

JAZ 在园艺植物生长发育中的调控作用

张欣欣^{1#}, 陶涛^{2#}, 李杭春¹, 乔治¹, 汤青林¹, 魏大勇¹, 杨洋², 王志敏^{1*}

1 西南大学 园艺园林学院 重庆市蔬菜学重点实验室, 重庆 400715

2 重庆市农业科学院蔬菜花卉研究所, 重庆 401329

张欣欣, 陶涛, 李杭春, 乔治, 汤青林, 魏大勇, 杨洋, 王志敏. JAZ 在园艺植物生长发育中的调控作用[J]. 生物工程学报, 2025, 41(2): 530-545.

ZHANG Xinxin, TAO Tao, LI Hangchun, QIAO Zhi, TANG Qinglin, WEI Dayong, YANG Yang, WANG Zhimin. Regulatory roles of JAZ in the growth and development of horticultural plants[J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2025, 41(2): 530-545.

摘要: 茉莉酸(jasmonic acid, JA)是一种普遍存在的植物激素, 对植物生长发育具有多种调节作用。茉莉酸 ZIM 结构域(jasmonate ZIM-domain, JAZ)蛋白是 JA 信号转导途径的关键调节因子, 参与植物的多种生物学过程, 如花青素积累、开花时间、次生代谢物合成及其他发育过程, 也是许多调控信号网络的重要组成部分。JAZ 基因家族是植物特有的 TIFY 家族中的一员, 目前已在多种园艺植物中对 JAZ 家族进行了全基因组鉴定。本文对园艺植物中 JAZ 蛋白(JAZs)的研究现状进行了回顾和总结, 为进一步阐明植物 JAZ 基因家族的重要生物学功能及调控网络提供了参考。

关键词: 园艺植物; JAZ 蛋白; 茉莉酸; 生长发育

Regulatory roles of JAZ in the growth and development of horticultural plants

ZHANG Xinxin^{1#}, TAO Tao^{2#}, LI Hangchun¹, QIAO Zhi¹, TANG Qinglin¹, WEI Dayong¹, YANG Yang², WANG Zhimin^{1*}

1 Chongqing Key Laboratory of Olericulture, College of Horticulture and Landscape Architecture, Southwest University, Chongqing 400715, China

2 Institute of Vegetables and Flowers, Chongqing Academy of Agricultural Sciences, Chongqing 401329, China

Abstract: Jasmonic acid (JA) is a common plant hormone with regulatory effects on plant

资助项目: 重庆市自然科学基金面上项目(CSTB2024NSCQ-MSX1020); 现代农业产业技术体系(CARS-23-A08); 重庆市农科院市级财政专项重大核心技术攻关项目(cqaas2023sjczhx002)

This work was supported by the Chongqing Natural Science Foundation Project (CSTB2024NSCQ-MSX1020), the China Agriculture Research System (CARS-23-A08), and the Major Core Technology Research of Chongqing Academy of Agricultural Sciences Supported by Municipal Finance Project (cqaas2023sjczhx002).

[#]These authors contributed equally to this work.

*Corresponding author. Tel/Fax: +86-23-68250731; E-mail: wzming08@swu.edu.cn

Received: 2024-07-05; Accepted: 2024-09-02; Published online: 2024-09-02

growth and development. The jasmonate ZIM-domain (JAZ) proteins (JAZs), as key regulators in the JA signaling pathway, are involved in multiple biological processes such as anthocyanin accumulation, flowering time modulation, and secondary metabolite synthesis in plants. JAZs are essential components of many regulatory signaling networks. The JAZ genes, members of the plant-specific TIFY family, have been identified in the genomes of a variety of horticultural plants. Here, we summarized the research progress in the roles of JAZs in horticultural plants, aiming to give insights into the further study of the biological functions and regulatory networks of JAZ genes in plants.

Keywords: horticultural plants; JAZ protein; jasmonic acid; growth and development

茉莉酸(jasmonic acid, JA)是一种广泛存在于植物中的激素,最早于20世纪60年代在茉莉(*Jasminum* sp.)花精油中作为次生代谢物被发现^[1]。在模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中,JA直接参与雄蕊和毛状体的发育、营养生长、细胞周期调节、衰老以及对各种生物和非生物胁迫的响应等过程^[2]。1998年,*COI1* (*coronatine insensitive 1*)基因的克隆开启了茉莉酸调控途径的研究^[3]。10年后,茉莉酸 ZIM 结构域(jasmonate ZIM-domain, JAZ)蛋白才被发现是茉莉酸信号转导途径中 E3 泛素连接酶 SCF^{COI1} 的真正靶标^[4-5]。JAZ 蛋白属于植物 TIFY 蛋白家族,是 JA 信号传导的关键负调节因子,广泛存在于拟南芥^[6]、水稻(*Oryza sativa* L.)^[7]、玉米(*Zea mays* L.)^[8]、马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)^[9]、番茄(*Solanum lycopersicum*)^[10]等植物中。在茉莉酸信号途径中,JAZ 蛋白被 SCF^{COI1} 复合体降解^[11],从而释放下游转录因子,进而发挥相应的生物学功能。作为植物界中的独特类群,园艺植物展现出了其独特的生物学特性和经济价值。研究控制园艺植物生长和发育的相关基因,能够促进各种优质园艺植物的培育。本文总结了 JAZ 基因家族的起源与进化,探讨 JAZ 蛋白在园艺植物中的相互作用及其信号传导调控相关研究,进而分析 JAZ 在园艺植物生长发育过程中的功能及调控网络,

以期为进一步挖掘和利用 JAZ 调控植物生长发育,加速园艺植物优质育种提供参考。

1 JAZ 蛋白结构

JAZ 蛋白属于 TIFY 家族的一个亚族,所有陆生植物谱系都含有 JAZ 蛋白。由于 JAZ 蛋白缺乏可识别的 DNA 结合域,因此它们必须通过蛋白质-蛋白质相互作用行使功能^[12]。JAZ 蛋白家族成员表现出高序列变异性,但包含 3 个保守结构域: N 末端基序、ZIM 结构域和 Jas 基序(图 1)^[13]。其中 N 端区域包含一个弱保守的 NT 结构域,研究表明^[14]该结构域与某些蛋白质-蛋白质相互作用有关;例如, JAZ1 与去乙酰化酶 6 (histone deacetylase 6, HDA6)的相互作用可能由 NT 结构域中的残基介导,但该结构域的其他功能仍有待发掘。ZIM 结构域由 JAZ 肽序列中心部分的 30 个氨基酸组成,包含高度保守的 TIFY 基序^[15]。TIFY 基序被证实是多种 JAZ 蛋白发挥抑制活性以及 JAZ 蛋白家族内同二聚体和异二聚体形成所必需的^[16-17],但 ZIM 结构域中占比较大的 C 端部分的功能尚未被鉴定。Jas 结构域在 JAZ 蛋白家族中高度保守,29 个氨基酸残基中就有 12 个相同残基^[18]。该结构域参与了大多数蛋白质-蛋白质相互作用,如在茉莉酸的活性形式茉莉酸-异亮氨酸(jasmonoyl-isoleucine, JA-Ile)存在下, JAZ 蛋白

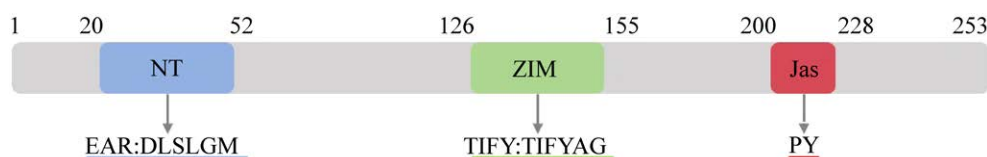


图1 拟南芥 JAZ1 蛋白结构

Figure 1 JAZ1 protein structure of *Arabidopsis thaliana*.

的泛素化就与该结构域相关^[19-20]。此外, Jas 结构域可能在 JAZ 基因家族蛋白的核定位中发挥了一定作用^[21]。除了上述 3 个主要保守结构域外, 拟南芥中的某些 JAZ 蛋白, 如 JAZ1、JAZ5、JAZ6、JAZ7、JAZ8 和 JAZ10 等亚组, 还包含一些其他结构域, 如 EAR (ERF-associated amphiphilic repression) 基序和 CMID (cryptic MYC2-interacting domain) 结构域, 但这些结构域的起源尚不明确^[19]。

2 JAZ 基因家族的全基因组鉴定与分类

段龙飞等^[22]于 2013 年在藻类、苔藓、蕨类、裸子植物以及单子叶和双子叶植物等 6 个不同谱系的 15 种代表植物基因组中, 鉴定出了 82 个 JAZ 同源基因; 在低等藻类植物基因组中未发现 JAZ 同源基因, 表明 JAZ 基因家族可能起源于陆生植物; 系统发育分析显示, 植物基因组中的 JAZ 蛋白家族可分为 10 个保守的亚家族, 而谱系特异扩增, 尤其是串联重复和区段重复可能是陆生植物 JAZ 基因家族扩增和进化的主要机制, 导致多个谱系特异的 JAZ 亚家族的形成; 基因结构分析进一步显示, JAZ 基因家族含有 0-7 个数目不等、长度约在 62-4 222 bp 之间的内含子, 这表明在植物基因组进化过程中 JAZ 基因家族可能经历了内含子的丢失或插入缺失, 从而导致基因外显子-内含子结构的多样性。2019 年, 智利学者 Chini 等^[19]对 66 种低等和高等植物进行研究, 鉴定出 1 065 种 JAZ 序

列蛋白, 并通过生物信息学方法分析了它们的进化过程; 发现 TIFY 和 Jas 结构域在进化过程中表现出高度保守性; 此外, 进一步的研究显示, Jas 结构域中的 LPIAR(R/K) 序列在低等和高等植物中同样是保守的。

随着多种园艺植物基因组测序的完成, 研究人员在全基因组水平上鉴定出了不同园艺植物的 JAZ 基因家族(表 1)。2011 年, Sun 等^[47]首先从番茄中鉴定出 12 个 JAZ 基因, 之后其他园艺植物中的 JAZ 基因也被陆续鉴定出。Jia 等^[23]利用基因组资源对萝卜 (*Raphanus sativus* L.) JAZ 基因家族的系统发育、染色体位置、进化史、结构特征等开展了研究, 最终鉴定出 26 个 JAZ 基因、2 个 PPD 基因、5 个 ZML 基因和 3 个 TIFY 基因。Liu 等^[48]在甘蓝 (*Brassica oleracea* var.) 中发现了 22 个 JAZ 基因, 并观察到不同植物激素处理后 JAZ 基因的表达趋势存在差异, 在茉莉酸甲酯 (methyl jasmonate, Me-JA) 处理后表达均上调, 但在水杨酸 (salicylic acid) 或乙烯 (ethylene) 处理后则大多数下调。Li 等^[49]在苹果 (*Malus pumila* Mill.) 中分离了 18 个 JAZ 基因, 发现大多数 JAZ 基因的表达受多种非生物胁迫和激素处理的影响。在桃子 (*Prunus persica*) 中, 研究人员鉴定出了 9 个 JAZ 蛋白成员, 且大多数桃子 JAZ 蛋白与苹果 JAZ 蛋白表现出高度同源性^[24]。Tao 等在猕猴桃 (*Actinidia deliciosa*) 和中华猕猴桃 (*Actinidia chinensis* Planch.) 中分别鉴定出 14 个和 13 个 JAZ 基因, 并将它们聚类分为 6 个亚

表 1 JAZs 参与调控园艺植物生长发育

Table 1 JAZs are involved in the regulation of growth and development in horticultural plants

Plants species	JAZs	Function	Reference
<i>Raphanus sativus</i> L.	BrrJAZ2/11/12/18/21/24	Formation of turnip tuberous root	[23]
<i>Prunus persica</i>	PpJAZ1/4/5	Fruit epicarp pigmentation	[24]
	PpJAZ5/7/10	Fruit development	[24]
	PpJAZ1	Self-pollination	[25]
	FaJAZ1/8/10	Fruit ripening	[26]
<i>Fragaria × ananassa</i> Duch.	FaJAZ1/8.1/9/10	Anthocyanin and proanthocyanidin synthesis	[27-28]
	EjJAZ1/3/6/7/8/10/12	Lignin biosynthesis	[29]
<i>Eriobotrya japonica</i>	MdJAZ	Fruit ripening	[30]
<i>Malus pumila</i> Mill.	MdJAZ1/2/18	Accumulation of anthocyanin and proanthocyanidin	[31-33]
	MdJAZ2	Leaf senescence	[34]
	SlJAZ2	Flowering; anthocyanin synthesis; trichome formation; axillary bud formation	[35-36]
<i>Solanum lycopersicum</i>	SlJAZ10/11	Leaf senescence	[37]
	HsJAZs	Anthocyanin synthesis	[38]
<i>Hibiscus syriacus</i> L.	PcJAZ10	Branching formation	[39]
<i>Pyrus communis</i> L.	FcJAZs	Fruit ripening	[40]
<i>Ficus carica</i>	CmJAZ1-like	Petal size; flowering	[41-42]
<i>Chrysanthemum morifolium</i>	RbJAZ1	Flowering	[43]
<i>Rosa bourboniana</i>	CsJAZ1-1/CsJAZ2-2	Flavan-3-ol	[44]
	CsJAZ6	Catechin	[45]
<i>Camellia sinensis</i>	VvJAZ9	Resveratrol biosynthesis	[46]
<i>Vitis vinifera</i> L.			

群(JAZ I–JAZ VI)^[50]。在葡萄(*Vitis vinifera* L.)中共鉴定出 11 个 JAZ 基因,并将其分为 6 个分支(I–VI);其中, VvJAZ2 较特殊,它在多个物种分析中都被归入 JAZ II 分支,但在葡萄中却未发现其归属于任何 JAZ 分支,这使其成为葡萄 JAZ 亚家族中差异最大的成员;同时,大多数葡萄 JAZ 基因与拟南芥 JAZ 基因的亲缘关系更为密切,这可能与两者都是双子叶植物有关^[51]。此外, Tian 等^[52]在腋花矮牵牛(*Petunia axillaris*)和矮牵牛(*Petunia inflata*)中分别鉴定出 12 个和 16 个 JAZ 蛋白,命名为 PaJAZ1-12 和 PiJAZ1-16。在草莓(*Fragaria × ananassa* Duch.)、枇杷(*Eriobotrya japonica*)、香蕉(*Musa nana* Lour.)等^[26,29,53-60]多种园艺植物中,也陆续鉴定出了 JAZ 基因家族。

本研究从美国国家生物技术信息中心(National Center for Biotechnology Information,

NCBI)数据库中获取了与 PpJAZ1、CsJAZ1、CmJAZ1-like、SlJAZ2 高度同源的园艺植物氨基酸序列,基于这些序列构建了系统进化树(图 2)。进化树显示,桃与枇杷处于同一分支,茶与莲花处于同一分支,番茄与辣椒位于同一分支,表现出较近的亲缘关系。

3 JAZ 在茉莉酸途径中的作用

JAZ 蛋白位于茉莉酸信号转导途径的上游位置(图 3),介导茉莉酸途径参与调控植物的不同生长发育过程,如花的发育^[61]、根系生长^[62]、果实成熟^[30]等(表 1)。在正常生长条件下,植物中的 JA 激素水平低,JA 信号转导途径被 JAZ 蛋白阻遏保持抑制状态。JAZ 作为转录因子的抑制剂发挥作用,当没有 JAZ 抑制时,会激活 JA 信号途径中 MYC^[63]、MYB^[64]等基因的转录。为了应对环境刺激,如昆虫摄食或病原体感染引

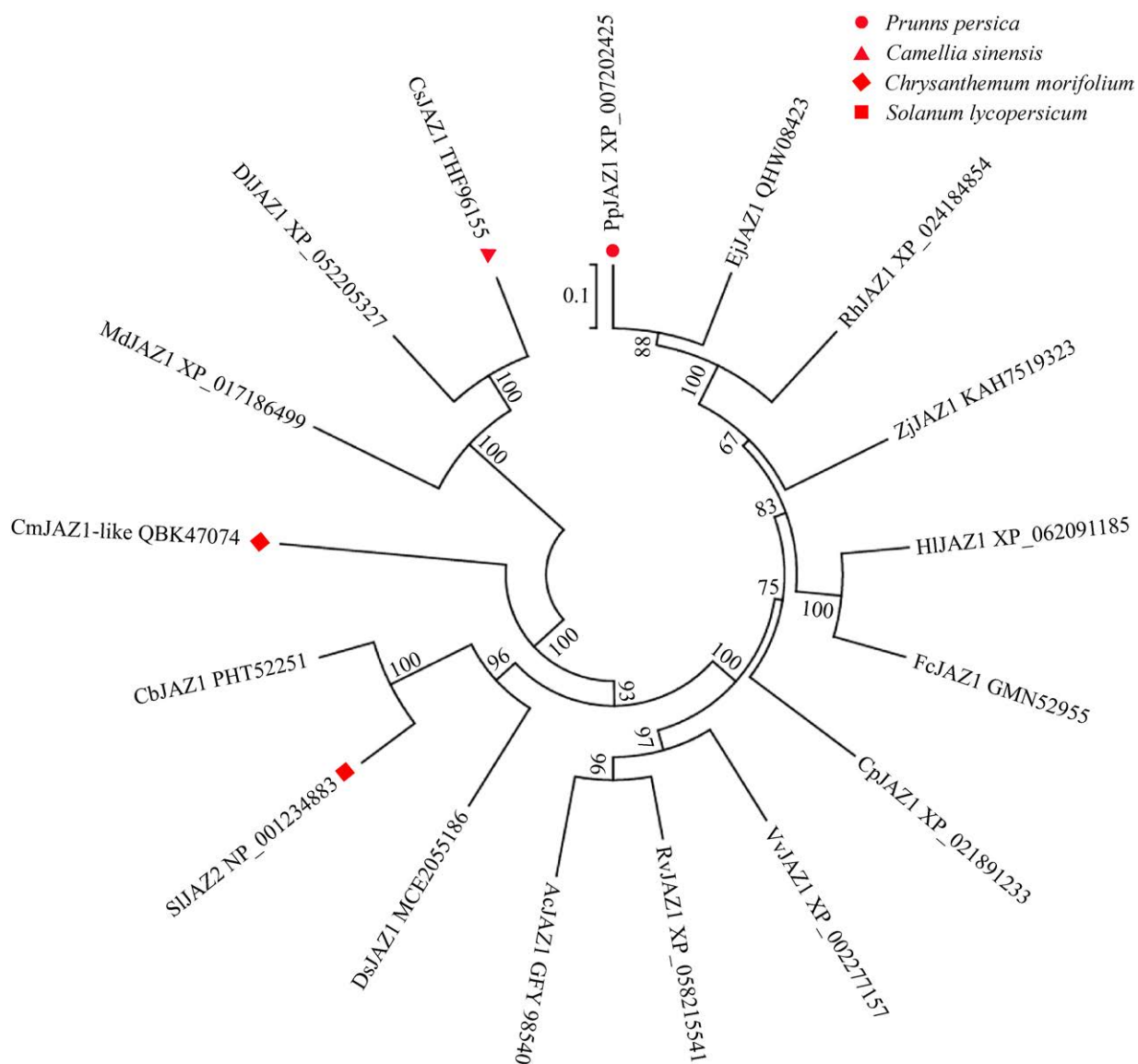


图 2 园艺植物 JAZ 的系统发育分析

Figure 2 Phylogenetic analysis of JAZ proteins from different horticultural plants. Protein sequences of JAZ were used for alignment by ClustalW, and the phylogenetic tree was developed by the method of neighbor-joining tested with bootstrap 1 000 using MEGA 7. Ac: *Actinidia rufa*; Cb: *Capsicum baccatum*; Cm: *Chrysanthemum × morifolium*; Cp: *Carica papaya*; Cs: *Camellia sinensis*; Dl: *Diospyros lotus*; Ds: *Datura stramonium*; Ej: *Eriobotrya japonica*; Fc: *Ficus carica*; Hl: *Humulus lupulus*; Md: *Malus domestica*; Pp: *Prunus persica*; Rh: *Rosa chinensis*; Rv: *Rhododendron vialii*; Sl: *Solanum lycopersicum*; Vv: *Vitis vinifera*; Zj: *Ziziphus jujuba*.

发的应激，植物中的 JA-Ile 水平会增加，促进 JAZ 抑制因子与 F-box 蛋白 COI1 相互作用，形成 COI1-JAZ 复合物。其中，COI1 蛋白是 E3 泛素连接酶 SCF 的识别成分，最终使 JAZ 通过

26S 蛋白酶体途径被 SCF 复合物泛素化降解，从而释放出 DNA 结合转录因子，诱导 JA 响应基因的表达^[65]。进一步的研究发现，MYC2 是 JA 反应所必需的转录因子，只有在 JAZ 蛋白

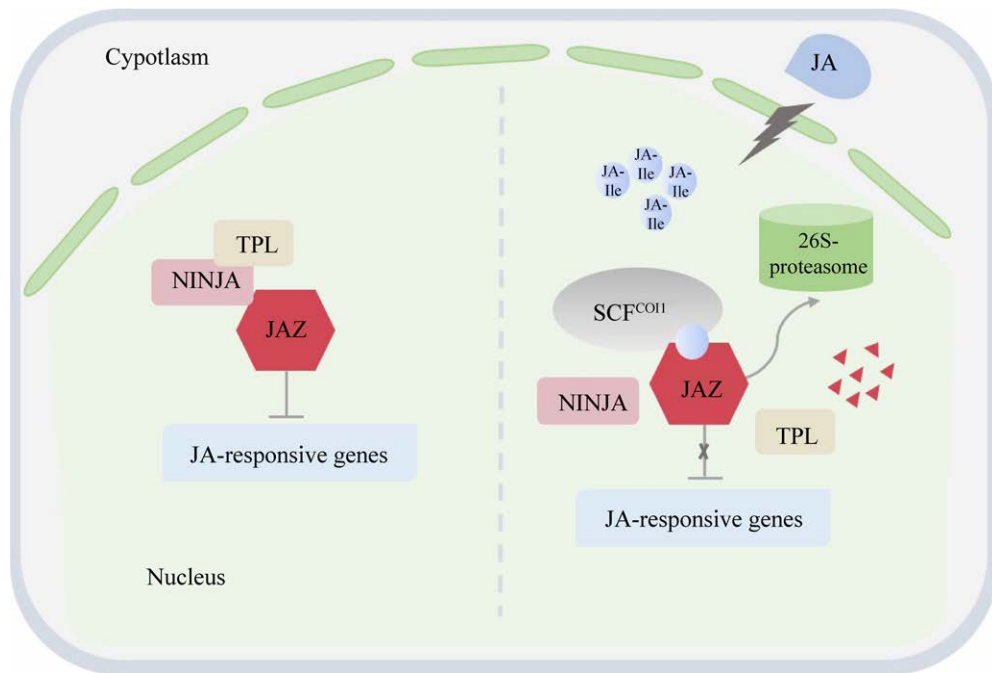


图 3 JAZ 蛋白介导的茉莉酸信号转导途径 “—|”表示抑制；JA：茉莉酸；JAZ：茉莉酸 ZIM 结构域蛋白；JA-Ile：茉莉酸-异亮氨酸；TPL：Groucho/Tup1 型共抑制因子；NINJA：JAZ 新型相互作用因子；SCF^{COI1}：SCF 型 E3 泛素连接酶。

Figure 3 A simplified model of JAZ protein mediated jasmonic acid signal transduction pathway. “—|” indicates inhibitory effect; JA: Jasmonic acid; JAZ: Jasmonate ZIM-domain; JA-Ile: Jasmonoyl-isoleucine; TPL: TOPLESS; NINJA: Novel interactor of JAZ; SCF^{COI1}: Skp-Cullin-F-box^{CORONATINE INSENSITIVE 1}.

被泛素化降解后，MYC2 才能被释放并执行其相应功能^[66]。此外，研究还发现 Groucho/Tup1 型共抑制因子 TPL (TOPLESS)和 JAZ 新型相互作用因子 NINJA (novel interactor of JAZ)也可作为 JAZ 协同抑制因子，参与 JA 信号转导过程^[67]。

4 JAZ 参与园艺作物重要农艺性状的形成

4.1 色泽

色泽是园艺作物最重要的品质特征之一，花青素积累在色泽形成中发挥着重要作用。花青素的生物合成受高等植物中 MBW 转录复合物的控制，该复合物由 R2R3-MYB、bHLH (basic helix-loop-helix)和 WD40 (WD40 domain-containing proteins)转录因子构成。JAZ 蛋白是花青素生物

合成的负调节剂，茉莉酸信号转导引起 JAZ 蛋白的降解，MBW 复合物得以释放从而促进花青素的生物合成^[68]。*SIJAF13* 在番茄中具有参与花青素生物合成和 JA 信号传导的双重功能，*SIJAF13* 突变会导致番茄果实中花青素缺乏；为探究番茄中 JAZs 是否也对 MBW 复合物介导的花青素合成具有抑制作用，Chen 等^[35]研究了在 12 个 *SIJAZ* 基因中 mRNA 丰度最高的 *SIJAZ2*，发现了一个负反馈通路：*SIJAF13* 与 *SIMYC2* 相互作用，抑制 *SIMYC2* 介导的 *SIJAZ2* 转录激活，进而抑制 MBW 复合物，引起花青素的积累；此外，*SIJAF13* 在转录水平上还可负调控 *SIJAZ* 阻遏蛋白，表明 *SIJAF13* 在 JA 信号介导的番茄花青素生物合成中发挥一定作用；由于花青素的生物合成是一个需要能量的过程，

SIJAF13 和 SIJAZs 之间的相互拮抗作用也可能是平衡能量、防止花青素生物合成基因在适宜环境中过度激活的关键稳态机制。在苹果中,茉莉酸信号转导引发 MdJAZ2-MdbHLH3 蛋白复合物的降解,释放 MdbHLH3,从而促进 JA 诱导的花青素和原花青素(proanthocyanidin, PA)的生物合成^[49]。随后,Chen 等^[31]又发现植物中超敏反应(hypersensitive induced reaction, HIR)蛋白 MdHIR2 和 MdHIR4 与 MdJAZ2 相互作用,共同在 MdJAZ2-MdbHLH3 通路的上游起作用,负向调节苹果中花青素的积累。此外, MdSnRK1.1 (sucrose non-fermenting related protein kinases 1)与 MdJAZ18 蛋白相互作用,磷酸化 MdJAZ18,释放 MdbHLH3 以激活花青素调控基因和结构基因的表达,从而促进花青素和原花青素的生物合成^[33]。TRB1 (telomere repeat binding protein 1)作为类 MYB 转录因子,对多种激素如茉莉酸、脱落酸、吲哚乙酸等均有响应。苹果的端粒结合蛋白 MdTRB1 与 MdMYB9 存在互作关系,并可在 Me-JA 处理下显著诱导表达;然而, MdJAZ1 通过干扰 MdTRB1 和 MdMYB9 之间的相互作用,负向调节 Me-JA 诱导苹果花青素和原花青素的积累;值得注意的是, MdTRB1 仅与 MdMYB9 和 MdJAZ1 相互作用,而未与其他花青素和原花青素调节剂以及 JAZ 蛋白发生作用,表明 JAZ1-TRB1-MYB9 可能是一种特异性通路,与 JAZ2-bHLH3-MYB9 通路平行且独立,这 2 种途径确保了苹果能够及时应对外部压力并适应不断变化的环境(图 4)^[32]。

MYB10 是草莓花青素积累的关键转录因子, Schaart 等^[27]发现草莓 bHLH3、bHLH33 和 MYB10 分别是拟南芥 JAZ 蛋白靶标 TT8 (transparent testa 8)、EGL3 (enhancer of glabra 3) 和 PAP1 (production of anthocyanin pigment 1)/MYB75 的直系同源物。与拟南芥类似,草莓

FabHLH3 和 FaMYB10 可以与 FaJAZ8.1、FaJAZ9 和 FaJAZ10 相互作用, FabHLH33 与 FaJAZ1 相互作用,由于 JAZ 蛋白靶向参与草莓花青素生物合成的转录因子,并展现出一定的功能冗余, Garrido-Bigotes 等^[28]推测草莓花青素生物合成可能受到 JA 信号通路的调控;同时,在草莓中首次鉴定出 YAB1 (YABBY 1)蛋白,并发现其是 FaJAZ9 的分子靶点,表明草莓花青素生物合成也受到 JAZ 蛋白与 YAB1 相互作用的调控。JAZ 和 COI1 的结合使其能够与 MBW 复合物分离,进而被转录激活。在对 20 个差异表达的木槿(*Hibiscus syriacus* L.) JAZ 转录本的研究中发现,与花蕾期相比,半开放期有 15 个 JAZ 转录本表达量降低,而在 2 个差异 COI1 转录本中,有 1 个在半开放期的表达量升高,表明 JAZ 在半开放期被降解,从而促使更多花青素的生物合成^[38]。已有研究表明^[27,33-35,49], JAZ 调控园艺植物色泽的方式与模式植物拟南芥相似,但也存在某些特有的调控通路,如苹果中的 JAZ1-TRB1-MYB9 调控通路,而其他园艺植物中是否存在类似通路仍有待研究。此外,目前关于 JAZs 调控色泽的研究主要集中在 JAZ 蛋白与 MYB 转录因子的互作方面,与其他转录因子或蛋白的调控关系仍需进一步发掘。

4.2 花瓣大小

花瓣是被子植物的第 2 个花轮,在物种之间及物种内表现出大小的多样性。目前,关于花瓣大小的遗传、发育调控机制仍在持续探索中。菊花(*Chrysanthemum morifolium*)作为被子植物中最大的类群,其花瓣大小的多样性使其成为研究花瓣大小调控机制的理想模型。Guan 等^[69]发现,相较于野生型, *CmJAZ1-like* 的过表达通过抑制细胞扩增使菊花花瓣变小;进一步的研究表明, *CmJAZ1-like* 可以直接与 *CmBPE2* (big petal 2)相互作用,显著降低 *CmBPE2* 对其

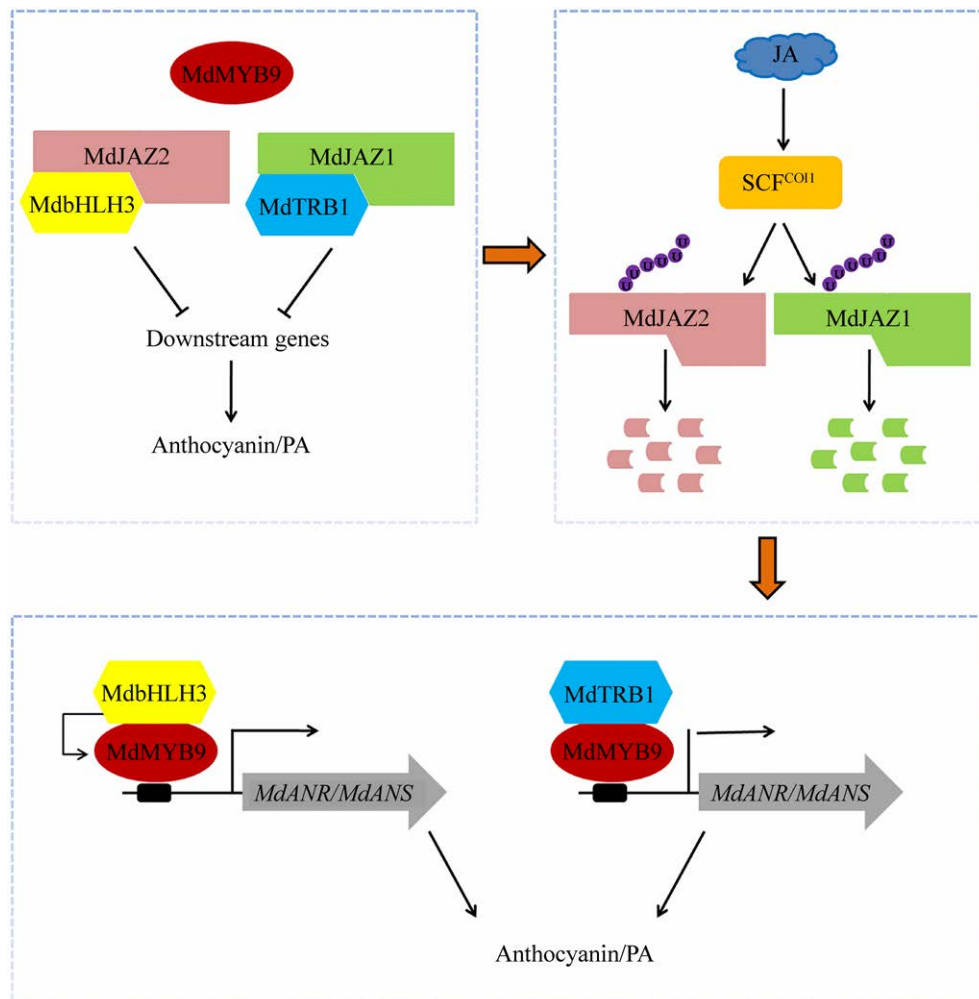


图4 苹果 *MdTRB1* 响应 JA 调节花青素和原花青素生物合成模式图^[32]

Figure 4 A model of *MdTRB1*-modulated biosynthesis of anthocyanin and proanthocyanidin in response to JA in apple^[32].

靶基因 *CmEXPA7* (α -expansin 7) 的激活能力, 从而参与菊花花瓣大小的调控。Sherif 等^[25]为探究 *PpJAZ1* 在桃花花瓣大小中的作用, 在烟草 (*Nicotiana tabacum* L.) 中异位表达 *PpJAZ1*, 结果显示, 与野生型烟草相比, 转基因植株开花时花瓣明显变小, 且花色呈现变浅的趋势, 表明 *PpJAZ1* 可能负调控桃花花瓣的大小。

4.3 分枝

植物的分枝特征是园艺植物的重要农艺性状之一, 如分枝较少的梨砧木具有更好的嫁接

效果。枝条的形态受多个因素的影响, 包括植物遗传因素、生长发育状态及激素调节等。目前, 关于 JA 对枝条发育影响的研究仍较为有限。例如, 拟南芥 *coi1* 突变体表现出延长的分生组织寿命以及显著的顶端优势^[70]。外源施加 Me-JA 及 *jaz* 突变体均会出现分枝减少的表型^[71]。Cheng 等^[39]研究发现, 在分枝较少的梨 (*Pyrus pyrifolia*) 突变株中, 存在 35 个差异表达的基因; 其中, 在 JA 信号通路中, *PcCOII* 在突变株枝条发育的 2 个阶段均高表达, 而 *PcJAZ* 基因的

表达水平则较低,表明茉莉酸信号转导在分枝形成中发挥了重要作用,且 *PcJAZ* 基因可能负调控梨的分枝。在番茄中过表达 *SlJAZ2* 的转基因植株表现出较早的腋芽萌发,并且腋芽数量明显多于野生型;定量分析结果显示,促进番茄侧分生组织起始的 MYB 转录因子基因 *BL* 显著增加,表明 *SlJAZ2* 可能正向调控番茄腋芽的发育^[36]。然而,关于 JAZs 在园艺植物形态调控中的具体机制研究仍然相对匮乏,亟须进一步探索。此外,除茉莉酸外,赤霉素(gibberellins)、细胞分裂素(cytokinins)等激素同样对植物形态的形成具有显著影响。因此,JAZs 是否通过参与不同激素通路之间的串扰影响园艺植物的形态发育,仍需深入研究。

4.4 果实成熟

果实的成熟是园艺植物生长过程中的关键阶段,涉及多方面的变化,包括外观、质地、香气、颜色和风味等。果实的质地和硬度是影响消费者选择的主要品质因素,同时也是延长采后货架期和贮藏期的重要基础。因此,研究果实硬度或质地的调控机制已成为蔬果品质研究的重要组成部分。在苹果果实的成熟和软化过程中,乙烯的合成与乙烯信号转导是主要调节途径;乙烯不仅能够直接调控果实的发育,还与其他激素特别是茉莉酸等激素路径发生串扰,从而共同影响果实的成熟和品质^[30]。在乙烯信号转导过程中,ERF (ethylene response factor)转录因子家族被广泛认为是乙烯信号级联反应中的关键调节因子;一些研究显示^[72],ERF4 的 EAR 基序突变能够降低其抑制活性,从而促进果实成熟和软化;此外,JAZ 蛋白可以通过 EAR 基序直接与 TPL 相关联,从而影响果实成熟。在苹果果实发育过程中,MYC2 与 ERF4 相互作用的 JAZ 蛋白结合,抑制乙烯生物合成基因 *ACO1* (aconitase 1)和 *ACS1* (ACC

synthase 1)的表达,导致乙烯产量增加、果实硬度降低。同时,ERF4 的 EAR 基序突变(C→G)会降低 ERF4 的抑制活性,并进一步促进果实成熟^[30]。Song 等^[40]为探究无花果(*Ficus carica*)果实发育过程中 *FcJAZ* 基因的表达模式,利用不同生长阶段的雌花和果皮样品进行 RNA 分离和基因表达分析,发现除 *FcJAZ2* 和 *FcJAZ8* 外,大多数 *FcJAZ* 基因在无花果的第 3-5 阶段显著下调,而在果皮中则是在第 4-5 阶段上调;进一步的顺式元件和激素处理表达模式分析表明,*FcJAZ* 基因可能通过调控乙烯或赤霉素的信号途径参与无花果果实的发育;此外,还发现 *FcJAZ* 基因与扩张蛋白和聚半乳糖醛酸酶呈负相关,而与超氧化物歧化酶、抗坏血酸和无花果蛋白的合成呈正相关,表明其在果实发育的特定阶段可能发挥关键作用。Garrido-Bigotes 等^[26]研究发现,在草莓果实发育和成熟过程中,*FaJAZ1*、*FaJAZ8.1* 和 *FaMYC2* 的表达均呈下调趋势,但直至完全成熟阶段未检测到 *FaJAZ10*。这进一步表明,JAZ 基因在不同果实的成熟过程中的作用可能存在差异。可见,JAZs 参与调控园艺作物果实成熟的相关研究主要集中于水果类植物,对蔬菜和观赏植物的研究相对较少。此外,JAZ 基因家族参与果实发育的作用机理仍不完善,大多研究停留在转录组分析层面,具体调控机制还有待阐明。

4.5 开花时间

开花是一个复杂的生物过程,受内源生长信号和外部环境因素的共同影响,开花时间的变化直接影响园艺植物的产量和品质。*SlJAZ2* 的过表达可以使番茄开花提前,为了研究番茄 *SlJAZ2* 参与开花时间调控的机制是否与拟南芥相同,Yu 等^[36]检测了 5 个 AP2 基因的表达,发现 *AP2a*、*AP2b* 和 *AP2e* 在 *SlJAZ2* 过表达植株中下调,表明 *SlJAZ2* 影响了 AP2 的表达,且

AP2 是 *SIJAZ2* 的潜在靶点, 最终发现 *SIJAZ2* 可加速番茄营养生长从而缩短其开花过渡期。JAZ 蛋白的 Jas 结构域是 JAZ 与 COI1 相互作用的关键, 通过对缺失或突变 Jas 结构域的 JAZ 基因进行过表达已被广泛应用于基因功能研究。例如, 拟南芥 35Spro::*JAZ1ΔJas* (Jas-domain deletion) 植株表现出早期开花, 而 35Spro::*JAZ1* 植株则未出现该表型^[73]。为研究 *CmJAZ1-like* 在菊花中的生物学功能, Guan 等^[41] 获得了 35Spro::*CmJAZ1-likeΔJas* 过表达株系; 不同于拟南芥, 转基因菊花在自然条件下的花芽出现时间晚于野生型, 表明 *CmJAZ1-like* 可能在菊花的开花调控中发挥了独特作用; *FUL* 在介导开花时与 *AP1* 功能冗余, *CmFUL* 是 *CmFL2* 的同源基因, 在 *CmJAZ1-likeΔJas* 转基因植株中显著下调。含有 AP2 结构域的转录因子 TOE3 (target of eat 3) 和 TEM1 (tempranillo 1) 是 FT (flowering locus T) 的抑制因子。先前研究表明^[42], *JAZ1* 能够与 TOE1 相互作用, 从而降低 TOE1 对 FT 的转录抑制, 促进早开花。在菊花中过表达 *CmJAZ1-like* 会引起 *CmTOE3* 和 *CmTEM1* 的表达水平上调, 而 *CmFTL3* (*flowering locus T-like 3*) 的表达水平降低, 表明 *CmJAZ1-like* 通过转录水平影响 *CmTOE3* 和 *CmTEM1*。此外, *CmJAZ1-like* 过表达株系的碳水化合物和脂肪酸途径也发生了变化, 这可能是导致菊花开花延迟的原因之一。Me-JA 处理会影响玫瑰 (*Rosa bourboniana*) 开花, 处理后的花朵在 24 h 内无法完全开放, 且经过处理的玫瑰 *RbJAZ1* 显著上调, 表明 *RbJAZ1* 可能对玫瑰的开放具有负调控作用^[43]。由此可见, JAZ 蛋白主要通过 AP2 转录因子相互作用形成园艺植物开花调控网络, 且在不同作物中 JAZ 蛋白的作用机制存在差异。因此, JAZ 蛋白参与调控园艺植物开花时间的调控机制及网络仍需要进一步探索。

4.6 次生代谢物

植物作为天然次生代谢物的生产工厂, 能够产生如萜烯、生物碱、酚类等代谢物质^[74], 为化学、医药、化妆品及香料等行业提供原料^[75]。木质素是一种位于植物次生细胞壁中的复合苯丙烷聚合物, 是最丰富的生物聚合物之一^[76], 积聚在植物的支持组织中, 也存在于如枇杷^[77]、梨^[78]、猕猴桃^[79]等肉质果实中。木质素的生物合成涉及复杂的转录调控网络, 主要包括 NACs (NAM, ATAF1/2, CUC1/2) 和 MYB 转录因子。此外, JAZ 蛋白也参与调节木质素合成。枇杷果实在低温条件下易受冷害, 表现出木质素含量和果实硬度增加; Me-JA 预处理能够缓解低温贮藏过程中枇杷果实木质素含量和硬度的增加; 在此过程中, Zhang 等^[29] 鉴定出一种编码新型过氧化物酶的基因 *EjPRX12* (*peroxidase 12*), 其表达与木质素在采后贮藏过程中的积累呈正相关; 同时, 还发现了一种 JA 信号通路抑制蛋白 *EjbHLH14*, 该抑制因子与多个 *EjJAZ* 蛋白 (如 *EjJAZ1/3/6/7/8/10/12*) 相互作用, 在 Me-JA 预处理后会抑制 *EjPRX12* 上游激活剂 *EjHB1* (HD-ZIP transcription factor) 的活性, 并提出一种新的 *EjbHLH14-EjHB1-EjPRX12* 介导冷诱导木质化的调控模块。在茶叶加工过程中, 萜类和绿叶挥发性相关基因对茶香的形成有显著作用。Zheng^[80] 等研究发现, 在乌龙茶 (*Camellia sinensis*) 的采后处理加工中, *CsJAZ8* 和 *CsJAZ13* 在萎凋时被显著抑制; *CsJAZ6-7* 在第 1 次摇青时表达水平显著上调; *CsJAZ8* 和 *CsJAZ12-13* 在第 2 次摇青时转录水平明显增强; 表明 JA 可能在茶叶加工过程中调控香气的形成。在无 JA 的情况下, *CsJAZ1-1* 和 *CsJAZ2-2* 与 *CsMYC1* 结合, 抑制 *CsDFR-2*、*CsDFR-1*、*CsANR-3* 及 *CsLAR* 的表达, 从而减弱茶树中黄烷-3-醇的生物合成; 在 JA 存在下, *CsJAZ1-1* 和 *CsJAZ2-2* 与 JA-Ile

结合形成复合物,导致其自身的泛素化和降解,从而释放 CsMYC2;之后 CsMYC2 与黄烷-3-醇生物合成途径中的晚期基因的启动子结合,激活茶叶中的黄烷-3-醇生物合成^[44]。儿茶素作为类黄酮途径的重要产物,有助于茶叶的风味形成。Zhang 等^[45]发现,高温可以激活热激转录因子 CsHSFA1b (heat shock factors 1b)和 CsHSFA2,它们通过直接结合 CsJAZ6 启动子中的 HSE 顺式元件,进而上调 CsJAZ6 的表达;此外, CsJAZ6 通过与儿茶素生物合成调节因子复合物 CsEGL3 和 CsTTG1 直接互作,抑制儿茶素的积累,这表明 CsJAZ6 是通过整合高温信号和茉莉酸通路,从而在儿茶素积累中起重要的负调节作用。在其他植物中,JA 信号传导也对次生代谢物的合成起着关键作用。例如,通过人工 microRNA 技术抑制 VvJAZ9 基因的表达,可使葡萄白藜芦醇含量从 0.2 mg/g 干重(dry weight, DW)增加到 2 mg/g DW^[46]。虽然已有研究揭示了 JAZs 参与多种次生代谢物合成,但其具体的调控机制仍需深入探究。进一步研究 JAZs 在植物次生代谢物质合成中的作用,将有助于阐明茉莉酸激素途径介导的植物次生代谢物积累机制,并完善相关基因的调控网络。

5 总结与展望

尽管 JAZ 蛋白在植物中普遍存在,但目前对其研究仍主要集中于模式植物及大田作物中,在园艺植物中的研究尚显不足。此外,现有的 JAZ 蛋白的功能研究大多集中在生物和非生物胁迫方面,在生长发育方面的研究仍较为有限,如关于 JAZ 蛋白调控植物的育性,目前仍聚焦与拟南芥 MYB21、MYB24 等的蛋白互作研究,在园艺作物中还未进行系统性探讨。本课题组研究发现,在茄子花药开裂过程中,

JA 合成及信号转导途径中的关键基因 *DAD1*、*LOX*、*COII* 及 MYB 转录因子 MYB108、MYB24 等,均发挥了一定作用^[81-82]。作为 JA 信号转导通路中的核心调控元件, JAZ 蛋白可能也参与调控茄子花药发育,进而影响其育性。通过转录组数据分析,本课题组在茄子中筛选到多个与花药开裂相关的 JAZ 基因,其中 *JAZ1* 和 *JAZ3* 在茄子功能雄性不育系中表达显著上调,目前已成功获得 *SmJAZ1* 过表达转基因植株,并观察到其花药发育异常,出现开裂不完全、花药退化等表型,后续本课题组将对 *JAZ1*、*JAZ3* 的功能展开进一步研究,并探讨其是否与 MYB、NAC^[83]、ARF (auxin response factor)及 DELLA^[84]等相互作用,从而通过不同激素途径(茉莉酸途径、生长素途径及赤霉素途径)调控植物育性。

已有研究表明, JAZ 蛋白在园艺植物的农艺性状调控中扮演着重要角色,包括色泽、形态、果实成熟等多个方面(图 5)。此外, JAZ 蛋白在叶片衰老过程中也起着关键作用。苹果 MdBt2 (BTB-domain protein)通过直接作用提高 MdJAZ2 的稳定性,从而抑制 JA 介导的叶片衰老;同时, MdBt2 还与苹果 MdJAZ1、MdJAZ3、MdJAZ4 等 JAZ 蛋白相互作用^[34]。番茄的转录组数据分析表明, JAZ 基因表达受到叶片衰老的影响, *SlJAZ10* 和 *SlJAZ11* 正向调控叶片衰老, *SlJAZ11* 能够促进植物的新陈代谢^[37]。尽管这些发现为 JAZ 蛋白在叶片衰老中的功能提供了初步证据,但相较于其他方面的研究, JAZ 调控园艺植物的叶片衰老研究仍然较少。此外, JAZs 介导的种子萌发、根系发育、腺毛发育等过程在园艺植物中都有待进一步探索。因此,持续挖掘 JAZ 蛋白在园艺植物中新的生物学作用,特别是一些潜在功能,也是未来研究的重要方向。

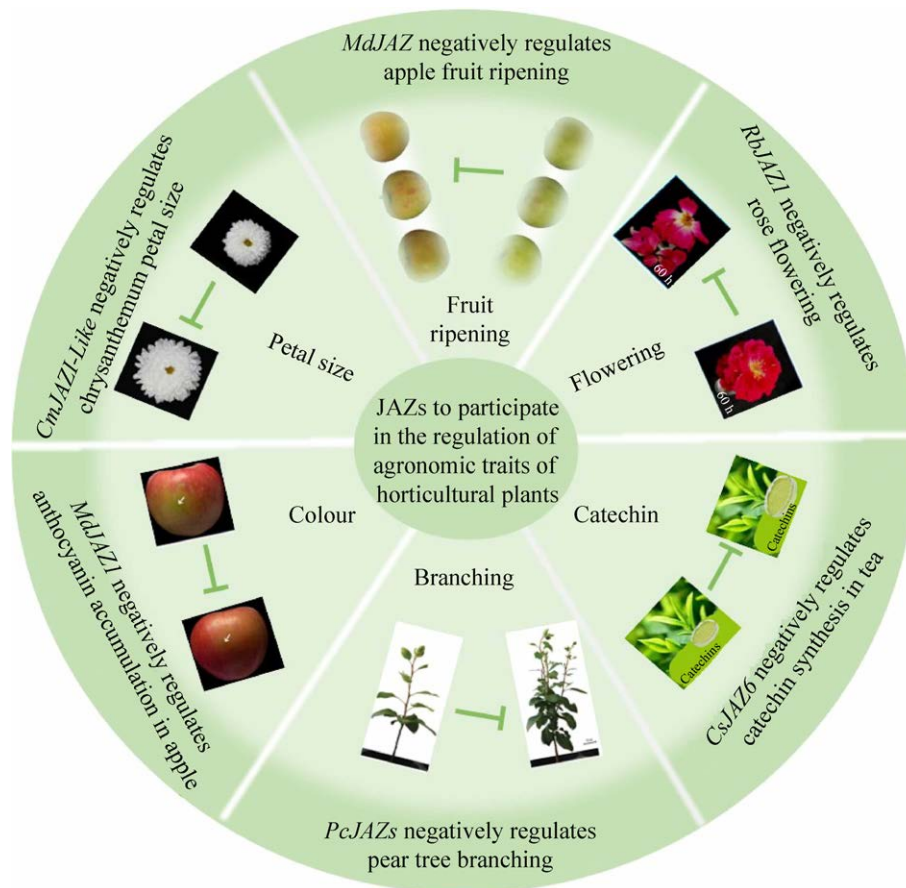


图 5 JAZs 在园艺植物中的多种功能

Figure 5 Multiple functions of JAZs in horticultural crops.

随着基因组编辑技术的进步^[85]以及基因组学、代谢组学、转录组学等的不断突破, 这为园艺植物 JAZ 蛋白的研究提供了更多机遇。由于 JAZ 蛋白功能通常存在冗余性, 通过基因敲除技术能更精准地确定特定 JAZ 蛋白的功能, 使 JAZ 蛋白调控网络更加清晰, 从而为加快园艺植物的性状改良, 以及培育高产、抗病、高营养价值新品种开辟新的途径。

REFERENCES

- [1] DEMOLE E, LEDERER E, MERCIER D. Isolement et détermination de la structure du jasmonate de méthyle, constituant odorant caractéristique de l'essence de jasmin[J]. Helvetica Chimica Acta, 1962, 45(2): 675-685.
- [2] MICCONO MLA, YANG HW, DEEMOTT L, MELOTTO M. Review: losing JAZ4 for growth and defense[J]. Plant Science, 2023, 335: 111816.
- [3] XIE DX, FEYS BF, JAMES S, NIETO-ROSTRO M, TURNER JG. COI1: an *Arabidopsis* gene required for jasmonate-regulated defense and fertility[J]. Science, 1998, 280(5366): 1091-1094.
- [4] THINES B, KATSIR L, MELOTTO M, NIU YJ, MANDAOKAR A, LIU GH, NOMURA K, HE SY, HOWE GA, BROWSE J. JAZ repressor proteins are targets of the SCF(COI1) complex during jasmonate signalling[J]. Nature, 2007, 448(7154): 661-665.
- [5] YAN YX, STOLZ S, CHÉTELAT A, REYMOND P, PAGNI M, DUBUGNON L, FARMER EE. A downstream mediator in the growth repression limb of the jasmonate pathway[J]. The Plant Cell, 2007, 19(8): 2470-2483.
- [6] LI ZC, LUO X, OU Y, JIAO HJ, PENG L, FU X, MACHO AP, LIU RY, HE YH. Jasmonate-ZIM domain proteins engage Polycomb chromatin modifiers to modulate Jasmonate signaling in *Arabidopsis*[J]. Molecular Plant, 2021, 14(5): 732-747.
- [7] TANIGUCHI S, HOSOKAWA-SHINONAGA Y,

- TAMAOKI D, YAMADA S, AKIMITSU K, GOMI K. Jasmonate induction of the monoterpene linalool confers resistance to rice bacterial blight and its biosynthesis is regulated by JAZ protein in rice[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2014, 37(2): 451-461.
- [8] HAN Y, LUTHE D. Identification and evolution analysis of the JAZ gene family in maize[J]. *BMC Genomics*, 2021, 22(1): 256-276.
- [9] WANG S, WANG YB, YANG R, CAI WH, LIU YN, ZHOU DR, MENG L, WANG P, HUANG BQ. Genome-wide identification and analysis uncovers the potential role of JAZ and MYC families in potato under abiotic stress[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(7): 6706-6717.
- [10] 黄思源, 王海, 樊若晨, 李婉容, 李建君, 高苗苗, 于晓惠, 陈银华. 番茄 JAZ 家族生物信息学及表达模式分析[J]. *分子植物育种*, 2022, 20(2): 377-389.
- HUANG SY, WANG H, FAN RC, LI WR, LI JJ, GAO MM, YU XH, CHEN YH. Bioinformatics and expression pattern analysis of the JAZ gene family in tomato[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2022, 20(2): 377-389 (in Chinese).
- [11] ZHOU W, YAO RF, LI HO, LI SH, YAN JB. New perspective on the stabilization and degradation of the F-box protein COI1 in *Arabidopsis*[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2013, 8(8): e24973.
- [12] CHINI A, FONSECA S, FERNÁNDEZ G, ADIE B, CHICO JM, LORENZO O, GARCÍA-CASADO G, LÓPEZ-VIDRIERO I, LOZANO FM, PONCE MR, MICOL JL, SOLANO R. The JAZ family of repressors is the missing link in jasmonate signalling[J]. *Nature*, 2007, 448(7154): 666-671.
- [13] STASWICK PE. JAZing up jasmonate signaling[J]. *Trends in Plant Science*, 2008, 13(2): 66-71.
- [14] ZHU ZQ, AN FY, FENG Y, LI PP, XUE L, MU A, JIANG ZQ, KIM JM, TO TK, LI W, ZHANG XY, YU Q, DONG Z, CHEN WQ, SEKI M, ZHOU JM, GUO HW. Derepression of ethylene-stabilized transcription factors (EIN3/EIL1) mediates jasmonate and ethylene signaling synergy in *Arabidopsis*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(30): 12539-12544.
- [15] CHUNG HS, COOKE TF, DEPEW CL, PATEL LC, OGAWA N, KOBAYASHI Y, HOWE GA. Alternative splicing expands the repertoire of dominant JAZ repressors of jasmonate signaling[J]. *The Plant Journal*, 2010, 63(4): 613-622.
- [16] CHINI A, FONSECA S, CHICO JM, FERNÁNDEZ-CALVO P, SOLANO R. The ZIM domain mediates homo- and heteromeric interactions between *Arabidopsis* JAZ proteins[J]. *The Plant Journal*, 2009, 59(1): 77-87.
- [17] CHUNG HS, HOWE GA. A critical role for the TIFY motif in repression of jasmonate signaling by a stabilized splice variant of the JASMONATE ZIM-domain protein JAZ10 in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2009, 21(1): 131-145.
- [18] 黄文峰, 王立丰, 田维敏. 茉莉酸反应基因转录抑制因子 JAZ 蛋白家族研究进展[J]. *热带作物学报*, 2009, 30(9): 1383-1387.
- HUANG WF, WANG LF, TIAN WM. Advances in JAZ protein family mediating JA signal pathway[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2009, 30(9): 1383-1387 (in Chinese).
- [19] CHINI A, MONTE I, ZAMARREÑO AM, GARCÍA-MINA JM, SOLANO R. Evolution of the jasmonate ligands and their biosynthetic pathways[J]. *The New Phytologist*, 2023, 238(5): 2236-2246.
- [20] MELOTTO M, MECEY C, NIU YJ, CHUNG HS, KATSIR L, YAO J, ZENG WQ, THINES B, STASWICK P, BROWSE J, HOWE GA, HE SY. A critical role of two positively charged amino acids in the Jas motif of *Arabidopsis* JAZ proteins in mediating coronatine- and jasmonoyl isoleucine-dependent interactions with the COI1 F-box protein[J]. *The Plant Journal*, 2008, 55(6): 979-988.
- [21] GRUNEWALD W, VANHOLME B, PAUWELS L, PLOVIE E, INZÉ D, GHEYSEN G, GOOSSENS A. Expression of the *Arabidopsis* jasmonate signalling repressor JAZ1/TIFY10A is stimulated by auxin[J]. *EMBO Reports*, 2009, 10(8): 923-928.
- [22] 段龙飞, 慕小倩, 李文燕. 茉莉酸信号途径中转录抑制因子 JAZ 蛋白家族的分子进化分析[J]. *植物学报*, 2013, 48(6): 623-634.
- DUAN LF, MU XQ, LI WY. Molecular evolution of transcriptional repressor JAZ protein family in jasmonic acid signaling pathway[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2013, 48(6): 623-634 (in Chinese).
- [23] JIA K, YAN CY, ZHANG J, CHENG YX, LI WW, YAN HZ, GAO J. Genome-wide identification and expression analysis of the JAZ gene family in turnip[J]. *Scientific Reports*, 2021, 11(1): 21330.
- [24] SHENG Y, YU H, PAN HF, QIU KL, XIE QM, CHEN HL, FU SL, ZHANG JY, ZHOU H. Genome-wide analysis of the gene structure, expression and protein interactions of the peach (*Prunus persica*) TIFY gene family[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 792802.
- [25] SHERIF S, EL-SHARKAWY I, MATHUR J, RAVINDRAN P, KUMAR P, PALIYATH G, JAYASANKAR S. A stable JAZ protein from peach mediates the transition from outcrossing to self-pollination[J]. *BMC Biology*, 2015, 13: 11-17.
- [26] GARRIDO-BIGOTES A, FIGUEROA NE, FIGUEROA PM, FIGUEROA CR. Jasmonate signalling pathway in strawberry: genome-wide identification, molecular characterization and expression of JAZs and MYCs during fruit development and ripening[J]. *PLoS One*, 2018, 13(5): e0197118.

- [27] SCHAART JG, DUBOS C, ROMERO DeLa FUENTE I, van HOUWELINGEN AMML, de VOS RCH, JONKER HH, XU WJ, ROUTABOUL JM, LEPINIEC L, BOVY AG. Identification and characterization of MYB-bHLH-WD40 regulatory complexes controlling proanthocyanidin biosynthesis in strawberry (*Fragaria × ananassa*) fruits[J]. *The New Phytologist*, 2013, 197(2): 454-467.
- [28] GARRIDO-BIGOTES A, TORREJÓN M, SOLANO R, FIGUEROA CR. Interactions of JAZ repressors with anthocyanin biosynthesis-related transcription factors of *Fragaria × ananassa*[J]. *Agronomy*, 2020, 10(10): 1586-1589.
- [29] ZHANG MX, SHI YN, LIU ZM, ZHANG YJ, YIN XR, LIANG ZH, HUANG YQ, GRIERSON D, CHEN KS. An EjbHLH14-EjHB1-EjPRX12 module is involved in methyl jasmonate alleviation of chilling-induced lignin deposition in loquat fruit[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73(5): 1668-1682.
- [30] HU YN, SUN HL, HAN ZY, WANG S, WANG T, LI QQ, TIAN J, WANG Y, ZHANG XZ, XU XF, HAN ZH, WU T. ERF4 affects fruit ripening by acting as a JAZ interactor between ethylene and jasmonic acid hormone signaling pathways[J]. *Horticultural Plant Journal*, 2022, 8(6): 689-699.
- [31] CHEN KQ, ZHAO XY, AN XH, TIAN Y, LIU DD, YOU CX, HAO YJ. MdHIR proteins repress anthocyanin accumulation by interacting with the MdJAZ2 protein to inhibit its degradation in apples[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 44484.
- [32] AN JP, XU RR, LIU X, ZHANG JC, WANG XF, YOU CX, HAO YJ. Jasmonate induces biosynthesis of anthocyanin and proanthocyanidin in apple by mediating the JAZ1-TRB1-MYB9 complex[J]. *The Plant Journal*, 2021, 106(5): 1414-1430.
- [33] LIU XJ, AN XH, LIU X, HU DG, WANG XF, YOU CX, HAO YJ. MdSnRK1.1 interacts with MdJAZ18 to regulate sucrose-induced anthocyanin and proanthocyanidin accumulation in apple[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(11): 2977-2990.
- [34] AN JP, WANG XF, ZHANG XW, YOU CX, HAO YJ. Apple BT2 protein negatively regulates jasmonic acid-triggered leaf senescence by modulating the stability of MYC2 and JAZ2[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2021, 44(1): 216-233.
- [35] CHEN YZ, KIM P, KONG LZ, WANG X, TAN W, LIU X, CHEN YS, YANG JF, CHEN BW, SONG YX, AN ZY, MIN PHYON J, ZHANG Y, DING B, KAWABATA S, LI YH, WANG Y. A dual-function transcription factor, SJJAF13, promotes anthocyanin biosynthesis in tomato[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73(16): 5559-5580.
- [36] YU XH, CHEN GP, TANG BY, ZHANG JL, ZHOU SG, HU ZL. The Jasmonate ZIM-domain protein gene *SIJAZ2* regulates plant morphology and accelerates flower initiation in *Solanum lycopersicum* plants[J]. *Plant Science*, 2018, 267: 65-73.
- [37] TANG BY, TAN TT, CHEN YT, HU ZL, XIE QL, YU XH, CHEN GP. *SIJAZ10* and *SIJAZ11* mediate dark-induced leaf senescence and regeneration[J]. *PLoS Genetics*, 2022, 18(7): e1010285.
- [38] WANG XH, LI LH, LIU CX, ZHANG MH, WEN YF. An integrated metabolome and transcriptome analysis of the *Hibiscus syriacus* L. petals reveal the molecular mechanisms of anthocyanin accumulation[J]. *Frontiers in Genetics*, 2022, 13: 995748.
- [39] CHENG YY, LIANG CL, QIU ZY, ZHOU SQ, LIU JL, YANG YJ, WANG R, YIN J, MA CH, CUI ZH, SONG JK, LI DL. Jasmonic acid negatively regulates branch growth in pear[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1105521.
- [40] SONG MY, WANG HM, MA HQ, ZHENG CL. Genome-wide analysis of JAZ family genes expression patterns during fig (*Ficus Carica* L.) fruit development and in response to hormone treatment[J]. *BMC Genomics*, 2022, 23(1): 170-187.
- [41] GUAN YX, DING L, JIANG JF, SHENTU YY, ZHAO WQ, ZHAO KK, ZHANG X, SONG AP, CHEN SM, CHEN FD. Overexpression of the *CmJAZ1-like* gene delays flowering in *Chrysanthemum morifolium*[J]. *Horticulture Research*, 2021, 8(1): 87-98.
- [42] ZHAI QZ, ZHANG X, WU FM, FENG HL, DENG L, XU L, ZHANG M, WANG QM, LI CY. Transcriptional mechanism of jasmonate receptor COI1-mediated delay of flowering time in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2015, 27(10): 2814-2828.
- [43] SINGH P, MAURYA SK, PRADHAN L, SANE AP. The JA pathway is rapidly down-regulated in petal abscission zones prior to flower opening and affects petal abscission in fragrant roses during natural and ethylene-induced petal abscission[J]. *Scientia Horticulturae*, 2022, 300: 111072.
- [44] ZHU JY, YAN XM, LIU SR, XIA XB, AN YL, XU QS, ZHAO SQ, LIU L, GUO R, ZHANG ZL, XIE DY, WEI CL. Alternative splicing of *CsJAZ1* negatively regulates flavan-3-ol biosynthesis in tea plants[J]. *The Plant Journal*, 2022, 110(1): 243-261.
- [45] ZHANG XY, LI LY, HE YQ, LANG ZL, ZHAO Y, TAO H, LI QS, HONG GJ. The *CsHSFA-CsJAZ6* module-mediated high temperature regulates flavonoid metabolism in *Camellia sinensis*[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2023, 46(8): 2401-2418.
- [46] MAKHAZEN DS, VEREMEICHIK GN, SHKRYL YN, GRIGORCHUK VP, TCHERNODED GK, DEGTYARENKO AI, BULGAKOV VP. RNA inhibition of the *JAZ9* gene increases the production of resveratrol in grape cell cultures[J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 2021, 147(3): 611-618.
- [47] SUN JQ, JIANG HL, LI CY. Systemin/jasmonate-mediated systemic defense

- signaling in tomato[J]. *Molecular Plant*, 2011, 4(4): 607-615.
- [48] LIU X, ZHAO CB, YANG LM, ZHANG YY, WANG Y, FANG ZY, LV HH. Genome-wide identification, expression profile of the TIFY gene family in *Brassica oleracea* var. *capitata*, and their divergent response to various pathogen infections and phytohormone treatments[J]. *Genes*, 2020, 11(2): 127-145.
- [49] LI XQ, YIN XJ, WANG H, LI J, GUO CL, GAO H, ZHENG Y, FAN CH, WANG XP. Genome-wide identification and analysis of the apple (*Malus domestica* Borkh.) TIFY gene family[J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2015, 11: 808-821.
- [50] TAO JJ, JIA HM, WU MT, ZHONG WQ, JIA DF, WANG ZP, HUANG CH. Genome-wide identification and characterization of the TIFY gene family in kiwifruit[J]. *BMC Genomics*, 2022, 23(1): 179-197.
- [51] ZHANG YC, GAO M, SINGER SD, FEI ZJ, WANG H, WANG XP. Genome-wide identification and analysis of the TIFY gene family in grape[J]. *PLoS One*, 2012, 7(9): e44465.
- [52] TIAN SZ, LIU SY, WANG Y, WANG K, YIN CQ, YUE YZ, HU HR. Genome-wide identification and characterization of JAZ protein family in two *Petunia* progenitors[J]. *Plants*, 2019, 8(7): 203-233.
- [53] BA LJ, KUANG JF, CHEN JY, LU WJ. MaJAZ1 attenuates the MaLBD5-mediated transcriptional activation of jasmonate biosynthesis gene *MaAOC2* in regulating cold tolerance of banana fruit[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2016, 64(4): 738-745.
- [54] CAI ZM, CHEN YQ, LIAO JJ, WANG DD. Genome-wide identification and expression analysis of jasmonate ZIM domain gene family in tuber mustard (*Brassica juncea* var. *tumida*) [J]. *PLoS One*, 2020, 15(6): e0234738.
- [55] DAI ZN, DONG SY, MIAO H, LIU XP, HAN JN, LI CX, GU XF, ZHANG SP. Genome-wide identification of TIFY genes and their response to various pathogen infections in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Scientia Horticulturae*, 2022, 295: 110814.
- [56] LIU XJ, YU FY, YANG GY, LIU XQ, PENG SB. Identification of TIFY gene family in walnut and analysis of its expression under abiotic stresses[J]. *BMC Genomics*, 2022, 23(1): 190-202.
- [57] LV GB, HAN R, SHI JJ, CHEN K, LIU GF, YU QB, YANG CP, JIANG J. Genome-wide identification of the TIFY family reveals JAZ subfamily function in response to hormone treatment in *Betula platyphylla* [J]. *BMC Plant Biology*, 2023, 23(1): 143-155.
- [58] SONG HY, DUAN ZH, WANG Z, LI Y, WANG YY, LI CM, MAO WM, QUE QM, CHEN XY, LI P. Genome-wide identification, expression pattern and subcellular localization analysis of the JAZ gene family in *Toona ciliata* [J]. *Industrial Crops and Products*, 2022, 178: 114582.
- [59] WANG P, YU SJ, HAN XK, XU JY, HE QY, XU S, WANG R. Identification, molecular characterization and expression of JAZ genes in *Lycoris aurea* [J]. *PLoS One*, 2020, 15(3): e0230177.
- [60] YE L, CAO L, ZHAO XM, GUO XY, YE KZ, JIAO SB, WANG Y, HE XX, DONG CX, HU B, DENG F, ZHAO HM, ZHENG P, ASLAM M, QIN Y, CHENG Y. Investigation of the Jasmonate ZIM-domain gene family reveals the canonical JA-signaling pathway in pineapple [J]. *Biology*, 2022, 11(3): 445-465.
- [61] HUANG H, CHEN Y, WANG SH, QI TC, SONG SS. Jasmonate action and crosstalk in flower development and fertility [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2023, 74(4): 1186-1197.
- [62] HAN X, KUI MY, HE KR, YANG ML, DU JC, JIANG YJ, HU YR. Jasmonate-regulated root growth inhibition and root hair elongation [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2023, 74(4): 1176-1185.
- [63] ZHOU XE, ZHANG YG, YAO J, ZHENG J, ZHOU YX, HE Q, MORENO J, LAM VQ, CAO XM, SUGIMOTO K, VANEGAS-CANO L, KARIAPPER L, SUINO-POWELL K, ZHU YY, NOVICK S, GRIFFIN PR, ZHANG F, HOWE GA, MELCHER K. Assembly of JAZ-JAZ and JAZ-NINJA complexes in jasmonate signaling [J]. *Plant Communications*, 2023, 4(6): 100639.
- [64] XIE Y, TAN HJ, MA ZX, HUANG JR. DELLA proteins promote anthocyanin biosynthesis via sequestering MYBL2 and JAZ suppressors of the MYB/bHLH/WD40 complex in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Molecular Plant*, 2016, 9(5): 711-721.
- [65] WAGER A, BROWSE J. Social network: JAZ protein interactions expand our knowledge of jasmonate signaling [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2012, 3: 41.
- [66] LORENZO O, CHICO JM, SÁNCHEZ-SERRANO JJ, SOLANO R. JASMONATE-INSENSITIVE1 encodes a MYC transcription factor essential to discriminate between different jasmonate-regulated defense responses in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2004, 16(7): 1938-1950.
- [67] PAUWELS L, BARBERO GF, GEERINCK J, TILLEMANN S, GRUNEWALD W, PÉREZ AC, CHICO JM, BOSSCHE RV, SEWELL J, GIL E, GARCÍA-CASADO G, WITTERS E, INZÉ D, LONG JA, de JAEGER G, SOLANO R, GOOSSENS A. NINJA connects the co-repressor TOPLESS to jasmonate signalling [J]. *Nature*, 2010, 464(7289): 788-791.
- [68] QI TC, SONG SS, REN QC, WU DW, HUANG H, CHEN Y, FAN M, PENG W, REN CM, XIE DX. 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): 1795-1814.
- [69] GUAN YX, DING L, JIANG JF, JIA DW, LI S, JIN L, ZHAO WQ, ZHANG X, SONG AP, CHEN SM, WANG HB, DING BQ, CHEN FD. The TIFY family protein CmJAZ1-like negatively regulates petal size via interaction with the bHLH transcription factor CmBPE2 in *Chrysanthemum morifolium*[J]. The Plant Journal, 2022, 112(6): 1489-1506.
- [70] KIM J, DOTSON B, REY C, LINDSEY J, BLEECKER AB, BINDER BM, PATTERSON SE. New clothes for the jasmonic acid receptor COI1: delayed abscission, meristem arrest and apical dominance[J]. PLoS One, 2013, 8(4): e60505.
- [71] HONG SY, SUN B, STRAUB D, BLAAKMEER A, MINERI L, KOCH J, BRINCH-PEDERSEN H, HOLME IB, BUROW M, LYNGS JØRGENSEN HJ, ALBÀ MM, WENKEL S. Heterologous microProtein expression identifies LITTLE NINJA, a dominant regulator of jasmonic acid signaling[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2020, 117(42): 26197-26205.
- [72] DENG H, CHEN Y, LIU ZY, LIU ZQ, SHU P, WANG RC, HAO YW, SU D, PIRRELLO J, LIU YS, LI ZG, GRIERSON D, GIOVANNONI JJ, BOUZAYEN M, LIU MC. SIERF.F12 modulates the transition to ripening in tomato fruit by recruiting the co-repressor TOPLESS and histone deacetylases to repress key ripening genes[J]. The Plant Cell, 2022, 34(4): 1250-1272.
- [73] LIU B, SEONG K, PANG SH, SONG JQ, GAO H, WANG CL, ZHAI JQ, ZHANG Y, GAO S, LI XD, QI TC, SONG SS. Functional specificity, diversity, and redundancy of *Arabidopsis* JAZ family repressors in jasmonate and COI1-regulated growth, development, and defense[J]. The New Phytologist, 2021, 231(4): 1525-1545.
- [74] 朱璐, 袁冲, 刘义飞. 植物次生代谢产物生物合成基因簇进展[J]. 植物学报, 2024, 59(1): 134-143.
ZHU L, YUAN C, LIU YF. Research progress on biosynthetic gene clusters of plant secondary metabolites[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2024, 59(1): 134-143 (in Chinese).
- [75] RAMACHANDRA RAO S, RAVISHANKAR GA. Plant cell cultures: chemical factories of secondary metabolites[J]. Biotechnology Advances, 2002, 20(2): 101-153.
- [76] LIN ZB, MA QH, XU Y. Lignin biosynthesis and its molecular regulation[J]. Progress in Natural Science, 2003, 13(5): 321-328.
- [77] 吴锦程, 陈伟健, 卢海霞, 谭莉, 林德贵. GA₃ 对冷藏枇杷果实木质化的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2008, 36(9): 138-144.
WU JC, CHEN WJ, LU HX, TAN L, LIN DG. Effect of gibberellic acid on lignification of loquat fruits during cold storage[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2008, 36(9): 138-144 (in Chinese).
- [78] XU JH, TAO XY, XIE ZH, GONG X, Qi KJ, ZHANG SL, SHIRATAKE K, TAO ST. PbcSE1 promotes lignification during stone cell development in pear (*Pyrus bretschneideri*) fruit[J]. Scientific Reports, 2021, 11(1): 9450-9460.
- [79] 李桦, 梁春强, 吕苙, 胡苗, 李佳颖, 饶景萍. 草酸对冷藏‘华优’猕猴桃果实木质化及相关酶活性的影响[J]. 园艺学报, 2017, 44(6): 1085-1093.
LI H, LIANG CQ, LÜ J, HU M, LI JY, RAO JP. Effects of oxalic acid treatment on lignification and related enzymes activities in ‘huayou’ kiwifruit during cold storage[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2017, 44(6): 1085-1093 (in Chinese).
- [80] ZHENG YC, CHEN XJ, WANG PJ, SUN Y, YUE C, YE NX. Genome-wide and expression pattern analysis of JAZ family involved in stress responses and postharvest processing treatments in *Camellia sinensis*[J]. Scientific Reports, 2020, 10(1): 2792-2805.
- [81] HU RL, WANG JL, YANG HQ, WEI DY, TANG QL, YANG Y, TIAN SB, WANG ZM. Comparative transcriptome analysis reveals the involvement of an MYB transcriptional activator, *SmMYB108*, in anther dehiscence in eggplant[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1164467.
- [82] WANG ZM, YUAN C, ZHANG SW, TIAN SB, TANG QL, WEI DY, NIU Y. Screening and interaction analysis identify genes related to anther dehiscence in *Solanum melongena* L[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 648193.
- [83] 王佳丽, 王鹤冰, 杨慧勤, 胡若琳, 魏大勇, 汤青林, 王志敏. NAC 转录因子在植物花发育中的作用[J]. 生物工程学报, 2022, 38(8): 2687-2699.
WANG JL, WANG HB, YANG HQ, HU RL, WEI DY, TANG QL, WANG ZM. The role of NAC transcription factors in flower development in plants[J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2022, 38(8): 2687-2699 (in Chinese).
- [84] MARCINIAK K, PRZEDNICZEK K. Comprehensive insight into gibberellin- and jasmonate-mediated stamen development[J]. Genes, 2019, 10(10): 811-838.
- [85] AHMAR S, SAEED S, KHAN MHU, ULLAH KHAN S, MORA-POBLETE F, KAMRAN M, FAHEEM A, MAQSOOD A, RAUF M, SALEEM S, HONG WJ, JUNG KH. A revolution toward gene-editing technology and its application to crop improvement[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(16): 5665-5692.