

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2025.03.003

李延锐, 缪迪季, 徐卫红. 硼诱导的转录因子 *SlbZIP36* 基因调控番茄果实中番茄红素的生物合成 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2025, 47(3): 23-36.

硼诱导的转录因子 *SlbZIP36* 基因调控番茄果实中番茄红素的生物合成

李延锐, 缪迪季, 徐卫红

西南大学 资源环境学院, 重庆 400715

摘要: 硼元素是番茄生长发育所必需的微量营养元素。番茄作为全球最受欢迎的经济作物之一, 其番茄红素含量是评估其营养品质的重要指标之一。通过大田试验探讨了不同硼供给水平对番茄红素含量的影响, 并分析了番茄红素生物合成关键基因 *SlbZIP36* 对硼的响应。采用病毒诱导基因沉默技术(Virus-Induced Gene Silencing, VIGS)验证了 *SlbZIP36* 基因在番茄红素生物合成中的作用。结果表明: 随着施硼量的增加, 番茄红素含量也随之增加。转录组分析显示, bZIP 家族与蔗糖、茉莉酸代谢以及植物激素信号转导等过程相关。通过 VIGS 技术, 番茄果实中 *PSY* 和 *PDS* 基因的相对表达量下调至对照组的 0.61~0.77 倍。此外, Pearson 相关性分析结果显示, *SlbZIP36* 与果实中的硼含量之间存在显著正相关($r=0.660$, $p<0.05$)。因此, *SlbZIP36* 的过表达可能促进番茄红素的生物合成。

关键词: 硼; *SlbZIP* 转录因子; 番茄红素生物合成; 转录组; 病毒诱导基因沉默技术

中图分类号: S641.2

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

文章编号: 1673-9868(2025)03-0023-14



Boron Induced Transcription Factor *SlbZIP36* Regulates the Biosynthesis of Lycopene in Tomato Fruits

LI Yanrui, MIAO Diji, XU Weihong

College of Resources and Environment, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: Boron is an essential micronutrient for tomato growth and development. Tomato is one of the most popular cash crops in the world. Lycopene is one of the most important indexes to evaluate the nutritional quality of tomato. The effects of different boron supply levels on lycopene content and the response

收稿日期: 2024-06-14

基金项目: 国家重点研发计划项目(2018YFD0201200); 现代农业产业技术体系建设专项项目(CARS-23-B08)。

作者简介: 李延锐, 硕士研究生, 主要从事植物营养与环境生态研究。

通信作者: 徐卫红, 教授。

of *SlbZIP36*, a key gene for lycopene biosynthesis, were studied by field experiment. The role of *SlbZIP36* gene in lycopene biosynthesis was verified by Virus-Induced Gene Silencing (VIGS). The results showed that lycopene content increased with the increase of boron content. Transcriptome analysis showed that bZIP family was related to sucrose metabolism, jasmonic acid metabolism and plant hormone signal transduction. By Virus-Induced Gene Silencing, the relative expressions of *PSY* and *PDS* in tomato fruits were down-regulated to 0.61–0.77 times of the control. In addition, a significant positive correlation was found between *SlbZIP36* and boron content in fruit by Person correlation analysis ($r=0.660$, $p<0.05$). Overexpression of *SlbZIP36* may promote lycopene biosynthesis.

Key words: boron; SlbZIP transcription factor; lycopene biosynthesis; transcriptome; Virus-Induced Gene Silencing

硼作为植物生长发育所必需的微量营养元素,参与并维持细胞壁的合成及其结构的稳定,同时还参与绿色植物的光合作用和糖的转运等多种代谢过程^[1]。目前,我国约有 $3.3 \times 10^5 \text{ km}^2$ 土地存在缺硼问题,尤其在降水充沛的东南地区,土壤缺硼现象尤为突出。硼的缺乏严重制约了当地作物的优质高产。与此同时,植物对硼的需求具有严格的适应范围,极易出现硼毒害或缺乏症状^[2]。适量施用硼肥能够有效提高植物的品质和产量^[3]。Xu 等^[4]研究了不同硼含量施用方法对番茄果实品质和风味的影响。研究发现,无论是根施还是叶面喷施,均能提升番茄品质,且在叶面喷施的情况下,番茄红素含量随着硼含量的增加而增加,表明硼对番茄红素的合成具有促进作用。

番茄红素是一种类胡萝卜素,研究表明其具有较强的抗氧化作用,能够增强人体免疫力,对预防和治疗前列腺疾病、心血管疾病及癌症具有一定的效果^[5]。番茄红素的生物合成是在多种酶的催化作用下完成的,主要通过 MEP 和 MVA 两条合成途径。其合成过程本质上是叶绿素逐渐降解,并转化为以番茄红素和 β -胡萝卜素为主的类胡萝卜素。目前,已有研究表明,番茄红素的关键合成基因及酶包括八氢番茄红素合成酶(*PSY*)^[6]、八氢番茄红素去饱和酶(*PDS*)^[7]、类胡萝卜素异构酶基因(*ZISO* 和 *CRTISO*)^[8]、 ζ -胡萝卜素脱氢酶(*ZDS*)^[9],此外,还有与番茄红素合成相关的基因如 *LCYB* 等。洪敏^[10]通过病毒诱导基因沉默技术干扰枇杷果实中 *PSY* 基因的表达,结果表明,沉默处理后的果实侵染部位呈绿色,而对照组果实为黄色,且在果肉中均能检测到 TRV 病毒分子,*PSY* 基因的表达量降低了 55.6%,总类胡萝卜素含量降低了 46.8%,这表明 *PSY* 基因在枇杷果实类胡萝卜素积累中起着正向调控作用。Romero 等^[11]通过病毒诱导基因沉默技术(Virus-Induced Gene Silencing, VIGS)沉默 *PDS* 基因,发现沉默后的水果番茄红素含量显著降低。Fantini 等^[12]利用病毒诱导基因沉默结合高分辨率液相色谱技术研究了 *ZDS* 的功能,结果发现 *ZDS* 沉默后的水果类胡萝卜素含量增加,且番茄红素几乎完全消失。Efremov 等^[13]的研究表明,*Z-ISO* 的表达与成熟番茄果实中类胡萝卜素的含量呈正相关,同时品种和野生物种的转录分析表明,*Z-ISO* 的表达水平可能是决定成熟番茄果实中类胡萝卜素积累的关键因素。Ronen 等^[14]研究发现,随着番茄果实颜色逐渐加深,番茄红素合成的上游基因 *PSY* 的表达水平上升,而下游代谢基因 *LCYB* 的表达水平则不断降低,直至无法检测到。这些研究均表明,相关基因的表达与番茄果实中番茄红素的含量密切相关。

转录因子在调控植物生长发育和应激反应中起着重要作用,其中 bZIP 家族是植物中一类关键的转录因子家族。目前,已有研究成功鉴定了许多真核生物的 bZIP 基因家族成员。研究表明,番茄中含有 69 个 bZIP 基因成员,且这些基因成员可分为 9 个亚家族^[15]。bZIP 家族转录因子由 DNA 结合的碱性区和可变的亮氨酸拉链区组成,其中碱性区高度保守,由约 20 个氨基酸残基构成,包含一个核定位信号和一个保守的 N-X7-R/K 基序,后者能识别并结合启动子特定的核酸序列;亮氨酸拉链区的 N 末端可以与酸性结构域结合,形成同源或异源二聚体,从而实现转录的抑制或活化^[16]。研究发现,bZIP 转录因子在果实成熟方面也发挥着重要作用。有研究表明,番茄中 bZIP 转录因子 *SIHY5* 的敲除会降低花青素的积累。在光照条件

下, 番茄 *SIHY5* 能够激活花色苷生物合成基因的转录, 从而调节花色苷的合成, 并影响由光调节的果实着色过程^[17]。在拟南芥的研究中发现, 磷酸化作用会影响衰老 bZIP 转录因子 GBF1 与 DNA 的结合^[18]。此外, 有研究认为, 拟南芥的 C/S1 bZIP 网络是协调植物生长和应激反应的一个信号枢纽^[19]。Hsieh 等^[20]的研究发现, bZIP 转录因子基因 *SlAREB* 在风干和高盐度条件下显著提高了番茄的抗逆性。这些研究表明, bZIP 转录因子在不同物种中可能发挥相似或不同的作用。

番茄红素的含量与其品种有着密切关系, 不同品种的番茄表现出不同的性状。例如, 有些品种在成熟后呈现黄色^[21], 而有些则呈现红色甚至深红色。余越等^[22]通过 VIGS 技术对 *SlWRKY53b* 基因进行沉默研究, 发现该基因在抑制番茄果实成熟和降低番茄红素含量方面起着重要作用。目前, 关于 bZIP 家族基因的研究主要集中在植物的非生物胁迫和生物胁迫响应上, 而针对番茄果实成熟的研究相对较少, 尤其是在番茄中, 只有少数 bZIP 转录因子(TFs)被鉴定并进行了功能表征。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验盆栽土壤全氮含量为 0.725 g/kg, 碱解氮含量为 136.73 mg/kg, 有效磷含量为 53.13 mg/kg, 速效钾含量为 182.3 mg/kg, 土壤有机质含量为 20.78 g/kg, pH 值(水/土=1/1)为 5.88, 有效硼含量为 0.023 mg/kg。供试番茄品种分别为‘渝番 713’和‘LBR1731’, 由重庆市农科院蔬菜花卉所提供。试验在西南大学资源环境学院温室大棚内进行。大田试验在潼南科光种苗中心进行, 番茄为盆栽供试品种。

1.2 试验方法

盆栽时间为 2022 年 2 月至 2022 年 6 月, 硼质量浓度设置参照前期试验结果^[23], 试验设置 5 个浓度的硼砂: 0, 0.5, 1, 2, 4 mg/L, 分别记作 CK, A1, A2, A3, A4。取 5 kg 过 10 mm 筛网筛选的风干土, 装入塑料盆中, 混合加入 N(150 mg/kg)、P(120 mg/kg)和 K(180 mg/kg)肥料, 其中 K 以硫酸钾(K₂SO₄)形式加入, P 以磷酸二氢氨(NH₄H₂PO₄)形式加入, N 以 NH₄H₂PO₄ 和尿素的形式加入。70%作为底肥, 剩余 30%根据番茄长势酌情进行追肥(移栽 21 d 后第一次追肥)。土壤混合均匀并平衡 2~3 周后, 每盆移栽 2 株长势一致、体型健壮的番茄幼苗。在番茄开花期, 按照设计的处理方案进行喷洒, 每个处理进行 3 次重复, 随机排列。试验期间使用去离子水进行浇灌, 盆土水分保持在田间持水量的 70%左右。

VIGS 试验于 2023 年 1 月至 2023 年 6 月在重庆市潼南区太柏路西的重庆科光种苗中心的大田中进行, 供试品种为盆栽品种。硼质量浓度设置为 0、1 和 2 mg/L, 共 3 个处理, 其中不施硼为对照组(CK)。每个处理设 3 次重复, 共设计 18 个小区。大棚规格约为 30 m×8 m, 试验根据温室实际情况, 选择其中 3 厢进行种植。每厢种植两行, 约 1/6 厢为一个小区, 每个小区种植 20 株番茄苗, 保护行宽度及株行距根据当地种植习惯设置。所有处理的有机肥、氮磷钾肥施用量及病虫害防治均依据当地管理习惯。在番茄开花期, 根据设计的处理进行喷洒, 每个处理 3 次重复, 随机排列。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 番茄红素及硼含量

硼含量采用姜黄素比色法测定^[24], 番茄红素含量则通过 HPLC 高效液相色谱法进行测定^[25], 均进行 3 次重复试验。

1.3.2 转录组测序

选取番茄开花期第 7~8 位叶片用于总 RNA 提取、mRNA 纯化、cDNA 文库构建及高通量测序(由深圳华大基因股份有限公司进行), 并进行 3 次重复测序。

为将 RNA-seq 读长(reads)与基因组进行比对, 首先使用 Trimmomatic v. 0.39^[26]和 fastp 软件对原始读数质量进行评估。过滤后的读数利用 HISAT2 v2.1.0 与番茄参考基因组(https://solgenomics.net/ftp/genomes/Solanum_lycopersicum/Heinz1706/annotation/ITAG4.0_release/)比对。然后, 使用 String-

Tie v1.3.3(Pertea et al., 2016)进行转录本组装,并使用内置的 prepDE.py 脚本计算读数。差异表达基因(DEGs)的筛选使用 DESeq2 package v1.16.1(Michael et al., 2014),筛选条件为:表达倍数变化大于 1.5, FDR(False Discovery Rate) <0.05 。GO 和 KEGG 背景注释信息分别通过 www.geneontology.org 和 www.genome.jp/kegg 网站获取,并通过 clusterProfiler 包进行富集分析。使用 Blast2GO 将番茄蛋白序列与 Swissport 数据库(https://www.expasy.org/resources/uniprotkb-swiss-prot)进行比对和注释,并通过超几何分布法确定差异基因富集的 GO 术语。为了进一步探讨与差异表达基因相关的信号通路,使用 TBtools 软件进行 KEGG 通路富集分析。转录组测序数据差异表达分析使用 limma 包,筛选阈值为 $p < 0.05$, $\log_2 FC > 1$ 或 $\log_2 FC < -1$ 。差异基因的火山图通过 ggplot2 包绘制, *bZIP* 家族基因的表达水平热图通过 pheatmap 包生成。基因表达水平的相关性通过 Hmisc 包计算,并使用 corrplot 包绘制相关性热图。根据 p 值与相关系数 r 筛选共表达基因,最终通过 Cytoscape 绘制共表达网络。

1.3.3 *bZIP*s 基因表达

根据基因的保守序列选取靶片段,并使用 primer3Plus 进行实时荧光定量引物设计,随后在 NCBI 数据库中进行了目的基因匹配验证(表 1、表 2)。

采用 PowerUpTM SYBRTM Green Master Mix(Applied Biosystems, Vilnius, Lithuania)试剂盒配制反应体系,并使用荧光定量 PCR 仪(QuantStudioTM 1 System, USA)进行定量 PCR 分析。PCR 反应程序为:95 °C 预变性 10 min, 95 °C 变性 30 s, 60 °C 退火 30 s, 进行 40 个循环;随后从 60 °C 升温至 95 °C,检测产物溶解曲线。所有试验均重复 3 次。

目标基因的相对表达量使用 $2^{-\Delta\Delta CT}$ 方法计算,其中 CT 值表示荧光信号达到设定阈值所经历的反应循环数^[27]。

表 1 目的载体引物

引物名称	引物序列
<i>PTRV2-F</i>	AGAAGGCCTCCATGGGGATCC
<i>PTRV2-R</i>	GTCTTCGGGACATGCCCCGG
<i>SlbZIP36-F</i>	AGAAGGCCTCCATGGGGATCCAGCAACAGGCACAGCTTAG
<i>SlbZIP36-R</i>	GTCTTCGGGACATGCCCCGGGGATGCAGGTGTTGCTGA
<i>PDS-F</i>	AGAAGGCCTCCATGGGGATCCTTTTGTGTTTGCCGCTCCAG
<i>PDS-R</i>	GTCTTCGGGACATGCCCCGGGGTCGCTGCGAGATATCCACT

表 2 定量 PCR 引物

引物名称	正向引物	反向引物
<i>PSY</i>	GCCTTGTTATGGGTTGTTTC	AGTAGCCAAAATAGCAGACC
<i>PDS</i>	TGAACAGGTTTCTTCAGGAG	AACTCTTGACACTTCCATCC
<i>ZDS</i>	GCTAGTGAAGGAGCATACTC	GAGCTACAGCATTTCTAGCT
<i>ZISO</i>	ATTAACCACCGATACGATGG	CTGCAACTGAATTCCCAATC
<i>LCYB</i>	GGGGATAAAAGTGAAGAGCA	TGACTTCTTTCAGAACCGAG
<i>ACTIN</i>	TGTCCCTATCTACGAGGGTTATGC	AGTTAAATCACGACCAGCAAGAT
<i>bZIP1</i>	GGGAATTGAATCACTGCAAC	ATCAGCCTGGAGAATGAATC
<i>bZIP4</i>	ATTTGGAGGAGTTGATGAGC	AGCAAGTCCATTAGCATCAG
<i>bZIP7</i>	ATGTCACCTTTAAGGCAGAG	ACTTCCCCTGTCAAATCTTG
<i>bZIP36</i>	GAAAGACTTGCTGAGATTGC	GCAGGATTGTAACCTGTGTG
<i>bZIP49</i>	TGAGCCAATTGGAATACCTC	CTCTTACTTGAGAGACCTGC
<i>bZIP50</i>	AGTTCTATTGCCGCTAGTTC	TCCTCTCTTCCTTTGAGTCC

1.3.4 病毒介导的番茄 *SlbZIP36* 的沉默

使用 primer3Plus 设计带有酶切位点 BamHI 和 SmaI 的 TRV 同源臂引物,进行目的基因的扩增。通过限制性内切酶酶切载体,并进行同源重组构建重组载体。随后,将重组载体转化至大肠杆菌感受态 DH5 α 中,并使用含有卡那霉素的抗性固体培养基进行筛选。通过菌检 PCR 获得阳性克隆后,提取质粒并送往北京擎科新业生物技术有限公司(武汉)进行测序确认。测序结果正确的克隆菌株进行扩繁,提取质粒,并采用冻融法转入农杆菌。农杆菌转化筛选使用含有卡那霉素、利福平和庆大霉素的培养基,挑选单一菌落进行菌液 PCR,并用琼脂糖凝胶电泳检测进行验证^[28]。确认正确的农杆菌液后,在 3 种抗性筛选(卡那霉素、利福平和庆大霉素)培养基上进行过夜震荡培养。次日,离心收集菌体,用等体积的缓冲液(10 mmol/L 氯化镁、10 mmol/L MES、200 μ mol/L 乙酰丁香酮, pH=5.6)重悬菌体,并调节 OD600 为 1.0 左右。将 pTRV1 与转化农杆菌的培养液按 1:1 比例混合,室温黑暗孵育 3 h 后^[29],使用 1 mL 无菌注射器注射番茄果柄和相邻叶片^[22]。注射后将番茄果实置于黑暗环境中培养 24 h,随后恢复正常生长条件。接下来,在注射后的 7 d 内进行连续采样以检测沉默效率,以注射 pTRV2-PDS 的果实作为参照。在约 3 周后,待番茄果实出现明显症状(如与同期相比不变色或变色延迟)时,取样后用 qRT-PCR 来测定基因表达量,并测定番茄红素含量及其相关合成基因的表达水平。试验重复 3 次。

1.4 数据处理与统计分析

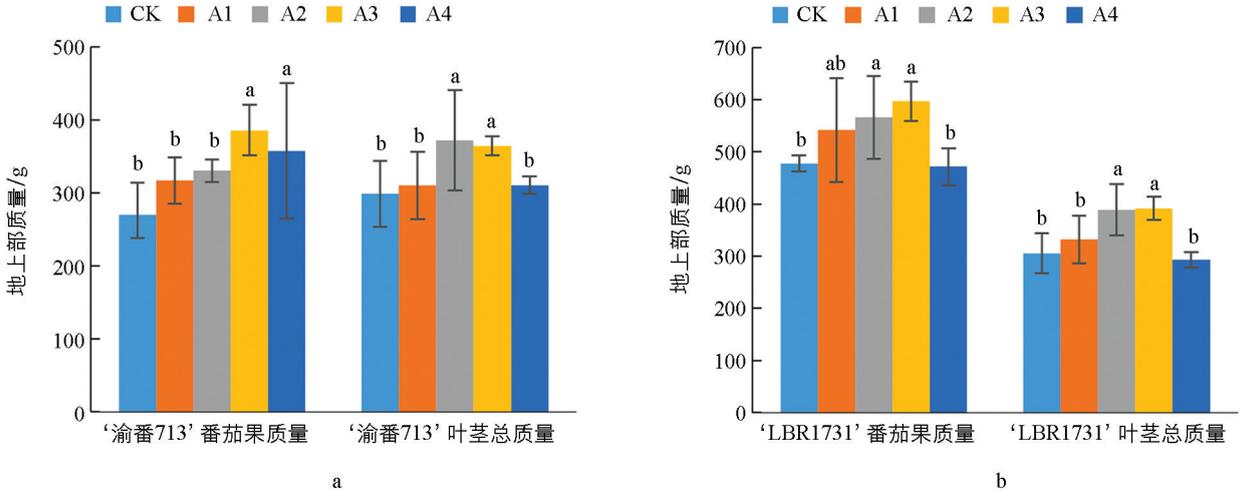
使用 SPSS Statistics 26.0 软件进行数据分析,具体方法包括主成分分析、单因素方差分析(One-way ANOVA)、相关性分析(Pearson 相关系数法)。对于不同处理间的均值差异显著性,采用 LSD 检测法进行比较,显著性水平设定为 $p < 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 不同供硼水平对番茄植株生物量的影响

如图 1 所示,随着供硼水平的增加,番茄植株的茎叶总质量与果实质量呈现先增加后减少的趋势。与对照组相比,两个品种的番茄植株茎叶质量分别在 A2 和 A3 处理下达到最大值,分别为对照组的 1.24 倍和 1.28 倍,且与其他处理组相比具有显著差异。‘渝番 713’的茎叶总质量在 A2 处理下开始有显著差异,在 A4 处理下略有下降,但仍高于对照组,总质量相对对照组增长了 3.65%~24.35%。对于‘LBR1731’,随着供硼水平的增加,茎叶总质量也在 A2 处理下显著增加,但在 A4 处理下有所下降。除 A4 处理外,其茎叶总质量分别增长了 8.66%~28.23%。总体而言,两个品种在各处理组间的差异较为显著。随着供硼水平的增加,两个品种的番茄果实总质量也呈现逐步增加的趋势。与对照组相比,两个品种的番茄均在 A3 处理下达到了最大值,分别为对照组的 1.43 倍和 1.25 倍。‘渝番 713’果实质量随着供硼水平增加呈现先增加后减少的趋势,在 A2 处理下表现出显著差异,A4 处理虽呈下降趋势,但仍高于对照组,果实质量增长了 17.49%~43.05%。‘LBR1731’的变化趋势与‘渝番 713’类似,在 A2 处理下出现差异,在 A3 处理下达到最大值,除 A4 处理外,果实质量分别增长了 13.39%~24.94%。这些结果表明,适当的硼处理有助于促进番茄植株的生长。

如图 2 所示,两个番茄品种的地下部质量均随硼水平的增加而增加。与对照组相比,两个品种的地下部质量在 A3 处理下分别达到了最大值,分别为对照组的 1.87 倍和 1.51 倍,增长幅度为 34.86%~87.23%和 6.23%~51.62%。同时,图中还显示,与 A3 处理相比,番茄植株在 A4 处理下的地下部质量明显降低,但仍高于对照组。表明适宜的硼浓度有助于促进番茄植株的生长,而过量的硼供应可能会抑制植株的生长。



图中不同字母表示差异有统计学意义,下同。

图 1 番茄地上部总质量

2.2 不同供硼水平对番茄硼量的影响

如表 3 所示,随着供硼水平的增加,‘渝番 713’的根部含硼量升高,在 A2 处理下达到最大值,相比对照组增长了 32.20%,各处理间差异较为明显。与之相反,‘LBR1731’的根部含硼量随着供硼水平的增加而逐渐减少,在 A2 处理下达到最低值,但在 A4 处理下虽有所回升,仍低于对照组,且各处理间差异不显著。对于番茄茎部,两个品种的茎含硼量均随供硼水平增加而增加。‘渝番 713’在 A4 处理下的茎含硼量达到最大值,为对照组的 1.44 倍,各处理间差异不显著;‘LBR1731’的茎含硼量在 A2 处理下达到最大值,为对照组的 1.12 倍,不同处理间差异不显著。

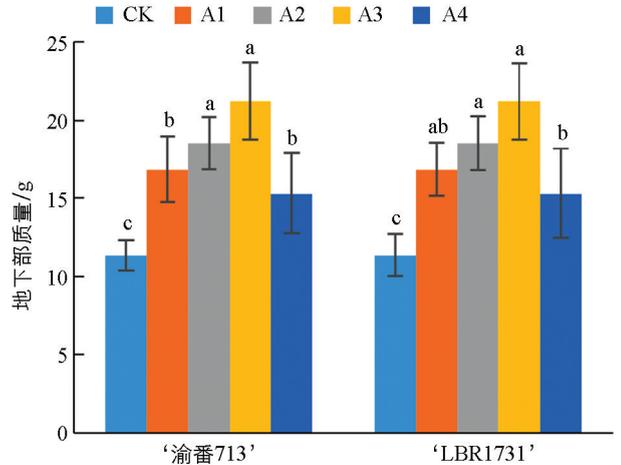


图 2 番茄地下部总质量

表 3 不同供硼水平对番茄硼含量的影响

品种	处理水平	植株硼含量(mg/kg, DW)			
		根	茎	叶	果
'渝番 713'	CK	11.8±0.020b	13.1±0.006b	40.6±0.026c	11.8±0.006b
	A1	12.5±0.005b	14.7±0.002b	45.2±0.010bc	14.1±0.003a
	A2	15.6±0.001a	14.8±0.008b	45.5±0.038bc	14.9±0.006a
	A3	15.3±0.170a	15.9±0.010b	51.1±0.033ab	15.3±0.010a
	A4	15.3±0.001a	18.8±0.008a	59.1±0.018a	14.9±0.010a
'LBR1731'	CK	17.3±0.014a	12.9±0.003a	36.7±0.009d	11.9±0.007b
	A1	15.2±0.003a	15.1±0.010a	40.3±0.011c	12.5±0.006ab
	A2	14.7±0.005a	15.9±0.014a	39.5±0.003c	13.6±0.004ab
	A3	15.1±0.001a	15.5±0.013a	44.3±0.009b	14.3±0.006a
	A4	17.2±0.004a	15.8±0.013a	48.9±0.005a	12.3±0.004ab

叶片是番茄植株中含硼量最高的部位,其硼含量接近根部、茎部和果实硼含量的总和。‘渝番 713’的叶片含硼量随着供硼水平的增加而增加,在 A4 处理下达到最大值,较对照组增加了 11.33%~45.55%,

不同处理间存在明显差异; ‘LBR1731’的叶片含硼量在 A4 处理下达到最大值, 为对照组的 1.33 倍, 较对照组增加了 7.63%~33.24%, 不同处理间差异显著。不同供硼处理下, 两个品种的番茄果实硼含量差异不显著。‘渝番 713’的果实硼含量随供硼水平的增加呈上升趋势, 在 A3 处理下达到最大值, 为对照组的 1.30 倍, 增幅为 19.49%~29.66%。‘LBR1731’的果实硼含量在 A3 处理下也达到最大值, 为对照组的 1.20 倍, 增幅为 3.36%~20.17%。

2.3 不同供硼水平对果实番茄红素含量的影响

如图 3 所示, ‘渝番 713’的番茄红素含量随着供硼水平的增加而增加, 在 A3 处理下达到最大值, 是对照组的 1.73 倍。虽然在 A4 处理下略有下降, 但仍高于对照组, 且不同处理间差异显著。‘LBR1731’的番茄红素含量随着供硼水平的增加呈现线性增长, 在 A4 处理下达到最大值, 各处理的番茄红素含量相比对照组分别增加了 6.43%~49.46%, 是对照组的 1.06~1.50 倍。上述结果表明, 硼含量对番茄红素含量有显著影响, 能够有效提升番茄的品质。

2.4 硼诱导下 *bZIP* 家族转录因子转录组研究分析

通过检测果实中 *bZIP* 家族基因的表达量, 筛选出 60 个差异表达的基因(图 4a)。在两种番茄果实中, 大部分基因的表达呈上调趋势。尤其是 *bZIP7*、*bZIP49* 和 *bZIP4* 等基因在未处理的条件下表达量较高, 而 *bZIP49* 在施硼处理后表达量显著下降。对施硼处理前后 55 个 *bZIP* 家族基因(去除表达量为 0 的基因)在 ‘LBR1731’ 与 ‘渝番 713’ 中的相关性进行分析(图 4b), 发现 *bZIP49* 与 *bZIP36*、*bZIP1*、*bZIP7* 等 10 个基因具有高度相关性。同时, *bZIP* 家族基因的 GO 和 KEGG 富集分析显示, 这些基因主要与蔗糖反应、茉莉酸反应以及植物激素信号转导等生物过程密切相关(图 4c、4d)。

2.5 不同硼水平下番茄果实 *bZIP36* 基因表达量分析

由图 5 所示, 两个品种番茄果实中 *bZIP36* 基因的相对表达量均随着供硼水平增加而增加, 分别在 A3 处理(2 mg/L)和 A4 处理(4 mg/L)下达到最大, 分别为对照的 1.45 倍和 1.29 倍, 说明硼在一定范围内可以增加番茄果实中 *bZIP36* 基因的相对表达量。各处理间表达量差异显著。

2.6 *bZIPs* 基因表达量与番茄果实硼含量的相关性分析

为了研究 *bZIP* 相关转录因子的表达量与番茄果实中硼含量的相关性, 进行了 Pearson 相关性分析。由表 4 可知, 番茄果实中硼含量与 *bZIP36* 呈显著正相关($r=0.660$, $p<0.05$), 说明 *bZIP36* 与番茄果实硼含量高度相关。

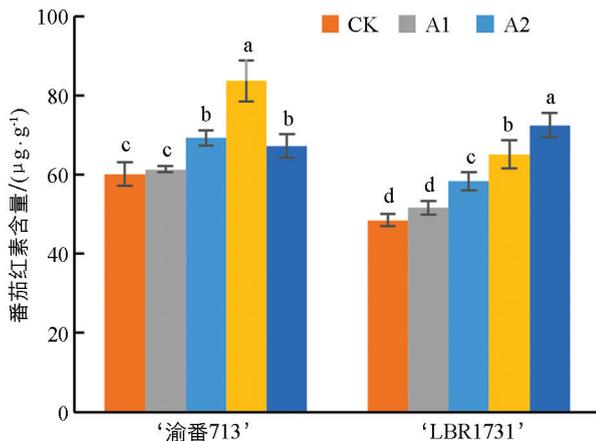
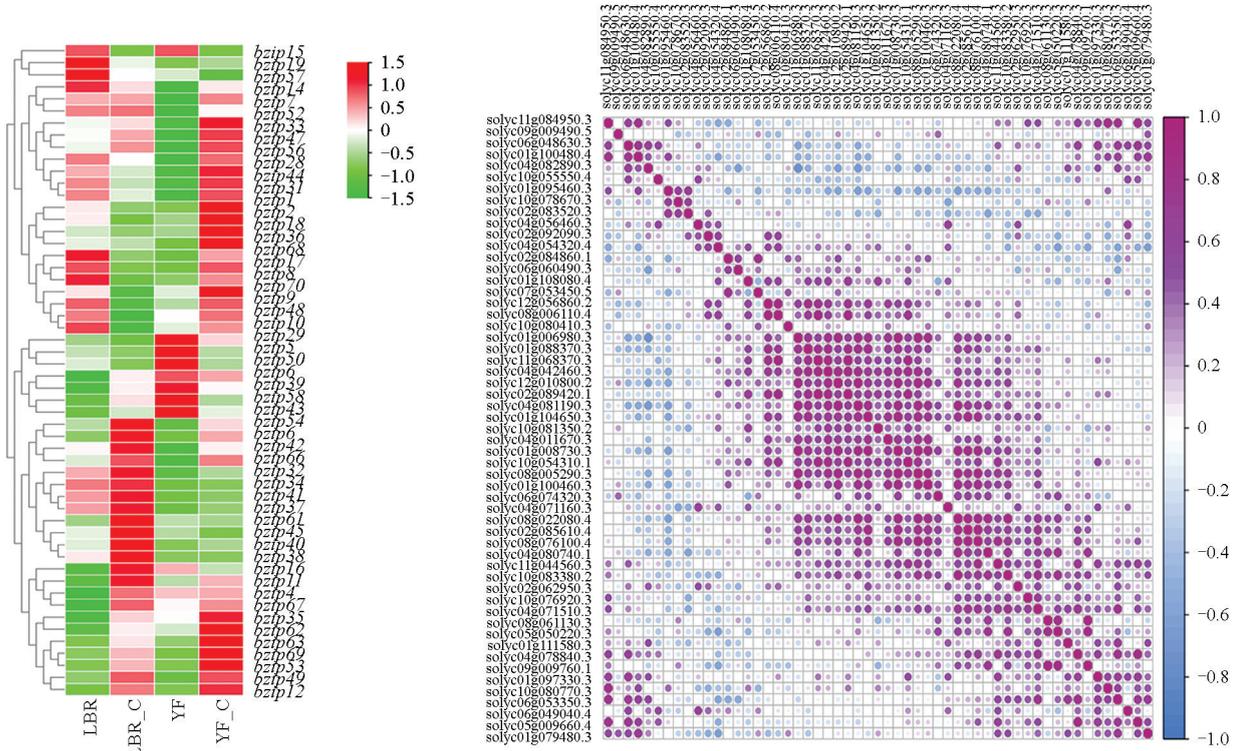


图 3 不同供硼水平对果实番茄红素含量的影响

表 4 番茄果实硼含量与 *bZIP* 转录因子间的相关系数

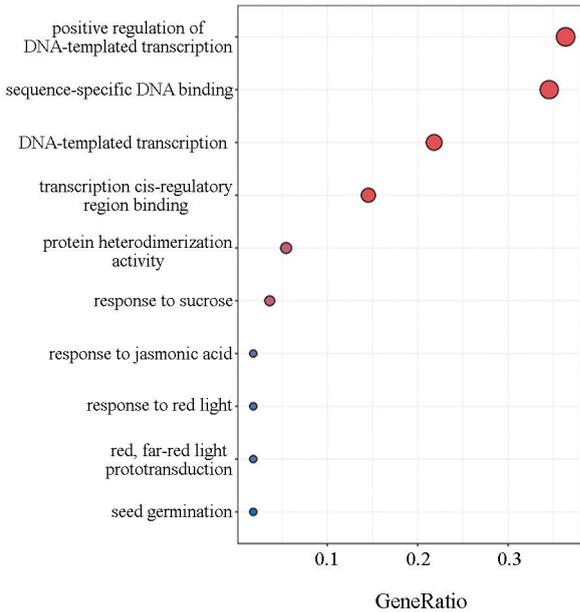
	果实硼含量	<i>bZIP1</i>	<i>bZIP4</i>	<i>bZIP7</i>	<i>bZIP36</i>	<i>bZIP49</i>	<i>bZIP50</i>
果实硼含量	1	0.583	0.018	-0.141	0.660*	-0.601	0.465
<i>bZIP1</i>		1	0.620	0.238	-0.163	-0.008	0.699*
<i>bZIP4</i>			1	0.704*	-0.468	0.367	0.363
<i>bZIP7</i>				1	-0.423	0.021	0.109
<i>bZIP36</i>					1	-0.618	-0.188
<i>bZIP49</i>						1	-0.251
<i>bZIP50</i>							1

注: ** 表示在 0.01 水平(双侧)上显著相关; * 表示在 0.05 水平(双侧)上显著相关。

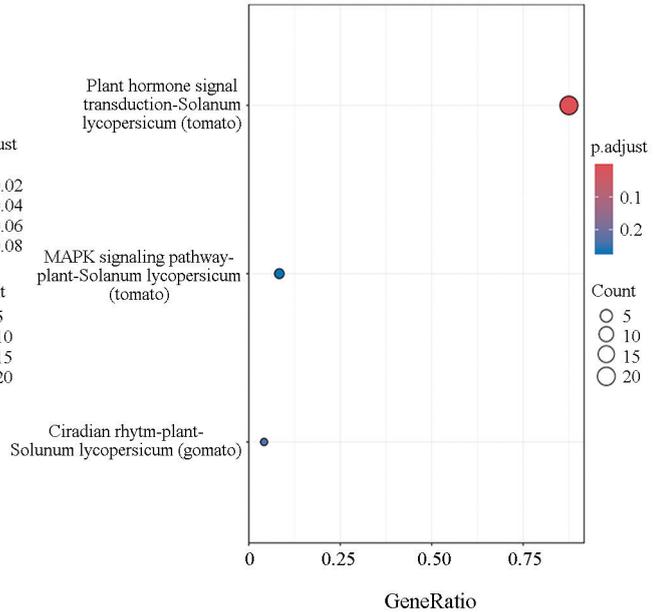


a. ZIP家族基因表达量

b. ZIP家族基因相关性



c. bZIP家族基因的GO富集分析



d. bZIP家族基因的KEGG富集分析

图 4 硼诱导下 bZIP 家族转录因子转录组信息分析

2.7 bZIP36 基因表达量与番茄果实番茄红素含量的相关性分析

由表 5 可知, *bZIP36* 与 *bZIP49* 呈现负相关, *bZIP36* 与番茄红素含量呈现显著正相关($r=0.930$, $p<0.05$)。根据此结果可以推测, 供硼水平增加促进了 *bZIP36* 的表达, 而 *bZIP36* 的表达进一步促进了番茄红素的合成。

表 5 番茄果实番茄红素含量与 *bZIP* 转录因子间的相关系数

	番茄红素含量	<i>bZIP1</i>	<i>bZIP4</i>	<i>bZIP7</i>	<i>bZIP36</i>	<i>bZIP49</i>	<i>bZIP50</i>
番茄红素含量	1	-0.136	-0.456	-0.315	0.930**	-0.598	-0.265
<i>bZIP1</i>		1	0.620	0.238	-0.163	-0.008	0.699*
<i>bZIP4</i>			1	0.704*	-0.468	0.376	0.363
<i>bZIP7</i>				1	-0.423	-0.021	0.109
<i>bZIP36</i>					1	-0.618	-0.188
<i>bZIP49</i>						1	-0.251
<i>bZIP50</i>							1

注: **表示在 0.01 水平(双侧)上显著相关; *表示在 0.05 水平(双侧)上显著相关。

2.8 *SlbZIP36* 沉默分析

图 6 所示为不同硼处理下 VIGS 产生的效果, 在硼处理下, 果实颜色有变深趋势, 且可以明显看出沉默 *SlbZIP36* 基因对番茄果实颜色变化有明显的抑制作用。由图 7 所示, 随着供硼水平的增加, A2 和 A3 处理下普通果实内 *bZIP36* 表达量逐渐增加, 分别为对照组的 1.34 倍和 1.55 倍, 说明硼元素可以促进 *bZIP36* 基因的表达。但 3 种处理下注射了 pTRV2-*bZIP36* 病毒载体的果实内 *bZIP36* 表达量变化却相反, 随着施硼量增加, 病毒果实内 *bZIP36* 表达量呈降低趋势, CK 处理下表达最高为 0.31, 整体沉默效率在 70% 以上。由图 8 所示, 与 CK 相比较, A3 处理下番茄红素含量增加, 比对照增加了 $17.1 \mu\text{g/g}$ 。同时注射了 pTRV2-*bZIP36* 的病毒果实与对照组相比, 其番茄红素含量远低于对照组, 说明沉默 *bZIP36* 会导致番茄果实番茄红素含量下降, 成熟延迟。

由图 9 所示, 与 CK 相比较, *PSY* 相对表达量随着施硼含量增加而呈现上调表达趋势。*PDS* 相对表达量和 *PSY* 变化趋势一致, 在 A3 处理下达到最大值 1.12。*ZDS* 相对表达量随着施硼含量的增加, 表达量下降到 0.93, 随后表达量上调, 上调后表达量为对照组的 1.26 倍。*Z-ISO* 相对表达量在不同施硼处理下略微上调随后下调与 CK 一致, 变化幅度很小整体几乎没有变化。*LCYB* (番茄红素 β -环化酶基因) 相对表达量随供硼水平增加上调表达, 最大表达量为 1.26。当以普通果实 CK 为对照, 3 个处理下注射了病毒载体果实内 *PSY* 相对表达量呈现下调表达, 为对照组的 0.61~0.77 倍。*PDS* 相对表达量随供硼量增加而上调表达, 但在 CK 处理下病毒果实内 *PDS* 表达量低于对照组, 说明沉默 *bZIP36* 会下调 *PSY* 和 *PDS* 的表达。*ZDS* 相对表达量在 A2 处理下低于对照组, 在其余两个处理上均上调表达。*Z-ISO* 相对表达量随供硼水平增加呈现下调趋势, 但总体高于对照组, 在 CK 处理下果实内的表达量最高。*LCYB* 相对表达量为 CK 处理下的

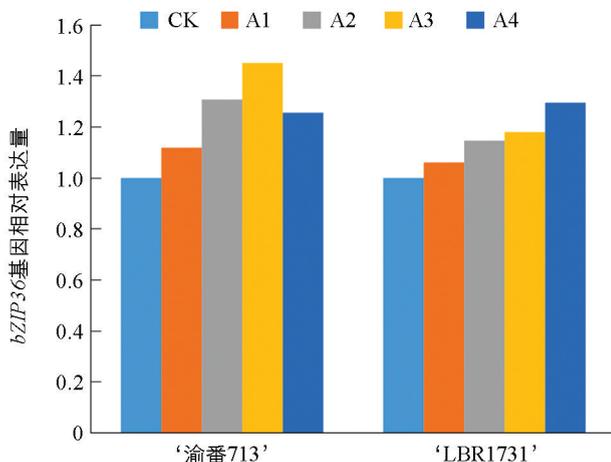
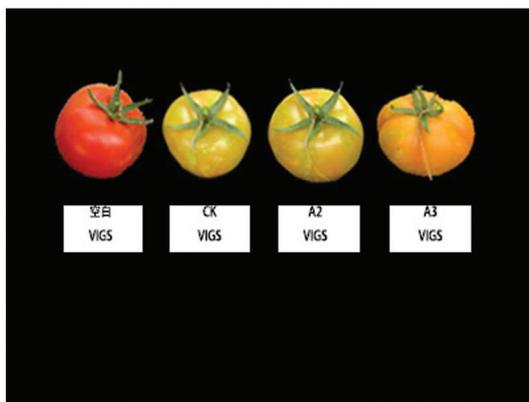
图 5 不同供硼水平对 *bZIP36* 基因的相对表达量影响

图 6 不同硼处理下 VIGS 效果图

1.69 倍, 在之后的处理下表达量下调。说明沉默 *bZIP36* 导致了番茄红素合成基因 *PSY* 的下调表达以及 *LCYB* 的上调表达。

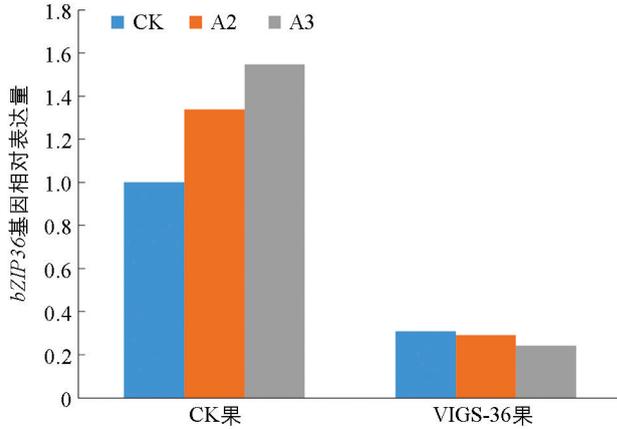


图 7 番茄果实中 *SlbZIP36* 表达量

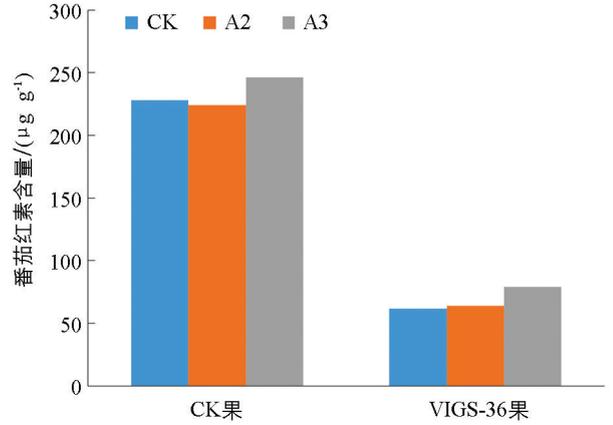
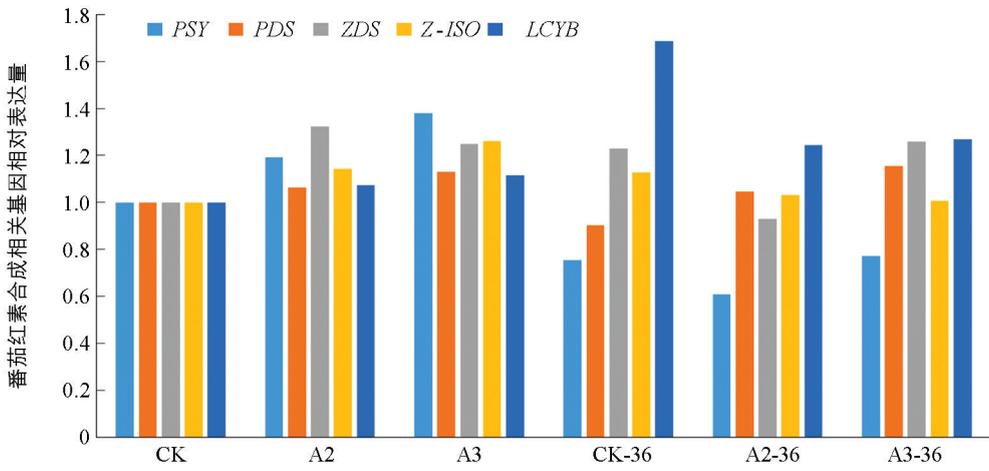


图 8 VIGS-36 番茄果实番茄红素含量



普通果实 CK、A2、A3, 基因沉默果实 CK-36、A2-36、A3-36。

图 9 番茄红素合成相关基因相对表达量

如表 6 所示, *SlbZIP36* 与 *PSY* 呈极显著相关($r=0.984$, $p<0.01$), *PSY*(八氢番茄红素合酶)是类胡萝卜素生物合成途径上的第一个合成酶, 说明 *bZIP36* 的表达会促进 *PSY* 的上调表达, 促进番茄红素的合成。*SlbZIP36* 与 *PDS* 呈正相关($r=0.272$), 但是与 *ZDS*、*Z-ISO*、*LCYB* 呈负相关($r=-0.121$ 、 $r=-0.416$ 、 $r=-0.399$)。 *LCYB* 可以催化番茄红素转化合成 β -胡萝卜素, *SlbZIP36* 表达量越高, *LCYB* 表达越低, 转化为胡萝卜素的番茄红素越少, 番茄红素含量越高。

表 6 *SlbZIP36* 与番茄红素合成代谢基因相关性分析

	<i>SlbZIP36</i>	<i>PSY</i>	<i>PDS</i>	<i>ZDS</i>	<i>LCYB</i>	<i>Z-ISO</i>
<i>SlbZIP36</i>	1	0.984**	0.272	-0.121	-0.399	-0.416
<i>PSY</i>		1	0.256	0.044	-0.266	-0.326
<i>PDS</i>			1	0.186	-0.472	-0.786
<i>ZDS</i>				1	0.488	0.187
<i>LCYB</i>					1	0.909*
<i>Z-ISO</i>						1

注: ** 表示在 0.01 水平(双侧)上显著相关; * 表示在 0.05 水平(双侧)上显著相关。

3 讨论与结论

3.1 讨论

硼是植物生长发育所必需的微量元素,适量的硼能够提高植物的产量和质量。番茄的果实质量和产量是衡量外界调控因子对植株生长影响的重要指标之一^[30]。本试验通过外源施加不同质量浓度的硼,发现‘渝番713’和‘LBR1731’两个品种的番茄果实质量随着供硼水平增加呈现上升趋势,但在A4处理下,两品种的果实质量均有所下降。表明当供硼水平为2 mg/L时,番茄生长条件达到最优,而高质量浓度硼(A4处理)可能抑制果实的生长。因此,在适宜的硼质量浓度范围内,果实生长与硼质量浓度呈显著正相关。这与李梅兰等^[31]的研究结果一致,他们发现,在一定质量浓度范围内,施用硼肥显著提高了番茄果实质量;同时,卢一铭等^[23]的研究也证实了不同质量浓度的叶面施硼肥对番茄单果质量的正向影响,进一步验证了本试验的结果。在番茄植株的茎叶总质量和地下部质量方面,变化趋势与果实质量类似,都在2 mg/L供硼水平下达到最大值,表明这一质量浓度范围最有利于番茄植株的生长。徐龙水^[32]的研究也发现,番茄在不同硼质量浓度条件下的生长发育受到不同程度的影响,进一步支持了本试验的结果。

近年来,基因转录组测序技术的快速发展为植物基因转录组研究提供了更加先进的平台。李金昊等^[33]通过分析番茄 *SULTR* 基因家族的转录谱,发现其启动子区域包含多种参与植物激素及逆境胁迫响应的顺式作用元件。同时,脱落酸、乙烯、茉莉酸甲酯和水杨酸处理能够迅速诱导多个 *SlySULTR* 基因的表达,表明这些基因可能参与激素信号传导过程。毕晨曦等^[34]通过对盐胁迫下小麦 bHLH 转录因子家族进行鉴定,利用差异表达基因的 GO 富集分析发现,这些基因在分子功能、生物过程和细胞组成等方面表现出显著差异。王春妹等^[35]通过干旱胁迫下藜麦种子的糖代谢转录组研究,发现了 54 000 多个差异表达基因,并通过 KEGG 富集分析发现,糖代谢过程主要富集在淀粉和蔗糖代谢、半乳糖代谢、果糖和甘露糖代谢等 3 个通路中。该发现为进一步研究干旱胁迫下藜麦种子糖代谢的分子调控机制提供了重要参考。上述转录组分析为研究样本提供了更深入的见解。因此,本研究设置了不同的硼质量浓度处理,以探讨不同硼水平下的差异表达基因、富集变化与相关性等。通过对两个番茄品种‘LBR1731’和‘渝番713’在不同施硼处理下的转录组数据进行分析,发现两个品种番茄的上调基因和下调基因趋势相同,但‘LBR1731’和‘渝番713’的上调基因数量低于下调基因数量。虽然两个品种的差异表达基因数量相近,但在某些情况下,两个品种之间的差异较大,这表明硼对番茄的影响可能与品种有关。对差异基因进行基因本体功能(GO)富集注释后,发现两个品种番茄共同的差异基因主要富集在细胞代谢过程中。进一步分析硼处理后两个品种间功能基因的差异,发现其差异主要集中在木葡聚糖代谢和细胞壁生物合成等过程,表明细胞在硼处理过程中作为信息传递者起着重要作用。此外,KEGG 分析显示,氨基酸和生物激素代谢通路富集了较多的差异基因,提示硼处理可能影响番茄的抗病性、氨基酸合成及生长,进而可能对番茄的抗病性和口感品质产生一定影响。

在植物中,bZIP 转录因子(TF)是最大且最具多样性的转录因子家族之一。研究表明,bZIP TF 家族在不同生物体中的数量各不相同^[16]。通过基因敲除或过表达等方法,广泛的研究表明,bZIP TF 家族的成员参与植物许多器官和组织的分化、胚胎发生、种子成熟、花的开放与生长以及维管发育^[36]。此外,bZIP TF 家族还被证明是信号通路中的关键成分,参与植物对非生物和生物胁迫(如渗透、缺氧、干旱、高盐度、低温胁迫及病原体感染)的反应^[37-40]。目前,番茄中的 bZIP TF SIAREB1(脱落酸反应元件结合蛋白1)已得到广泛研究,发现它在果实成熟过程中对环境胁迫和代谢调控的响应中发挥着重要作用,并作为 ABA 信

号转导与生物胁迫反应的连接点^[40]。Pan 等^[41]的研究表明,干旱处理导致 *SibZIP38* 表达量下调,且过表达 *SibZIP38* 的转基因番茄植株比野生型抗旱性更差。

番茄红素合成相关代谢基因与番茄红素的合成密切相关,八氢番茄红素的合成是限速步骤,决定了类胡萝卜素生物合成的通量。因此,PSY 是该途径的关键调节酶^[42]。番茄红素 β -环化酶通过环化线性分子番茄红素的两端,生成 β -胡萝卜素,而 LCYB 通过一端与另一端的 ϵ -环化酶环化,产生 α -胡萝卜素。马超等^[43]利用 RNAi 技术调控番茄中的 *LCYB* 基因,结果表明, *LCYB* 基因的表达被抑制,转基因番茄果实中番茄红素含量显著增加。杨亮等^[44]通过 CRISPR/Cas9 技术定向编辑滞绿基因 *SlSGR1*,发现 *SlSGR1* 表达量显著降低, *PSY1* 表达量显著提高,从而有效提升番茄果实中番茄红素、 β -胡萝卜素等类胡萝卜素的含量。表明相关番茄红素关键合成酶基因的表达量变化与番茄红素含量密切相关。本研究通过病毒诱导基因沉默技术,在不同硼处理下发现, *SibZIP36* 的表达量随着供硼水平的增加而上调。同时,番茄果实内的番茄红素含量与 *SibZIP36* 呈极显著正相关。注射 pTRV2-bZIP36 病毒载体的果实表现出明显的成熟延缓,同时期的普通果实已经转色至红色成熟期时,病毒果实仍保持在绿熟期。基因定量结果表明,沉默 *Sl-bZIP36* 后,果实内 *PSY* 的表达量降低, *LCYB* 等基因的表达量增加。进一步分析发现, *SibZIP36* 与 *PSY* 呈极显著正相关,而与 *LCYB* 的表达量呈负相关。表明 *SibZIP36* 参与番茄红素的合成过程,能够通过提高 *PSY* 的表达,起到正向促进作用。

3.2 结论

随着供硼质量浓度的增加,番茄的生物量呈上升趋势,果实质量在 A3 处理下达到最大值,且番茄红素含量也随之增加。同时,随着施硼水平的提高,番茄红素合成关键基因(包括 *PSY*、*PDS*、*ZDS* 等)的表达量也在增加。*SibZIP36* 与番茄红素含量之间呈极显著正相关,同时与果实硼含量也呈显著正相关。对 *bZIP* 家族基因的 GO 和 KEGG 分析结果显示,该基因家族在蔗糖反应、茉莉酸反应以及植物激素信号转导等方面具有重要影响。沉默 *SibZIP36* 显著抑制了 *PSY* 等基因的表达,从而导致番茄红素合成降低。相关性分析进一步发现, *SibZIP36* 与番茄红素含量呈显著正相关。

参考文献:

- [1] HUANG Y P, WANG S L, WANG C, et al. Induction of Jasmonic Acid Biosynthetic Genes Inhibits Arabidopsis Growth in Response to Low Boron [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63(5): 937-948.
- [2] CAMACHO-CRISTÓBAL J J, REXACH J, GONZÁLEZ-FONTES A. Boron in Plants: Deficiency and Toxicity [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2008, 50(10): 1247-1255.
- [3] 郑卓越,梁逸铭,陈晓东,等.不同硼肥对华南地区番茄的产量和品质的影响 [C] //中国园艺学会.中国园艺学会 2019 年学术年会暨成立 90 周年纪念大会论文摘要集.广东省农业科学院蔬菜研究所广东省蔬菜重点实验室,2019: 2638.
- [4] XU W N, WANG P J, YUAN L Q, et al. Effects of Application Methods of Boron on Tomato Growth, Fruit Quality and Flavor [J]. *Horticulturae*, 2021, 7(8): 223.
- [5] 罗春艳.番茄红素的生物合成研究进展分析 [J]. *石化技术*, 2020, 27(3): 146, 148.
- [6] FRASER P D, KIANO J W, TRUESDALE M R, et al. Phytoene Synthase-2 Enzyme Activity in Tomato Does Not Contribute to Carotenoid Synthesis in Ripening Fruit [J]. *Plant Molecular Biology*, 1999, 40(4): 687-698.
- [7] 邹礼平,高和平,钟亚琴,等.番茄八氢番茄红素合成酶基因的克隆及超量表达载体构建 [J]. *孝感学院学报*, 2008, 28(6): 16-19.
- [8] CHEN Y, LI F Q, WURTZEL E T. Isolation and Characterization of the Z-ISO Gene Encoding a Missing Component of Carotenoid Biosynthesis in Plants [J]. *Plant Physiology*, 2010, 153(1): 66-79.

- [9] MCQUINN R P, GAPPER N E, GRAY A G, et al. Manipulation of ZDS in Tomato Exposes Carotenoid and ABA-Specific Effects on Fruit Development and Ripening [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18(11): 2210-2224.
- [10] 洪敏. VIGS 诱导 PSY、CYCB 基因沉默对枇杷果实类胡萝卜素积累的影响 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2018.
- [11] ROMERO I, TIKUNOV Y, BOVY A. Virus-Induced Gene Silencing in Detached Tomatoes and Biochemical Effects of Phytoene Desaturase Gene Silencing [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2011, 168(10): 1129-1135.
- [12] FANTINI E, FALCONE G, FRUSCIANTE S, et al. Dissection of Tomato Lycopene Biosynthesis through Virus-Induced Gene Silencing [J]. *Plant Physiology*, 2013, 163(2): 986-998.
- [13] EFREMOV G I, SHCHENNIKOVA A V, KOCHIEVA E Z. Characterization of 15- cis- ζ -Carotene Isomerase Z-ISO in Cultivated and Wild Tomato Species Differing in Ripe Fruit Pigmentation [J]. *Plants*, 2021, 10(11): 2365.
- [14] RONEN G, CARMEL-GOREN L, ZAMIR D, et al. An Alternative Pathway to B-Carotene Formation in Plant Chloroplasts Discovered by Map-Based Cloning of Beta and Old-Gold Color Mutations in Tomato [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, 97(20): 11102-11107.
- [15] LI D Y, FU F Y, ZHANG H J, et al. Genome-Wide Systematic Characterization of the bZIP Transcriptional Factor Family in Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) [J]. *BMC Genomics*, 2015, 16(1): 771.
- [16] LIU H T, TANG X, ZHANG N, et al. Role of bZIP Transcription Factors in Plant Salt Stress [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(9): 7893.
- [17] LIU C C, CHI C, JIN L J, et al. The bZip Transcription Factor HY5 Mediates CRY1a-Induced Anthocyanin Biosynthesis in Tomato [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2018, 41(8): 1762-1775.
- [18] SMYKOWSKI A, FISCHER S M, ZENTGRAF U. Phosphorylation Affects DNA-Binding of the Senescence-Regulating bZIP Transcription Factor GBF1 [J]. *Plants*, 2015, 4(3): 691-709.
- [19] DRÖGE-LASER W, WEISTE C. The C/S1 bZIP Network: a Regulatory Hub Orchestrating Plant Energy Homeostasis [J]. *Trends in Plant Science*, 2018, 23(5): 422-433.
- [20] HSIEH T H, LI C W, SU R C, et al. A Tomato bZIP Transcription Factor, SIAREB, Is Involved in Water Deficit and Salt Stress Response [J]. *Planta*, 2010, 231(6): 1459-1473.
- [21] 王同林, 王宏, 邵志勇, 等. 优质黄色樱桃番茄新品种‘杭杂 512’ [J]. *园艺学报*, 2023, 50(S2): 81-82.
- [22] 余越, 王思月, 郭文通, 等. VIGS 沉默 *SlWRKY53b* 基因抑制番茄果实成熟 [J]. *中国生物化学与分子生物学报*, 2023, 39(11): 1598-1605.
- [23] 卢一铭, 徐龙水, 徐卫红. 不同供硼水平对番茄营养和风味品质的影响 [J]. *西南大学学报(自然科学版)*, 2023, 45(7): 107-122.
- [24] 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [25] 崔爽, 白洁, 李国婧, 等. 市售番茄和圣女果果实中番茄红素 HPLC 检测方法的研究 [J]. *内蒙古农业大学学报(自然科学版)*, 2016, 37(2): 62-66.
- [26] BOLGER A M, LOHSE M, USADEL B. Trimmomatic: a Flexible Trimmer for Illumina Sequence Data [J]. *Bioinformatics*, 2014, 30(15): 2114-2120.
- [27] 邢家瑞. 普通大果型番茄和樱桃番茄的转录组分析及 RT-qPCR 验证 [D]. 上海: 上海师范大学, 2021.
- [28] 张毅. 甘蓝型油菜耐低温配合力分析与耐低温基因的功能研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2021.
- [29] 张丹. 病毒介导的番茄基因敲除体系构建及 ROP 家族小 G 蛋白调控青枯病抗性的功能分析与应用 [D]. 扬州: 扬州大学, 2023.
- [30] 杨俊伟, 梁婷婷, 严露露, 等. 光质对番茄果实品质及挥发性物质的影响 [J]. *食品科学*, 2019, 40(11): 55-61.
- [31] 李梅兰, 吴俊华, 李远新, 等. 不同供硼水平对番茄产量及风味品质的影响 [J]. *核农学报*, 2009, 23(5): 875-878, 890.
- [32] 徐龙水. 不同供硼水平对番茄营养和风味品质的影响及机理研究 [D]. 重庆: 西南大学, 2024.

- [33] 李金昊, 郝金倩, 李楠洋等. 番茄 SULTR 基因家族的鉴定与分析 [J/OL]. (2023-08-25) [2024-06-19]. <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20230823.1453.006>.
- [34] 毕晨曦, 杨宇昕, 于月华, 等. 小麦 bZIP 家族转录因子的鉴定及其在盐胁迫条件下的表达分析 [J]. 分子植物育种, 2021, 19(15): 4887-4895.
- [35] 王春妹, 王梅, 王红霞, 等. 干旱胁迫下藜麦种子糖代谢转录组学研究 [J]. 植物遗传资源学报, 2024, 25(8): 1370-1384.
- [36] JAKOBY M, WEISSHAAR B, DRÖGE-LASER W, et al. BZIP Transcription Factors in Arabidopsis [J]. Trends in Plant Science, 2002, 7(3): 106-111.
- [37] Z G E, ZHANG Y P, ZHOU J H, et al. Mini Review Roles of the bZIP Gene Family in Rice [J]. Genetics and Molecular Research, 2014, 13(2): 3025-3036.
- [38] SCHÜTZE K, HARTER K, CHABAN C. Post-Translational Regulation of Plant bZIP Factors [J]. Trends in Plant Science, 2008, 13(5): 247-255.
- [39] LLORCA C M, POTSCHIN M, ZENTGRAF U. BZIPs and WRKYs: Two Large Transcription Factor Families Executing Two Different Functional Strategies [J]. Frontiers in Plant Science, 2014, 5: 169.
- [40] ORELLANA S, YAÑEZ M, ESPINOZA A, et al. The Transcription Factor SIAREB1 Confers Drought, Salt Stress Tolerance and Regulates Biotic and Abiotic Stress-Related Genes in Tomato [J]. Plant, Cell and Environment, 2010, 33(12): 2191-2208.
- [41] PAN Y L, HU X, LI C Y, et al. SlbZIP38, a Tomato bZIP Family Gene Downregulated by Abscisic Acid, Is a Negative Regulator of Drought and Salt Stress Tolerance [J]. Genes, 2017, 8(12): 402.
- [42] KARNIEL U, ADLER BERKE N, MANN V, et al. Perturbations in the Carotenoid Biosynthesis Pathway in Tomato Fruit Reactivate the Leaf-Specific Phytoene Synthase 2 [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 844748.
- [43] 马超, 马兵钢, 郝青南, 等. 番茄红素 β 环化酶基因(Lyc- β)RNAi 载体构建及表达鉴定 [J]. 农业生物技术学报, 2010, 18(1): 10-17.
- [44] 杨亮, 刘欢, 马燕勤, 等. 利用 CRISPR/Cas9 技术创制高番茄红素番茄新材料 [J]. 园艺学报, 2024, 51(2): 253-265.

责任编辑 崔玉洁

包颖