生物技术通报
· 研究报告 · BIOTECHNOLOGY BULLETIN 2026, 42(10):160-168

草莓*FaJAZ5*基因的克隆及其对盐胁迫的响应

黄姗 陈言 李桐 林邦语 梁玉梦 苟倩 林源秀 汤浩茹 张云婷*
（四川农业大学园艺学院，成都 611130）

摘 要：【目的】鉴定‘红颜’草莓（*Fragaria* × *ananassa* Duch.‘Benihoppe’）TIFY超家族成员*FaJAZ5*基因及其表达特性，揭示该基因在植物盐胁迫响应过程中的功能，为培育耐盐草莓新品种提供理论依据与基因资源。【方法】采用同源克隆法获得*FaJAZ5*基因序列，通过生物信息学分析其序列特征；利用RT-qPCR技术检测该基因在草莓不同组织中和盐胁迫下的表达模式；通过农杆菌介导的遗传转化法在烟草中异源表达*FaJAZ5*；对盐胁迫下的转基因烟草进行表型观测与相关生理指标测定。【结果】序列分析显示，*FaJAZ5*基因编码区全长543 bp，编码180个氨基酸，具有TIFY家族标志性基序；RT-qPCR分析表明，*FaJAZ5*基因表达具有组织特异性，在茎中表达量最高，盐胁迫能显著诱导*FaJAZ5*在根和叶中的表达；正常生长条件下，*FaJAZ5*过表达烟草的冠幅和叶绿素含量显著高于野生型，而株高和叶型与野生型无显著性差异。盐胁迫处理后，*FaJAZ5*过表达烟草出现迅速萎蔫现象，其丙二醛（MDA）和活性氧（ROS）含量显著高于野生型，同时渗透调节物质含量及抗氧化酶活性也显著高于野生型。【结论】盐胁迫下，*FaJAZ5*过表达烟草渗透调节物质含量和抗氧化酶活性提高，但盐胁迫造成的损伤程度已超过其抵御能力阈值，整体表现为对盐敏感性增加，表明*FaJAZ5*基因对植株的盐胁迫响应具有负调控作用。

关键词：草莓；*FaJAZ5*；序列特征；表达模式；异源表达；盐胁迫；生理响应
DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2025-1288

Cloning of Strawberry *FaJAZ5* Gene and Its Response to Salt Stress

HUANG Shan CHEN Yan LI Tong LIN Bang-yu LIANG Yu-meng GOU Qian LIN Yuan-xiu TANG Hao-ru
ZHANG Yun-ting*
(*College of Horticulture, Sichuan Agricultural University, Chengdu* 611130)

Abstract:【Objective】To identify the TIFY superfamily member *FaJAZ5* gene and its expression characteristics in strawberry (*Fragaria* × *ananassa* Duch.‘Benihoppe’), and to elucidate its role in salt stress response, providing a theoretical basis and genetic resources for breeding salt-tolerant strawberry varieties.【Method】The *FaJAZ5* gene sequence was obtained via homologous cloning, and its sequence characteristics were analyzed using bioinformatics. The expression patterns of this gene in different strawberry tissues and under salt stress were detected by RT-qPCR. *FaJAZ5* was heterologously expressed in tobacco via an *Agrobacterium*-mediated genetic transformation method. Phenotypic observation and determination of related physiological indices were performed on the transgenic tobacco plants under salt stress.【Result】Sequence analysis revealed that the *FaJAZ5* gene had a complete coding region of 543 bp, encoding 180 amino acids and harboring the signature motif of the TIFY family. RT-qPCR analysis showed that the expression of *FaJAZ5* was tissue-specific, with the highest level detected in stems. Salt stress significantly induced the expression of *FaJAZ5* in roots and leaves. Under normal growth conditions, the plant canopy width and chlorophyll content of *FaJAZ5*-overexpressing tobacco plants were significantly higher than those of the wild type. However, no significant differences were observed in plant height and leaf morphology between the overexpressing lines and the wild type. After salt stress treatment, the overexpressing tobacco plants showed a rapid wilting phenotype. The levels of malondialdehyde (MDA) and reactive oxygen species (ROS) in these plants were significantly higher than in the wild type. The contents of osmotic adjustment substances and the

收稿日期：2025-11-26
基金项目：国家自然科学基金项目（32302479），四川省自然科学基金项目（2023NSFSC1243），四川农业大学科研发展基金（0352312129094）
*通信作者：张云婷 asyunting@sicau.edu.cn

activities of antioxidant enzymes were also significantly elevated in the overexpressing lines compared with the wild type.【Conclusion】Although *FaJAZ5* overexpression in tobacco enhanced its stress resistance by increasing the contents of osmotic adjustment substances and the activities of antioxidant enzymes under salt stress, the extent of damage caused exceeded its defensive capacity. Overall, this resulted in an increased sensitivity to salt stress, indicating that the *FaJAZ5* gene plays a negative regulatory role in the plant response to salt stress.

Keywords: strawberry; *FaJAZ5*; sequence characteristics; expression pattern; heterologous expression; salt stress; physiological response

盐胁迫会导致植物缺水、离子失衡以及打破植物体内氧化平衡，从而对植物造成伤害[1]。植物在盐胁迫条件下会产生大量相容性有机溶质，如可溶性糖、可溶性蛋白以及脯氨酸等。通过提高胞内渗透压来增强植物对盐胁迫环境的抵御能力[2-3]。盐胁迫会诱导植物体内活性氧（ROS）的大量积累，诱发氧化应激，破坏体内氧化还原的平衡。植物通过激活过氧化物酶（POD）、过氧化氢酶（CAT）、超氧化物歧化酶（SOD）等抗氧化酶系统，利用多种酶促机制直接或间接地清除过量的活性氧（ROS），从而缓解盐胁迫造成的氧化损伤[4-5]。植物对盐胁迫的反应和适应还需要多种植物激素的整合和协调，其中茉莉酸及其生物活性衍生物，统称茉莉酸类物质（JAs），在植物盐胁迫响应中具有重要作用[6-7]。

JAZ（jasmonate ZIM-domain）蛋白是TIFY转录因子超家族成员，含有ZIM、NT和Jas 3个保守结构域，是JA信号通路的关键负调节因子。在正常生长条件下，植物体内茉莉酸–异亮氨酸（JA-Ile）水平较低，JAZ蛋白与下游转录因子互作抑制其活性，从而阻遏JA响应基因的激活。当植物受到盐胁迫等逆境刺激时，JA-Ile快速合成并与COI1-JAZ复合物结合，触发JAZ蛋白的泛素化降解，释放下游转录因子，从而激活JA响应基因的表达，调控植物的逆境防御反应[8-9]。近年来，JAZ蛋白在园艺作物盐胁迫响应中的功能已经得到广泛验证。在桂花（*Osmanthus fragrans*）中，OfLJAZ2与OfLMYB21结合形成转录复合物，抑制OfLMYB21对*OfFLS*的激活，进而减少黄酮合成、削弱ROS清除能力，最终降低植株对盐胁迫的耐受性[10]。而在温郁金（*Curcuma wenyujin*）中，CwJAZ4/9通过与CwMYC2的相互作用负反馈调节茉莉酸信号，以此平衡代谢与胁迫响应，从而赋予植物耐盐性[11]。在苹果（*Malus domestica*）中，盐胁迫下JA信号触发JAZ5蛋白泛素化降解，释放的MdWRKY9转录因子直接结合*MdNHX1*和*MdSOS2*启动子，激活离子平衡基因表达，从而增强耐盐性[12]。以上研究表明，JAZ蛋白是植物盐胁迫响应的重要调控因子。

草莓（*Fragaria* × *ananassa* Duch.）是蔷薇科草莓属多年生草本植物，因其果实口感美味，营养丰富，被誉为“水果皇后”[13]。然而，作为我国设施栽培中重要的浆果类作物，草莓在周年生产模式下普遍面临土壤次生盐渍化问题，由此引发的盐胁迫已成为制约设施草莓优质高产的主要环境因子[14]。因此，深入探究草莓在盐胁迫中的生理和分子机制，对草莓抗逆栽培具有重要的理论和实践意义。课题组前期通过酵母双杂交筛库鉴定得到FaJAZ5蛋白，推测其可能与胁迫相关[15]。目前在草莓中，对JAZ蛋白的研究多集中在果实发育等方面[16]，而关于*JAZ*基因在盐胁迫响应中的作用，尤其是*FaJAZ5*基因的具体功能，尚未有明确报道。

本研究从‘红颜’草莓中克隆得到*FaJAZ5*基因，对其进行序列和表达特性分析，结合异源过表达试验，以明确其在草莓盐胁迫响应中的作用。研究结果可为解析草莓盐胁迫响应的分子机制提供新的视角，并为筛选、培育抗性草莓品种提供理论依据和基因资源。

1　材料与方法

1.1　材料

栽培草莓‘红颜’（*Fragaria* × *ananassa* Duch. ‘Benihoppe’）的根、茎、叶、花、果（小绿、大绿、白果、半红和全红）等不同组织均采自于成都市温江区悦心草莓园（103°52′ E，30°39′ N）；本氏烟草（*Nicotiana benthamiana*）种子及组培苗为本课题组保存。

‘红颜’草莓幼苗购自浙江建德草莓种植基地，定植于直径16 cm、高14 cm的圆柱形塑料盆中，栽培基质按体积比混合（营养土、田园土及蛭石=5∶2∶1）。定植1个月后，选择长势一致且无病虫害的植株进行盐胁迫处理，每盆每3 d浇灌50 mL 200 mmol/L

NaCl溶液，连续处理直至植株开花，分别采集根和叶用于后续*FaJAZ5*基因的盐响应分析。

1.2 方法

1.2.1 *FaJAZ5*的克隆及其过表达载体构建 依据改良的CTAB法[17]提取‘红颜’草莓各组织的总RNA，采用反转录试剂盒对所得RNA进行反转录合成cDNA，-20 ℃保存备用。利用软件Primer 5.0设计上下游特异引物*FaJAZ5*-Flag-F和*FaJAZ5*-Flag-R（附表1），送至生工生物工程有限公司进行合成。采用同源克隆法对目的片段进行PCR扩增。PCR反应体系：cDNA模板1 μL、上下游特异引物各1 μL（10 μmol/L）、高保真酶（I-5^{TM} 2×High-Fidelity Master Mix）20 μL、ddH_2O补足至40 μL。PCR反应程序：98 ℃预变性2 min；98 ℃变性10 s，60 ℃退火10 s，72 ℃延伸10 s，38个循环；72 ℃终延伸5 min。采用琼脂糖凝胶电泳技术对扩增后的PCR产物进行检测，将含有目标DNA片段的凝胶区域切下。随后，使用诺唯赞DNA纯化试剂盒对目的片段进行提取纯化，再将纯化产物与过表达载体pCAMBIA1301-35S连接，转化大肠杆菌感受态DH5α并涂板，挑白色单菌落于含Kan抗生素的LB培养基中37 ℃振荡培养12 h至浑浊，对菌落进行PCR鉴定后，将阳性克隆送至生工生物工程有限公司测序。

1.2.2 生物信息学分析 利用DNAMAN软件对*FaJAZ5*编码的氨基酸序列进行保守结构域分析，明确其所属蛋白家族特征；借助NCBI ORFfinder在线工具（https://www.ncbi.nlm.nih.gov/orffinder/）预测基因开放阅读框（ORF），确定完整的编码区；通过ExPASy-ProtParam工具（https://web.expasy.org/protparam/）计算蛋白质基本理化性质，包括分子量（molecular weight）与等电点（isoelectric point, pI）。在NCBI数据库中下载草莓及其他物种同源蛋白的氨基酸序列，利用Clustal Omega在线软件（https://www.ebi.ac.uk/Tools/msa/clustalo/）进行多重序列比对，分析序列一致性与变异特征；基于比对结果，使用MEGA 7.0软件采用邻接法（neighbor-joining, NJ）构建系统进化树，设置自举检验（bootstrap）重复次数为1 000次，以评估进化关系的可靠性。

1.2.3 RT-qPCR分析 根据克隆得到的*FaJAZ5*序列设计荧光定量引物*FaJAZ5*-q-F和*FaJAZ5*-q-R；*FaActin*-q-F和*FaActin*-q-R为内参引物（附表1）。采用20 μL反应体系：福际2×SYBR Green qPCR Mix 10.0 μL，10 μmol/L的上游引物0.8 μL，10 μmol/L的下游引物0.8 μL，稀释5-10倍的植物cDNA模板2.0 μL，剩余体积用RNase-free ddH_2O补至20 μL，即加入无酶纯水6.4 μL。扩增条件：95 ℃预变性30 s；95 ℃变性10 s，60 ℃退火延伸30 s（荧光采集），40个循环；最后进行熔解曲线分析（95 ℃ 15 s，60 ℃ 60 s，95 ℃ 15 s），验证扩增特异性。使用$2^{-\Delta\Delta Ct}$法计算目标基因的相对表达水平。

1.2.4 *FaJAZ5*转基因烟草的获得与鉴定 将构建好的过表达载体质粒（1301-35S-*FaJAZ5*-3Flag）采用冻融法转入农杆菌GV3101感受态细胞中。选取20-30 d叶龄的烟草组培苗，切取顶部第3-4片幼嫩且形态平展的叶片，在25 ℃黑暗培养条件下进行2 d预培养。农杆菌侵染后，转移至共培养基中，25 ℃暗培养2 d。共培养后的外植体转移到含特美汀和潮霉素的培养基中进行筛选培养。当愈伤组织形成不定芽时，切取分化芽进行生根培养，以形成完整植株。在烟草植株发育至6片真叶时，取生长状态良好的植株，采用组织化学染色法对完全展开叶进行GUS活性检测。同时，使用CTAB法提取叶片DNA，利用特异性引物*FaJAZ5*-Flag-F和*FaJAZ5*-Flag-R进行PCR扩增。结合GUS活性检测及PCR结果选取转化成功的烟草培养获得T_1代植株用于后续试验。

1.2.5 转基因烟草表型观测及相关指标测定 对过表达以及野生型植株统一管理，并在胁迫处理前1 d对各株系的株高、冠幅、叶形指数和叶绿素指数等生长型指标进行观察和测定。

为探究*FaJAZ5*在草莓盐胁迫中的作用，选取长势一致且生长状况良好的转基因和野生型烟草植株（每组取6-10株）进行盐胁迫试验，每株浇25 mL 150 mmol/L的NaCl溶液，隔天浇1次。在胁迫第7天时，观察表型并拍照记录，利用液氮迅速冷冻收取样品后-80 ℃保存，用于后续生理指标的测定。

过氧化氢（H_2O_2）含量采用苏州科铭生物技术有限公司的H_2O_2测定试剂盒进行测定；采用硫代巴比妥酸比色法（TBA）进行丙二醛（MDA）的测定[18]；采用蒽酮比色法测定可溶性糖含量；采用考马斯亮蓝染色法测定可溶性蛋白含量；采用茚三

酮比色法测定脯氨酸含量[19]；采用NBT光还原法测定SOD酶活性；采用紫外吸收法测定CAT酶活性；愈创木酚法测定POD酶活性[20]。

1.2.6　数据统计与分析　使用Excel 2010对测定数据进行整理，在SPSS23.0软件中对数据进行单因素方差分析并采用Tukey检验的方式评估各组间的显著性差异（$P<0.05$），使用Origin 2025进行图表绘制。

2　结果

2.1　*FaJAZ5*基因的序列与时空表达分析

以‘红颜’草莓cDNA为模板进行PCR片段扩增，经过胶回收以及测序比对，得到*FaJAZ5*基因。DNAMAN和ORFfinder分析，*FaJAZ5*基因开放阅读框长543 bp，编码180个氨基酸。ExPASy-ProtParam tool预测FaJAZ5蛋白的理论等电点为9.59，分子量为19 607.47 Da，GRAVY值为-0.432，属于亲水性蛋白。将FaJAZ5进行同源蛋白多序列比对发现，不同植物之间的同源性较高，说明JAZ5具有较高的保守性（图1-A）。系统进化树分析发现，栽培草莓（*Fragaria* × *ananassa*）与野生草莓（*Fragaria vesca*）为100%高支持分支，亲缘关系最近（图1-B）。RT-qPCR分析显示，*FaJAZ5*基因在栽培草莓‘红颜’根、茎、花中的表达量较高，其中在茎中的表达量最高；在果实发育过程中，*FaJAZ5*基因在绿果期表达较高，转色后表达量显著降低（图1-C）。这表明该基因的表达在不同组织和果实不同发育时期存在特异性，这种差异性可能反映了其在不同组织和果实发育不同时期中的功能有所不同。

2.2　*FaJAZ5*基因在草莓盐胁迫下的表达模式分析

为探究*FaJAZ5*基因对盐胁迫的响应，检测盐胁迫处理下栽培草莓‘红颜’根和叶片中*FaJAZ5*基因的转录水平。在正常生长条件下（CK组），该基因在根中的表达显著高于叶片，这与上述组织特异性表达检测结果一致。经NaCl处理后，其在根和叶片中的转录水平均被显著诱导，相对表达量升高（图2）。该结果不仅证实*FaJAZ5*基因的组织特异性表达模式，更提示该基因可能在植物响应盐胁迫的过程中扮演重要角色。

2.3　过表达烟草的鉴定与表型分析

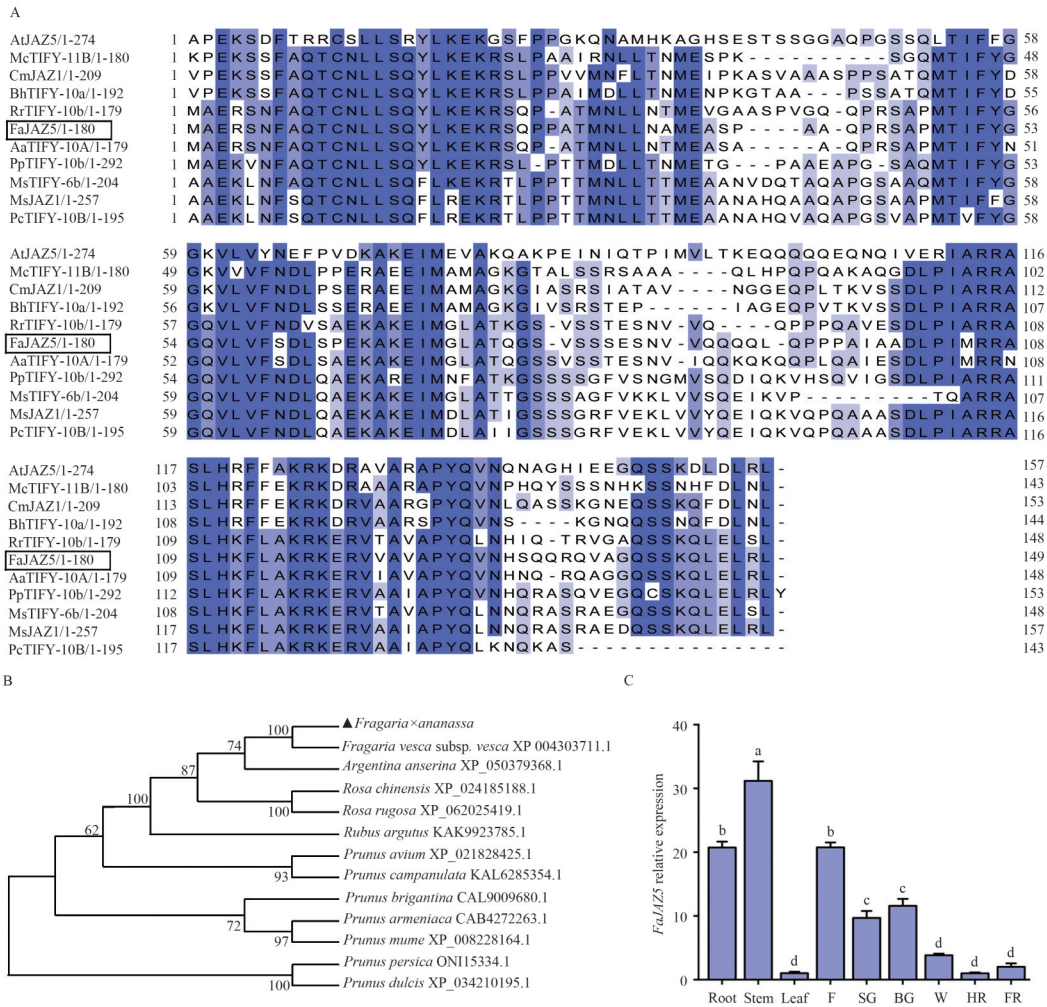
对过表达植株进行GUS染色，以野生型植株WT作为对照，OE-1、OE-22、OE-27过表达植株的叶片成功染色（图3-A）；提取植株DNA，经PCR扩增后进行凝胶电泳检测，结果显示扩增条带均在543 bp左右（图3-B），表明OE-1、OE-22、OE-27株系均为*FaJAZ5*过表达植株。

正常培养条件下，过表达株系OE-1、OE-22、OE-27与野生型植株进行比较，冠幅有显著提升，分别提高了20.46%、24.81%、39.10%（图4-D）；叶绿素含量较野生型烟草也有显著提升，分别提高了9.09%、24.71%、25.85%（图4-C）；而株高与叶形指数并没有呈现显著差异（图4-A、B）。由此可见，*FaJAZ5*在正常生长环境条件下可能对植株生长有促进作用。

2.4　*FaJAZ5*过表达烟草盐胁迫处理后相关生理指标分析

2.4.1　过表达*FaJAZ5*对植株表型和膜脂过氧化指标的影响　盐胁迫会对植物的生物膜系统造成一定程度破坏，影响植物体内的正常代谢，从而影响植物正常生长发育。盐胁迫处理后，相比于野生型植株，过表达株系呈现更严重的萎蔫状态（图5-A）。与野生型植株相比，过表达植株叶片中MDA含量显著升高，OE-1、OE-22、OE-27增幅分别达58.64%、51.51%、68.35%（图5-B）；茎中OE-1、OE-22 2个株系与野生型存在显著差异，分别增加了72.35%、56.92%（图5-C）。OE-1、OE-22 2个过表达株系叶片中H_2O_2含量与野生型存在显著差异，分别增加了69.34%、9.01%（图5-D）；茎中H_2O_2含量相显著高于野生型，OE-1、OE-22、OE-27分别增加98.23%、69.83%、11.4%（图5-E）。以上结果表明*FaJAZ5*很可能以负调控的方式响应盐胁迫，加重植株的膜脂过氧化程度，使植物更不耐盐。

2.4.2　过表达*FaJAZ5*对植株渗透调节物质含量的影响　渗透调节物质在植株受到胁迫时能够起到减缓和保护的作用，是衡量植株抵抗胁迫能力的重要指标。与野生型植株相比，*FaJAZ5*过表达植株叶片中可溶性糖含量呈升高趋势，其中OE-1、OE-22 2个株系显著升高，分别升高37.33%、95.76%（图6-A），而在茎中则呈下降趋势，OE-1显著下降29.9%（图6-B）。叶片中，过表达植株OE-27可溶性蛋白含量显著下降46.14%（图6-C），而在茎中，OE-1、OE-22、OE-27均显著升高，分别升高126.3%、226.7%、35.1%（图6-D）。与野生型相比，过表达



At:拟南芥;Mc:苦瓜;Cm:甜瓜;Bh:冬瓜;Rr:玫瑰;Fa:草莓;Aa:蕨麻;Pp:桃;Ms:欧洲野苹果;F:花;SG:小绿果;BG:大绿果;W:白果;HR:半红果;FR:全红果。柱状图上标的不同小写字母表示各实验处理间存在统计学显著差异(P<0.05)。下同

At: *Arabidopsis thaliana*; Mc: *Momordica charantia*; Cm: *Cucumis melo*; Bh: *Benincasa hispida*; Rr: *Rosa rugosa*; Fa: *Fragaria* × *ananassa*; Aa: *Argentina anserina*; Pp: *Prunus persica*; Ms: *Malus sylvestris*. F: Flower; SG: small green fruit; BG: big green fruit; W: white fruit; HR: half-red fruit; FR: full-red fruit. Bars with different lowercase letters indicate significant differences at P<0.05. The same below

图1 FaJAZ5蛋白序列多重比对(A)、系统发育树(B)和*FaJAZ5*基因在草莓不同组织和不同发育时期果实中的表达量(C)

Fig. 1 Multiple alignment of FaJAZ5 protein sequences (A), phylogenetic tree (B), and expression analysis of the *FaJAZ5* gene in different tissues of strawberry and fruits at different developmental stages (C)

植株叶片中脯氨酸含量均显著增加，OE-1、OE-22、OE-27分别升高155.7%、106.1%、25.59%（图6-E），而在茎中也呈现出同样显著上升的趋势，分别升高264.8%、238.3%、29.4%（图6-F）。以上结果表明，*FaJAZ5*在植株中参与渗透调节物质的调控，在不同组织间作用程度存在差异。

2.4.3 过表达*FaJAZ5*对植株抗氧化酶活性的影响 SOD、POD、CAT等抗氧化酶是植物应对胁迫时非常重要的工具，能够及时清除活性氧，保护植物细胞的膜结构以及维持细胞代谢的正常运转，是评判植物抵御胁迫能力的重要指标。盐胁迫处理后，与野生型相比，过表达株系OE-1、OE-22叶片中SOD活性显著提升，分别提高了15.70%、31.66%（图7-A）；在茎中，3个过表达株系的SOD活性均显著提升，OE-1、OE-22、OE-27分别提高了127.2%、209.3%、78.3%（图7-B）。过表达植株OE-1、OE-22叶片中

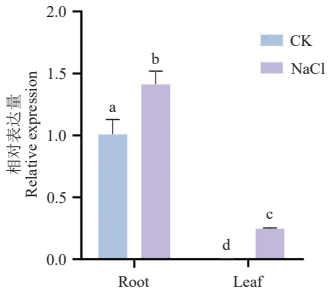
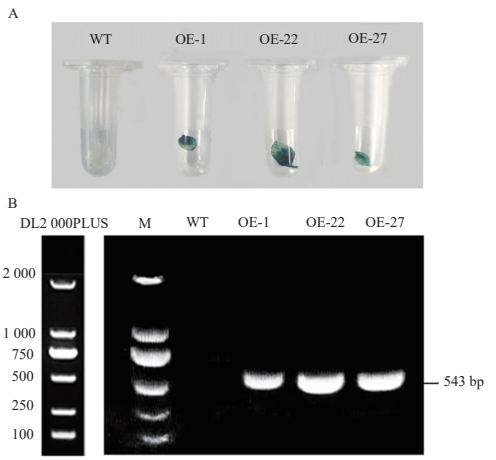


图2　*FaJAZ5*基因在草莓盐胁迫下的表达模式

Fig. 2　Expression pattern of the *FaJAZ5* gene in strawberry under salt stress



WT:野生型;OE-1、OE-22、OE-27:3个*FaJAZ5*过表达株系。下同

WT: Wild type; OE-1, OE-22, OE-27: three *FaJAZ5* overexpression lines. The same below

图3　*FaJAZ5*过表达烟草的GUS(A)和PCR(B)检测

Fig. 3　GUS (A) detection and PCR (B) of *FaJAZ5*-overexpressing tobacco

POD活性相比野生型显著提高，分别提高104.6%、47.22%（图7-C）；在茎中，3个过表达株系的POD活性均显著提升，OE-1、OE-22、OE-27分别提高了108.7%、109.4%、39.7%（图7-D）。过表达植株OE-1、OE-27叶片中CAT活性相比野生型显著提高，分别提高了14.70%、11.85%（图7-E）；在茎中，过表达植株OE-1、OE-22的CAT活性相比野生型分别显著提高了29.82%、38.72%（图7-F）。以上结果表明，JAZ5在植株受到盐胁迫时整体上能增强抗氧化酶活性，以减少胁迫造成的损伤，其对植株的抗氧化能力有促进作用。

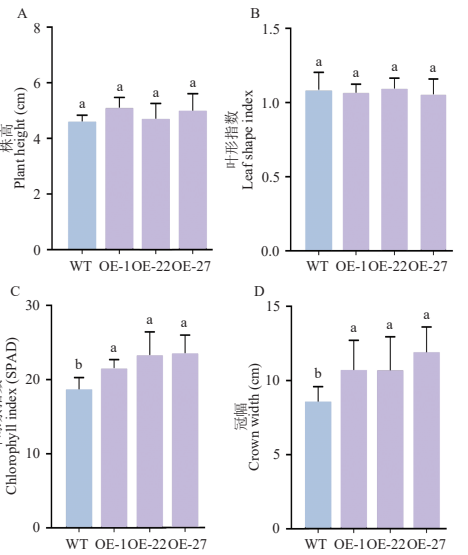


图4　正常生长条件下过表达*FaJAZ5*对植株形态指标的影响

Fig. 4　Effects of *FaJAZ5* overexpression on plant morphological indicators under normal growth conditions

3　讨论

JAZ蛋白是植物茉莉酸信号通路的核心负调控因子，属于TIFY蛋白家族，其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蛋白在植物生长发育中通过调控茉莉酸信号通路与其他激素信号的交叉互作，实现对植物器官发生、形态建成、生长发育及胁迫应答的精细调控[21]。

目前，已从多种园艺植物中鉴定出数量不等的JAZ蛋白，如番茄中有13个[22]，甘蓝中有22个[23]，茶树中有12个[24]。本研究从‘红颜’草莓中克隆得到1个*JAZ*基因，将其命名为*FaJAZ5*。荧光定量分析发现，*FaJAZ5*在所有组织中均有表达，表明其在草莓生长发育过程中可能发挥重要的作用。同时，*FaJAZ5*表达量随着草莓果实的发育呈现下降趋势。研究表明，JAZ蛋白广泛参与果实成熟相关的色素积累、软化、糖酸代谢等关键生物学过程[25]。*VvTIFY 5A*通过抑制花青素合成并参与BR-JA信号互作，在采后葡萄中发挥成熟抑制作用[26]。在苹果中，JAZ蛋白作为负调控因子，通过直接与转录因子ERF4互作，形成阻遏复合体抑制乙烯合成关键基

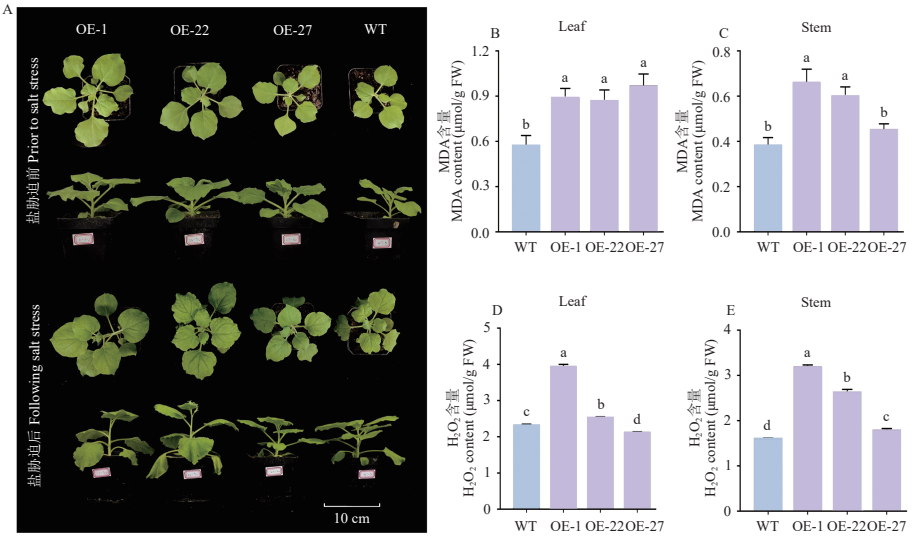


图5 过表达*FaJAZ5*对盐胁迫下植株表型(A)及膜脂过氧化指标(B–E)的影响

Fig. 5 Effects of *FaJAZ5* overexpression on plant phenotype (A) and membrane lipid peroxidation indices (B–E) under salt stress

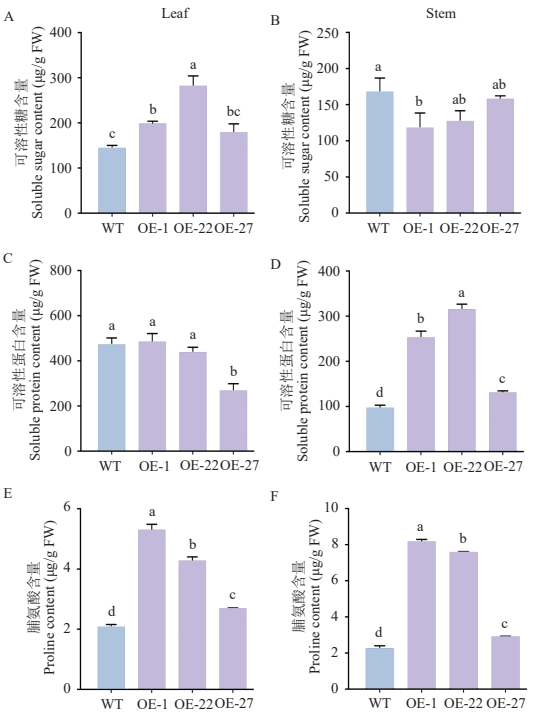


图6 过表达*FaJAZ5*对植株渗透调节物质的影响

Fig. 6 Effects of *FaJAZ5* overexpression on osmotic adjustment substances in plants

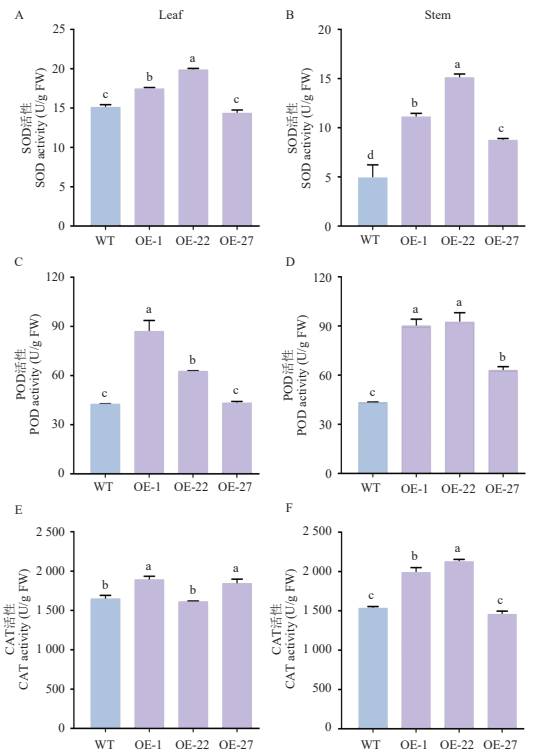


图7 过表达*FaJAZ5*对植株抗氧化酶活性的影响

Fig. 7 Effects of *FaJAZ5* overexpression on plant antioxidant enzyme activities

因*ACS1/ACO1*的表达，从而阻碍果实软化。而抑制JAZ表达可有效解除这一封锁，进而促进果实成熟[27]。基于此，我们推测*FaJAZ5*可能参与了草莓果实的成熟过程。

在本研究中，盐胁迫后*FaJAZ5*基因的表达在根

和叶中显著上调，表明其可能在草莓盐胁迫响应过程中发挥作用。研究表明，JAZ蛋白在盐胁迫中通过抑制NF-Y转录复合体发挥负调控作用；盐胁迫激活茉莉酸信号导致JAZ降解，进而释放NF-Y复合体的转录活性，最终启动下游耐盐基因表达。[28]。本研究将*FaJAZ5*基因异源过表达到本氏烟草中发现，植株在正常生长条件下表现出冠幅和叶绿素含量的显著提升，表明其可能通过调控JA信号与光合相关通路的协同作用，促进植物营养生长，这与部分*JAZ*成员在拟南芥中对生长的正向调控功能相似[29]。*AtJAZ3*与PIF4（光敏色素互作因子）结合参与光形态建成，调控叶片伸展相关基因，影响叶面积与形态[30]。在盐胁迫条件下，过表达株系表现出更严重的萎蔫状态，同时膜脂过氧化指标（MDA和H_2O_2）显著升高，表明*FaJAZ5*可能通过负调控方式参与盐胁迫响应，提升了植株对盐胁迫的敏感性。其调控作用与前人报道的拟南芥*AtJAZ8*[28]、紫花苜蓿（*Medicago sativa*）*MsTIFY10a*[31]等JAZ蛋白类似，均以负调控方式参与盐胁迫响应，增加植株对盐胁迫的敏感性。尽管*FaJAZ5*过表达株系盐胁迫下膜脂过氧化程度更高，但其脯氨酸含量及抗氧化酶（SOD、POD、CAT）活性显著提升，表明*FaJAZ5*可诱导植物渗透调节与抗氧化防御机制的激活。这种“损伤加剧但防御激活”的双重表现，与向日葵*JAZ*家族部分基因在胁迫下的调控特征相似[32]。以上结果提示，*FaJAZ5*在盐胁迫响应中可能存在复杂的调控模式，虽能启动基础防御反应，但因其JA信号负调控的主导作用，无法有效缓解盐胁迫造成的损伤，最终表现为耐盐性下降。后续需进一步鉴定与FaJAZ5互作的相关转录因子及下游盐响应基因，以进一步明确其分子调控机制。

4　结论

克隆获得‘红颜’草莓*FaJAZ5*基因，其表达具有组织特异性，盐胁迫可诱导其在根、叶中表达上调。过表达*FaJAZ5*烟草正常条件下生长更优，盐胁迫后则表现为敏感，启动防御应答但依旧无法抵消损伤，推测*FaJAZ5*负调控植株盐胁迫响应。

文章所有附表数据请点击链接获取（https://biotech.aiijournal.com/fileup/1002-5464/NEWS/20260626163934_NewsFile_98.pdf）

参考文献

[1] Zhang YT, Deng MY, Lin BY, et al. Physiological and transcriptomic evidence revealed the role of exogenous GABA in enhancing salt tolerance in strawberry seedlings [J]. BMC Genom, 2025, 26: 196.

[2] Niu TH, Zhang J, Li J, et al. Effects of exogenous Glycine betaine and cycloleucine on photosynthetic capacity, amino acid composition, and hormone metabolism in *Solanum melongena* L [J]. Sci Rep, 2023, 13: 7626.

[3] Zhong Y, Liu CZ, Wei B, et al. Exogenous 5-aminolevulinic acid promotes osmotic stress tolerance of walnuts by modulating photosynthesis, osmotic adjustment and antioxidant systems [J]. Forests, 2023, 14(9): 1789.

[4] Zheng C, Chen JP, Wang XW, et al. Reactive oxygen species in plants: metabolism, signaling, and oxidative modifications [J]. Antioxidants, 2025, 14(6): 617.

[5] Rajput VD, Harish, Singh RK, et al. Recent developments in enzymatic antioxidant defence mechanism in plants with special reference to abiotic stress [J]. Biology, 2021, 10(4): 267.

[6] Chen HY, Liu XN, Li SC, et al. The class B heat shock factor HSFB1 regulates heat tolerance in grapevine [J]. Hortic Res, 2023, 10(3): uhad001.

[7] Gupta A, Bhardwaj M, Tran LP. JASMONATE ZIM-DOMAIN family proteins: important nodes in jasmonic acid-abscisic acid crosstalk for regulating plant response to drought [J]. Curr Protein Pept Sci, 2021, 22(11): 759-766.

[8] 曹晓蔓. 茉莉酸信号转录抑制关键组分JAZ与NINJA互作机制研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2021.
Cao XM. The interaction mechanism of transcription repressor JAZ and NINJA in jasmonate signaling [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2021.

[9] Sen S, DasGupta M. Involvement of *Arachis hypogaea* jasmonate ZIM domain/TIFY proteins in root nodule symbiosis [J]. J Plant Res, 2021, 134(2): 307-326.

[10] Li WL, Yu SM, Zhang KM, et al. Characterization of the JAZ family in *Osmanthus fragrans* and the role of OfLJAZ2 in flavonoid synthesis mediated regulation of salt and drought stress tolerance [J]. Plant Physiol Biochem, 2025, 228: 110235.

[11] Wang XY, Zhu NN, Yang JS, et al. CwJAZ4/9 negatively regulates jasmonate-mediated biosynthesis of terpenoids through interacting with CwMYC2 and confers salt tolerance in *Curcuma wenyujin* [J]. Plant Cell Environ, 2024, 47(8): 3090-3110.

[12] Zhao J, Zhang S, Yu Z, et al. The transcription factor MdWRKY9 is involved in jasmonic acid-mediated salt stress tolerance in apple [J]. Hortic Res, 2025, 12(6): uhaf068.

[13] Chen Q, Long Y, Yang M, et al. *FaPKc2.2* negatively modulates

strawberry fruit ripening by reprograming the carbon metabolic pathway [J]. Sci Hortic, 2022, 301: 111114.

[14] 孙崇皓, 张磊, 彭福田. 亚硒酸钠对盐胁迫环境下草莓生长发育的影响 [J]. 中国果树, 2023(10): 52-57, 141.
Sun CH, Zhang L, Peng FT. Effect of sodium selenite on the growth and development of strawberries under salt stress [J]. China Fruits, 2023(10): 52-57, 141.

[15] 叶宇芸. 隐花色素 *CRY1* 和 *CRY2* 在草莓生长发育中的功能鉴定 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2022.
Ye YY. Functional identification of cryptochromes *CRY1* and *CRY2* in strawberry growth and development [D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2022.

[16] Wang W, Ouyang JY, Li YT, et al. A signaling cascade mediating fruit trait development via phosphorylation-modulated nuclear accumulation of JAZ repressor [J]. J Integr Plant Biol, 2024, 66(6): 1106-1125.

[17] 蒲文超. 草莓隐花色素基因 *FaCRY1* 的功能鉴定 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2022.
Pu WC. Functional identification of strawberry cryptochrome gene *FaCRY1* [D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2022.

[18] 肖家昶, 雷凤芸, 肖龙仲, 等. 邻苯二甲酸对不同砧木西瓜嫁接苗根系生理特性及矿物质含量的影响 [J]. 西北农业学报, 2023, 32(3): 368-376.
Xiao JC, Lei FY, Xiao LZ, et al. Effect of phthalic acid on root physiological characteristics and mineral content of grafted watermelon seedlings with different rootstocks [J]. Acta Agric Boreali Occidentalis Sin, 2023, 32(3): 368-376.

[19] 雷娟利, 赵彦婷, 岳智臣, 等. 甘蓝品种间可溶性糖含量分析 [J]. 浙江农业科学, 2023, 64(2): 463-465.
Lei JL, Zhao YT, Yue ZC, et al. Analysis of soluble sugar content among cabbage varieties [J]. J Zhejiang Agric Sci, 2023, 64(2): 463-465.

[20] 杨正宇, 周佳君, 胡恒康, 等. 香榧胚性愈伤组织的悬浮培养动力学及对赤霉素的响应 [J]. 浙江农林大学学报, 2025, 42(1): 103-111.
Yang ZY, Zhou JJ, Hu HK, et al. Suspension culture dynamics of embryogenic callus from *Torreya grandis* 'Merrillii' and its response to gibberellin [J]. J Zhejiang A&F Univ, 2025, 42(1): 103-111.

[21] Zhao X, Jiang XM, Li ZY, et al. Jasmonic acid regulates lignin deposition in poplar through JAZ5-MYB/NAC interaction [J]. Front Plant Sci, 2023, 14: 1232880.

[22] 林晨俞, 郭鑫, 王文娟, 等. 番茄 *SlJAZ7* 的抗病功能及与 SlTGA7 的互作 [J]. 华南农业大学学报, 2024, 45(4): 525-534.
Lin CY, Guo X, Wang WJ, et al. Disease resistance of *SlJAZ7* and its interaction with SlTGA7 in tomato [J]. J South China Agric Univ, 2024, 45(4): 525-534.

[23] 张欣欣, 陶涛, 李杭春, 等. 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 XX, Tao T, Li HC, et al. Regulatory roles of JAZ in the growth and development of horticultural plants [J]. Chin J Biotechnol, 2025, 41(2): 530-545.

[24] Shen JZ, Zou ZW, Xing HQ, et al. Genome-wide analysis reveals stress and hormone responsive patterns of *JAZ* family genes in *Camellia sinensis* [J]. Int J Mol Sci, 2020, 21(7): 2433.

[25] Wang W, Dai ZR, Wang P, et al. Jasmonate ZIM-domain proteins regulate fruit ripening and quality traits: mechanisms and advances [J]. Food Qual Saf, 2025, 9: fyaf022.

[26] Pei D, Ren YH, Yu WB, et al. The roles of brassinosteroids and methyl jasmonate on postharvest grape by regulating the interaction between VvDWF4 and VvTIFY 5A [J]. Plant Sci, 2023, 336: 111830.

[27] Hu YN, Sun HL, Han ZY, et al. ERF4 affects fruit ripening by acting as a JAZ interactor between ethylene and jasmonic acid hormone signaling pathways [J]. Hortic Plant J, 2022, 8(6): 689-699.

[28] Li X, Li CJ, Shi L, et al. Jasmonate signaling pathway confers salt tolerance through a NUCLEAR FACTOR-Y trimeric transcription factor complex in *Arabidopsis* [J]. Cell Rep, 2024, 43(3): 113825.

[29] Liu B, Seong K, Pang SH, et al. Functional specificity, diversity, and redundancy of *Arabidopsis* JAZ family repressors in jasmonate and COI1-regulated growth, development, and defense [J]. New Phytol, 2021, 231(4): 1525-1545.

[30] Huai JL, Gao N, Yao YY, et al. JASMONATE ZIM-domain protein 3 regulates photomorphogenesis and thermomorphogenesis through inhibiting PIF4 in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiol, 2024, 195(3): 2274-2288.

[31] Chen Q, Zhang Y, Tian Y, et al. *MsTIFY10a* gene from alfalfa negatively regulates drought and salt tolerance in transgenic tobacco [J]. J Plant Physiol, 2026, 317: 154684.

[32] Song HF, Fu XX, Li J, et al. Phylogenetic analysis and expression profiles of jasmonate ZIM-domain gene family provide insight into abiotic stress resistance in sunflower [J]. Front Plant Sci, 2022, 13: 1010404.

(责任编辑 高洁)