



番茄复三螺旋基因响应外源激素和非生物胁迫的研究

崔宝禄¹, 李纷纷², 陈国平²

(1 黔南民族师范学院 生物科学与农学院, 贵州都匀 558000; 2 重庆大学 生物工程学院, 重庆 400044)

摘要: 复三螺旋(double-trihelix)基因在植物形态建成和植株抗逆性方面发挥关键作用。该研究以番茄自交品种 AC⁺⁺ 为试验材料, 运用生物信息学方法与 qRT-PCR 技术对 5 个复三螺旋成员(*SIGTL1*~*SIGTL5*)在番茄体内不同器官的表达模式、以及基因对激素与非生物胁迫的响应进行表达分析, 以探讨番茄复三螺旋基因的功能。结果表明: (1) 生物信息学分析显示, 番茄中含有 5 个复三螺旋基因(*SIGTL1*~*SIGTL5*); 进化树分析表明, 番茄复三螺旋基因具有物种特异性。 (2) qRT-PCR 分析显示, 番茄 *SIGTL3* 基因在根和茎中特异表达, 其他 4 个基因均在果实中较高表达, 表明不同番茄复三螺旋基因的表达具有组织特异性。 (3) 激素诱导表达结果显示, *SIGTL1* 只响应 ABA(1 种)激素, 而 *SIGTL5* 基因可响应 4 种激素, 且速度较快。 (4) 非生物胁迫诱导证实, *SIGTL3*、*SIGTL5* 基因可响应盐胁迫, *SIGTL3*~*SIGTL5* 基因可响应极端温度, *SIGTL3* 和 *SIGTL4* 基因可响应机械损伤; *SIGTL1*、*SIGTL4* 和 *SIGTL5* 可响应脱水胁迫。研究认为, *SIGTL3* 的功能可能与植株形态建成和非生物胁迫有关, 其他 4 个基因的功能可能与果实的发育有关; 推测 *SIGTL1* 可能与 ABA 信号途径有关, *SIGTL5* 快速响应多种激素, 可能位于信息传递的节点, 其功能可能与信号传递有关。

关键词: 番茄; 复三螺旋基因; 表达模式分析; 外源激素响应; 非生物胁迫;

中图分类号: Q789

文献标志码: A

Responses of Double-trihelix Genes to Phytohormones and Abiotic Stress in Tomato

CUI Baolu¹, LI Fenfen², CHEN Guoping²

(1 The Department of Life Science and Agriculture, Qiannan Normal University for Nationalities, Duyun, Guizhou 558000, China; 2 College of Bioengineering, Chongqing University, Chongqing 400044, China)

Abstract: Double-trihelix genes play important roles in promoting morphogenesis and resistance to stress. In order to identify their function in tomato, we tested the expression patterns and responses of five double-trihelix genes in different tissues, to phytohormones and abiotic stress by bioinformatics and expression analysis. Experimental results showed that: (1) five members and their species specificity were determined in tomato by bioinformatics analysis. (2) Expression pattern analysis showed that *SIGTL3* specifically expressed in root and stem and others high in fruits by means of qRT-PCR, suggesting the tissues specificity of double-trihelix genes in AC⁺⁺. (3) Hormone-induced test displayed that *SIGTL5* responds to four kind of phytohormones very quickly and *SIGTL1* is only induced by ABA. (4) It was proved that expression lev-

收稿日期: 2020-04-12; 修改稿收到日期: 2020-08-06

基金项目: 国家自然科学基金(31960605); 贵州省科技厅基础研发计划([2018]1144); 贵州省教育厅拔尖人才项目(黔教合[2016]111); 贵州省植物学重点支持学科(qnsyzw1802); 黔南民族师范学院重大科研创新基金(QNSY2018BS019, QNSY2018PT001)

作者简介: 崔宝禄(1979-), 男, 博士研究生, 副教授, 主要从事分子生物学研究。E-mail: cuibaolu98@163.com

els of *SlGTL3* and *SlGTL5* can be altered by salt, *SlGTL3*—*SlGTL5* by extreme temperature, *SlGTL3* and *SlGTL5* by mechanical wounding, and *SlGTL1*, *SlGTL4*, *SlGTL5* by dehydration. The results indicated that *SlGTL3* function is correlated with plant morphogenesis and abiotic stress, while others to fruits development. Our study also suggested that *SlGTL1* is related with ABA signaling and *SlGTL5* with signaling transmission as the result of its fast responses to various exogenous hormones.

Key words: *Solanum lycopersicum*; double-trihelix genes; expression patterns; phytohormonal treatments; abiotic stress;

与光响应元件(light responsive elements)互作因子的研究中,发现可结合 2 个光诱导元件的蛋白,它对豌豆 *rbcS* - 3A 基因的表达具有调控作用,被命名为 GT-1,因其含有 Trihelix(三螺旋)结构域,因此 Trihelix 转录因子受到关注^[1]。Trihelix 家族部分基因可编码复三螺旋(double-trihelix)结构域,复三螺旋结构域可同时识别 2 个 GT 元件,2 个三螺旋结构域之间的氨基酸序列还参与了其他蛋白的多聚化^[2-4]。复三螺旋蛋白为 Trihelix 转录因子的亚家族,复三螺旋结构是蛋白调控下游基因表达的关键结构。

目前,很多复三螺旋蛋白及其功能被陆续发现:豌豆 *DF1* 基因编码的蛋白,可与 *DE1*(dark inducible element 1) 互作,从而提高 *pra2* 基因的表达^[5-6];大豆 *GmGT-2* 基因、拟南芥 *AtGTL1* 和 *AtGTL2* 基因、*GT-2-like1* 基因等均为复三螺旋蛋白,被先后鉴定出来^[7-9];拟南芥 *PETAL LESS* 基因可编码复三螺旋结构,它被证实与花器官的形态建成有关^[10]。此外,部分复三螺旋基因的生物功能与非生物胁迫密切相关,如大豆 *GmGT-2A* 和 *GmGT-2B* 可受外源 ABA、冷和干旱胁迫的诱导,且 *GmGT-2B* 超表达后可提高植物抵御盐、干旱和冷胁迫的能力^[11]; *AtGTL1* 基因对水分多少比较敏感,其生物功能与干旱密切相关^[12]; *AtGT-2 Like* 响应冷、盐和 ABA 胁迫,超表达后可提高胁迫相关基因的表达^[13]。以上研究表明,复三螺旋蛋白在调控植物生长发育和非生物胁迫方面至关重要。

番茄(*Solanum lycopersicum*)复三螺旋蛋白编码基因的功能研究相对滞后。而作为肉质果实的代表,番茄高度自交品种 *AC⁺⁺* 具有基因组小、遗传转化体系稳定和基因测序完整的优势,非常适合基因功能研究^[14-15]。本研究以番茄品种 *AC⁺⁺* 为试验材料,以复三螺旋基因为研究对象,构建了复三螺旋基因在番茄体内不同器官的表达模式,检测了基因对激素与非生物胁迫的响应,该研究为揭示番茄复三螺旋基因的生物功能奠定了基础,并为提高优良品种的选育工作提供借鉴。

1 材料和方法

1.1 材料

1.1.1 试验材料 本研究选用的番茄高度自交品种 *AC⁺⁺* (*Solanum lycopersicum* Mill. cv. Ailsa Craig)来源于英国诺丁汉大学,种植于黔南民族师范学院温室大棚中,光照 16 h(27 ℃)和黑暗 8 h(19 ℃)。待植株开花结果后,分别选取成熟植株的根、茎、叶、花,以及未成熟果实(immature green, IMG)、成熟果实(mature green, MG)、破色果实(breaker, B)、破色后 4 d(B+4)、破色后 7 d(B+7)。所有材料液氮速冻后,存放于-80 ℃冰箱。

1.1.2 外源激素或非生物胁迫处理幼苗 番茄 *AC⁺⁺* 播种后,生长 35 d 的番茄幼苗(5~6 片真叶)用于外源激素的处理和非生物胁迫诱导。

1.2 方法

1.2.1 复三螺旋蛋白的鉴定 基因序列于茄科基因组网站(<http://solgenomics.net/>)查询对比后,发现了 5 个复三螺旋基因:*SlGTL1* (Solyc11g012720)、*SlGTL2* (Solyc12g056510)、*SlGTL3* (Solyc09g009250)、*SlGTL4* (Solyc04g071360)和 *SlGTL5* (Solyc11g005380)。

1.2.2 序列分析 番茄 cDNA 和基因组的比对采用网站([http://multalin.toulouse.inra.fr/multalin.html](http://multalin.toulouse.inra.fr/multalin/multalin.html))完成;保守区预测采用(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/wrpsb.cgi>);多重序列比对采用软件 ClustalX 和 DNAMAN,进化树分析采用软件 MEGA10。

1.2.3 植物非生物胁迫和激素处理 根据 Pan 等^[16-17]报道,对生长 35 d 的番茄幼苗进行盐处理:用 200 mmol/L NaCl 溶液浇透 1 次,然后,分别于 0、1、2、4、8、12、24、48 和 72 h 各个时段,采集 3 株不同幼苗的中部叶片,混合后液氮速冻,存放于-80 ℃冰箱;另采集 3 株不同幼苗的根系,混合后作为盐处理材料。对生长 35 d 的番茄幼苗分别进行低温(4 ℃)和高温(40 ℃)胁迫、脱水胁迫(在清水中慢慢洗去根系泥土)、机械损伤(用剪刀剪碎叶片)等处理后,按照盐处理的时段选择,采集试验材料,液氮

表 1 试验所用引物

Table 1 The primers in the experiments

引物名称 Name of primers	引物序列 Sequence of primers (5'→3')	
	正向 Forward	反向 Reverse
<i>SIGTL1</i>	CAAGAGCAGATGCACAAACAAT	CAAGGAAAGCAATAAGAGCCAA
<i>SIGTL2</i>	ACCATCAAGCTTCTAAGCTATCCG	TTTAAACTCCTCTTCCCCCTCCTC
<i>SIGTL3</i>	TTCGTTCAATCCTTCATTTCGC	ATCCATGTTGTCGCTCTCGTT
<i>SIGTL4</i>	GATGAGAGAGGAGGCATGGAG	ATTCGGGGTTTGTGTGTTTTG
<i>SIGTL5</i>	GCCAATGACAATGATAAAACCAG	CTTTCCTCCGAGGACGAGG

速冻后,存放于 -80°C 冰箱。

根据 Zhu 等^[15]报道的外源激素处理方法,分别采用 $100\ \mu\text{mol/L}$ ABA、 $100\ \mu\text{mol/L}$ ACC(鉴于乙烯气体对试验操作的误差较大,选取乙烯合成的前体 1-氨基环丙烷羧酸)、 $50\ \mu\text{mol/L}$ 茉莉酸甲酯(MeJA)、 $50\ \mu\text{mol/L}$ GA_3 、 $50\ \mu\text{mol/L}$ IAA 对 35 d 的番茄幼苗喷淋 1 次,然后,分别于 0、1、2、4、8、12 和 24 h 的各个时段,采集 3 株不同幼苗的中部叶片,混合后放入液氮速冻,存放于 -80°C 冰箱。

1.2.4 RT-PCR 分析 采用 Trizol 试剂提取植物材料的总 RNA,定量 PCR 采用 SYBR Premix Ex Taq II kit (Promega) 体积体系 ($5.0\ \mu\text{L}$ $2\times$ SYBR Premix 酶、 $0.5\ \mu\text{L}$ 引物、 $1.0\ \mu\text{L}$ cDNA、 $3.5\ \mu\text{L}$ 去离子水)。表达模式分析以 *SlCAC* 为内参,处理采用 *SlEF1a* 为内参^[18]。分析所用引物见表 1。数据统计分析采用软件 DPS 15.1 数据处理系统进行样品间差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 复三螺旋蛋白及基因结构分析

检索 SGN 和 NCBI 数据库后证实,番茄中含有

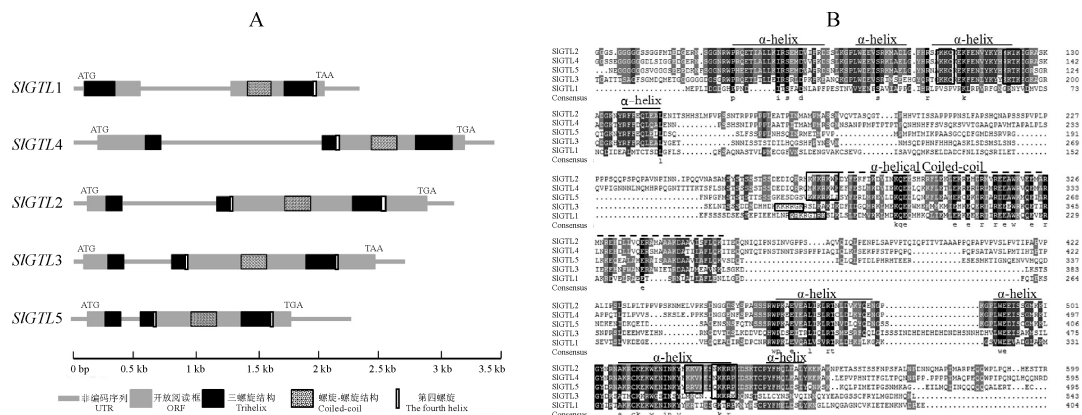
5 个复三螺旋蛋白编码基因^[19],现命名为 *SIGTL1*~*SIGTL5*,其中,只有 *SIGTL1* 基因编码的蛋白 N 末端三螺旋结构位于第一个外显子内,其他均横跨 2 个外显子(图 1,A)。此外,多重序列比对分析预测,*SIGTL1* 基因编码的蛋白质 N 端无法形成三螺旋结构(图 1,B),说明其 N 端的功能可能发生了改变。

2.2 复三螺旋基因的进化分析

为进一步分析复三螺旋蛋白与其他物种的进化关系,构建了 4 个物种 16 个蛋白的进化树。图 2 的进化树分析表明,*SIGTL2*、*SIGTL4*、*AtDF-like* 和 *Ps-DF1* 属于同源基因;*SIGTL5* 和 *GmGT-2A*、*GmGT-2-like* 属于同源基因;*SIGTL1* 与 *GmGT-2B*、*SIGTL3* 与 *AtPTL* 分别属于同源基因。同时也看出,物种间基因的同源性较低,说明番茄复三螺旋基因具有物种特异性,这些基因可能赋予了新的功能。

2.3 复三螺旋基因的表达模式分析

番茄 AC^{++} 体内,*SIGTL1*~*SIGTL5* 基因在所有组织中均有表达(图 4)。*SIGTL1* 在衰老叶片中高表达,在茎和花中低表达;*SIGTL2* 在嫩叶中高表达,在根中低表达;*SIGTL3* 在根和茎中特异表达,在嫩叶中低表达;*SIGTL4* 在嫩叶、花、果实中均有高

A. *SIGTL1* 基因结构分析; B. *SIGTL1* 基因编码氨基酸的结构分析图 1 *SIGTL* 基因及其编码氨基酸的结构分析A. Structure analysis of *SIGTL1* genes; B. Structure analysis of amino acid sequences encoding by *SIGTL* genesFig. 1 Schematic diagram of *SIGTL* genes and their encoding amino acids structures

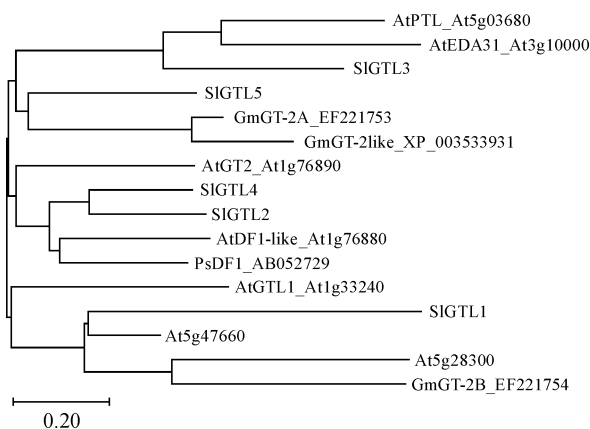
表达,根中是低表达;*SIGTL5* 主要在成熟叶和茎中高表达,在根、萼片中低表达。以上分析表明,*SIGTL3*的功能可能与根茎的发育有关;其他 4 个基因的功能可能与果实的发育有关。另外,除了 *SIGTL3*外,其他 4 个基因在叶片中均有较高表达,说明其功能还可能与叶片的发育相关。

2.4 复三螺旋基因的激素诱导分析

番茄幼苗在喷施激素后如图 3 所示,*SIGTL1* 只受到 ABA 诱导,最大响应发生在 12 h;*SIGTL2* 可受 GA_3 和 ABA 双重诱导,最大响应发生在 4 和 8 h;*SIGTL3* 受到 GA_3 、MeJA 和 ACC 三重诱导, GA_3 、MeJA 最大诱导水平于 2 h 后,而 ACC 的最大诱导于 24 h 后,属于滞后诱导;*SIGTL4* 可响应 GA_3 、MeJA 和 ABA 刺激,最大响应分别在 4、2 和 8 h。*SIGTL5* 可响应 GA_3 、MeJA、ABA、ACC 的刺激,且最大响应均在 1 h 后,说明 *SIGTL5* 为激素快速响应基因。综上所述,*SIGTL1* 可能与 ABA 信号途径有关,*SIGTL5* 快速响应多种激素,可能位于信息传递的节点。

2.5 复三螺旋基因的非生物诱导分析

在高盐、极端温度、机械损伤和脱水胁迫时,番茄体内 5 个复三螺旋基因的表现各不相同。幼苗用 200 mmol/L NaCl 处理后如图 5 所示:根中,*SIGTL5*的表达于 1 h 后受到抑制,其他 4 个基因的响应均不明显;叶片中,*SIGTL3* 和 *SIGTL5* 可响应盐处理,最大响应在 4 和 8 h,其他基因响应不明显。由此可见,植物体内,*SIGTL3* 和 *SIGTL5* 基因可能与盐胁迫相关。



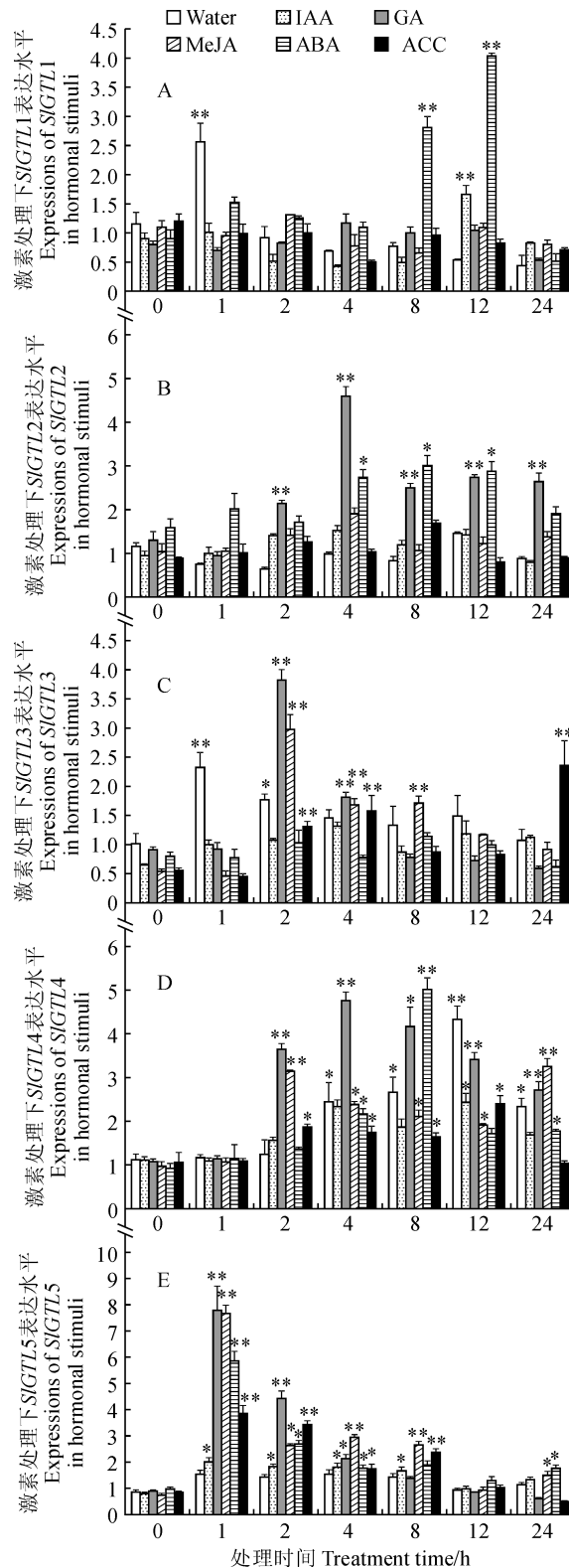
At. 拟南芥; SL. 番茄; Gm. 大豆; Ps. 豌豆

图 2 物种间 GTL 蛋白生物进化分析

At. *Arabidopsis thaliana*; SL. *Solanum lycopersicum*;

Gm. *Glycine max*; Ps. *Pisum sativum*

Fig. 2 Phylogenetic analyses of GTL proteins in different species



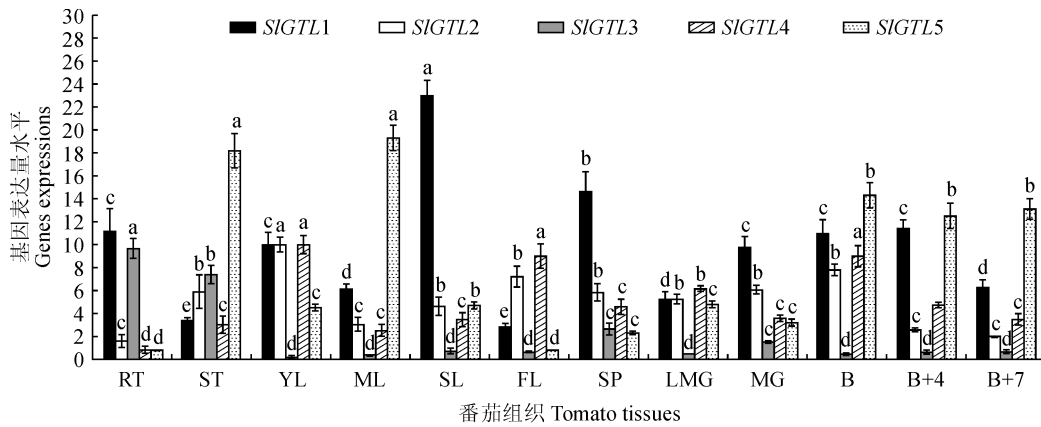
误差为平均值的标准误($n=3$);采用 t 检验,检测不同时段基因表达水平与 0 h 的差异, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

图 3 番茄 5 个 *SIGTL* 基因对激素响应的表达分析

Error bars represent the standard error of the mean ($n = 3$);

* $P < 0.05$ and ** $P < 0.01$ represent significant differences between 0 h and other time by t test

Fig. 3 Expressions of *SIGTL* genes under various hormonal stimuli



RT. 根; ST. 茎; YL. 幼叶; ML. 成熟叶; SL. 老叶; FL. 花; SP. 萼片; IMG. 未成熟绿色期; MG. 绿色成熟期果实; B. 破色期; B + 4. 破色后 4 d; B + 7. 破色后 7 d. 误差为平均值的标准误 ($n=3$); 不同小写字母表示组织间差异显著 ($P<0.05$) 表示

图 4 番茄 *SIGTL* 基因在不同组织的表达特征

RT. Root; ST. Stem; YL. Young leaf; ML. Mature leaf; SL. Senescent leaf; FL. Flower; SP. Sepal; IMG. Immature green; MG. Mature green; B. Breaker; B + 4, 4 d after Breaker stage; B + 7, 7 d after Breaker stage. Error bars represent the standard error of the mean ($n = 3$). Significant differences ($P<0.05$) are denoted by different letters

Fig. 4 Expression profiles of *SIGTL* genes in different tissues of tomato

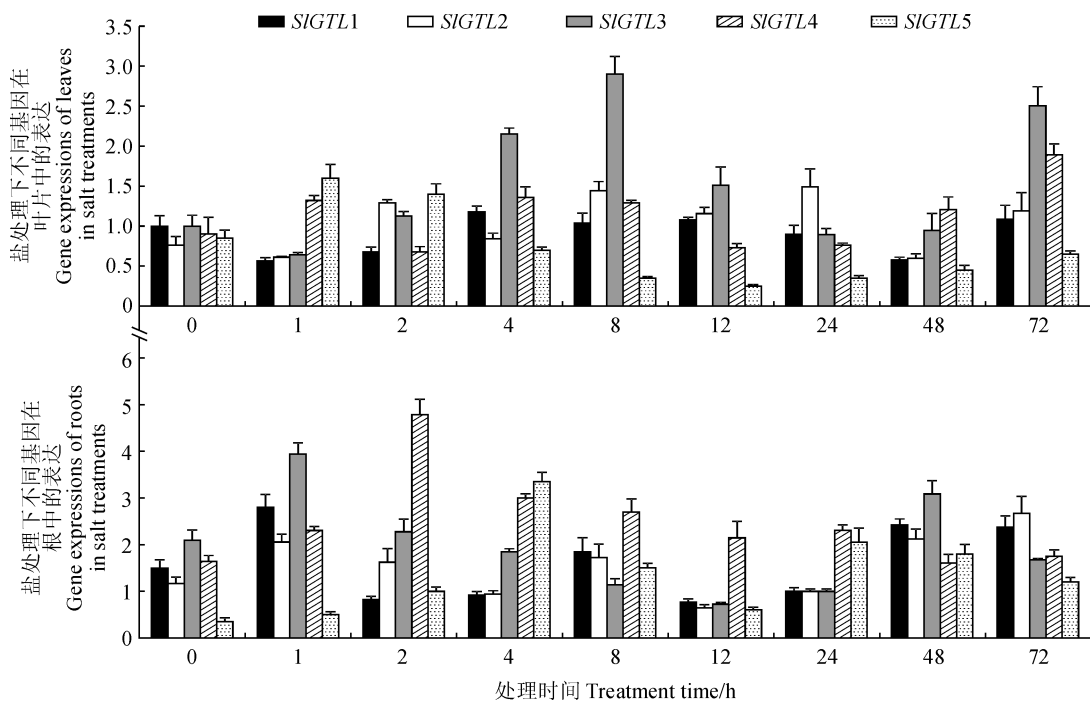


图 5 番茄 5 个 *SIGTL* 基因对盐胁迫响应的表达分析

Fig. 5 Expressions of *SIGTL* genes in roots and leaves when seedlings treated with NaCl

当幼苗接受低温处理时(图 6), *SIGTL1* 和 *SIGTL2* 的表达受到抑制, 而 *SIGTL3*~*SIGTL5* 的表达受到诱导, 且属于滞后诱导, 72 h 后, 基因表达水平比 48 h 分别提高 40、5.1 和 2.7 倍; 当幼苗接受高温时, *SIGTL1*~*SIGTL4* 基因的表达量均不同程度的提高, 而 *SIGTL5* 却在 12 h 后降低到 20% 左右。综上所述, 植物体内, *SIGTL3*~*SIGTL5* 基因

与极端温度相关。

当受到机械损伤时, 幼苗叶片体内 *SIGTL3*、*SIGTL4* 基因受到诱导, 最大表达量分别在 72 和 12 h, 其他 3 个基因影响不明显(图 7), 说明 *SIGTL3* 和 *SIGTL4* 基因功能可能与机械损伤相关。

图 8 显示, 脱水胁迫提高了 *SIGTL1*、*SIGTL4* 和 *SIGTL5* 的表达, 最大表达量在 12、12 和 8 h, 表达

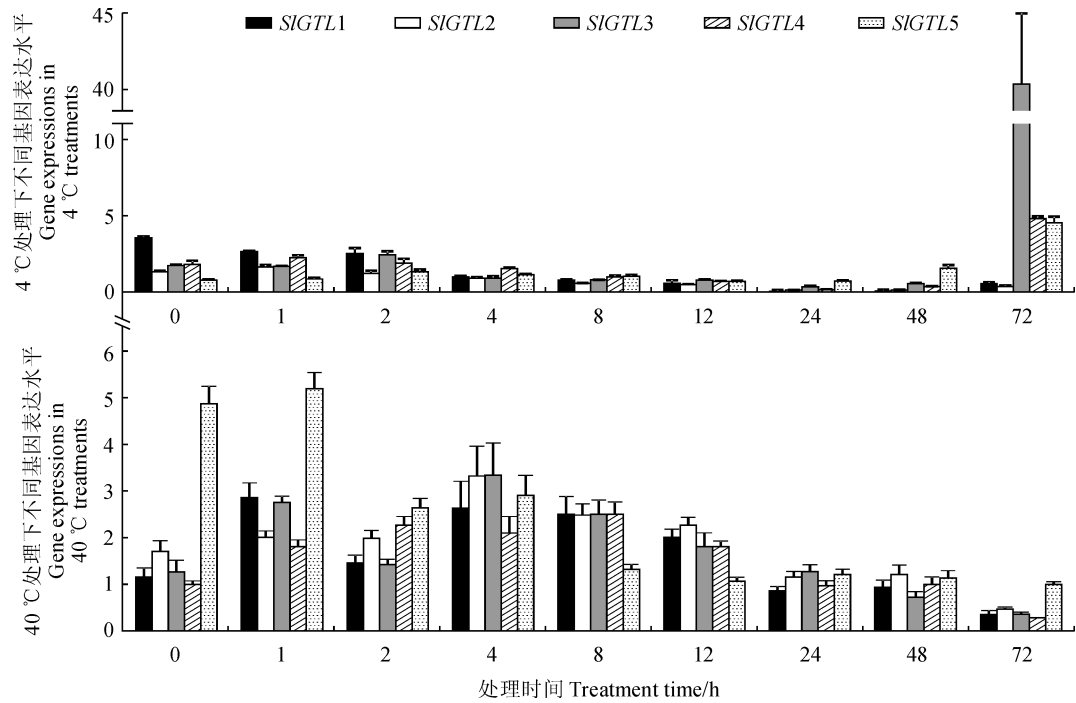


图 6 番茄 5 个 *SIGTL* 基因对高低温响应的表达分析

Fig. 6 Expression profiles of *SIGTL* genes in leaves of tomato seedlings treated with cold and heat

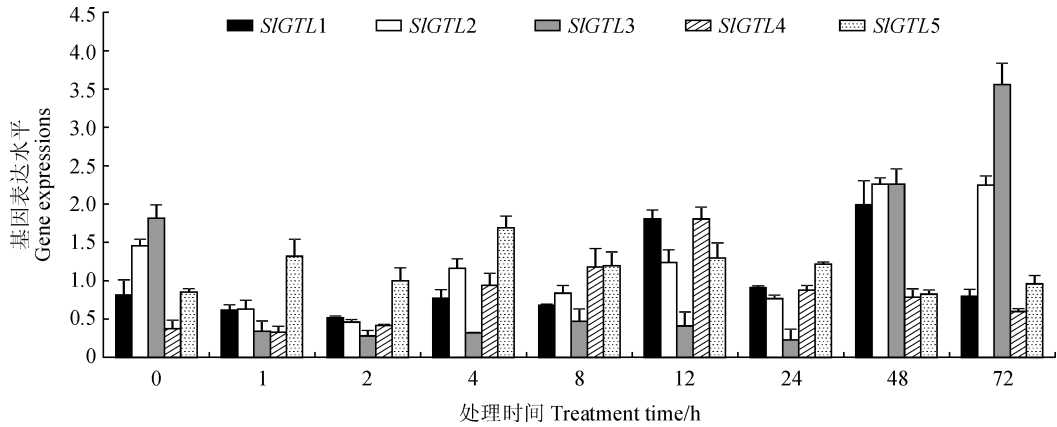


图 7 番茄 5 个 *SIGTL* 基因对机械损伤响应的表达分析

Fig. 7 Expressions of *SIGTL* genes in leaves of tomato seedlings treated with mechanical wounding

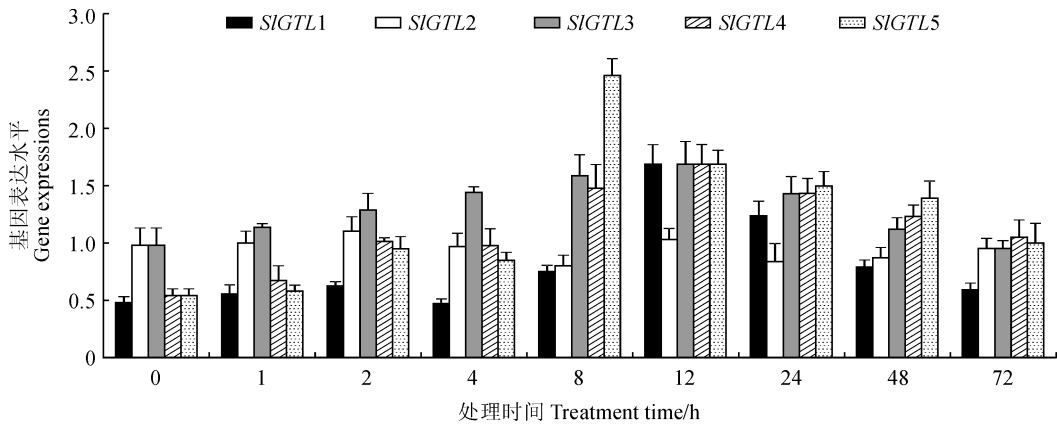


图 8 番茄 5 个 *SIGTL* 基因对脱水胁迫的响应表达分析

Fig. 8 Expressions of *SIGTL* genes in leaves of tomato seedlings treated with dehydration

水平分别提高到 3.5、3.6 和 4.6 倍。说明 *Sl-GTL1*、*SlGTL4* 和 *SlGTL5* 在植物对抗脱水胁迫方面发挥了重要作用。

3 讨论

3.1 清晰展示了复三螺旋基因对外源信息的响应

Yu 等^[19]报道了 6 个 GT-2 成员,但 Solyc01g006470 只编码 1 个三螺旋结构域,且在番茄所有组织中均无表达,因此,未将其列入复三螺旋蛋白,而剩余 5 个 GT-2 成员可编码复三螺旋结构域。利用表达模式分析、激素和非生物胁迫诱导分析等发现:*SlGTL3* 主要作用于茎、根部位,其他 4 个成员在果实中高表达;*SlGTL1* 只响应 ABA;除 *SlGTL2* 以外,其他基因可响应盐胁迫、极端温度、机械损伤、脱水胁迫等非生物因素的诱导。以上结果可以看出,虽然 5 个基因各具表达特点,但是 *Sl-GTL1*、*SlGTL3* 和 *SlGTL5* 的表达更具有潜力,因此,本研究清晰地展示了复三螺旋成员响应外源因素的情况,其结果清晰、直观、可靠。

3.2 部分复三螺旋基因的重要研究价值

试验得出,*SlGTL1* 在老叶中表达水平高,只响应 ABA 刺激,并受脱水诱导,推测该基因的功能可能与植物的衰老有关,该结果对提高植物抗衰老研究具有重要意义。*SlGTL3* 主要在根、茎中表达,可响应 3 种激素的诱导,且对高盐、极端温度和机械损伤等都有响应,说明该基因可能与植株形态建成和非生物胁迫有关^[20-21]。*SlGTL5* 对激素响应快且频繁,又在绝大部分非生物诱导中有响应,由此推测,

该基因功能可能与信号传递有关,此推测将会在今后的研究中得到验证。综上所述,*SlGTL1*、*Sl-GTL3* 和 *SlGTL5* 的功能研究对植物性状改良具有指导意义。

3.3 激素和非生物胁迫诱导复三螺旋基因的功能鉴定

许多基因的表达离不开植物激素的调控^[22],生长素中 IAA 影响了植物的向光性、向地性、顶端结构发育、维管组织发育等过程^[23];GA 调控了植物细胞伸长、种子萌发和开花时间等过程^[24];JA 和 ABA 对植物胁迫的响应至关重要^[23];而乙烯则是果实成熟的调控激素,其合成的前体 ACC 可诱导体内乙烯含量的升高,因此,ACC 对果实的调控反映了乙烯的作用^[25]。据报道,复三螺旋蛋白基因对激素敏感,如:*GmGT-2A* 和 *GmGT-2B* 响应 ABA^[11]、生长素诱导 *AtPTL* 表达^[26]、基因 *At-GTL1* 表达通过细胞周期调控响应激素刺激^[8,27]。本研究中,除了 *SlGTL1* 外,其他 4 个基因均能响应 2 种以上的外源激素,说明其蛋白调控机制较复杂,也暗示了番茄中复三螺旋基因功能的多效性。

部分复三螺旋基因可响应非生物胁迫,通过转基因技术,这些基因在提高植株防御非生物胁迫方面发挥重要作用^[11-13]。鉴于此,本研究对番茄幼苗分别进行高盐、极端温度和脱水等胁迫处理后发现,*SlGTL3*~*SlGTL5* 基因的表现相对比较明显,说明其功能与非生物胁迫有关,本结果为提高植株的抗逆性提供基因选择。

参考文献:

- [1] GREEN P J, KAY S A, CHUA H Chua. Sequence-specific Interactions of a pea nuclear factor with light-responsive elements upstream of the *Rbcs-3a* gene[J]. *The EMBO Journal*, 1987, **6**(9): 2 543-2 549.
- [2] VILLAIN P, MACHE R, ZHOU D X. The mechanism of GT element-mediated cell type-specific transcriptional control[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 1996, **271**(51): 32 593-32 598.
- [3] DEHESH K, HUNG H, TEPPERMAN J M, *et al.* Gt-2-a transcription factor with twin autonomous DNA-binding domains of closely related but different target sequence specificity[J]. *The EMBO Journal*, 1992, **11**(11): 4 131-4 144.
- [4] KAPLAN-LEVY R N, BREWER P B, QUON T, *et al.* The trihelix family of transcription factors-light, stress and development[J]. *Trends in Plant Science*, 2012, **17**(3): 163-171.
- [5] NAGANO Y, INABA T, FURUHASHI H, *et al.* Trihelix DNA-binding protein with specificities for two distinct cis-elements: both important for light down-regulated and dark-inducible gene expression in higher plants[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2001, **276**(25): 22 238-22 243.
- [6] ZHOU D X. Regulatory mechanism of plant gene transcription by GT-elements and GT-factors[J]. *Trends in Plant Science*, 1999, **4**(6): 210-214.
- [7] KAPLAN-LEVY R N, BREWER P B, QUON T, *et al.* The trihelix family of transcription factors-light, stress and devel-

- opment[J]. *Trends in Plant Science*, 2012, **17**(3): 163-171.
- [8] BREUER C, KAWAMURA A, ICHIKAWA T, *et al.* The trihelix transcription factor GTL1 regulates ploidy-dependent cell growth in the Arabidopsis trichome[J]. *Plant Cell*, 2009, **21**(8): 2 307-2 322.
- [9] OGRADY K, GOEKJIAN V H, NAIM C J, *et al.* The transcript abundance of GmGT-2, a new member of the GT-2 family of transcription factors from soybean, is down-regulated by light in a phytochrome-dependent manner[J]. *Plant Molecular Biology*, 2001, **47**(3): 367-378.
- [10] GRIFFITH M E, CONCEICAO A da S, SMYTH D R. PETAL LOSS gene regulates initiation and orientation of second whorl organs in the Arabidopsis flower[J]. *Development*, 1999, **126**(24): 5 635-5 644.
- [11] XIE Z M, ZOU H F, LEI G, *et al.* Soybean Trihelix transcription factors GmGT-2A and GmGT-2B improve plant tolerance to abiotic stresses in transgenic Arabidopsis[J]. *PLoS One*, 2009, **4**(9): e6898. DOI: 10.1371/journal.pone.0006898
- [12] YOO C Y, PENCE H E, JIN J B, *et al.* The Arabidopsis GTL1 transcription factor regulates water use efficiency and drought tolerance by modulating stomatal density via transrepression of SDD1[J]. *Plant Cell*, 2010, **22**(12): 4 128-4 141.
- [13] XI J, QIU Y, DU L, *et al.* Plant-specific trihelix transcription factor AtGT2L interacts with calcium/calmodulin and responds to cold and salt stresses[J]. *Plant Science*, 2012, 185-186: 274-280.
- [14] GIOVANNONI J J. Fruit ripening mutants yield insights into ripening control[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2007, **10**(3): 283-289.
- [15] ZHU M, CHEN G, ZHANG J, *et al.* The abiotic stress-responsive NAC-type transcription factor SINAC4 regulates salt and drought tolerance and stress-related genes in tomato (*Solanum lycopersicum*) [J]. *Plant Cell Report*, 2014, **33**(3): 1 851-1 863.
- [16] PAN Y, SEYMOUR G B, LU C, *et al.* An ethylene response factor (ERF5) promoting adaptation to drought and salt tolerance in tomato[J]. *Plant Cell Report*, 2012, **31**(2): 349-360.
- [17] 郝建楠, 王雨薇, 段奥其, 等. 胡萝卜 ABF 转录因子基因 DcABF1 的克隆与非生物胁迫应答分析[J]. *西北植物学报*, 2019, **39**(10): 1 731-1 740.
- HAO J N, WANG Y W, DUAN A Q, *et al.* Cloning and Response analysis stress of ABF transcription factor gene DcABF1 in carrot [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, **39**(10): 1 731-1 740.
- [18] EXPOSITO-RODRIGUEZ M, BORGES A A, BORGES-PEREZ A *et al.* Selection of internal control genes for quantitative real-time RT-PCR studies during tomato development process[J]. *BMC Plant Biology*, 2008, **8**(1): 131.
- [19] YU C, CAI X, YE Z, *et al.* Genome-wide identification and expression profiling analysis of trihelix gene family in tomato [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2015, **468**(4): 653-659.
- [20] 李纷纷. Trihelix 转录因子 SIPTL 调控番茄生长发育和非生物胁迫的功能鉴定[D]. 重庆: 重庆大学, 2018.
- [21] KAPLAN-LEVY R N, QUON T, OBRIEN M, *et al.* Functional domains of the PETAL LOSS protein, a trihelix transcription factor that represses regional growth in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant Journal*, 2014, **79**(16): 477-491.
- [22] HUANG W, XIAN Z, KANG X, *et al.* Genome-wide identification, phylogeny and expression analysis of GRAS gene family in tomato[J]. *BMC Plant Biology*, 2015, **15**(1): 209.
- [23] WASTERNAK C, HAUSE B. Jasmonates: biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. An update to the 2007 review in Annals of Botany[J]. *Annals of Botany*, 2013, **111**(6): 1 021-1 058.
- [24] HEDDEN P, THOMAS S G. Gibberellin biosynthesis and its regulation[J]. *Biochemistry Journal*, 2012, **444**(1): 11-25.
- [25] KUMAR R, KHURANA A, SHARMA A K. Role of plant hormones and their interplay in development and ripening of fleshy fruits[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, **65**(16): 4 561-4 575.
- [26] LAMPUGNANI E R, KILINC A, SMYTH D R. PETAL LOSS is a boundary gene that inhibits growth between developing sepals in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Journal*, 2012, **71**(5): 724-735.
- [27] DUDITS D, ABRAHAM E, MISKOLCZI P, *et al.* Cell-cycle control as a target for calcium, hormonal and developmental signals: the role of phosphorylation in the retinoblastoma-centred pathway[J]. *Annals of Botany*, 2011, **107**(7): 1 193-1 202.

(编辑:宋亚珍)