

不同植物激素处理对蔬菜的作用机制研究进展

尹川川, 龚凤萍, 钟思志, 陈 静, 史璐瑶, 吴淑平,
竹 玮, 段庆虎, 王欣珍, 岳贺伟

(信阳市农业科学院 河南信阳 464000)

摘 要: 植物激素作为内源信号的枢纽, 通过复杂网络调控蔬菜生长发育、品质形成及逆境适应, 其外源精准调控已成为蔬菜突破生产瓶颈的核心技术路径。不同外源激素在蔬菜生长发育过程中呈现多维互作网络, 如协同、拮抗以及时空特异性。然而, 多数研究仅聚焦单一激素的作用效果, 缺乏多组学联动分析及环境耦合机制的解析。本文聚焦常见植物激素在蔬菜生产中的差异化信号通路、作用机制、互作网络及开展的创新性应用, 以期利用外源植物生长调节物质提高蔬菜作物抗逆性及抗性品种选育提供理论依据。

关键词: 蔬菜; 植物激素; 作用机制

中图分类号: S63

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2026)07-014-09

Research progress on the action mechanisms of different plant hormones on vegetable crops

Yin Chuanchuan, Gong Fengping, Zhong Sizhi, Chen Jing, Shi Luyao, Wu Shuping, Zhu Wei, Duan Qinghu, Wang Xinzhen, Yue Hewei

(Xinyang Academy of Agricultural Sciences, Xinyang 464000, Henan, China)

Abstract: Plant hormones serve as hubs of endogenous signaling, regulating vegetable growth and development, quality formation, and stress adaptation through complex networks. The precise exogenous application of these hormones has become a core technological pathway to overcome production bottlenecks in vegetable cultivation. Different exogenous hormones exhibit multi-dimensional interaction networks during vegetable growth and development, including synergistic, antagonistic, and spatiotemporal-specific effects. However, most studies have focused solely on the effects of individual hormones, lacking integrated multi-omics analyses or mechanistic elucidation of environmental coupling. This review focuses on the differential signaling pathways, mechanisms of action, interaction networks, and innovative applications of common plant hormones in vegetable production, aiming to provide a theoretical basis for enhancing stress tolerance in vegetable crops through exogenous plant growth regulators and for breeding stress-resistant varieties.

Key words: Vegetable; Plant hormone; Action mechanism

植物激素作为蔬菜生命活动的核心调控者, 通过复杂的信号网络整合环境信号与发育程序, 精准协调从种子萌发到果实成熟的每一个生理过程^[1-2]。随着研究范式从单一激素解析向多激素互作网络转变, 外源激素调控已从传统的生长调节迈向基于分子设计的精准干预。本文系统梳理了生长素、乙烯、茉莉酸等激素在蔬菜生产中的差异化信号通路及其在生长发育、品质形成与抗逆响应中的多维作用机制, 重点关注激素互作网络的节点基因调控、表观遗传交叉对话及多组学整合

分析等前沿突破, 并对利用基因编辑与合成生物学技术构建的智能激素调控网络新路径进行展望, 以期蔬菜抗逆育种与精准栽培提供理论依据。

1 激素功能类型及作用机制

植物激素是蔬菜生命活动的核心调控者, 通过精密信号网络协调其萌发、生长、抗逆及品质形成过程。依据功能特性主要分为三类: 正向调控型、负相调控型和双重调控型。

收稿日期: 2025-11-10; 修回日期: 2026-04-29

基金项目: 信阳市重点研发与推广专项(20230026)

作者简介: 尹川川, 男, 助理研究员, 研究方向为蔬菜育种与栽培。E-mail: yinchuanc35@163.com

通信作者: 龚凤萍, 女, 副研究员, 研究方向为作物栽培。E-mail: fumengmeng518@163.com

1.1 正向调控型激素的促进机制

正向调控型激素包括生长素(IAA)、细胞分裂素(CTK)、赤霉素(GA)等,在打破种子休眠、促进蔬菜种子萌发和植株生长及果实发育等方面发挥关键作用,其作用机制可能涉及种皮软化、胚细胞分裂伸长及内源激素平衡等方面^[3-5]。高浓度或长时间处理易导致植株徒长,影响后期生长甚至引起生长抑制^[6-8]。

赤霉素作为典型的正向调控激素,Ueguchi-Tanaka等^[9]、Miyako等^[10]通过解析GA-GID1-DELLA复合体结构,阐明该复合物形成是信号转导的关键起始步骤,复合体促使DELLA蛋白发生泛素化降解,解除其对下游转录因子的抑制,直接激活 α -淀粉酶等萌发基因及细胞伸长相关基因的表达,在番茄等作物中验证了其促进种子萌发与茎秆伸长的核心作用^[11-12]。Mockaitis等^[13]系统地阐释了生长素的作用机制:生长素与TIR1/AFB受体结合后,诱导Aux/IAA抑制蛋白降解,释放ARF转录因子活性,进而调控靶基因表达。在番茄研究中,低浓度NAA通过激活ARF7/ARF19增强根系分生组织活力,而高浓度则扰乱激素平衡,抑制分裂^[14],在瓜类作物中的发现与该结果相互印证^[15],体现了生长素信号通路的保守性。细胞分裂素通过激活细胞分裂与延缓衰老参与蔬菜生理调控^[16],细胞分裂素与AHK受体结合后,通过磷酸传递级联激活ARR转录因子,进而调控细胞周期基因(*CDK*、*Cyclin*等),促进G1期向S期转换^[17]。生长素、细胞分裂素和赤霉素通过受体-信号模块实现精准调控,为外源激素精准调控提供了分子生物学基础。

1.2 负向调控型激素的抑制机制

负向调控型激素如脱落酸(ABA)、乙烯(ETH)等,在蔬菜种子休眠、生长抑制中发挥重要作用,相关研究为其抑制机制提供了更多维度的解析。

种子休眠与萌发的激素调控可能是一种高度保守的机制,ABA在种子休眠与萌发中的作用主要受ABA代谢(生物合成和分解代谢)和信号传递途径的调控^[18],主要通过启动抑制性信号通路,启动抑制生长相关基因从而改变GA/ABA平衡,主导休眠与抑制状态^[19-24]。乙烯在蔬菜中的抑制性作用主要表现为:抑制茎纵向伸长、抑制花器官维持、抑制根系伸长。其关键机制在于抑制生长素向根尖运输,降低分生区活性,促使资源转向侧根及根毛形成^[25]。Chen等^[26]在拟南芥研究中的结果表明,乙烯

处理能够增加根尖SAV4蛋白的丰度,SAV4通过与生长素输出载体PIN2直接相互作用,稳定其在细胞膜上的位置,减少其内吞和降解,从而促进生长素的向基运输,影响根毛的发生。这一机制与Feng等^[27]在拟南芥中的研究相似:乙烯信号通过核心转录因子EIN3/EIL1直接调控根毛伸长的主效调控因子*RSL4*基因的转录表达,从而促进根毛的伸长。茉莉酸(JA)在蔬菜作物中的负向调控机制表现为:JA信号解除JAZ抑制后,核心转录因子MYC2在激活防御基因的同时,同步诱导MTB、LBD40/42等负调控因子,通过竞争性结合靶基因启动子或拮抗MYC2活性形成负反馈回路,从而限制JA信号过度激活所引发的生长抑制^[28]。烯效唑通过抑制KO/KAO酶活性阻断赤霉素前体转化,降低内源赤霉素水平,以抑制细胞伸长/分裂;同时降低IAA活性(阻抑合成+促进钝化),减弱顶端优势并促进侧芽分化与根系发育,在辣椒等蔬菜作物中,烯效唑可显著抑制株高,增加茎粗,减小叶面积^[29-32]。

1.3 双重调控型激素的作用机制

乙烯(ETH)与脱落酸(ABA)是调控蔬菜生长发育的关键激素,其作用具有典型的双重性,即能根据浓度、组织和环境信号,对同一或不同生理过程发挥促进与抑制两种相反的效应。

乙烯的双重调控机制主要体现在组织特异性的精确转录控制。在黄瓜株型建成中,乙烯信号核心因子CsEIN3以剂量依赖的方式,同时激活侧芽区的ABA降解基因*CsCYP707A4*以促进分枝,并直接抑制卷须发育关键基因*CsTL*的表达^[33],实现对不同器官发育的拮抗性协调。在果实发育中,乙烯既是番茄等果实成熟的核心启动因子,通过EIN3/EILs-ERFs转录级联激活成熟网络^[34];而在黄瓜果实伸长中,其作用呈现严格的剂量窗口,由SF1-ACS2模块精确调控的适宜乙烯水平促进细胞分裂,过高或过低水平则产生抑制^[35]。ABA的双重调控机制则更依赖于浓度梯度:低浓度ABA在非胁迫条件下促进根系生长,而高浓度ABA则诱导休眠和气孔关闭^[36]。在番茄果实品质形成中,ABA能促进果实增加质量与糖分积累,但抑制纵向生长与类胡萝卜素的合成^[37]。

综上,乙烯通过组织特异性转录调控实现双重作用,ABA则通过浓度阈值在不同生理模式与性状间进行切换。这两种精密且互补的调控机制,共同构成了蔬菜植物应对发育转换与环境胁迫的高度

可塑性的分子基础。

1.4 激素作为抗逆调节剂的作用机制

在蔬菜抗逆领域,国内外学者围绕激素调控机制开展了大量创新性研究,为理解激素在蔬菜应对逆境胁迫中的作用提供了重要理论依据。

水杨酸(SA)能增强蔬菜种子的抗氧化能力,减轻逆境胁迫对种子的伤害,提高萌发率和幼苗成活率^[38-39],其作用机制主要通过 NPR1 受体解聚转运至细胞核,与 TGA 转录因子结合激活 *PR* 等防御基因的表达^[40]。油菜素内酯(BR)能增强作物的抗逆性,主要得益于能启动植物的防御基因表达,平衡体内的氧化还原状态。当 BR 被细胞膜上的受体(如 BRI1)感知后,激活 BZR1/BES1 转录因子进入细胞核调控靶基因,从而启动或抑制这些基因的转录^[41-44],平衡氧化还原状态,促进生物大分子合成及增强酶活性,提升抗逆性。褪黑素(MT)是一种多功能植物生长调节剂,具有极强的直接或间接抗氧化作用,可显著增强植物对各类生物及非生物胁迫的耐受性,不仅能直接清除活性氧(ROS),还能通过激活抗氧化酶(如 SOD、CAT、APX)基因的表达,增强抗氧化酶系统的活性,同时调控渗透调节物质(如脯氨酸、可溶性糖)含量,维持细胞的渗透压平衡^[45-47]。在轻度或中度胁迫下,脱落酸可以促进根系生长,增加根系深度和密度,从而提高植物对水分和养分的获取能力,增强其抗性^[48]。

除单一激素功能外,多种激素间的协同作用在蔬菜抗逆中发挥关键作用,主要体现在以下方面。脱落酸(ABA)与茉莉酸(JA)协同:ABA 通过其受体 PYL 及协同受体 PP2C 与 JAZ 蛋白直接互作,调控 JAZ 蛋白稳定性;ABA 处理可增强 JA 介导的 JAZ1 表达上调及蛋白降解,并在转录水平上协同上调 MYC2 下游靶基因 *VSP1* 和 *VSP2* 的表达,证实 ABA 信号通过强化 JA 介导的 MYC2 防御通路,实现对生物胁迫防御反应的协同增强^[49]。油菜素内酯(BR)与脱落酸(ABA)协同:小白菜在高温胁迫下,外源 EBR 通过上调 ABA 合成基因 *BrNCED3*、下调 ABA 代谢基因 *BrCYP707A1* 的表达,促进内源 ABA 积累,激活 ABA 下游信号转导因子 BrPYL,增强光合作用和膜系统保护能力,二者协同增强耐热性^[50]。

1.5 激素互作网络的分子机制

植物激素互作网络如同植物的智能指挥中枢,帮助植物做出最佳决策。其背后的分子机制大致分为三类:一是蛋白复合物的动态组装与信号传

递。激素信号的起始与交叉对话常依赖于受体、共受体及下游组分形成的动态蛋白复合物。BR 信号中,PHB3 蛋白与受体 BRI1 及共受体 BAK1 结合,介导信号从细胞外到细胞内的传递,这展示了不同蛋白组分如何通过物理互作形成复杂的信号转导模块^[51]。拟南芥中的 POLARIS (PLS) 肽能以铜依赖的方式与乙烯受体 ETR1 直接结合,稳定其活性构象,从而负调控乙烯信号^[52]。二是转录水平的整合与基因表达重编程。各类激素信号通路最终汇聚于特定的转录因子,通过调控下游基因的表达来实现功能。番茄应对低温胁迫时,转录因子 SIMYB15 在早期同时激活 ABA 和 JA 的合成;而在后期,当 SIMYB15 活性被抑制后,转录因子 SIMYC2 接替工作,持续激活 JA 通路关键基因 *SI-LOXD* 及抗冷基因 *SICBF1/2* 的表达,形成一种“分时协作”的调控模式^[53]。此外,黄瓜中的 CsHY5 作为一个枢纽转录因子,能在根结线虫侵染时,同时调控茉莉酸(JA)合成途径和抗氧化酶系统相关基因的表达,将防御信号与氧化还原稳态的维持联系起来^[54]。三是激素代谢与稳态的精密调控。激素的自身稳态是其功能的基础,一种激素常常通过影响另一种激素的合成或代谢来发挥作用。在黄瓜中,BR 信号通路的关键转录因子 BZR6 能够直接抑制赤霉素生物合成关键基因 *GA20ox1* 的表达,通过调节 GA 的“产量”来平衡生长与抗病性^[55]。

2 多维度作用效果实证研究

2.1 萌发调控

植物激素通过 GA 与 ABA 的动态平衡精密调控种子萌发进程,其中 GA 作为主要促进信号,与乙烯的种皮软化、细胞分裂素的胚根激活及 BR 的 GA 信号放大作用形成协同网络。

GA₃ 对种子萌发的调控呈现显著的物种特异性,这种差异并非随机的,而是由种皮物理屏障、内源激素背景、受体系统敏感性三类核心机制共同驱动,且各机制通过“浓度阈值”与“响应模式”相互交织,最终形成差异化的萌发调控格局。首先,种皮物理屏障决定了有效浓度的量级差异。对于刺茄等硬实种子,需 200~400 mg·L⁻¹ GA₃ 以穿透种皮,打破休眠^[56];而生菜等薄皮种子在 1~10 μmol·L⁻¹ 的低浓度下即可响应,过高浓度反而产生抑制作用^[57]。其次,内源激素背景决定了拮抗阈值。在辣椒等深度休眠种子中,需要较高浓度的 GA₃ 方可有效抵消内源 ABA 的抑制作用^[58]。更为底层的决定因素在

于受体系统的敏感性,这源于物种间 GID1 受体表达水平、GA 结合亲和力以及下游 DELLA 蛋白降解效率的差异。例如,番茄 SlGID1a 对 DELLA 蛋白的亲和力显著高于 SlGID1b1/b2,导致在相同外源 GA₃ 浓度下不同受体的响应阈值截然不同^[59]。综上所述,GA₃ 的浓度双重性是一个跨物种共有的现象,表现为典型的倒 U 型剂量效应曲线:最适浓度促进萌发,过量则破坏激素稳态并抑制生长^[60]。

生长素与细胞分裂素同样遵循精确剂量法则。研究表明,低质量浓度 NAA(10^{-10} ~ 10^{-6} mg·L⁻¹)可提高甜瓜、黄瓜种子的根系活力和萌发参数,而较高浓度则产生抑制作用^[14-15];在芦笋中,NAA 处理则表现为浓度依赖性地抑制种子萌发和胚根生长^[61]。上述表型差异可能源于不同物种对生长素诱导的乙烯信号的不同敏感性。

2.2 对植株生长的调控

植物激素精准干预是调控蔬菜作物生长发育及改善品质的核心技术,其作用效果取决于激素网络的动态平衡、物种特性及作物生长发育阶段。

植物激素构成了一个复杂的信号网络。孙佩霞等^[62]的研究揭示了一个关键机制:GA₃ 促进营养生长却可能抑制次生代谢,与茉莉酸甲酯(MeJA)存在拮抗关系,GA₃ 在提升生物量的同时,往往以牺牲部分次生代谢物(如维生素 C)为代价,因为这会将资源从防御途径重新分配至快速生长途径。这解释了为何单纯追求高产可能影响风味与营养,实现品质协同提升必须考虑激素间的平衡。激素干预的效应存在阶段特异性调控,魏秉培等^[63]对节瓜的研究表明,在生殖生长启动期,GA₃ 与乙烯利的组合能降低第一雄花节位同时提高光合速率。这体现了在关键窗口期进行激素干预,能实现“开源”(增强光合能力)与“节流”(优化生殖分配)的双重目标。何兴佳等^[64]在西葫芦上展示了一种经典的“促控结合”逻辑:西葫芦通过 GA₃ 烯效唑与水杨酸的合理配比,同步实现株型矮化、根系发达与抗性诱导,展现“促控结合”的协同效应。王雪艳等^[65]、柴文臣等^[66]分别使用多效唑和矮壮素处理辣椒与番茄,均实现了株高降低、根系发达的壮苗效果。两者均通过抑制内源 GA 的合成起调控作用,为实现更广泛的适用性提供了多样化的技术工具。

2.3 激素在蔬菜抗逆中的应用

植物生长调节剂在不同非生物胁迫中的增效路径表现出高度专一性,其作用机制可归纳为抗氧化系统激活、离子稳态调控、重金属螯合区隔及光

合机构保护等。

在盐胁迫下,叶面配施 EBR(0.01 ~ 0.10 mg·L⁻¹)通过增强 SOD/CAT 活性,降低膜脂过氧化水平并调节 K⁺/Na⁺,有效缓解番茄/黄瓜的 NaCl 抑制效果^[67-68]。在干旱胁迫下,ABA(10 ~ 100 μmol·L⁻¹)以气孔部分关闭降低蒸腾作用为核心策略,同时激活渗透调节物质积累与抗氧化基因表达,延缓植株衰老^[69-70]。在低温胁迫下,褪黑素(50 ~ 200 μmol·L⁻¹)通过清除 ROS、保护 PSII 光化学效率及上调多胺代谢与耐冷基因表达,减轻番茄和茄子的冷害损伤^[71-73]。

针对重金属污染,镉胁迫下 IAA/NAA(10^{-7} ~ 10^{-5} mol·L⁻¹)在维持根系活力与 AsA-GSH 循环的同时,将 Cd²⁺ 锚定于根细胞壁半纤维素并促进液泡区隔化,从而限制其向地上部转运^[74-75]。在铝毒胁迫中,JA(5 ~ 50 μmol·L⁻¹)通过 COI1 介导的信号通路增强 Al³⁺ 诱导的根生长抑制作用^[76];同时,植物主要通过根尖分泌有机酸(柠檬酸、苹果酸)在根际螯合 Al³⁺ 以降低其毒性,耐铝基因型因持续且高水平的有机酸分泌能力而表现更强^[77-79]。

在离子平衡与营养胁迫方面,氯胁迫下外源 ABA(10 ~ 50 μmol·L⁻¹)通过调控离子转运及 SLAH/SLAC 阴离子通道,降低地上部 Cl⁻ 净积累并改善 K⁺/Ca²⁺ 选择性吸收^[80-81]。在低氮胁迫中,BR(0.01 ~ 0.10 mg·L⁻¹)经转录因子 BES1 激活 NRT2.1/2.2 表达,提升硝态氮获取效率并优化根系构型^[82]。

在极端温度与复合逆境方面,高温胁迫下 EBR(0.01 ~ 0.05 mg·L⁻¹,甜瓜/黄瓜中可至 0.5 ~ 1.0 mg·L⁻¹)维持 PSII 光化学效率与抗氧化酶活性,缓解高温对幼苗光合机构的损伤^[83-85]。在复合逆境(盐旱叠加)中,外源 Ca²⁺(10 mmol·L⁻¹)能够稳定膜系统与离子状态,经 CDPK/CaM 与 JA 信号交汇,MYC2 整合逆境输入放大 JA 响应,提供更稳健的缓冲环境^[86-87]。

综上,不同激素在特定逆境下的增效路径并非泛化抗逆,而是通过精确靶向关键生理节点(抗氧化、离子区隔、有机酸螯合、气孔调节等)实现专一性保护。这种“一激素一主效路径”的特征,为蔬菜抗逆栽培的精准化调控提供了理论依据。

2.4 抗逆增效机制

外源激素的抗逆增效机制通过调控蔬菜作物的生理代谢和基因表达网络,增强其对逆境的抵抗能力,主要体现在抗氧化防御强化、渗透调节优化、激素信号重编程、光合系统保护及细胞结构稳定等

方面,本质上是对植物内源防御系统的精准预激活与系统性重编程。其核心机制可归结为以下3个层面的深度协同。

2.4.1 启动细胞防御的一级响应:清除氧化损伤与稳定膜结构 逆境胁迫的核心初始伤害是活性氧(ROS)的爆发性积累,导致膜脂过氧化和细胞结构崩解。练冬梅等^[88]、丁东霞等^[89]、李荣等^[90]在辣椒与黄瓜上的研究表明,褪黑素(MT)的核心功能在于直接清除 ROS 并激活内源抗氧化酶系统,迅速降低丙二醛含量,从而维持细胞膜的完整性,为后续的修复过程保住“硬件基础”。

2.4.2 执行系统性的生理重构:优化代谢与保护核心功能 在控制住初级氧化损伤后,激素通过调控全局代谢实现资源再分配与核心器官保护。渗透调节与能量供应:MT 和 ABA 能显著促进脯氨酸、可溶性糖等渗透调节物质的积累,通过维持细胞渗透压来保障水分供应,同时为抗逆代谢提供必要的碳架和能量^[91-95]。光合系统的“重点防护”:丁东霞等^[90]研究发现,MT 能改善叶绿素荧光特性,这意味着其对光合系统 II(PSII)这个逆境中的敏感靶标实施了特异性的保护。通过维持光能的有效转化,保障了在胁迫环境下依然有稳定的能量来源,这是植物能否“渡过难关”的生命线。

2.4.3 主导激素信号重编程:构建协同防御网络 不同外源激素通过介入内源激素网络,扮演着独特的信号角色,实现精准的逆境应答。ABA:胁迫信号的“警报器”,卢明等^[96]利用 ABA 处理西瓜诱导抗寒性,ABA 作为核心胁迫信号分子率先启动全局性的抗逆程序,如气孔关闭以减少水分流失,并作为信号枢纽激活下游大量抗逆基因的表达。SA 与 MT:防御反应的“调节器”,马广民^[97]、樊清清等^[98]研究表明,SA 在盐和低温胁迫下能有效促进萌发和根系生长,提示其可能通过强化细胞的“警戒状态”,与其他激素信号(如 ABA)形成交叉对话,共同优化防御输出。GA₃ 与 6-BA:生长-抗逆的“平衡器”,葛礼姣等^[99]在芥菜上的研究表明,GA₃ 与 6-BA 在高温下能促进萌发与生长,在可控的轻度至中度胁迫下,维持适度的生长信号本身就是一种抗逆策略,避免了植物因过度防御而导致的生长停滞,通过促进恢复性的生长来主动适应和缓解胁迫。

3 前沿技术突破与应用创新

植物激素研究已进入“智能设计”时代,未来研究视角将从单一激素转向高分辨率、系统化、具有

预测性的多激素协同互作的网络调控,应用冷冻电镜、传感器和合成生物学等技术推动机制解析和生产革新,理解并模仿蔬菜作物的环境,将研究成果快速向育种和栽培应用转化,实现农业的精准化、智能化和绿色可持续发展。

3.1 运输与感知机制的突破

中国科学技术大学团队利用冷冻电镜技术,成功解析了拟南芥中生长素内向转运蛋白 AUX1 的三维结构,揭示了其依赖于质子浓度梯度的工作机制。这不仅填补了生长素极性运输研究的关键空白,也为开发新型除草剂和调控作物株型奠定了分子基础^[100]。

脱落酸信号感知的范式革新:传统研究认为脱落酸(ABA)主要在细胞内被感知,而华南农业大学研究团队发现,水稻中的氮转运蛋白 NRT1.1B 同样可以作为 ABA 的受体在细胞膜上发挥作用。这一发现突破了传统认知,揭示了植物如何通过一个“智能开关”同时感知营养状态和逆境信号,从而平衡生长与防御^[101]。这为培育“减肥节水”型绿色高产作物提供了全新理论支撑。

3.2 探测与合成技术的创新

传统激素检测方法耗时费力且需要破坏植物组织。南通大学研究团队创新性地开发了一种针式分子印迹电化学传感器,能像测血糖一样直接刺入番茄果实,实现对生长素(IAA)的实时原位分析,揭示了果实成熟过程中 IAA 含量的变化趋势^[102]。这种微型传感器为在田间构建植物生理状态的实时诊断系统提供了可能。

茉莉素在农业领域应用广泛,但传统植物提取法成本高昂。中国科学院深圳先进技术研究院研究团队利用合成生物学方法,将茉莉素漫长的天然合成途径拆分并重构于含有多细胞器的酿酒酵母中,建立了茉莉素的酵母细胞工厂,为实现茉莉素的高效、绿色生产并推动其规模化应用铺平了道路^[103]。

3.3 新型信号分子的发掘与功能解析

英国杜伦大学等研究机构发现,一种名为 POLARIS(PLS)的小肽能够以铜依赖的方式与乙烯受体 ETR1 直接结合,从而负调控乙烯信号,以协调组织生长与胁迫响应^[50]。此外,磺肽素(PSK)作为损伤相关的分子模式,能被其受体 PSKR1 识别,进而通过激活 Ca²⁺信号和生长素途径,调控番茄对灰霉病的抗性^[104]。这类小肽激素作为细胞间信息交流的重要介质,在协调植物生长发育与免疫反应中扮

扮演着关键角色。

3.4 系统生物学与多组学整合

通过转录组与代谢组联合分析,科学家们能够解析甘蓝春化抽薹过程中,多种植物激素信号通路(如 ABA、GA、JA 等)与生物钟基因、糖代谢如何协同工作^[105]。基于多组学数据的加权基因共表达网络分析(WGCNA)则被用于挖掘连接 JA 和 TOR 信号通路的核心转录因子(如 MYB、WRKY 等),从而揭示激素信号协调生长与胁迫适应的新机制^[106]。

3.5 面向育种的激素网络精准调控

目前研究的一个核心目标是将基础研究的发现转化为育种策略,核心理念是通过精准干预激素网络中的枢纽基因,旨在打破传统“高产-抗病”或“高产-优质”的性状权衡,培育出能智能平衡生长发育与胁迫响应的新一代蔬菜品种^[107-110]。上海市农业科学院在不结球白菜中发现了 DNA 甲基化与乙烯信号在叶片衰老过程中存在拮抗关系,为培育耐贮运的绿叶菜品种提供了新靶点^[111]。对激素互作网络的深入理解,使通过基因编辑等手段直接培育“智能”作物成为可能。通过编辑番茄中参与表观遗传调控或乙烯响应的关键基因(如 *SIDML2*、*SIERFF12*),可以显著改善果实的贮藏性和品质^[107,109]。

4 展 望

植物激素是调控蔬菜生长发育的天然精密系统,在促进种子萌发、调节开花结果、增强抗逆性、提升品质与产量等方面具有核心作用。本文系统综述了生长素、赤霉素、细胞分裂素、脱落酸、乙烯等主要激素在蔬菜中的生理功能与应用进展,揭示了激素间协同与拮抗网络对生命活动的精细调控。深入解析激素作用机制,不仅是蔬菜生物学的前沿课题,更是推动产业向高产、优质、低碳和可持续发展方向转型的关键支撑。

然而,当前研究仍存在以下关键缺口:第一,激素作用的时空特异性机制尚不明确,激素在不同组织、发育阶段及微环境中的动态分布与功能切换缺乏高分辨率解析手段;第二,多激素互作网络的系统模型尚未建立,现有研究多聚焦单一或两两激素互作,缺乏对多激素协同-拮抗动态平衡的整体认知;第三,激素信号与表观遗传修饰、代谢重塑、微生物组互作等交叉领域的整合研究不足;第四,绿色高效的激素递送技术(如纳米载体、刺激响应材料)仍处于起步阶段,生态安全性评价体系尚不

完善。

展望未来,随着分子生物学、合成生物学及智能技术的快速发展,植物激素研究与应用将向精准化、智能化与生态化方向加速迈进。一是利用单细胞转录组、空间代谢组及高灵敏活体传感器,绘制激素动态分布图谱,揭示激素作用的时空特异性机制;二是利用 CRISPR-Cas 等技术定向创制激素优化型蔬菜新种质,通过编辑激素信号枢纽基因(如 *DELLA*、*ARF*、*EIN3* 等),实现内源激素平衡的遗传改良,打破产量-抗性-品质的性状权衡;三是构建智能递送系统,纳米载体、刺激响应材料等技术的应用将实现激素的时空靶向输送与按需释放,大幅度提升利用效率并降低环境风险;四是加强激素-微生物组互作研究,深入研究根际与叶际微生物组与激素信号的对话机制,通过定向调控微生物组增强激素功能,有望开辟病虫害绿色生态防控与品质协同提升的全新路径;五是结合人工智能与作物生长模型,构建激素-基因型-环境互作的动态预测与决策支持系统,实现蔬菜生产的智能化精准化管理。通过上述前沿突破,植物激素研究将为构建绿色、高效、智能的蔬菜生产体系提供核心科技支撑。

参考文献

- [1] 翟丙年,郑险峰,杨岩荣,等.植物生长调节物质的研究进展[J].西北植物学报,2003,23(6):1069-1075.
- [2] 薛红卫.植物激素作用机理研究[C]//中国植物生理学会.中国植物生理学会第十次会员代表大会暨全国学术年会论文摘要汇编,2009:30.
- [3] 王彦波,鲜开梅,张永华,等.赤霉素的应用研究进展[J].北方园艺,2007(6):74-75.
- [4] 李琦.赤霉素对植物生长影响的研究进展[J].农家参谋,2018(5):86.
- [5] 杜晨曦,王金丽,周华坤,等.赤霉素对植物种子萌发及幼苗生长影响的研究进展[J].湖北农业科学,2019,58(22):9-14.
- [6] 王淑芬,徐文玲,郎丰庆,等.赤霉素对耐抽薹萝卜抽薹开花的影响[J].山东农业科学,2002(6):14-16.
- [7] 王广东,周素平,吴震,等.几种化学药剂处理对蔬菜劣变种子生活力的影响[J].华北农学报,2000,15(2):123-127.
- [8] 周素,杜丽.四种生长素对拟南芥根生长发育的影响[J].北方园艺,2008(3):51-52.
- [9] Ueguchi-Tanaka M, Nakajima M, Motoyuki A, et al. Gibberellin receptor and its role in gibberellin signaling in plants[J]. Annual Review of Plant Biology, 2007, 58: 183-198.
- [10] Miyako U T, Masatoshi N, Etsuko K, et al. Molecular interactions of a soluble gibberellin receptor, GID1, with a rice DELLA protein, SLR1, and gibberellin[J]. The Plant Cell, 2007, 19(7): 2140-2155.
- [11] Bassel G W, Kusumatawa T, Bassel J L, et al. Gibberellin signaling in tomato: Degradation of DELLA proteins and activation of

- germination[C]//Abstract from the Annual Meeting of the American Society of Plant Biologists. Mérida: American Society of Plant Biologists, 2010:P08014.
- [12] Nurhasanah F R, Dandan Z, Yihui Z, et al. The roles of gibberellins in regulating leaf development[J]. *Plants*, 2023, 12(6): 1243.
- [13] Mockaitis K, Estelle M. Auxin receptors and plant development: A new signaling paradigm[J]. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 2008, 24(1): 55-80.
- [14] 孙睿, 邵红, 王仲, 等. 萘乙酸对甜瓜种子萌发的影响[J]. *内蒙古农业科技*, 2013(4): 31-32.
- [15] 孙睿, 邵红, 李秀霞, 等. 萘乙酸对黄瓜种子萌发的影响[J]. *农业与技术*, 2013, 33(3): 53.
- [16] Hussain S, Chang J J, Li J, et al. Multifunctional role of cytokinin in horticultural crops[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2025, 26(3): 1037.
- [17] Isabel B, Elisabeth O, Miroslav S, et al. Cytokinin regulates the activity of reproductive meristems, flower organ size, ovule formation, and thus seed yield in *Arabidopsis thaliana*[J]. *The Plant Cell*, 2011, 23(1): 69-80.
- [18] 宋松泉, 刘军, 徐恒恒, 等. 脱落酸代谢与信号传递及其调控种子休眠与萌发的分子机制[J]. *中国农业科学*, 2020, 53(5): 857-873.
- [19] Cutler R S, Rodriguez L P, Finkelstein R R, et al. Absciscic acid: Emergence of a core signaling network[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2010, 61(1): 651-679.
- [20] Wim D, Masanori O, R S C. Small molecule probes of ABA biosynthesis and signaling[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2018, 59(8): 1490-1499.
- [21] Nambara E, Okamoto M, Tatematsu K, et al. Absciscic acid and the control of seed dormancy and germination[J]. *Seed Science Research*, 2010, 20(2): 55-67.
- [22] Nambara E, Marion-Poll A. Absciscic acid biosynthesis and catabolism[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2005, 56: 165-185.
- [23] Nonogaki H. Seed germination and dormancy: The classic story, new puzzles, and evolution[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2019, 61: 541-563.
- [24] Holdworth M J, Bentsink L, Soppe W J J. Molecular networks regulating *Arabidopsis* seed maturation, after-ripening, dormancy and germination[J]. *The New Phytologist*, 2008, 179(1): 33-54.
- [25] 王慧. 乙烯利在果菜上应用研究进展[J]. *中国果菜*, 2004(4): 44-45.
- [26] Chen P R, Ge Y H, Chen L Y, et al. SAV4 is required for ethylene-induced root hair growth through stabilizing PIN2 auxin transporter in *Arabidopsis*[J]. *The New Phytologist*, 2022, 234(5): 1735-1752.
- [27] Feng Y, Xu P, Li B S, et al. Ethylene promotes root hair growth through coordinated EIN3/EIL1 and RHD6/RSL1 activity in *Arabidopsis*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(52): 13834-13839.
- [28] Liu Y Y, Du M M, Deng L, et al. MYC2 regulates the termination of jasmonate signaling via an autoregulatory negative feedback loop[J]. *The Plant cell*, 2019, 31(1): 106-127.
- [29] 王林闯, 赵建锋, 许文钊, 等. 不同生长调节剂对辣椒苗期生长的影响[J]. *浙江农业科学*, 2019, 60(12): 2220-2222.
- [30] 曲亚英. 几种外源激素防止甜椒早衰效应和机理研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2005.
- [31] 曹振木, 牛玉, 刘子记, 等. 矮壮素及烯效唑对甜椒幼苗质量的影响[J]. *热带作物学报*, 2012, 33(12): 2156-2160.
- [32] 刘松年, 王朋成, 夏新发, 等. 不同浓度缩节胺、胺鲜脂、烯效唑对辣椒幼苗生长发育的影响[J]. *安徽农学通报*, 2022, 28(11): 44-46.
- [33] Zhang X, Zhu T, Zhang W, et al. Ethylene promotes branch formation but inhibits tendril development in cucumber[J]. *Nature Communications*, 2025, 17(1): 745.
- [34] Wang R, Maagd D A R. Transcriptional control of tomato fruit development and ripening[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2025, 76(21): 6311-6326.
- [35] Tongxu X, Zhen Z, Shuai L, et al. Genetic regulation of ethylene dosage for cucumber fruit elongation[J]. *The Plant Cell*, 2019, 31(5): 1063-1076.
- [36] Rong L S, Bin Y W, Bin S H, et al. Mechanisms for abscisic acid inhibition of primary root growth[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2018, 13(9): e1500069.
- [37] 刘浩然, 汪俏梅. 脱落酸对番茄部分果实性状和营养品质的影响[J]. *核农学报*, 2020, 34(12): 858-2864.
- [38] 万正林, 罗庆熙. 水杨酸与蔬菜作物抗性关系的研究进展[J]. *西南园艺*, 2006(3): 30-32.
- [39] 束胜, 袁凌云, 王长义, 等. 植物生长调节物质提高蔬菜作物抗逆性的研究进展[J]. *长江蔬菜*, 2013(16): 1-12.
- [40] Han Q, Tang W R, Zhang Y Q, et al. Salicylic acid-activated BIN2 phosphorylation of TGA3 promotes *Arabidopsis* PR gene expression and disease resistance[J]. *The EMBO Journal*, 2022, 41(19): e110682.
- [41] 陈晨, 陈虹, 倪铭, 等. 油菜素内酯调控植物生长发育的研究进展[J]. *林业科学*, 2022, 58(7): 144-155.
- [42] 赵娜. BZR1-EIN3 转录复合体整合油菜素内酯和乙烯信号调控植物生长发育的分子机制研究[D]. 济南: 山东大学, 2021.
- [43] 郑洁, 王磊. 油菜素内酯在植物生长发育中的作用机制研究进展[J]. *中国农业科技导报*, 2014, 16(1): 52-58.
- [44] 钟文, 张珊, 王传方, 等. 油菜素内酯调控植物生长发育的研究进展[J]. *山东农业科学*, 2024, 56(8): 173-180.
- [45] 王隆金, 宋世佳, 苗童童, 等. 褪黑素对渗透胁迫下植物根系形态建成影响及调控机理研究进展[J]. *中国生态农业学报(中英文)*, 2025, 33(11): 2153-2163.
- [46] 罗顺兴, 赵书阳, 杨雪莲. 外源褪黑素对植物作用的功能特性及应用机理[J]. *智慧农业导刊*, 2025, 5(11): 80-83.
- [47] 武兰兰, 郑耀庭, 李国元, 等. 褪黑素调节植物非生物胁迫耐性的机理[J]. *植物生理学报*, 2018, 54(11): 1669-1677.
- [48] Qian Z, Wei Y, Wang Q W, et al. ABA regulation of root growth during soil drying and recovery can involve auxin response[J]. *Plant Cell & Environment*, 2021, 45(3): 871-883.
- [49] 孙凯文. 植物激素脱落酸对茉莉酸介导的防御反应的调控[D]. 南京: 南京师范大学, 2019.

- [50] Hu C Y, Wei C Y, Ma Q M, et al. Ethylene response factors 15 and 16 trigger jasmonate biosynthesis in tomato during herbivore resistance[J]. *Plant Physiology*, 2021, 185(3): 1182-1197.
- [51] Li C, ZHANG S, LI J J, et al. PHB3 interacts with BRI1 and BAK1 to mediate brassinosteroid signal transduction in *Arabidopsis* and tomato[J]. *The New Phytologist*, 2023, 241(4): 1510-1524.
- [52] Mudge J A, Mehdi S, Michaels W, et al. POLARIS is a copper-binding peptide that interacts with ETR1 to negatively regulate ethylene signaling in *Arabidopsis*[J]. *Plant Communications*, 2025, 6(12): 101432.
- [53] Li W X, Wen Y S, Quan J J, et al. Regulation of jasmonic acid signalling in tomato cold stress response: Insights into the MYB15-LOXD and MYB15-MYC2-LOXD regulatory modules[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2025, 23: 4246-4260.
- [54] Ma F S, Li J Q, Huang M W, et al. ELONGATED HYPOCOTYL5 regulates resistance to root-knot nematode by modulating antioxidant system and jasmonic acid in *Cucumis sativus*[J]. *Antioxidants*, 2025, 14(6): 679.
- [55] Kang Y Y, Jiang Z L, Meng C, et al. A multifaceted crosstalk between brassinosteroid and gibberellin regulates the resistance of cucumber to *Phytophthora melonis*[J]. *The Plant Journal*, 2024, 119(3): 1353-1368.
- [56] 蒋舒蕊,毛莲珍,朱海山,等.赤霉素对云南省6种常见茄科砧木种子萌发的影响[J]. *长江蔬菜*, 2021(12): 48-51.
- [57] 谢国蓉,黄慧珍,曹丽敏,等.不同浓度赤霉素对罗马直立生菜种子萌发和早期发育的影响[J]. *天津农业科学*, 2019, 25(12): 24-27.
- [58] 李晶,何琼,刘微,等.赤霉素和褪黑素对辣椒种子萌发及幼苗生长的影响[J]. *湖南农业科学*, 2022(9): 4-9.
- [59] Natanella I, Uria R, Hagai S, et al. Multiple gibberellin receptors contribute to phenotypic stability under changing environments[J]. *The Plant Cell*, 2019, 31(7): 1506-1519.
- [60] 张国华,张艳洁,丛日晨,等.赤霉素作用机制研究进展[J]. *西北植物学报*, 2009, 29(2): 412-419.
- [61] 厉广辉,郭鑫,孙艳斌,等.赤霉素与萘乙酸处理对芦笋种子萌发的影响[J]. *山东农业科学*, 2022, 54(11): 48-53.
- [62] 孙佩霞,张丽平,吴丹,等.GA₃、MeJA处理对白菜幼苗生长与生理指标的影响[J]. *中国瓜菜*, 2023, 36(4): 56-63.
- [63] 魏秉培,魏佑营,邱红,等.激素处理对节瓜生长发育及光合特性的影响[J]. *山东农业大学学报(自然科学版)*, 2007, 38(4): 547-551.
- [64] 何兴佳,曾双,袁丽伟,等.不同浓度外源激素浸种对西葫芦种子萌发及幼苗生长的影响[J]. *北方园艺*, 2018(21): 6-12.
- [65] 王雪艳,姜艺昊,朱静如,等.抑制辣椒幼苗植物生长延缓剂对辣椒生长发育的影响[J]. *浙江农业科学*, 2021, 62(5): 873-877.
- [66] 柴文臣,冯志威.多效唑和矮壮素对番茄苗期生长的影响[J]. *科学技术与工程*, 2018, 18(24): 52-57.
- [67] 尚庆茂,宋士清,张志刚,等.外源BR诱导黄瓜(*Cucumis sativus* L.)幼苗的抗盐性[J]. *中国农业科学*, 2006, 39(9): 1872-1877.
- [68] 郑春芳,范翠枝,郑青松,等.外施2,4-表油菜素内酯对盐胁迫下番茄幼苗生长及生理特性的影响[J]. *浙江农业科学*, 2022, 63(5): 991-995.
- [69] Sun Q Y, He X R, Wang T Q, et al. The beneficial roles of elevated [CO₂] on exogenous ABA-enhanced drought tolerance of cucumber seedlings[J]. *Horticulturae*, 2023, 9(4): 421.
- [70] Alabbosh F K, Alenazi R. Exogenous abscisic acid (ABA) enhanced drought tolerance by regulating morpho-physiological attributes, osmotic adjustments, antioxidants, and ABA-related genes in tomato[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2025, 45(1): 741-751.
- [71] 林佳怡,陈强,张磊,等.褪黑素在植物低温胁迫中的研究进展[J]. *生物技术通报*, 2025, 41(7): 37-48.
- [72] 李贤,杨莲,吴凤芝.褪黑素对低温胁迫下番茄多胺代谢及耐冷基因表达的影响[J]. *福建农业学报*, 2022, 37(7): 855-868.
- [73] 吴雪霞,朱宗文,张爱冬,等.外源褪黑素对低温胁迫下茄子幼苗生长及其光合作用和抗氧化系统的影响[J]. *西北植物学报*, 2017, 37(12): 2427-2434.
- [74] Zhu F X, Wang W Z, Dong F, et al. Exogenous auxin alleviates cadmium toxicity in *Arabidopsis thaliana* by stimulating synthesis of hemicellulose 1 and increasing the cadmium fixation capacity of root cell walls[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2013, 263: 398-403.
- [75] Khan Y M, Prakash V, Yadav V, et al. Regulation of cadmium toxicity in roots of tomato by indole acetic acid with special emphasis on reactive oxygen species production and their scavenging[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 142: 193-201.
- [76] Yang Z B, He C, Ma Y, et al. Jasmonic acid enhances Al-induced root growth inhibition[J]. *Plant Physiology*, 2017, 173(2): 1420-1433.
- [77] 沈宏,严小龙,郑少玲,等.铝毒胁迫诱导菜豆柠檬酸的分泌与累积[J]. *应用生态学报*, 2002, 13(3): 307-310.
- [78] Rangel A F, Rao I M, Braun H P, et al. Aluminum resistance in common bean (*Phaseolus vulgaris*) involves induction and maintenance of citrate exudation from root apices[J]. *Physiologia Plantarum*, 2010, 138(2): 176-190.
- [79] Ma J F, Ryan P R, Delhaize E. Aluminium tolerance in plants and the complexing role of organic acids[J]. *Trends in Plant Science*, 2001, 6(6): 273-278.
- [80] 郭小俊,谢成俊.外源ABA对NaCl胁迫下黄瓜幼苗不同离子含量的影响[J]. *中国蔬菜*, 2008(9): 27-30.
- [81] Geiger D, Maierhofer T, Al-rasheid K A S, et al. Stomatal closure by fast abscisic acid signaling is mediated by the guard cell anion channel SLAH3 and the receptor RCAR1[J]. *Science Signaling*, 2011, 4(173): ra32.
- [82] Wang T, Li M J, Yang J, et al. Brassinosteroid transcription factor BES1 modulates nitrate deficiency by promoting NRT2.1 and NRT2.2 transcription in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Journal*, 2023, 114(6): 1443-1457.
- [83] 张永平,杨少军,陈幼源.2,4-表油菜素内酯对高温胁迫下甜瓜幼苗抗氧化酶活性和光合作用的影响[J]. *西北植物学报*, 2011, 31(7): 1347-1354.

- [84] 王震,朱磊,宋金亮,等.高温胁迫下2,4-表油菜素内酯对西葫芦幼苗生理及光合特性的影响[J].河南农业大学学报,2016,50(2):198-202.
- [85] 张永平,陈幼源,杨少军.高温胁迫下2,4-表油菜素内酯对甜瓜幼苗生理及光合特性的影响[J].植物生理学报,2012,48(7):683-688.
- [86] 杨凤军,李天来,臧忠婧,等.外源钙施用时期对缓解盐胁迫番茄幼苗伤害的作用[J].中国农业科学,2010,43(6):1181-1188.
- [87] Wilkopf M, Shen X, Xu F, et al. Calcium-dependent protein kinases and their roles in plant stress signaling[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 928256.
- [88] 练冬梅,赖正锋,李洲,等.外源褪黑素对青椒幼苗耐冷性影响[J].福建农业学报,2022,37(10):1281-1287.
- [89] 丁东霞,李能慧,李静,等.外源褪黑素对低温弱光胁迫下辣椒叶绿素荧光和抗氧化系统的影响[J].浙江农业学报,2022,34(9):1935-1944.
- [90] 李荣,焦志阳,银珊珊,等.喷施褪黑素对黄瓜幼苗耐盐效应研究[J].中国瓜菜,2023,36(1):53-58.
- [91] 覃兰丽,黄金秋,李燕婷,等.外源褪黑素对干旱胁迫下西葫芦幼苗生理生长的影响[J].中国瓜菜,2025,38(7):127-134.
- [92] 刘婷婷,卫旭阳,翟锡姣,等.外源褪黑素对盐渍环境下黄瓜幼苗生长的影响[J].华北农学报,2021,36(3):125-132.
- [93] 初敏,王秀峰,王淑芬,等.脱落酸预处理对低温胁迫下萝卜幼苗的缓解效应[J].河南农业大学学报,2012,46(1):40-44.
- [94] 李雪萍,金鑫,廖伟彪,等.过氧化氢参与干旱条件下脱落酸诱导黄瓜不定根形成[J].干旱地区农业研究,2018,36(3):194-201.
- [95] Khalili M, Haghighi M, Etemadi N, et al. Synergistic effects of melatonin and abscisic acid on salinity tolerance of bell pepper[J]. *Scientia Horticulturae*, 2025, 352: 114429.
- [96] 卢明,向承勇.外源激素和青霉素处理对西瓜幼苗抗寒性的影响[J].安徽农业科学,2011,39(27):16523-16524.
- [97] 马广民.水杨酸对盐胁迫下苦瓜种子萌发及幼苗生长的影响[J].中国瓜菜,2024,37(2):100-105.
- [98] 樊清清,王英英,冯晓东.低温胁迫下水杨酸对茄子种子萌发及幼苗生长的影响[J].延安大学学报(自然科学版),2020,39(2):71-75.
- [99] 葛礼姣,程玉静,王小秋,等.GA₃和6-BA对高温胁迫下芥菜种子萌发的影响[J].中国瓜菜,2023,36(9):108-115.
- [100] Yang Z S, Wei H, Gan Y L, et al. Structural insights into auxin influx mediated by the *Arabidopsis* AUX1[J]. *Cell*, 2025, 188(15):3960-3973.
- [101] Ma X J, Wang W, Zhang J Y, et al. NRT1.1B acts as an abscisic acid receptor in integrating compound environmental cues for plants[J]. *Cell*, 2025, 188(19):5231-5248.
- [102] Tian Y D, Sun T D, Dong Q G, et al. Constant potential prepared molecularly imprinted electrochemical sensors for in vivo analysis of electroactive indole-3-acetic acid in tomato fruits[J]. *Biosensors & Bioelectronics*, 2025, 292: 118099.
- [103] Tang H T, Li S M, Dong J L, et al. Engineering yeast for the de novo synthesis of jasmonates[J]. *Nature Synthesis*, 2023, 3(2): 224-235.
- [104] Zhang H, Hu Z, Lei C, et al. A plant phytosulfokine peptide initiates auxin-dependent immunity through cytosolic Ca²⁺ signaling in tomato[J]. *The Plant Cell*, 2018, 30(3): 652-667.
- [105] 薛守宇,朱涛,李冰冰,等.转录组和代谢组联合分析在植物中的应用研究[J].山西农业大学学报(自然科学版),2022,42(3):1-13.
- [106] Xing H Y, Bai Y P, Ding Q, et al. Transcriptomic analysis of regulating the growth and development of tomato seedlings by the crosstalk between JA and TOR signaling[J]. *Plant Cell Reports*, 2025, 44(4):82.
- [107] Lang Z B, Wang Y H, Tang K, et al. Critical roles of DNA demethylation in the activation of ripening-induced genes and inhibition of ripening-repressed genes in tomato fruit[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(22):4511-4519.
- [108] Niu Q F, Xu Y P, Huang H, et al. Two transcription factors play critical roles in mediating epigenetic regulation of fruit ripening in tomato[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2025, 122(15):e2422798122.
- [109] Deng H, Chen Y, Liu Z Y, et al. 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.
- [110] Wang Y D, Sun S W, Hao Y W, et al. Role of *BraRGL1* in regulation of *Brassica rapa* bolting and flowering[J]. *Horticulture Research*, 2023, 10(8):uhad119.
- [111] Zhang D Y, Luo Y, Wang H, et al. An antagonism between ethylene signaling and DNA methylation orchestrates the progression of leaf senescence in non-heading Chinese cabbage[J]. *Advanced Science*, 2025, 12(35):e14954.