

GLKs 转录因子调控番茄果实品质的研究

唐亚萍, 杨生保, 杨 涛, 王柏柯, 帕提古丽, 余庆辉*

(新疆农业科学院园艺作物研究所, 乌鲁木齐 830091)

摘 要:以 AC 番茄及转化 *GLKs*(*Golden-Like*) 转录因子的 AC 转基因后代(过表达 *SiGLK2* 植株, 共抑制 *SiGLK1* 植株和共抑制 *SiGLK2* 植株)为研究材料, 通过对各番茄材料的表型观察、未成熟果实外表皮叶绿素的检测和果实叶绿体发育相关基因 *SiGLK1*、*SiGLK2*、*TKN2*(*Transcription Factor of Knotted Like Gene*)、*TKN4* 和 *APRR2*(*Arabidopsis Pseudo Response Regulator 2-Like*) 的表达分析, 以及对成熟果实可溶性固形物、总糖含量进行检测, 分析 *GLKs* 转录因子对番茄果实品质的影响。结果显示: (1) 在表型方面, 共抑制 *SiGLK1* 基因植株的叶片颜色明显变浅, 过表达 *SiGLK2* 果实的颜色明显变为深绿色, 与之相对应, 共抑制 *SiGLK1* 基因植株果实顶部叶绿素的含量最低, 过表达 *SiGLK2* 的果实底部叶绿素含量是 AC 的 5~6 倍。 (2) 过表达 *SiGLK2* 转录因子的 AC 后代成熟果实中可溶性固形物的含量提高了 0.3%, 总糖含量提高了 5.34 mg/g。 (3) 叶绿体发育相关基因的荧光定量 PCR 显示, 与 AC 相比, 转基因材料中 *SiGLK1* 和 *SiGLK2* 基因的表达量显著提高 5 倍以上。研究推测, *TKN2* 可能位于 *SiGLK2* 基因上游, 并调控 *SiGLK2* 基因表达。研究表明, *SiGLKs* 转录因子通过调控番茄叶片和果实叶绿素的合成, 加深叶片和未成熟果实的绿色, 提高果实内可溶性固形物和总糖的含量, 对改善番茄果实的表型和营养品质有重要作用。

关键词:番茄; *SiGLKs* 转录因子; 果实叶绿素; 基因表达

中图分类号: Q789 **文献标志码:** A

Regulation of Tomato Fruit Quality by Using *GLKs* Transcription Factors

TANG Yaping, YANG Shengbao, YANG Tao, WANG Baike, PATIGULI, YU Qinghui*

(Institute of Horticulture Crops, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Urumqi 830091, China)

Abstract: *Golden-like* (*GLK*) transcription factors play an important role in the growth and formation process of plant leaves and fruit chloroplast. In this study, *Solanum lycopersicum* (AC) transformed with *SiGLK1* and *SiGLK2* genes (ACCS *SiGLK1*, ACCS *SiGLK2* and ACOE *SiGLK2*) was used as the research material, to detect the content of chlorophyll and the expression analysis of related transcription factor genes such as *SiGLK1*, *SiGLK2*, *TKN2* (*Transcription Factor of Knotted Like Gene*), *TKN4* (*Transcription Factor of Knotted Like Gene*) and *APRR2* (*Arabidopsis Pseudo Response Regulator 2-Like*) in different developmental stages of green fruits, BRIX and total sugar in mature transgenic fruits. The results showed that: (1) the leaf color in co-suppressed *SiGLK1* gene plants became obviously lighter, and the fruit color of overexpressed *SiGLK2* turned dark green, which corresponded to the detection of chlorophyll content in fruit. The chlorophyll content in the top of co-suppressed *SiGLK1* fruit was the lowest in all materials, but the bottom of fruits were 5—6 times higher in over-expressed *SiGLK2* than

收稿日期: 2018-09-15; 修改稿收到日期: 2019-02-14

基金项目:国家自然科学基金(No. 31760581); 国家现代农业产业技术体系建设专项资金项目(No. CARS-23-G-25); 国家重点研发专项(No. 2017YFD0101906); 新疆自治区科技重大专项(No. 2016A01001-2); 新疆自治区“天山创新团队”项目(No. 2018D14005)

作者简介:唐亚萍(1986—), 女, 助理研究员, 主要从事加工番茄遗传育种研究工作。E-mail: tangyaping624@sina.com

* 通信作者: 余庆辉, 研究员, 博士生导师, 主要从事加工蔬菜遗传育种工作。E-mail: yuqinghui98@sina.com

that of AC. (2) 0.3% of BRIX and 5.34 mg/g of total sugar has been increased in over-expressed *SlGLK2* gene fruits, respectively. (3) The qPCR of *SlGLK1* and *SlGLK2* genes showed that the expression in the transgenic materials was significantly increased more than 5 times, even in the co-suppressed transgenic lines. *TKN2* might be located upstream of the *SlGLK2* gene and regulate *SlGLK2* transcription factor. Therefore, *SlGLKs* transcription factor played an important role in improving the quality of tomato fruit by regulating the synthesis of chlorophyll in leaves and fruits, especially in enhancing the green of tomato leaves and fruit and increasing the BRIX and total sugar in mature fruits.

Key words: *Solanum lycopersicum*; *SlGLKs*; chlorophyll in fruit; gene expression

番茄(*Solanum lycopersicum*)作为重要的蔬菜在全世界广泛种植。番茄起源于南美洲,大约从 70 年前,育种学者们便开始追求番茄果实成熟前颜色均一,这一性状能够决定番茄在果实成熟后颜色的一致性。然而,伴随着果实颜色的一致,番茄果实的风味不断下降,尤其是果实的含糖量以及一些能够决定果实风味的化合物含量的降低^[1]。

果实生物学主要集中在果实发育和成熟方面的研究,从而提高果实品质和产量。根据前人的研究结果 MYB 转录因子家族对果实发育具有重要的调控的作用^[2]。*Golden-Like* (GLK) 转录因子是 MYB 转录因子家族中的一员^[3-4]。GLK 转录因子最初是在玉米维管束中发现能够引起植株的黄化^[5],该转录因子能够调控拟南芥长角果果色和叶片颜色^[6],对辣椒果实中叶绿素含量的影响已经有较为详细的研究^[7],后来在多个物种中发现 GLK 转录因子具有调节叶片及果实中叶绿体发育的功能^[8-10]。*GLKs* 有功能冗余的两个转录因子,分别是 *GLK1* 和 *GLK2*。经研究证明,*AtGLK2* 转录因子主要调控果实叶绿体的发育及叶绿素的合成,而 *AtGLK1* 主要在叶片中表达^[11]。同其他植物相似,番茄 *GLKs* 基因中的 *SlGLK2* 单独在果实中表达, *SlGLK1* 在子叶、萼片和叶片中表达^[4]。但目前 *SlGLKs* 在不同番茄品种中的功能并不清楚,因此本研究将在番茄 AC 中对其功能进行进一步探讨。*TKNs* 转录因子在番茄果实的研究中表明,过表达 *TKN2* 能够明显促进果实叶绿体的发育,这与过表达 *APRR2* 的结果相似,过表达 *TKN2* 还能够影响果实大小和果皮厚度;而 *TKN4* 在番茄果肩形成过程中影响叶绿体的发育^[12]。

为深入研究 *SlGLKs* 转录因子 (Gene Bank NO:JQ316460.1,JQ316459.1) 在番茄果实中的功能及过表达 *SlGLKs* 转录因子对番茄果实品质的影响。本研究以番茄 AC 为研究材料,对 AC 及过表达 *SlGLKs* 转录因子的植株表型,果实叶绿素及果实糖类物质进行观察及检测并分析叶绿素合成关键

转录因子的表达量变化,为确定该转录因子对番茄果实叶绿素合成及品质的影响提供可靠的理论依据。

1 材料和方法

1.1 实验材料

田间试验于 2015 年和 2016 年 4 月至 10 月在加州大学戴维斯分校试验农场进行,每份材料按田间随机机组试验设计,4 次重复。室内实验主要在美国加州大学戴维斯分校 Ann Powell 实验室进行,所用的实验材料均为 Ann Powell 教授免费提供。实验材料分别为番茄 AC (基因型为 *SlGLK1/SlGLK2*)、ACCS *SlGLK1* (共抑制 *SlGLK1* AC 植株)、ACCS *SlGLK2* (共抑制 *SlGLK2* AC 植株)、ACOE *SlGLK2* (过表达 *SlGLK2* AC 植株)。为了更系统地研究番茄果实叶绿体合成相关基因间的关系,在基因表达研究中增加了不同基因型的材料:野生种番茄 LA0749、CRGL (基因型为 *SlGLK1/SlGLK2*)、HEINZ1706 (基因型为 *SlGLK1/Slglk2*) 和通过 Tilling 技术以 HEINZ1706 为背景创建的 HEINZ1706 Tilling 突变体 (基因型为 *Slglk1/Slglk2*)。 *SlGLK1* 和 *SlGLK2* 转基因系的创建详见文献^[11]。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 各材料的田间表型观察 在果实成熟时进行采样,随机选取 AC、ACCS *SlGLK1*、ACCS *SlGLK2* 和 ACOE *SlGLK2* 株系的叶片,青果和红熟果进行外部形态的观测。主要观察叶片和果实的颜色,果实大小及成熟后果实内种子发育的情况。

1.2.2 叶绿素、可溶性固形物和总糖含量的测定 当果实达 1 cm 左右 (幼果期) 和绿熟果最大尺寸的 70% (果实发育中期) 时进行果实顶部 (靠近果柄) 和尾部 (远离果柄) 叶绿素含量测定。测定时分别称取 50 mg 果肉组织,在组织研磨机中研磨,加入 1 mL N,N-二甲基甲酰胺,测定上清液在 645 nm 和 663 nm 的吸收光值并用公式计算叶绿素浓度^[13]。总叶绿素是叶绿素 a 和叶绿素 b 的总和,每个品种至少

表 1 试验中引物信息
Table 1 Primer information in this experiment

引物 Primer	序列 Sequence	来源 Origination
<i>SiGLK1</i> qPCR-F3:	CCGTAAGCAGTGGTGATGAGTCTG	Ann Powell <i>et al.</i> , (2012)
<i>SiGLK1</i> qPCR-R3:	AACCCGAACCTACATCCGAAGC	
<i>SiGLK2</i> qPCR-F1:	AGCGGAGCCACCACAATCGGA	
<i>SiGLK2</i> qPCR-R1:	TGCGGGCCAGGGGTTCATCA	
<i>SIAPRR2</i> -Like F:	GCAACTCTGCTGCTGAGATGAA	Staya SwathiNadakuduti <i>et al.</i> , (2014)
<i>SIAPRR2</i> -Like R:	CGTTGCAGAACGAGTAGACTATGTAGT	
<i>TKN2</i> -qF:	CCATATCCATCGGAATCTCAG	
<i>TKN2</i> -qR:	TGGTTTCCAATGCCTCTTTTC	
<i>TKN4</i> -qF:	TATCGATGGCCTTATCCCACGGTAA	
<i>TKN4</i> -qR:	TCGATCCAGCACTTACACCTTCCA	

5 次重复。果实可溶性固形物含量利用折光仪进行测定,每个品种至少 10 次重复。果实总糖含量参照总糖测量试剂盒 (Sigma) 说明书步骤进行测定。

1.2.3 RNA 的提取及荧光定量 PCR 每个品系的花刚座果时挂标签标记于各品系果实达到绿熟期和红熟期时进行果实的采摘,去掉果实内的横隔、种子和果胶物质,保留果实的顶端即与果梗连接的部分,进行液氮处理后放入-80℃冰箱备用。总 RNA 的提取参照 Qiagen RNeasy Plant Kit 说明书的步骤进行。cDNA 的合成利用 Thermo 反转录试剂盒。以番茄 Actin 为内参基因进行各品种间不同果实部位的 *SiGLK1*、*SiGLK2*、*TKN2*、*TKN4* 和 *SIAPRR2* 的荧光定量 PCR(引物见表 1)。PCR 反应体系为 20 μL: 其中,模板 2 μL,上下游引物各 0.3 μL,7.5 μL Fast SYBR® Green Master Mix (Applied Biosystems),4.9 μL 的 RNA-free H₂O。反应程序为:95℃预变性 10 min,95℃变性 3 s,60℃退火 30 s,40 个循环。溶解曲线采用反应程序:95℃变性 15 s,60℃退火 1 min 和 95℃15 s。每个基因重复 3 次,采用 2^{-ΔΔCt} 法计算相对表达量。

1.3 数据统计分析

用 Excel 进行数据的录入整理,用 SPSS 19.0 进行数据的统计分析。用 OriginPro 7.0 进行制图。

2 结果与分析

2.1 GLKs 转录因子对番茄叶片和果实田间颜色表型的影响

通过大田田间表型观察(图 1),与对照 AC 比较,过表达 *SiGLK2* 使 AC 番茄未成熟果实表面和叶片绿色明显加深;共抑制 *SiGLK1* 植株主要表现

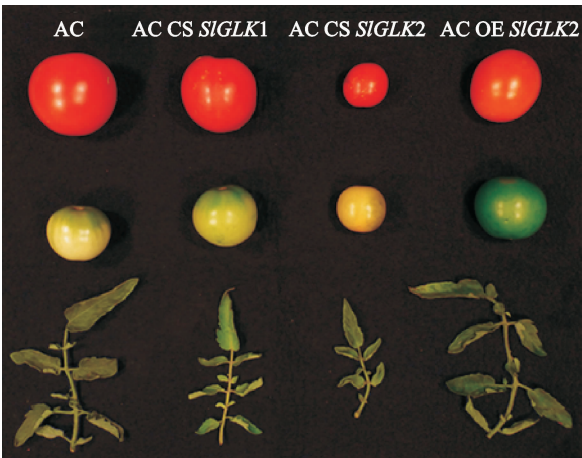


图 1 GLKs 基因在 AC 中过表达和共抑制的表型差异
Fig.1 Phenotype variance between over-expression and co-suppression GLK genes in AC

为叶片绿色变浅而果实表面绿色无明显变化;共抑制 *SiGLK2* 导致番茄未成熟果实表面绿色明显变浅而叶片颜色无明显变化。从果实和叶片的表型可以看出 *SiGLK1* 主要作用于叶片,调控叶片中叶绿体的色素合成从而影响叶片绿色的深浅;而过表达 *SiGLK2* 能够明显使果实果色变深,同时也能够加深叶片的绿色。另外,共抑制 *SiGLK2* 使番茄果实明显变小,果实数量减少且多数果实内无种子,从而影响了后续实验中对共抑制 *SiGLK2* 果实叶绿素含量、可溶性固形物及不同基因表达量的实验。因此,在后续实验中共抑制 *SiGLK2* 材料并未列入。

2.2 转录因子 SiGLKs 对不同发育期果实叶绿素含量的影响

过表达 *SiGLK2* 都能够使不同发育时期番茄果实叶绿素含量明显增加(图 2)。过表达 *SiGLK2* 番茄转基因系在幼果期果实顶部和果实尾部叶绿素

含量分别为 0.068 4 和 0.052 6 $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$,而对照 AC 果实顶部和尾部叶绿素含量分别为 0.055 4 和 0.001 36 $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$ 。由于 AC 果实含有果肩,因此过表达 *SlGLK2* 对果实顶部叶绿素含量的影响不大,但是能够将果实底部叶绿素的含量提高 5~6 倍。过表达 *SlGLK2* 番茄转基因系在未成熟果实发育中期果实顶部和尾部的叶绿素含量分别为 0.070 2 和 0.052 6 $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$,均明显高于对照 2~5 倍。同时,共抑制 *SlGLK1* 番茄转基因系在幼果期果实顶部叶绿素含量略低于 AC,但在果实发育中期却略高于 AC。另外,各转基因系在果实发育不同时期叶绿素含量并无明显差别,而对照 AC 果实果肩部叶绿素的含量随着果实的发育有所下降。从果实底部叶绿素含量表现可知,各转基因系果实底部的叶绿素含量均高于对照 AC。因此,过表达 *SlGLK2* 能够明显提高果实中叶绿素的含量,而共抑制 *SlGLK1* 虽然从表型上能够抑制叶片中叶绿素的含量,但是不能有效提高果实叶绿素的含量。

2.3 转录因子 *SlGLKs* 对绿熟期和红熟期各番茄品系果实叶绿体发育相关调控基因表达量的影响

在研究叶绿素合成相关基因的表达差异时,为

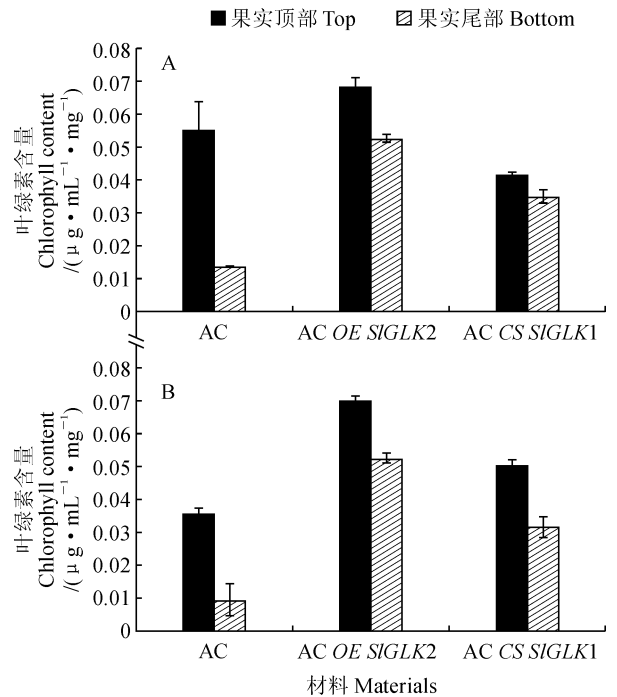


图 2 AC 转基因系幼果期(A)和果实发育中期(B)的果实叶绿素含量差异

Fig. 2 Chlorophyll content variance in fruit of AC transgene lines at small stage (A) and middle development stage (B)

综合研究叶绿体合成相关基因间的关系,增加了 4 个番茄品系,分别是 CRGL、野生番茄 LA0749、Heinz1706 和 Heinz1706 的 Tilling 突变体。总体上,各番茄品系果实绿熟期 *SlGLK1*、*SlGLK2*、*SlAPPR2*、*TKN2*、*TKN4* 基因相对表达量明显高于红熟期(图 3)。

首先,*SlGLK1* 基因相对表达量在共抑制 *SlGLK1* 基因系的绿熟期和红熟期均最高,且红熟期高于绿熟期,这主要由于共抑制 *SlGLK1* 基因系是转化 *SlGLK1* 基因后产生的抑制 *SlGLK1* 基因功能的转基因植株,并未影响 *SlGLK1* 基因的表达,从而该品系中 *SlGLK1* 基因的表达量仍然是最高。同时,在共抑制 *SlGLK1* 品系中,对 *SlGLK1* 基因功能的抑制一直持续到红熟期,从而使红熟期该基因也具有较高的表达。*SlGLK1* 基因相对表达量在其他品系中也表现为绿熟期高于红熟期,但其在 Tilling 突变体中绿熟期和红熟期该基因的表达量差异不大,主要由于 *SlGLK1* 基因在 Tilling 突变体中几乎不表达,从而使 Tilling 突变体的果实表现为浅绿色。

其次,相对对照 AC 和其他品系,*SlGLK2* 基因在过表达 *SlGLK2* 转基因系中绿熟期和红熟期相对表达量超高。而在野生种 LA0749、Heinz1706 和 Tilling 突变体中相对表达量较低,原因在于这 3 个品系是不含深绿色果肩 (*Slglk2*) 的品种;同时,该基因在各品系中表达量也均表现为绿熟期高于红熟期的相似的表达模式。

另外,*SlAPPR2* 基因相对表达量在野生种 LA0749 的绿熟期最高,在红熟期也有高的表达量,其次为 H1706,再次为 Tilling 突变体;从此可以看出 *SlAPPR2* 与 *SlGLK2* 基因的相对表达量呈相反的模式。*TKN2* 基因在 CRGL 中表达量最高,在其他品系中的表达趋势与 *SlGLK1* 和 *SlGLK2* 转基因相似,但相对表达量高于以上两个基因;这在一定程度上表明 *TKN2* 可能位于 *SlGLK1* 和 *SlGLK2* 基因上游并调控 *SlGLKs* 基因的表达。*TKN4* 基因在以上 5 个基因中的相对表达量最低,仅在野生种 LA0749 绿熟期中的相对表达量最高,在其他参试材料中表达差异不明显,并且与其他基因间没有明显的相互调控的关系。

2.4 转录因子 *SlGLKs* 对不同发育期果实可溶性固形物和总糖含量的影响

可溶性固形物是衡量番茄果实品质的重要因素。转基因系果实不同发育期可溶性固形物含量的

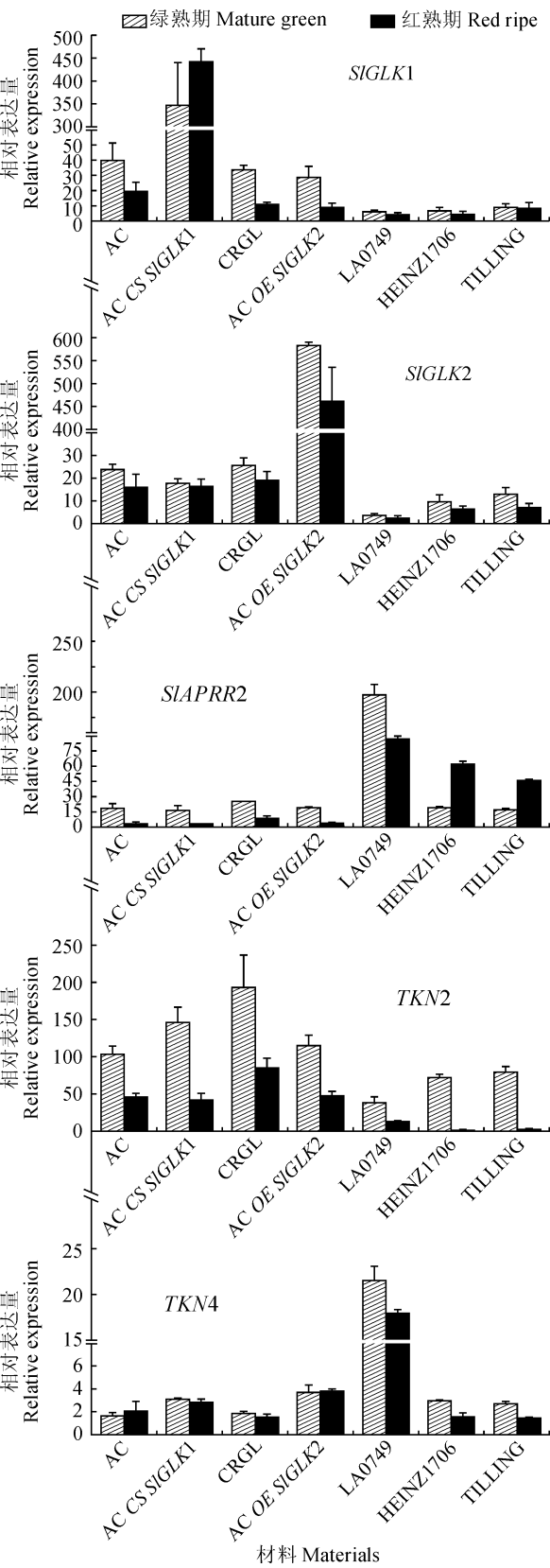


图3 不同果实发育期果实叶绿体发育相关基因在不同品系中表达量差异

Fig. 3 Relative expression of chloroplast development related genes in different lines at different development periods

表 2 AC 不同转基因系材料果实可溶性固形物和总糖含量

Table 2 Total soluble solids and total sugar content variance in different lines

指标 Index	AC	AC OE <i>SIGLK2</i>	AC CS <i>SIGLK1</i>
可溶性固形物含量 Total soluble solids content/%	5.8±0.04b	6.1±0.04a	5.7±0.04b
总糖含量 Total sugar content/(mg/g)	9.54±0.92b	14.88±2.85a	15.44±2.54a

测定结果表明,在果实红熟期的可溶性固形物含量最高,因此结果部分仅列出红果期果实可溶性固形物和总糖的含量。结果显示(表 2),过表达 *SIGLK2* 基因系番茄果实可溶性固形物含量显著高于共抑制 *SIGLK1* 基因系和对照 AC,而后两者之间无显著差异。从总糖含量上看,转基因系番茄果实的总糖含量均显著高于非转基因对照植株,而两个转基因系番茄果实间无显著差异,共抑制 *SIGLK1* 总糖含量虽明显高于 AC,但是可溶性固形物却相似。可见,过表达 *SIGLK2* 能够提高番茄果实总糖含量,从而提高可溶性固形物含量;共抑制 *SIGLK1* 转基因株系较为特殊,虽然能够提高果实总糖含量,却不能使果实的可溶性固形物增加。这可能因为可溶性固形物是一个混合物,主要由糖类、酸类、维生素和矿物质组成,在共抑制 *SIGLK1* 中虽然提高了糖类物质的合成,可能在一定程度上也提高了酸类物质的合成,从而并没有提高可溶性固形物的含量。

3 讨论

在单子叶植物玉米和高粱中 *GLKs* 转录因子已经被证实能够促进 C_4 植物光合作用的进化^[5],本研究以产生果实的 C_3 植物番茄为研究材料,充分证明了 *SIGLKs* 转录因子对番茄果实颜色的影响。该研究用的番茄 AC 品种本身含有 *SIGLK1* 和 *SIGLK2* 基因,分别在 AC 中转化以上两个基因,产生了共抑制 *SIGLK1* 和 *SIGLK2* 的转基因系。从番茄表型可看出 *SIGLK1* 能够明显影响番茄叶片的颜色,但对果实颜色的影响不明显;*SIGLK2* 对番茄叶片和未成熟果实的颜色均有影响,这一结论同 Ann Powell^[11] 在 2012 年转化 *At GLKs* 基因到 M82 番茄中的结果相似。通过果实叶绿素含量的检测进一步证明了过表达 *SIGLK2* 能够明显提高果实叶绿素的含量,再次证明 *GLK2* 转录因子对叶绿体的发育具有重要的调控作用。但在总糖含量中,共抑制 *SIGLK1* 能够明显提高果实总糖含量,但对果实可溶性固形物的影响不明显,这一现象产生的原因,其

一可能是果实只为自身提供 20% 的光合作用产物的积累,其余的 80% 来自植物体^[14];还有可能是共抑制 *SiGLK1* 是通过转入 *SiGLK1* 基因产生,而 *SiGLK1* 和 *SiGLK2* 基因拥有共同的功能结构域^[11],转入 *SiGLK1* 基因提高了 *SiGLK2* 基因的功能,因此产生的总糖含量与过表达 *SiGLK2* 基因的相似;第三种原因可能是可溶性固形物是一个混合物^[15],糖含量只是其中的一部分,因此糖含量提高了不一定直接影响可溶性固形物的含量。

从不同基因在不同品系的番茄绿熟期和红熟期的表达差异能够明显看出,*SiGLK1* 和 *SiGLK2* 基因分别在共抑制 *SiGLK1* 和过表达 *SiGLK2* 品系的未成熟果实中表达量很高,尤其是 *SiGLK2* 基因在含有深绿色果肩品系中表达量较高,因此 *Sl-*

GLK2 基因是调节果实叶绿素合成的相关基因^[11]。*SiGLK2* 基因的表达趋势与 *TKN2* 相似,与 *SiAP-RR2* 基因的表达趋势相反。除了转基因材料外,*TKN2* 在其余各材料中的表达量均高于 *SiGLK2*,因此,*TKN2* 可能位于 *SiGLK2* 基因的上游,并调节 *SiGLK2* 基因的表达^[12],而 *SiAPPR2* 基因可能反向调控 *SiGLK2* 基因。在野生材料 L0749 中 *SiAPPR2* 和 *TKN4* 均有较高的表达,可能在 L0749 中 *SiAPPR2* 和 *TKN4* 存在一定的调控关系。

综上所述,*SiGLK2* 基因能够明显增强番茄 AC 未成熟果实叶绿体的功能,提高果实叶绿素的含量,从而通过过表达 *SiGLKs* 基因能够在一定程度上提高番茄果实的可溶性固形物,为番茄果实品质提高的育种和研究工作提供坚实的研究基础。

参考文献:

[1] TIEMAN D, ZHU G T, RESENDE J M F R, *et al.* A chemical genetic roadmap to improved tomato flavor[J]. *Science*, 2017, **355**(6 323): 391-394.

[2] 汪莹,孔俊花,陈微微,等. 番茄果实成熟相关转录因子的研究进展[J]. 园艺学报, 2014, **41**(9): 1 811-1 820.

WANGY, KONG J H, CHEN W W, *et al.* Fruit ripening-related transcription factors in tomato[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2014, **41**(9): 1 811-1 820.

[3] 范中奇,邝健飞,陆旺金,等. 转录因子调控果实成熟和衰老机制研究进展[J]. 园艺学报, 2015, **42**(9): 1 649-1 663.

FAN Z Q, KUANG J F, LU W J, *et al.* Advances in research of the mechanism of transcription factors involving in regulating fruit ripening and senescence[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2015, **42**(9): 1 649-1 663.

[4] 刘俊芳,张佳,李贺,等. 植物 GOLDEN2-Like 转录因子研究进展[J]. 分子植物育种, 2017, **15**(10): 3 949-3 956.

LIU J F, ZHANG J, LI H, *et al.* Research progress of plant GOLDEN2-Like transcription factor [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2017, **15**(10): 3 949-3 956.

[5] ROSSINI L, CRIBB L, MARTIN D J, *et al.* The maize *golden2* gene defines a novel class of transcriptional regulators in plants[J]. *Plant Cell*, 2001, **13**(5): 1 231-1 244.

[6] FITTER D W, MARTIN D J, COPLEY M J, *et al.* GLK gene pairs regulate chloroplast development in diverse plant species[J]. *The Plant Journal*, 2002, **31**(6): 713-727.

[7] BTAND A, BOROVSKY Y, *et al.* *CaGLK2* regulates natural variation of chlorophyll content and fruit color in pepper fruit [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2014, **127**(10): 2 139-2 148.

[8] YASUMURA Y, MOYLAN E C, LANGDALE J A. A conserved transcription factor mediates nuclear control of organ-

elle biogenesis in anciently diverged land plants[J]. *Plant Cell*, 2005, **17**(7): 1 894-1 907.

[9] NAKAMURA H, MURAMATSU M, HAKATA M, *et al.* Ectopic overexpression of the transcription factor *OsGLK1* induces chloroplast development in non-green rice cells[J]. *Plant Cell Physiology*, 2009, **50**(11): 1 933-1 949.

[10] WATERS M T, WANG P, *et al.* GLK transcription factors coordinate expression of the photosynthetic apparatus in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 2009, **21**(4): 1 109-1 128.

[11] POWELL A L T, NGUYEN C V, HILL T, *et al.* Uniform ripening encodes a *Golden2-like* transcription factor regulating tomato fruit chloroplast development[J]. *Science*, 2012, **336**(6 089): 1 711-1 715.

[12] NADAKUDUTI S S, HOLDSWORTH W L, *et al.* KNOX genes influence a gradient of fruit chloroplast development through regulation of *GOLDEN2-LIKE* expression in tomato [J]. *The Plant Journal*, 2014, **78**(6): 1 022-1 033.

[13] BLANCO-ULATE B, VINCENTI E, *et al.* Tomato transcriptome and mutant analyses suggest a role for plant stress hormones in the interaction between fruit and *Botrytis cinerea* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2013, **4**(142): 1-16.

[14] WAN S H, ZHOU C M, CHEN Q. Effects of different soil nutrient on the soluble solids content of cherry tomato[J]. *Agricultural Sciences and Technology*, 2015, **16**(1): 136-139.

[15] HETHERINGTON S, SMILLIE R, DAVIES W. Photosynthetic activities of vegetative and fruiting tissues of tomato [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1998, **49**(324): 1 173-1 181.

(编辑:裴阿卫)