  $\mu\text{M}$ ) promotes tomato seed germination, whereas higher concentrations (5-100  $\mu\text{M}$ ) significantly inhibit it. Genetic evidence from JA biosynthesis and signaling mutants reveal that both pathways exert inhibitory effects on seed germination. Far-red light suppresses tomato seed germination through downregulation of JA biosynthesis, which subsequently elevates abscisic acid (ABA) accumulation, ultimately regulating germination. Further experiments show that this regulatory process depends on MYC2, a core transcription factor in JA signaling. In MYC2-RNAi seeds, the differential ABA content between far-red light treatment and dark conditions disappear, accompanied by the elimination of far-red light-induced upregulation of key genes including SIDOG1 (a tomato delayed germination protein gene), SINCEDI (a pivotal ABA biosynthesis gene), and SIGAI (a gibberellin-insensitive gene). This study uncovers that the

收稿日期: 2025-05-28

修回日期: 2026-03-06

基金项目: 双一流建设专项 茉莉酸调控番茄种子休眠(20170921)

第1作者简介: 莫秋香(1990-),女,硕士,工程师,研究方向:生物医药工程。E-mail:qiuqiangmo@yeah.net

\*同等贡献作者: 高莉薇(2003-),女,本科生,研究方向:作物遗传育种。E-mail:g17660265179@163.com

\*\*通讯作者: Author for correspondence. E-mail:xuqian@sdau.edu.cn

photoregulation of tomato seed germination is mediated through JA signaling pathway-dependent modulation of ABA biosynthesis, providing a theoretical foundation for crop genetic improvement and seed treatment technologies.

**Keywords:** Tomato; seed germination; far-red light; jasmonic acid

番茄作为全球重要的蔬菜作物,不仅提供了丰富的维生素、矿物质和抗氧化物质等营养成分,更是中国设施农业中的支柱性产业产物<sup>[1]</sup>。其种子在果实内的胎萌现象直接影响番茄果实的品质、口感和营养价值。不适宜的环境会抑制种子萌发,影响作物产量与品质<sup>[2]</sup>。

番茄种子萌发阶段作为其生命周期的起始和关键环节,不仅决定着幼苗的建成质量,更通过影响后续的营养生长和生殖生长过程,最终调控作物的产量形成。研究表明,种子萌发是一个受内外因素精密调控的复杂生理过程,涉及多种激素信号转导和转录调控网络的协同作用<sup>[2]</sup>。种子由休眠向萌发的转变这一过程当中不仅受植物生长激素的影响,还受其生态环境的调控,包括内源性激素的精细调控和环境<sup>[3]</sup>。光照是植物生长发育的关键环境因子,光信号通过影响植株的形态建成、代谢调控及萌发启动等多过程并发挥多重生物学效应。研究认为,植物一般依靠多种光受体来感应外界环境的光信号,而这些光受体则被划分为四个大类:光敏色素(红光和远红光受体)、UV-A受体(感应紫外光)、隐花色素和向光素(蓝光受体),以及UV-B受体UVR8<sup>[4-7]</sup>。红光与远红光通过光受体phyA和phyB进行传导,调控下游转录因子与细胞功能以及萌发相关基因(例如*DOG1*)的表达,进而影响脱落酸(ABA)和赤霉素(GA)的合成,最终实现对种子萌发过程的调控。而光对内源激素水平的调控主要涉及四个关键途径,即GA的合成、GA信号的传导、ABA的合成以及ABA信号的传导<sup>[8-10]</sup>。此外,ABA作为维持种子休眠的核心调控因子,其生物合成的关键限速酶为9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶(NCEDs),而NCEDs的活性与表达则受光敏色素的调控,尤其是红光的影响较为明显<sup>[11,12]</sup>。红光激活的PhyB通过调节两种植物激素GA和ABA的动态平衡来促进种子萌发,近年来已有研究揭示了PhyB控制ABA和GA的内部稳态进行信号传导的核心机制<sup>[13]</sup>。远红光条件下,PhyA则可以依赖泛素连接酶,独立于GA途径直接降解DELLA蛋白,推动弱光环境下的萌发启动<sup>[14]</sup>。尽管目前

已在拟南芥、水稻等模式植物中解析了光信号-植物激素对种子萌发的部分核心机制<sup>[15]</sup>,但不同物种间调控网络存在的特异性以及动态调整机制仍有待深入探索。

茉莉酸是植物界广泛存在的一种植物激素,在植物病虫害防御、逆境胁迫和生长发育中起到重要作用。许多研究表明,茉莉酸及其甲酯衍生物对芸薹属和亚麻属植物种子的萌发具有明显抑制作用<sup>[16-20]</sup>。茉莉酸信号传导途径可能在该过程中发挥着关键作用。活性JA(即茉莉酸-I-异亮氨酸)与茉莉酸受体蛋白(CORONATINE INSENSITIVE 1, COI1)结合形成JA-COI1受体复合物,导致JAZ(JASMONATE ZIM-DOMAIN)蛋白的招募,使JAZ蛋白泛素化降解。JAZs是茉莉酸信号通路的核心负调控因子,位于COI1的下游,通过与转录因子MYC2直接相互作用抑制MYC2的转录调控活性。茉莉酸信号途径响应后,COI1与JAZs结合,使JAZs泛素化降解,从而解除其对MYC2的抑制作用并释放MYC2激活下游茉莉酸响应基因的表达<sup>[21,22]</sup>。在种子萌发阶段,茉莉酸信号传导途径相关突变体*coil-16*和*jar1*表现出对脱落酸的显著敏感性,因而JA含量增加会促进ABA的合成<sup>[23]</sup>。茉莉酸与脱落酸作为调控种子萌发的关键激素,近年研究揭示了JA在ABA信号中的核心作用:在面包小麦和拟南芥中,JAZ蛋白直接与ABA信号的关键转录因子ABI5结合,抑制其转录激活功能,而ABA处理可诱导JA生物合成,促进JAZ降解以解除抑制<sup>[24]</sup>。有研究进一步发现,JA对ABA信号的增强不仅依赖JAZ与ABI5的互作,还涉及JAZ与ABI3的直接相互作用,而JA通过COI1介导JAZ降解,解除对ABI3/ABI5的抑制,形成“JA-COI1-JAZ-ABI3/ABI5”正反馈环路<sup>[25]</sup>。此外,生长素信号也通过ARF10/16转录因子参与这一过程,通过与JAZ蛋白及ABA信号的ABI5相互作用,形成复杂的调控网络,协同介导JA对ABA信号的增强效应<sup>[26]</sup>。光信号可以通过JA调控光形态建成,其中MYC2等转录因子的激活依赖于光受体对JA合成的诱导。在拟南芥中,已有研究表明JA对其幼苗的光形态建成

具有调控作用<sup>[27]</sup>,但光是否可以通过茉莉酸调控种子萌发鲜有报道。

因此,本研究首先通过不同浸泡处理对番茄种子的萌发率进行统计,获得了番茄种子最适萌发率的培养方法;然后利用遗传转化材料35S::PS(过表达前系统素转基因番茄)、*jll*(茉莉酸合成ACX1缺失突变体)、*jai1*(茉莉酸信号SICO11基因突变体)、MYC2-RNAi(转录因子SIMYC2的沉默株系)、JA2L-anti(SLJA2L的沉默株系)为研究材料,探究远红光介导茉莉酸对番茄种子萌发过程的调控机制,为提高种子萌发率提供理论基础和数据支撑,并为农业生产提供有力的技术支持。

## 1 材料与amp;方法

### 1.1 试验材料与地点

试验材料为番茄栽培品种 *Solanum lycopersicum* cv. Castlemart (CM)、M82 野生型 (wild-type, WT)、转基因番茄 35S::PS(前系统素过表达材料,CM背景)、*jll*(茉莉酸合成ACX1缺失突变体,CM背景)、*jai1*(SICO11突变体,CM背景)、MYC2-RNAi(转录因子SIMYC2的沉默株系、M82背景)、JA2L-anti(SLJA2L的沉默株系、M82背景)等。过表达前系统素转基因番茄 35S::PS、*jll*、*jai1*、MYC2-RNAi、JA2L-anti 均由李传友教授课题组惠赠。

试验地点为山东农业大学农学院实验基地和作物生物学国家重点实验室。

### 1.2 试验方法

1.2.1 种子材料的获取 水洗法:于番茄成熟(果实破色后的第5 d)的当天上午,将种子从果实中分离取出,放置于清洁的容器内。用去离子水冲洗去种子表面的果胶层,用吸水纸吸去表面水分后自然晾干。将晾干后的种子转移到50 mL的离心管中,铺设一层硅胶保持种子干燥,盖紧离心管盖,并用封口膜密封,-20 °C保存。本研究中种子萌发后的试验所用的种子均由水洗法处理获得。

10% HCl浸泡:将成熟的番茄果实(果实破色后的第5 d)在上午采集后,立即从果实中取出种子,置于清洁的容器内。向容器中加入10% HCl(覆盖种子表面即可),浸泡10 min,期间用

干净的玻璃棒搅拌2-3次。然后用清水彻底冲洗种子,以去除表面的果胶和残留的盐酸。后续操作与水洗法相同。

10% HCl+10% Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>浸泡:前期处理与10% HCl浸泡法相同。随后,将种子浸泡在10% Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>溶液中20 min,期间搅拌2次。然后清洗种子表面以去除Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>残留物。后续操作与水洗法相同。

1.2.2 种子萌发试验 培养皿种子萌发试验:于培养皿中铺设两张吸水纸,加入5 mL灭菌水湿润吸水纸,每个培养皿均匀排布20粒种子,盖上盖子,并用密封带密封,每个处理3次重复。放置在温度25 °C的恒温培养箱中,每天观察并记录种子萌发数。在探究番茄种子萌发的最适条件时,每个培养基均为30粒种子,每个处理进行3次重复,其余步骤与上述相同。

茉莉酸甲酯处理萌发试验:选取番茄栽培品种CM的种子作为实验材料,分别添加0、1、2.5、5、10、50、100 μM的茉莉酸甲酯进行萌发试验,对种子的萌发数进行了统计分析。

远红光处理萌发试验:前期处理步骤与常规萌发试验相同,但之后将培养皿置于温度为25 °C且提供20 μM远红光的光照培养箱中进行。用于荧光定量PCR扩增实验的样本,则是在处理48 h后从种子中提取。

萌发指数计算:GI=Σ(Gt/Dt),式中:Dt为发芽天数,Gt为与Dt相对应的每天种子发芽数。

萌发率计算:萌发率=萌发数/供试总数\*100%

1.2.3 ABA激素测定 选取萌发期为1至5 d的番茄种子,并迅速置于液氮中。将种子于液氮下研磨至粉末状,称取100 mg的粉末样本,转移到2.0 mL离心管中,加入丙酮/柠檬酸混合液(9:3)以及10 ng ABA内标。将混合物放置于摇床上振荡5 h,振荡结束后静置过夜;次日加入乙醚,离心1 min,吸取上层清液,将沉淀吹干,用甲醇重悬沉淀。每个处理3次重复。

利用三重四级杆质-谱联用仪进行ABA含量测定。液相条件:Thermo HYPERSIL GOLD C18(2.1×100, 3 μm)色谱柱,流动相:A为0.1%甲酸水,B为甲醇,洗脱梯度:0-0.2 min,A=90%;0.2-6 min,A递减至10%;6-8 min,A=10%;8-

8.1 min, A 递增至 90%; 8.1-10 min, A=90%, 进样量为 7  $\mu$ L, 柱温为 37  $^{\circ}$ C。

质谱条件: 设置 2 500 V 的喷雾电压, 将鞘气设置为 40 Arb, 辅助气设置为 12 Arb, 雾化温度为 317  $^{\circ}$ C, 离子传输管温度为 335  $^{\circ}$ C。

1.2.4 RNA 提取和反转录 采用南京诺唯赞生物科技股份有限公司的试剂盒 (FastPure Universal Plant Total RNA Isolation Kit) 提取番茄叶片的总 RNA, 利用 Nanodrop 2000 检测所提取 RNA 的浓度和纯度, OD260/280 在 1.8-2.2 之间。以获得的 RNA 为模板, 使用反转录试剂盒进行反转录得到 cDNA 模板,  $-20^{\circ}$ C 保存, 用于后续的 PCR 反应。

1.2.5 荧光定量 PCR 分析 采用 ABI QuantStudio stepOne Plus 实时荧光定量 PCR 仪进行基因表达量分析。反应体系: 1  $\mu$ L 模板、1  $\mu$ L Forward Primer (10  $\mu$ M)、1  $\mu$ L Reverse Primer (10  $\mu$ M)、10  $\mu$ L 2 $\times$ TransScript Tip Green qPCR SuperMix、7  $\mu$ L ddH<sub>2</sub>O。39 个循环参数如下: 94  $^{\circ}$ C 30 s, 1 cycle; 94  $^{\circ}$ C 5 s, 60  $^{\circ}$ C 30 s。番茄 *SICAC* 被用作内参基因, 以  $2^{-\Delta Ct}$  的值衡量基因的转录水平, 其中  $\Delta Ct = Ct(\text{Gene}) - Ct(\text{Actin})$ 。每个处理 3 次重复。相关引物如表 1 所示。

表 1 荧光定量 PCR 引物序列

Table 1 Primer sequences for real-time quantitative PCR

引物名称 Primer name	引物序列 Primer sequence
Actin-F	TTGCTGACCGTATGAGCAAG
Actin-R	GGACAATGGATGGACCAGAC
NCED1-F	TGTTGCAAACGCCGGTTTAG
NCED1-R	GCCGGTGGGTGTTACCTTTA
GAI-F	TGTAACGTGGTGGCTTGTA
GAI-R	TTCCACCCTGTAACCATCGC
DOG1-F	GGATAGGAGGGTGTAGGCCA
DOG1-R	TGCTCACCAGAAAGATGACCA

## 2 结果与分析

### 2.1 番茄种子萌发最适条件的获取

为探究番茄种子萌发的最适条件, 通过水洗法、10% HCl 和 10% HCl+10% Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub> 三种方式浸泡方式对番茄种子进行清洗。在第三种浸泡方式中, 种子经 10% HCl 浸泡后, 再用 10%

Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub> 处理是为了中和酸性。结果表明, 10% HCl 浸泡处理的种子萌发指数显著超过水洗法和 10% HCl+10% Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub> 浸泡处理。此外, 水洗法和 10% HCl 浸泡处理的种子萌发率没有显著差异, 但均显著高于 10% HCl+10% Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub> 浸泡处理, 但 10% HCl 浸泡处理的萌发指数略高于水洗法(表 2, 图 1)。因此, 10% HCl 浸泡是番茄种子萌发的最佳处理方法。

### 2.2 低浓度茉莉酸甲酯促进番茄种子萌发, 而高浓度抑制萌发

茉莉酸及其甲酯衍生物对植物种子的萌发具有抑制作用<sup>[16-20]</sup>, 为明确 MeJA 对番茄种子萌发的影响, 在水洗法的基础上添加不同浓度(0、1、2.5、5、10、50、100  $\mu$ M) 的 MeJA 对番茄种子进行处理。如图 2 所示, 随着 MeJA 浓度的增加, 种子萌发率呈现先增加后降低的趋势(图 2A); 其中, 在 1  $\mu$ M 浓度时最高, 而 5-100  $\mu$ M 浓度的 MeJA 处理均表现出显著的抑制效果, 说明低浓度茉莉酸促进番茄种子萌发而高浓度茉莉酸抑制番茄种子萌发。利用 35S: :PS 过表达株系和茉莉酸合成突变体 *jII* 进行进一步验证, 其中 35S: :PS 过表达株系为过量表达前系统素基因, 可导致番茄体内茉莉酸含量增高<sup>[28]</sup>。试验结果表明, 35S: :PS 植株的萌发指数显著低于野生型 CM(图 2B), 而茉莉酸合成突变体 *jII* 的萌发指数却显著高于野生型(图 2C)。茉莉酸过量合成对番茄种子萌发的抑制作用, 进一步证实了低浓度茉莉酸促进而高浓度抑制番茄种子萌发。

### 2.3 茉莉酸信号途径抑制番茄种子萌发

为探究茉莉酸信号途径在番茄种子萌发过程中的作用, 对不同野生型材料(CM、M82)及其茉莉酸信号途径关键基因突变体及 RNAi 沉默株系的种子萌发指数进行测定(图 3)。结果表明, 与野生型相比, 茉莉酸信号受体 *SICO11* 的突变体 *jai1*、途径关键转录因子 *SIMYC2*、*SIJA2L* 的沉默株系的种子萌发率均显著增加。因此, 茉莉酸信号途径在调控番茄种子萌发过程中发挥着重要作用, 其信号转导的阻断可促进番茄种子萌发。

### 2.4 远红光和茉莉酸的协同作用对番茄种子萌发的影响

在正常培养条件下, 远红光处理对番茄种子

表2 番茄种子在不同洗种方式中的萌发  
Table 2 Germination of tomato seeds under different washing methods

处理 Treatment	第1 d	第2 d	第3 d	第4 d	第5 d	第6 d	总计	萌发 指数/% GI	萌发 率/% GR
	萌发数	萌发数	萌发数	萌发数	萌发数	萌发数	萌发数		
	/粒	/粒	/粒	/粒	/粒	/粒	/粒		
	Day 1	Day 2	Day 3	Day 4	Day 5	Day 6	Total		
germination number	germination number	germination number	germination number	germination number	germination number	germination number	germination number		
H <sub>2</sub> O	0	13	8	3	0	2	26	0.696	88
	0	8	10	4	3	1	26		
	0	10	10	4	3	1	27		
HCl	0	17	9	0	0	0	27	0.796	89
	0	16	4	3	3	0	26		
	0	16	10	1	0	0	27		
HCl+ Na <sub>2</sub> HPO <sub>4</sub>	0	0	7	4	2	2	15	0.329	51
	0	0	9	3	1	1	15		
	0	0	10	3	2	1	16		

注:种子总数均为30。

Note: The total number of seeds is 30.

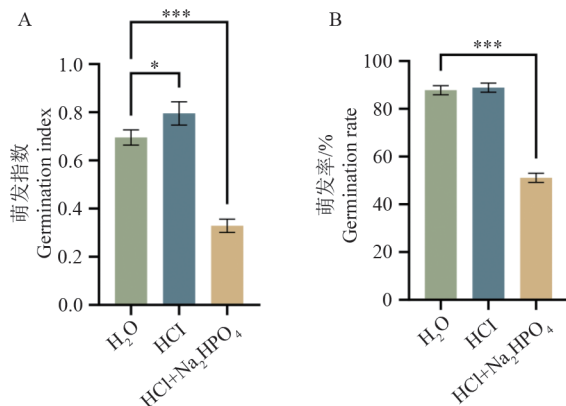


图1 不同洗种方式的番茄种子萌发指数和萌发率

Fig. 1 Germination index of tomato seeds under different washing methods

注: *t* 检验进行差异显著分析 \**P* 值 < 0.05; \*\**P* 值 < 0.01; \*\*\**P* 值 < 0.001。

Note: Student test, \**P* value < 0.05; \*\**P* value < 0.01; \*\*\**P* value < 0.001.

的萌发产生明显抑制效果(图4A)。黑暗下施加 50 μM 的 MeJA 茉莉酸也会对种子萌发有抑制作用,而有趣的是,同时添加 50 μM 的 MeJA 和远红光处理,种子萌发的抑制效果更为强烈(图4A),说明茉莉酸与远红光在调节种子萌发过程中可能存在协同抑制作用。

为了进一步探究该现象的生理原因,本研究收集了远红光条件下和黑暗条件下萌发 1-5 d 的种子,对茉莉酸、茉莉酸前体 OPDA 和 ABA 等内源激素进行测定。与黑暗条件下的对照组相比,

远红光处理的番茄种子在萌发的前五天内,JA 及其前体 OPDA 的水平显著降低(图4B-C),而 ABA 的水平则显著增加(图4D),表明远红光抑制种子中的茉莉酸合成,而促进 ABA 的合成。这说明远红光可能通过降低 JA 激素水平,提高 ABA 激素水平抑制种子萌发,相较 JA 的合成途径,ABA 含量在番茄种子萌发上起到关键作用。

## 2.5 茉莉酸信号途径参与远红光抑制番茄种子萌发的过程

上述结果表明,茉莉酸途径可能参与远红光抑制种子萌发的过程,但具体机制尚不清楚。为挖掘该通路的关键调控基因,本研究以番茄栽培种 M82 为野生型对照,构建茉莉酸信号核心调控因子 MYC2 的 RNAi 沉默株系,并对番茄种子萌发指数、基因相对表达量和内源激素 ABA 含量进行了测定,结果如图 5 和图 6 所示。研究发现,远红光显著抑制了野生型种子的萌发,但对于 MYC2-RNAi 种子的抑制效应显著降低(图 5A),表明 MYC2 沉默后,远红光对种子萌发的抑制效果明显降低。此外,本研究分别检测了野生型 M82 和 MYC2-RNAi 种子在黑暗和远红光条件下萌发时的 SINCEDI 基因的表达水平,结果显示 MYC2-RNAi 种子中 SINCEDI 基因表达水平显著高于野生型(图 5B),与黑暗条件相比远红光极

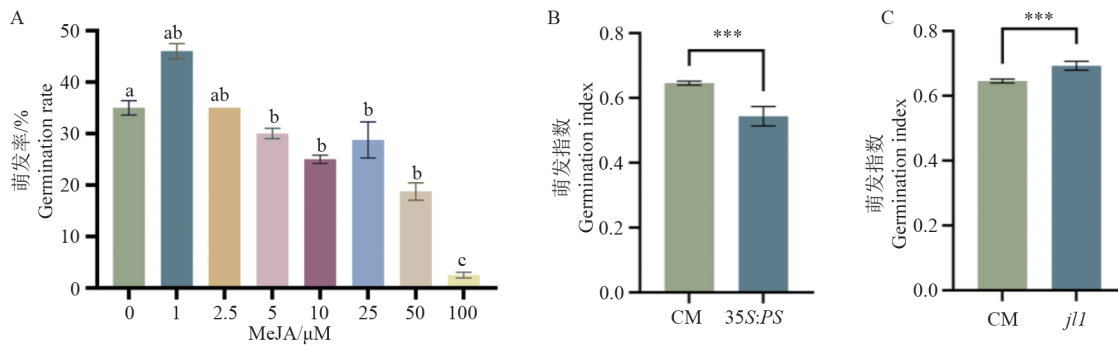


图2 茉莉酸对种子萌发的影响

Fig. 2 Effects of jasmonic acid on seed germination

注:A. 番茄种子在不同浓度茉莉酸甲酯处理的萌发指数。B. 前系统素过表达 35S::PS 的萌发指数。C. 茉莉酸缺失突变体 *jll* 的萌发指数。图A以 0 μM 为对照进行多重比较, a、b、c 表示  $P$  值 < 0.05。图B和C为  $t$  检验进行差异显著分析 \*  $P$  值 < 0.05; \*\*  $P$  值 < 0.01; \*\*\*  $P$  值 < 0.001。

Note: A. Germination index of tomato seeds treated with methyl jasmonate. B. and C. Germination index of 35S::PS and *jll*. Fig A used 0 μM as the control for multiple comparisons, with letters a, b, c indicating  $P$  values < 0.05. Fig B and C used student test for significance analysis: \*  $P$  value < 0.05; \*\*  $P$  value < 0.01; \*\*\*  $P$  value < 0.001.

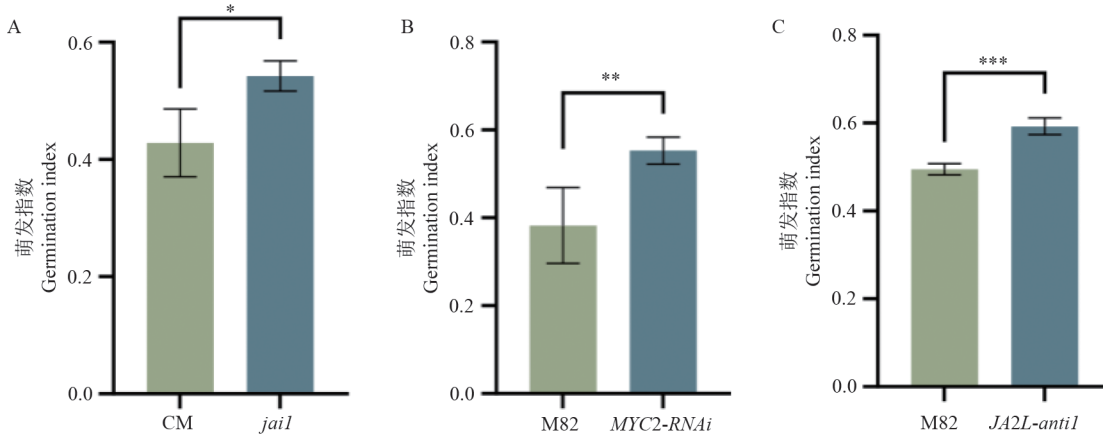


图3 茉莉酸信号受体突变体、转录因子沉默时种子萌发指数

Fig. 3 Germination index of seeds when jasmonic acid signal receptor mutants and transcription factors are silenced

注:A, B, C 分别为 JA 受体突变体 *jai1*, JA 信号途径转录因子 *MYC2-RNAi*, *JA2L-anti* 和野生型的萌发指数。 $t$  检验进行差异显著分析, \*  $P$  值 < 0.05; \*\*  $P$  值 < 0.01; \*\*\*  $P$  值 < 0.001。

Note: A, B and C are the germination index of *jai1*, *MYC2-RNAi*, *JA2L-anti* and WT, respectively. Student test, \*  $P$  value < 0.05; \*\*  $P$  value < 0.01; \*\*\*  $P$  value < 0.001.

显著提升了野生型种子中的 *SINCEDI* 基因的表达水平,而在黑暗条件和远红光条件下 *MYC2-RNAi* 种子中 *SINCEDI* 表达水平显著性差异远小于野生型。由此说明 *MYC2* 可能通过调控 *SINCEDI* 的表达来参与远红光调控种子萌发的过程。为进一步证明此结论,本试验在黑暗和远红光下选取萌发 24 h 和 48 h 的野生型种子和 *MYC2-RNAi* 种子进行 ABA 含量测定,结果表明,远红光条件下野生型种子中的 ABA 含量均高于黑暗条件(图 5C),而在 *MYC2-RNAi* 种子中远红光条件和黑暗条件下 ABA 的含量无显著差异,

综上所述在远红光抑制种子萌发的过程中, *SIMYC2* 可能通过调控 *SINCEDI* 的表达来促进 ABA 的合成,从而抑制种子萌发。

进一步研究表明,远红光处理下赤霉素合成基因 *SIGAI* 和休眠基因 *SIDOGI* 的表达水平相较于黑暗条件明显增加,但同样在 *MYC2-RNAi* 种子中,无论是在远红光条件还是在黑暗条件下, *SIGAI* 和 *SIDOGI* 基因的表达量均未显示出显著差异,说明 *MYC2* 是远红光特异性激活赤霉素合成基因 *SIGAI* 和休眠基因 *SIDOGI* 所必需的关键因子(图 6A 和 B)。

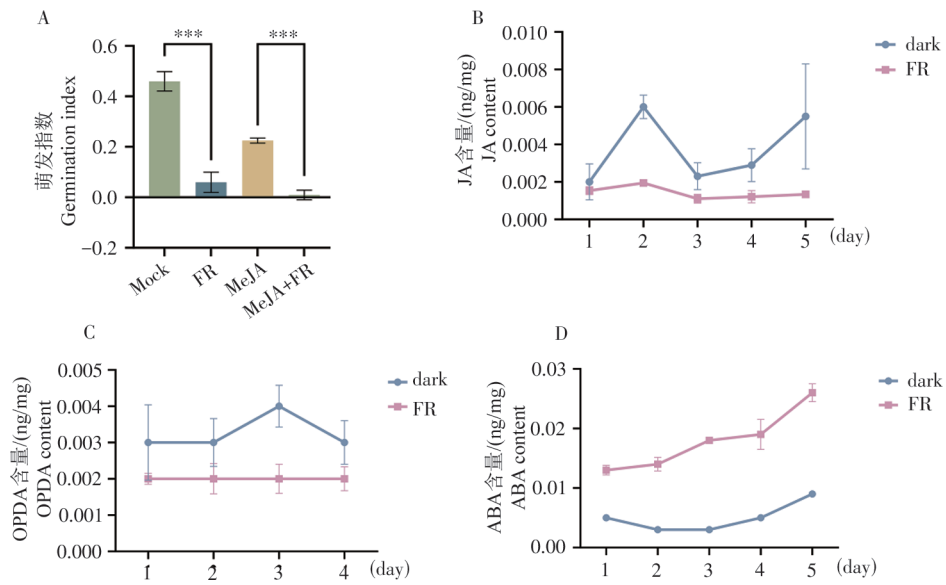


图 4 茉莉酸和远红光在调控种子萌上有协同作用

**Fig. 4 Jasmonic acid and far red light have synergistic effects on regulating seed germination**

注:A. 番茄种子在远红光和茉莉酸甲酯处理后的萌发指数。B., C. 和 D. 远红光处理后 1-5 d 番茄种子中 JA, OPDA, ABA 的含量。t 检验进行差异显著分析, \* P 值<0.05; \*\* P 值<0.01; \*\*\* P 值<0.001。

Note: A. The germination index of tomato seeds in FR or MeJA condition. B., C. and D. the JA, OPDA, ABA content in tomato seeds in 1-5 days after far-infrared treatment. Student test, \* P value <0.05; \*\* P value <0.01; \*\*\* P value <0.001.

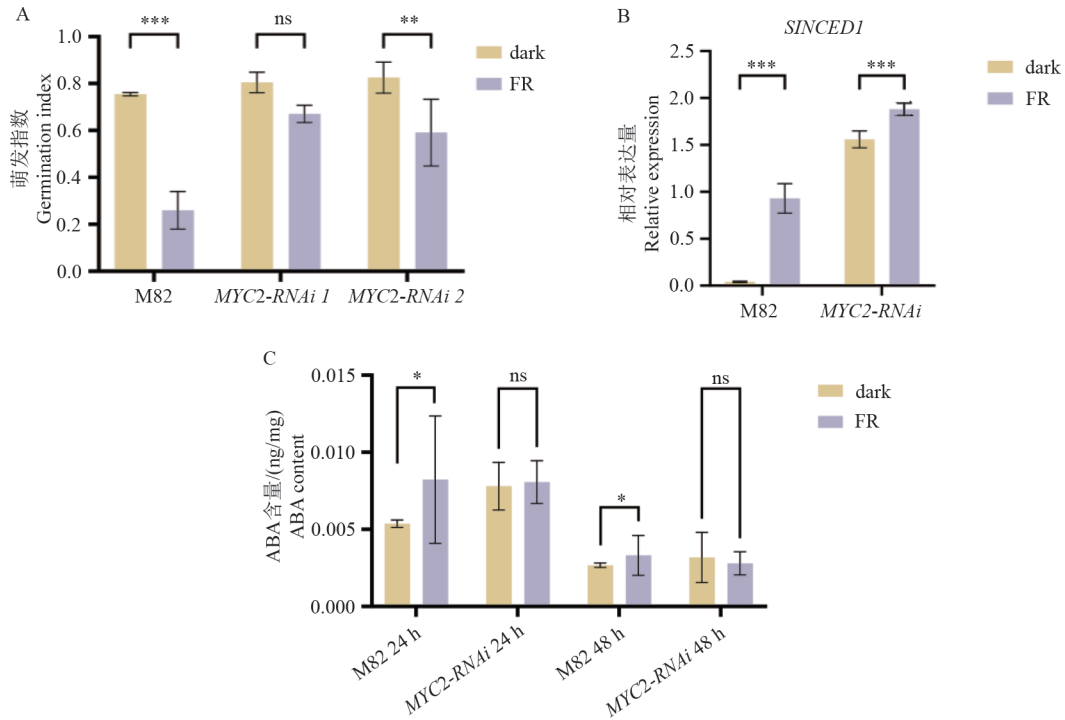


图 5 远红光抑制番茄种子萌发过程依赖于茉莉酸信号途径

**Fig. 5 The inhibition of tomato seed germination by far red light is dependent on jasmonic acid signaling pathway**

注:A. MYC2-RNAi 和 M82 在远红光处理和黑暗条件下的萌发指数。B. 远红光处理和黑暗条件下 MYC2-RNAi 和 M82 种子中的 NCED1 表达量。C. 远红光处理和黑暗条件下 ABA 在 MYC2-RNAi 和 M82 种子中的含量。t 检验进行差异显著分析, ns P 值>0.05; \* P 值<0.05; \*\* P 值<0.01; \*\*\* P 值<0.001。

Note: A. The germination index of MYC2-RNAi and M82 with FR or dark. B. The expression of NCED1 in MYC2-RNAi and M82 with FR or dark treatment. C. Content of ABA in MYC2-RNAi and M82 seeds under far-red light treatment and dark conditions. Student test, ns P value >0.05; \* P value <0.05; \*\* P value <0.01; \*\*\* P value <0.001.

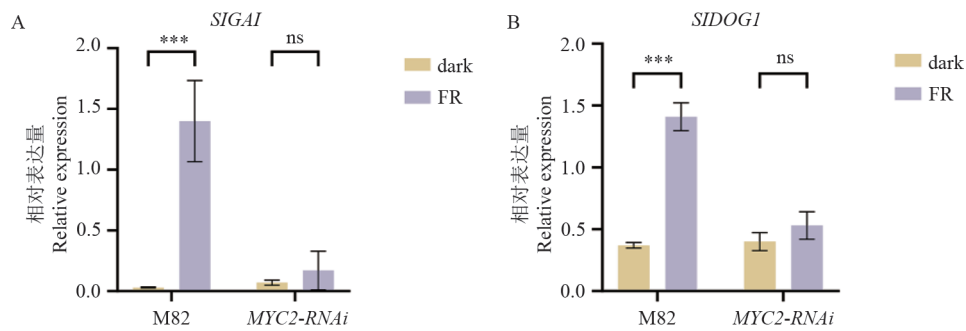


图 6 远红光经由 MYC2 调控 *GAI* 和 *DOG1* 基因转录表达

Fig. 6 Far-red light via MYC2 regulates transcriptional expression of *GAI* and *DOG1*

注: A 和 B 远红光处理和黑暗条件下 MYC2-RNAi 和 M82 种子中的 *GAI* 和 *DOG1* 表达量。t 检验进行差异显著分析, ns  $P$  值 > 0.05; \*  $P$  值 < 0.05; \*\*  $P$  值 < 0.01; \*\*\*  $P$  值 < 0.001。

Note: A and B the expression of *GAI* and *DOG1* in MYC2-RNAi and M82 in FR or dark condition. Student test, ns  $P$  value > 0.05; \*  $P$  value < 0.05; \*\*  $P$  value < 0.01; \*\*\*  $P$  value < 0.001.

### 3 讨论

#### 3.1 茉莉酸对番茄种子萌发的剂量依赖性

茉莉酸类化合物(JAs)在植物的生长过程中发挥关键作用,包括根系生长、叶片衰老以及花粉和种子的成熟,同时在植物应对生物和非生物逆境胁迫方面也表现出广泛的作用<sup>[29]</sup>。JAs 包括多种化合物,包括茉莉酸(JA)及其生物合成前体 12-氧-植物二烯酸(OPDA),以及如茉莉酸甲酯(MeJA)和茉莉酸-异亮氨酸(JA-Ile)等的衍生物。相较于脱落酸(ABA)和赤霉素(GAs)在种子休眠和萌发等方面的作用而言,茉莉酸(JAs)在种子休眠与萌发中的作用尚未得到充分的解释,且存在一定的争议<sup>[30]</sup>。大量研究表明,拟南芥、番茄及紫苏等物种中,外源 JA 处理能够有效抑制其种子萌发的进程<sup>[16-20]</sup>。而在小麦中,冷诱导条件会促进 JA 的合成增加,导致 ABA 合成的抑制,从而促进了种子的萌发<sup>[7]</sup>。值得注意的是,拟南芥在遭受虫害后,其后代种子内的内源性 JA 及其衍生物 JA-Ile 的含量会有所增加,进而使得后代种子的萌发率提高。本研究进一步揭示了 JAs 对番茄种子萌发的双重调控特性,茉莉酸甲酯(MeJA)处理呈现典型剂量效应:低浓度促进萌发,而高浓度显著抑制(图 2A)。此外,本研究还发现,35S::PS 植株的萌发指数显著低于野生型 CM,而茉莉酸合成突变体 *jll* 的萌发指数却显著高于野生型(图 2B、C),表明内源 JA 水平与萌发抑制程度呈正相关。这些结果不仅验证了 JAs 在番茄中的萌发抑制作用,更揭示了其调控模式具有浓度依赖性和遗传背景特异性,为解析 JAs 与其

他激素互作网络提供了新视角。

#### 3.2 远红光调控植物种子萌发的激素信号机制

远红光作为植物光环境的关键调控因子,其抑制种子萌发的分子机制受到关注。经典理论认为,光敏色素(phyA/phyB)通过协调赤霉素(GA)与脱落酸(ABA)的动态平衡调控种子萌发<sup>[8]</sup>。Wang 等发现红光激活光敏色素 B (phyB),并通过 ABA 生物合成的阻遏物非编码 RNA HIDDEN TREASURE 1 (HID1)调节赤霉素(GA)和脱落酸(ABA)的动态平衡来促进种子发芽<sup>[31]</sup>。Oh 等证实了红光通过激活 phyB 促进 GA 合成基因(如 *GA3ox*)的表达,并抑制 ABA 合成限速酶基因 *NCED* 的活性,从而解除休眠并促进萌发<sup>[4]</sup>。相比之下,远红光的作用较为复杂。Shinomura 等认为远红光可通过激活 phyA 抑制拟南芥种子萌发,其调控机制与降低 GA 水平或增强 ABA 信号有关<sup>[32]</sup>。本研究发现远红光处理显著抑制了 JA 及其前体 OPDA 的合成(图 4C、D),同时上调 ABA 合成基因 *SINCE1* 的表达(图 5B),导致 ABA 含量显著增加(图 5C)。由此表明,远红光通过抑制 JA 生物合成和促进 ABA 合成,从而强化萌发抑制。此外,本研究还发现远红光通过转录因子 SIMYC2 调控 *SIGAI* 和 *SIDOG1* 的表达(图 6A、B),前者参与 GA 信号抑制,后者维持种子休眠。这一机制与红光通过 phyB-PIF1 调控 GA 合成的经典通路<sup>[5]</sup>形成互补,表明不同光质可能通过独立的信号分支调控激素代谢网络。

#### 3.3 茉莉酸信号途径和红外光诱导调控 ABA、GA 的合成信号途径

茉莉酸信号通路对脱落酸(ABA)代谢的调节

作用在不同物种间存在显著差异。有研究发现,茉莉酸可以调节小麦 *NCED1* 基因的表达来控制 ABA 水平,进而影响种子的萌发过程,主要是表现在茉莉酸信号通路的 TaJAZ3 蛋白通过与 TaABI5 蛋白的相互作用,抑制其转录调控活性,从而减弱 ABA 信号响应,促进种子的萌发<sup>[7]</sup>。JAZs 蛋白不仅会与 COI1 和 MYC2 相互作用,还能够与 NINJA 蛋白相结合,进而通过与 TOPLESS 蛋白的相互作用形成一个复合抑制子<sup>[33]</sup>。除了抑制 MYC2 的转录调控功能外,JAZs 蛋白还能够与 TT8、GL3、EGL3、MYB75 和 GL1 等其他转录因子结合,从而抑制它们的转录活性,这进一步导致花青素积累和毛细胞启动受到抑制<sup>[34]</sup>。作为植物生长素信号传导途径中的关键负调控因子,DELLAs 蛋白在植物的暗形态建成、光形态建成以及其他生长发育过程中扮演着至关重要的角色<sup>[35]</sup>。Wild 等发现 DELLAs 蛋白与 JAZs 蛋白之间的相互作用能够增强 MYC2 的转录调控功能,进而促进植物的茉莉酸防御反应<sup>[36]</sup>。在红外光方面,当前的研究已明确指出,远红光通过影响 GA 的合成及其信号途径来调控种子的萌发,同时 ABA 的合成及其信号途径也参与这一过程<sup>[37]</sup>。本研究在前人研究基础上进一步发现,关键转录因子 SIMYC2 在茉莉酸信号通路中可以调控 *SINCE1* 的转录表达,在远红光照射下,茉莉酸通过 SIMYC2 转录因子促进了 ABA 的合成,进而影响了番茄种子的萌发。然而,当外源施加 50  $\mu\text{M}$  茉莉酸甲酯时,ABA 的积累显著受到抑制。在对 *MYC2-RNAi* 和野生型番茄 M82 基因表达的研究中,*MYC2-RNAi* 种子中的 *DELLAs* 基因家族成员 *SIGAI* 并未受到远红光的诱导表达,*SIMYC2* 能够在 *SIGAI* 启动子的 G-box 序列上富集,这表明 *SIMYC2* 与 *SIGAI* 启动子的结合可能参与了 *SIGAI* 的转录调控,进而影响番茄种子萌发。

#### 4 结论

(1) 茉莉酸含量对番茄种子萌发存在双重剂量效应,经茉莉酸甲酯处理的番茄种子表现出低浓度促进、高浓度抑制的萌发反应。

(2) 利用茉莉酸途径遗传材料,表明茉莉酸合成途径和信号途径均表现对番茄种子萌发的抑制。

(3) 远红光可以通过降低 JA 激素水平,提高 ABA 激素水平抑制种子萌发,相较 JA 的合成途

径,ABA 含量在番茄种子萌发上起到关键作用。

(4) 基于茉莉酸信号途径核心转录因子 MYC2 遗传材料的实验,表明远红光对番茄种子萌发的抑制作用可能通过调控茉莉酸信号途径进行。

#### 参考文献

- [1] Nuruddin M M, Madramootoo C A, Dodds G T. Effects of water stress at different growth stages on greenhouse tomato yield and quality[J]. HortScience, 2003, 38(7):1389-1393.
- [2] Sun X, Tian R, Zhao M, et al. MtCIR2 negatively regulates seed germination to salt stress by disrupting metabolisms and signaling of abscisic acid and gibberellins[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2025, 220:109493.
- [3] 李飞飞,刘杨,徐飞. 种子萌发的奥秘:生理、生态与分子的综合解析[J]. 生命科学,2024,36(12):1470-1477.
- [4] Oh E, Yamaguchi S, Hu J, et al. PIL5, a phytochrome-interacting bHLH protein, regulates gibberellin responsiveness by binding directly to the GAI and RGA promoters in *Arabidopsis* seeds[J]. The Plant Cell, 2007, 19(4):1192-1208.
- [5] Kim W, Lee Y, Park J, et al. HONSU, a protein phosphatase 2C, regulates seed dormancy by inhibiting ABA signaling in *Arabidopsis*[J]. Plant and Cell Physiology, 2013, 54(4):555-572.
- [6] Jacobsen J V, Barrero J M, Hughes T, et al. Roles for blue light, jasmonate and nitric oxide in the regulation of dormancy and germination in wheat grain (*Triticum aestivum* L.) [J]. Planta, 2013, 238(1):121-138.
- [7] Zhiren C, Yuan D, Xi H. Plant responses to UV-B radiation: signaling, acclimation and stress tolerance [J]. Stress Biology, 2022, 2(1):51-51.
- [8] Holdsworth M J, Bentsink L, Soppe W J. Molecular networks regulating Arabidopsis seed maturation, after-ripening, dormancy and germination[J]. New Phytologist, 2008, 179(1):33-54.
- [9] Razzaq K, Du J. Phytohormonal regulation of plant development in response to fluctuating light conditions[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2024, (11):1-34.
- [10] Chen L, Lu B, Liu L, et al. Melatonin promotes seed germination under salt stress by regulating ABA and GA3 in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2021, 162:506-516.
- [11] Vaistij F E, Gan Y, Penfield S, et al. Differential control of seed primary dormancy in *Arabidopsis* ecotypes by the transcription factor SPATULA[J]. Proceedings of

- the National Academy of Sciences of the United States of America, 2013, 110(26):10866-10871.
- [12] Frey A, Effroy D, Lefebvre V, et al. Epoxycarotenoid cleavage by NCED5 fine-tunes ABA accumulation and affects seed dormancy and drought tolerance with other NCED family members[J]. The Plant Journal, 2012, 70(3):501-512.
- [13] Wang Y, Fan Y, Fan D, et al. The noncoding RNA HIDDEN TREASURE 1 promotes phytochrome B-dependent seed germination by repressing abscisic acid biosynthesis[J]. The Plant Cell, 2023, 35(2): 700-716.
- [14] Yu H, Wang Y, Wang Y, et al. The Arabidopsis RING-Type E3 ligase TEAR4 controls seed germination by targeting RGA for degradation[J]. Advanced Science, 2025, 12(4): 2400116.
- [15] Panda D, Mohanty S, Das S, et al. The role of phytochrome-mediated gibberellic acid signaling in the modulation of seed germination under low light stress in rice (*O. sativa* L.) [J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2022, 28(3): 585-605.
- [16] 刘慧娜,宾金华. 茉莉酸甲酯对花生种子萌发的抑制[J]. 嘉应大学学报,1999(06):51-54.
- [17] 宾金华,黄胜琴,何树春,等. 茉莉酸甲酯对水稻种子萌发和贮藏物质降解的影响[J]. 植物学报,2001,43(06):578- 585.
- [18] Nambara E, Okamoto M, Tatematsu K, et al. Abscisic acid and the control of seed dormancy and germination [J]. Seed Science Research, 2010, 20(2):55-67.
- [19] 胡海英,贺海明,梁新华,等. 茉莉酸甲酯对乌拉尔甘草种子萌发和过氧化物酶活性的影响[J]. 时珍国医国药,2011,22(07):1579-1580.
- [20] 邹 燕,王瑞雪,沈亮余. 渗透胁迫下外源茉莉酸甲酯对油菜种子生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2011(03): 564-568.
- [21] Ruan J, Zhou Y, Zhou M, et al. Jasmonic acid signaling pathway in plants[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(10):2479.
- [22] Kazan K, Manners J M. MYC2: The master in action [J]. Molecular Plant, 2013, 6(3):686-703.
- [23] Fernandez-Arbaizar A, Regalado J J, Lorenzo O. Isolation and characterization of novel mutant loci suppressing the ABA hypersensitivity of the *Arabidopsis* coronatine insensitive 1-16 (coi1-16) mutant during germination and seedling growth[J]. Plant and Cell Physiology, 2012, 53(1):53-63.
- [24] Ju L, Jing Y, Shi P, et al. JAZ proteins modulate seed germination through interaction with ABI 5 in bread wheat and *Arabidopsis*[J]. New Phytologist, 2019, 223(1): 246-260.
- [25] Pan J, Hu Y, Wang H, et al. Molecular mechanism underlying the synergetic effect of jasmonate on abscisic acid signaling during seed germination in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell, 2020, 32(12): 3846-3865.
- [26] Mei S, Zhang M, Ye J, et al. Auxin contributes to jasmonate-mediated regulation of abscisic acid signaling during seed germination in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell, 2023, 35(3): 1110-1133.
- [27] Yi R, Yan J, Xie D. Light promotes jasmonate biosynthesis to regulate photomorphogenesis in *Arabidopsis*[J]. Science China Life Sciences, 2020, 63(7): 943-952.
- [28] Chen H, Jones A D, Howe G A. Constitutive activation of the jasmonate signaling pathway enhances the production of secondary metabolites in tomato[J]. FEBS Letters, 2006, 580(11): 2540-2546.
- [29] Wasternack C, Hause B. Jasmonates: biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development[J]. An Update to the 2007 Review in Annals of Botany. Annals of Botany, 2013, 111(6):1021- 1058.
- [30] Shu K, Zhang H, Wang S, et al. ABI4 regulates primary seed dormancy by regulating the biogenesis of abscisic acid and gibberellins in *Arabidopsis*[J]. PLoS Genetics., 2013, 9:e1003577.
- [31] Wang Y, Fan Y, Fan D, et al. The noncoding RNA HIDDEN TREASURE1 promotes phytochrome B-dependent seed germination by repressing abscisic acid biosynthesis[J]. The Plant Cell, 2022, 35(2):700-716.
- [32] Shinomura T, Nagatani A, Hanzawa H, et al. Action spectra for phytochrome A- and B-specific photoinduction of seed germination in *Arabidopsis thaliana*[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1996, 93(15):8129-8133.
- [33] Pauwels L, Barbero G F, Geerinck J, et al. NINJA connects the co-repressor TOPLESS to jasmonate signaling[J]. Nature, 2010, 464(7289):788-791.
- [34] Tiancong Q, Susheng S, Qingcuo R, et al. The Jasmonate-ZIM-domain proteins interact with the WD-Repeat/bHLH/MYB complexes to regulate Jasmonate-mediated anthocyanin accumulation and trichome initiation in *Arabidopsis thaliana*. [J]. The Plant cell, 2011, 23(5):1795-814.
- [35] 钱双杰,吴刘清,邓雨琦,等. 赤霉素关键蛋白 DELLA 对植物雄蕊发育研究进展[J]. 上海师范大学学报(自然科学版),2023,52(06):736-742.
- [36] Michael W, Jean-Michel D, Soizic C, et al. The Arabidopsis DELLA RGA-LIKE3 is a direct target of MYC2 and modulates jasmonate signaling responses[J]. The Plant cell, 2012, 24(8):3307-19.
- [37] 厉书豪. 远红光和赤霉素互作调控黄瓜幼苗节间伸长的机理研究[D]. 福州:福建农林大学,2024.