

DOI:10.3969/j.issn.1003-5060.2026.02.013

# 利用 CRISPR/Cas9 基因编辑技术构建番茄 *SIGATA1* 突变体

姜杏<sup>1</sup>, 刘永胜<sup>1</sup>, 吴子睿<sup>2</sup>, 徐雨<sup>2</sup>, 苗敏<sup>2</sup>

(1. 四川大学 生命科学学院, 四川 成都 610065; 2. 合肥工业大学 食品与生物工程学院, 安徽 合肥 230601)

**摘要:** GATA 作为一类广泛存在于真核生物中的转录因子, 在植物各生长发育阶段和逆境胁迫响应过程中发挥着至关重要的作用。为探究转录因子 *SIGATA1* 在番茄植株生长发育和逆境胁迫响应中的具体生物学功能, 文章通过实时荧光定量聚合酶链式反应 (polymerase chain reaction, PCR) 对 *SIGATA1* 基因表达模式进行分析, 并利用 CRISPR/Cas9 基因编辑技术对 *SIGATA1* 基因进行编辑。结果表明: *SIGATA1* 基因在各组织中均有表达, 在种子中的表达量最高; *SIGATA1* 基因的表达受高盐、干旱、高温及病原菌丁香假单胞菌 (*Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000, *Pst* DC3000) 的影响; 通过根癌农杆菌介导的遗传转化体系和 CRISPR/Cas9 基因编辑技术获得 4 株稳定遗传的 *SIGATA1* 基因敲除突变体, 为番茄品种改良提供新的遗传材料。该研究为探究 *SIGATA1* 基因的功能奠定了基础。

**关键词:** 番茄; *SIGATA1* 基因; 基因编辑; CRISPR/Cas9; 逆境胁迫

中图分类号: Q789

文献标志码: A

文章编号: 1003-5060(2026)02-0226-07

## Targeted editing of *SIGATA1* in tomato via CRISPR/Cas9

JIANG Xing<sup>1</sup>, LIU Yongsheng<sup>1</sup>, WU Zirui<sup>2</sup>, XU Yu<sup>2</sup>, MIAO Min<sup>2</sup>

(1. College of Life Sciences, Sichuan University, Chengdu 610065, China; 2. School of Food and Biological Engineering, Hefei University of Technology, Hefei 230601, China)

**Abstract:** GATA transcription factors are widely present in eukaryotes that play a crucial role in various biological processes, including growth, development, and environmental stress response. To investigate the specific biological functions of the *SIGATA1* in tomatoes, quantitative real-time polymerase chain reaction (qRT-PCR) and CRISPR/Cas9 editing technology were applied to analyzing the expression pattern of the *SIGATA1* and constructing the *SIGATA1* knocked-out transgenic lines. The results revealed that the *SIGATA1* was expressed in all tissues, with the highest expression level observed in seeds. Moreover, the expression of the gene was affected by salt stress, drought stress, heat stress, and the pathogen *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 (*Pst* DC3000) infection. Two dual-target CRISPR/Cas9 knockdown vectors were successfully constructed, and four stable genetic knockout plants of the *SIGATA1* were obtained by using *Agrobacterium*-mediated transformation system. The findings of this study provide valuable insights into the function of the *SIGATA1* and offer new genetic materials for the improvement of tomato varieties.

**Key words:** tomato (*Solanum lycopersicum*); *SIGATA1* gene; gene editing; CRISPR/Cas9; environmental stress

番茄 (*Solanum lycopersicum*) 因果实种类繁多、营养价值丰富且风味独特、食用和加工方式多

样等优点, 具有极高的经济价值, 在农业生产中具有重要作用, 现已在世界范围内广泛种植<sup>[1]</sup>。此

收稿日期: 2023-12-26; 修回日期: 2024-01-30

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (31970345)

作者简介: 姜杏 (1997—), 女, 四川自贡人, 四川大学硕士生;

刘永胜 (1964—), 男, 重庆市人, 博士, 四川大学教授, 博士生导师;

苗敏 (1982—), 女, 山西曲沃人, 博士, 合肥工业大学副教授, 硕士生导师, 通信作者, E-mail: minmiao@hfut.edu.cn.

外,番茄多为二倍体,因种质资源丰富以及遗传图谱精度高、基因组较小、遗传转化再生体系成熟等特点,被作为重要模式植物广泛应用于科学研究中<sup>[2]</sup>。

转录因子是一类可以与靶基因启动子的特定序列结合以调节基因转录速率的蛋白质,在植物生长发育和胁迫响应中发挥着重要作用。GATA 是一类广泛存在于真核生物中的转录因子,因其能够特异性识别并结合基因启动子中的 5'-(T/A)WGATAR(A/G)-3' 基序而得名,其 DNA 结合域大多具有一个典型的 IV 类(C-X<sub>2</sub>-C-X<sub>17-20</sub>-C-X<sub>2</sub>-C)锌指结构<sup>[3]</sup>。植物中的首个 GATA 转录因子从烟草中克隆得到,命名为 *NTL1*,是粗糙脉胞菌 GATA 家族成员 *NTL2* 的同源物<sup>[4]</sup>。随着生物技术和生物信息学的发展,对于 GATA 转录因子基因家族的研究也逐步加深。目前,植物中拟南芥<sup>[5]</sup>、玉米<sup>[6]</sup>、油菜<sup>[7]</sup>、大豆<sup>[8]</sup> 等多个物种的 GATA 转录因子家族成员被克隆并鉴定。对于拟南芥 GATA 基因功能的研究较为丰富,结果表明其在种子萌发、叶片发育、花器官发育等生长发育过程中发挥着至关重要的作用<sup>[9]</sup>。此外,杨树的 GATA 转录因子 *PdGNC1* 可以激活 *PdH-KX1* 以提高保卫细胞中 NO 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的含量,最终减小气孔的开度并提高植株抗旱性<sup>[10]</sup>。甘薯 *IbGATA24* 可由多种非生物胁迫刺激诱导,并与 *IbCOP9-5a* 蛋白互作并调节脱落酸和活性氧(reactive oxygen species, ROS)积累,正向调节耐旱性和耐盐性<sup>[11]</sup>。在水稻中的研究表明, *OsGATA16* 可以抑制冷胁迫相关的基因 *OsWRKY45-1* 的表达以提高水稻苗期的耐寒性<sup>[12]</sup>。因此,转录因子 GATA 除参与调控植株生长发育过程这一重要生理过程外,在植物逆境胁迫中也发挥着至关重要的作用。

番茄 GATA 基因家族包含 30 个成员,目前大多数 GATA 基因仍未被表征,其在调控番茄生长发育和逆境胁迫响应中的功能及分子机制的相关研究并不多。文献<sup>[13]</sup>研究表明,番茄 *SIGATA6* 可以促进生长素的合成及运输,延缓番茄花柄的脱落;文献<sup>[14]</sup>研究分析了番茄 GATA 家族中 14 个成员的胁迫反应表达模式,发现该家族中的部分成员对干旱胁迫有显著响应,特别是 *SIGATA17* 在干旱胁迫早期迅速上调;文献<sup>[15]</sup>研究发现,过表达 *SIGATA17* 可以提高苯丙氨酸解氨酶(PAL)的酶活性,从而调节苯丙类生物合成途径的活性以提高番茄植株的抗旱性;文献<sup>[16]</sup>研究发现, *SIGATA17* 敲除植株对盐胁迫的耐受性降低,

在拟南芥中异源表达 *SIGATA17* 促进了拟南芥种子在盐、干旱条件下的萌发,但在萌发后生长阶段对盐敏感。目前,对番茄 GATA 家族部分成员在干旱胁迫及盐胁迫中调控机制的研究较多,但关于该家族中其他成员的研究报道不多。

本课题组在探究胁迫响应调控网络的工作中鉴定到一个番茄 GATA 转录因子家族成员 *Sl-GATA1*(Solyc09g091250.2),因此本研究以番茄野生型番茄栽培变种 Ailsa Craig(AC)为实验材料,对转录因子 *SIGATA1* 组织特异性及逆境胁迫诱导下的表达模式进行分析,以揭示其可能的生物学功能。基于 CRISPR/Cas9 基因编辑系统,通过农杆菌介导的遗传转化体系,获取 4 株独立的 *SIGATA1* 基因敲除突变体,为研究 *SIGATA1* 基因功能及其分子机制研究提供一定的种质资源和基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

本研究以野生型番茄 Ailsa Craig(AC)为实验材料,培养条件为 16 h 光照、8 h 黑暗,温度(21±2)℃,湿度 65%,土壤为商品化营养土;CRISPR/Cas9 植物基因敲除用到的载体有 pKSE401 和 pCBC-DT1T2;大肠杆菌菌株为 DH5 $\alpha$ ,根癌农杆菌菌株为 AGL1,均保存于本实验室-80℃冰箱。

### 1.2 实验方法

#### 1.2.1 取样方法

选取生长状态良好的野生型番茄 AC 植株的根、茎、叶、花、未熟绿果、成熟绿果、破色期果实、红熟果及种子等组织样品保存至-80℃冰箱。对生长一致且长势良好的 5 周龄番茄幼苗进行盐、干旱、高温及病原菌丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000, *Pst* DC3000)胁迫处理。其中 300 mmol/L NaCl 盐胁迫处理和 400 mmol/L 甘露醇干旱胁迫处理后于 0、6、12、24 h 取叶片样品;40℃高温和病原菌 *Pst* DC3000 (OD<sub>600</sub> 为 5×10<sup>-5</sup>)处理后于 0、2、4、8 h 取样,所有样品保存至-80℃冰箱。

#### 1.2.2 实时荧光定量 PCR

利用 Trizol 法提取样品的 RNA 并反转录获得 cDNA。根据 *SIGATA1* 基因序列设计定量引物,聚合酶链式反应(polymerase chain reaction, PCR)的引物序列见表 1 所列。以 *SlUBI3* 为内参,通过 2<sup>- $\Delta\Delta C_t$</sup>  方法计算基因的相对表达量,用

Origin 对基因表达结果进行统计和绘制柱状图, \*\* 表示数据间存在显著性差异 ( $P < 0.01$ )。每个样品进行 3 次生物学重复及 3 次技术重复。

表 1 引物序列

引物名称	序列(5'→3')
SIGATA1-RT-F	AGCATAAGATTGGTGTGGGAG
SIGATA1-RT-R	CTTCAATACCTCCATCTCGAGC
SIUBI3-RT-F	AGGTTGATGACACTGGAAAGGT
SIUBI3-RT-R	AATCGCCTCCAGCCTTGTGTGTA

### 1.2.3 SIGATA1 基因载体的构建

本文根据番茄 SIGATA1 序列特征,通过 CRISPR/Cas9 靶点设计网站 Benchling (<https://>

[benchling.com/](https://benchling.com/)) 在第 1 外显子和第 2 外显子区域分别设计了 2 对编辑靶点,靶点序列见表 2 所列。以 pCBC-DT1T2 载体为模板进行四引物 PCR 扩增,反应程序为: 98 °C 3 min; 98 °C 15 s、60 °C 10 s、72 °C 30 s, 30 个循环; 72 °C 7 min。将纯化后 PCR 产物与 pKSE401 载体经 Bsa I 酶切后由 T4 连接酶连接,反应程序为 35 °C 5 h、50 °C 5 min、80 °C 10 min。连接产物转化大肠杆菌 DH5 $\alpha$ , 菌落进行 PCR 鉴定阳性克隆并测序,鉴定引物序列见表 2 所列。将测序正确的质粒转化至农杆菌 AGL1 菌株,并于 -80 °C 冰箱保存备用。

表 2 CRISPR/Cas9 载体构建及基因编辑植株鉴定引物序列

引物名称	引物序列(5'→3')	用途	
SIGATA1-BsF1	ATATATGGTCTCGATTGCCAACTGCATGTTTCATGGGTT	基因编辑载体构建	
SIGATA1-F01	TGCCAACTGCATGTTTCATGGGTTTTAGAGCTAGAAATAGC		
SIGATA1-R01	AACAAGAGAAGTTGAGAAGGTCCAATCTCTTAGTCGACTCTAC		
SIGATA1-BsR1	ATTATTGGTCTCGAAACAAGAGAAGTTGAGAAGGTCCAA		
SIGATA1-BsF2	ATATATGGTCTCGATTGCTTTTCGGAGAACCCGGGTAGTT		
SIGATA1-F02	TGCTTTTCGGAGAACCCGGGTAGTTTTAGAGCTAGAAATAGC		
SIGATA1-R02	AACTAGCCCGGTTTCAGTGCTGCAATCTCTTAGTCGACTCTAC		
SIGATA1-BsR2	ATTATTGGTCTCGAAACTAGCCCGGTTTCAGTGCTGCAA		
U626-IDF	TGTCCCAGGATTAGAATGATTAGGC		菌落 PCR 鉴定
U629-IDR	AGCCCTCTCTTTCGATCCATCAAC		
Cas9-F	AGACCGTGAAGGTTGTGGAC	Cas9 检测	
Cas9-R	TAGTGATCTGCCGTGTCTCG		
pKSE-SIGATA1-F1	AATGAAAATGGAGGATTT	靶点序列检测	
pKSE-SIGATA1-R1	GTTACAAGGGCAAATAGTCCA		
pKSE-SIGATA1-F2	CGATATAATCTAAATAATACAGTTA		
pKSE-SIGATA1-R2	GCAAATCCACCTCTCCGTC		

### 1.2.4 pKSE401-SIGATA1 番茄遗传转化

通过根癌农杆菌介导的番茄遗传转化体系,将含有 pKSE401-SIGATA1 基因编辑载体的农杆菌 AGL1 侵染预培养 2 d 的野生型番茄子叶暗培养 2 d 后,转移至含卡那霉素(Kanamycin, Kana)筛选培养基进行培养,待愈伤组织分化出苗后转移至生根培养基中诱导生根。将生根番茄组培苗移植到营养土中炼苗培养。

### 1.2.5 基因编辑植株的鉴定

遗传转化获得的番茄植株及野生型 AC 植株的幼嫩叶片经 CTAB 法提取获得总 DNA, PCR 扩增 Cas9 基因,筛选鉴定 DNA 水平阳性转化植株。在靶点上、下游约 200 bp 区域设计基因特异性引物,通过 PCR 扩增目的片段,进行序列测定,测序结果进一步鉴定基因敲除的效率、位点及类型,实验所用引物序列见表 2。

## 2 结果与分析

### 2.1 SIGATA1 基因组织特异性表达分析

为了探究番茄 SIGATA1 基因在组织中的表达模式,本文通过实时荧光定量 PCR 分析基因在番茄根(R)、茎(St)、叶(L)、花(F)、种子(Se)5 种不同组织以及未熟绿果(IG)、成熟绿果(MG)、破色期果(BR)、红果(RF)等不同发育阶段果实中的基因表达量,结果如图 1 所示。结果表明: SIGATA1 基因在番茄各组织中均有表达,为组成型表达模式,其中种子中的表达量最高,是基因在根中表达量的 12 倍;此外,在番茄果实发育的不同阶段, SIGATA1 基因的表达量随着番茄果实发育进程的发展同步升高。据此推测,番茄 SIGATA1 基因在种子萌发及果实发育中起重要作用。

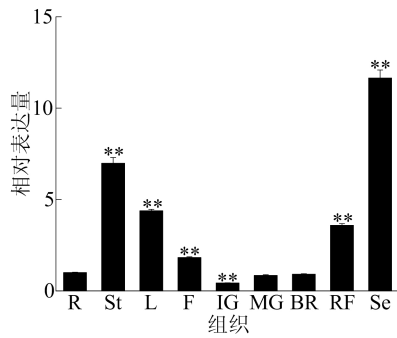


图 1 *SIGATA1* 基因组织特异性表达量

### 2.2 *SIGATA1* 基因受胁迫诱导的表达分析

为了进一步探究番茄 *SIGATA1* 基因是否参与对逆境胁迫的应答响应,本文分析了该基因在盐、干旱、高温及病原菌 *Pst* DC3000 胁迫处理后不同时间的表达情况,如图 2 所示。

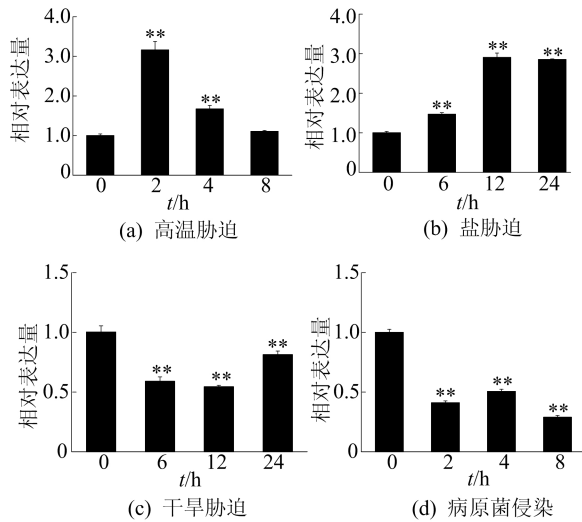


图 2 *SIGATA1* 基因逆境胁迫诱导表达量

由图 2 可知, *SIGATA1* 基因在受试的 4 种逆境胁迫下表现出不同的表达趋势,在遭受高温胁迫及盐胁迫时其表达量显著 ( $P < 0.01$ ) 诱导上调,在受到干旱胁迫及病原菌 *Pst* DC3000 侵染时基因表达受到明显的抑制作用。结果表明, *SIGATA1* 基因的表达受到上述逆境胁迫的影响,并且表现出响应的差异性。据此推测, *SIGATA1* 基因可能参与番茄对于逆境胁迫的响应,并以不同的方式调控下游靶标基因。

### 2.3 *SIGATA1* 基因载体构建分析

根据番茄参考基因组数据库 (<https://solgenomics.net/>) 中 *SIGATA1* 的基因序列和编码序列 (coding sequence, CDS) 可知, *SIGATA1* 位于番茄 2 号染色体,其 DNA 编码区全长为

2 546 bp,由 3 个外显子和 2 个内含子组成。根据基因序列拟将第 1 外显子和第 2 外显子作为基因敲除的靶标区域。利用靶点设计软件 Benchling 并综合中靶率和片段特异性,设计 2 组 *SIGATA1* 敲除靶点,如图 3a 所示。

为将每组的 2 个靶点同时重组到 CRISPR/Cas9 载体中,以 pCBC-DT1T2 载体为模板进行四引物 PCR 扩增,将靶点 1 插入 U6-26 启动子下游,靶点 2 插入 U6-29 启动子下游,将纯化后的 PCR 产物与 pKSE401 载体经 *Bsa* I 酶切后用 T4 连接酶连接构建敲除载体,如图 3b 所示。

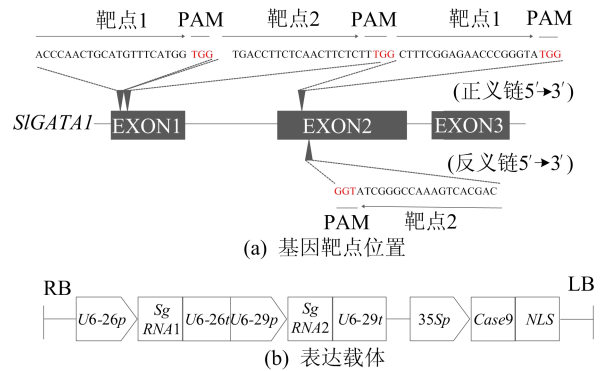


图 3 基因靶点位置和表达载体

将敲除载体转化至大肠杆菌 DH5 $\alpha$ ,在含 Kana 抗性的 LB 平板上挑取单克隆进行菌落 PCR 和测序鉴定。序列比对结果显示重组载体中 2 个靶点序列与设计序列一致,表明靶点准确连接到目的载体上。提取鉴定正确的重组质粒,并将其转化至农杆菌感受态 AGL1,挑取单菌落进行 PCR 验证,得到条带明亮清晰、长度约为 700 bp 的目标条带,如图 4 所示,表明 CRISPR/Cas9 基因敲除载体成功转化至根癌农杆菌 AGL1。图 4 中:M 表示 DL5000 DNA Marker;泳道 1~泳道 9 表示农杆菌菌落;+ 表示正对照。

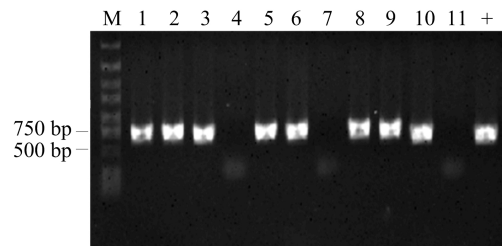


图 4 菌落 PCR 鉴定

### 2.4 *SIGATA1* 基因的遗传转化分析

为获得 *SIGATA1* 基因敲除的番茄植株,以野

生型番茄 AC 为背景材料,利用根癌农杆菌介导的番茄遗传转化体系进行遗传转化,如图 5 所示。

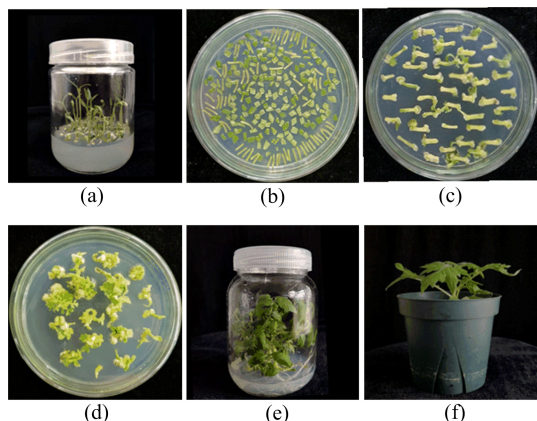


图 5 根癌农杆菌介导的 *SIGATA1* 基因的遗传转化过程

野生型番茄 AC 种子经 75% 酒精和 15% 次氯酸钠消毒后接种于无菌培养基中, 28 °C 培养 4~5 d; 将无菌 AC 幼苗的子叶及嫩茎剪切为适宜大小并预培养 2 d; 采用含有基因编辑载体的 AGL1 农杆菌( $OD_{600}$  为 0.5~0.7) 侵染液侵染番茄子叶及嫩茎后转入共培养培养基暗培养 2 d; 在含有 Kana 的筛选平板 K60(60 mg/L)、K65(65 mg/L)、K70(70 mg/L) 中依次进行转盘培养, 诱导愈伤组织形成并分化, 转盘周期为 20~25 d; 最后将成功分化出芽的愈伤组织转移到生根培养基中诱导生根, 将获得的组培生根苗后移

栽至营养土中炼苗培养并鉴定。

## 2.5 基因敲除植株鉴定及编辑位点检测

提取组培再生植株以及野生型番茄 AC 的 DNA, 根据 Cas9 蛋白 DNA 序列设计特异性引物, 通过 PCR 扩增组培再生植株中的 *Cas9* 基因。结果表明, 再生植株中有 6 株检测到 Cas9 蛋白的基因, 表明 CRISPR-*SIGATA1* 基因编辑载体被成功转入番茄 AC 受体, 靶位点可能被成功编辑, 如图 6 所示。图 6 中: M 表示 DL5000 DNA Marker; 泳道 1~泳道 8 表示组培再生植株; + 表示正对照; WT 表示野生型植株。

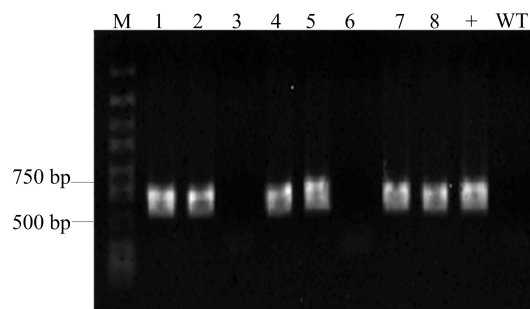


图 6 *SIGATA1* 基因遗传转化植株 PCR 鉴定

为了进一步确定 *SIGATA1* 基因的靶标位点是否产生突变, 对 Cas9 蛋白基因检测阳性的 T 代植株的目标基因靶点区域进行 PCR 扩增和测序分析, 结果如图 7 所示。

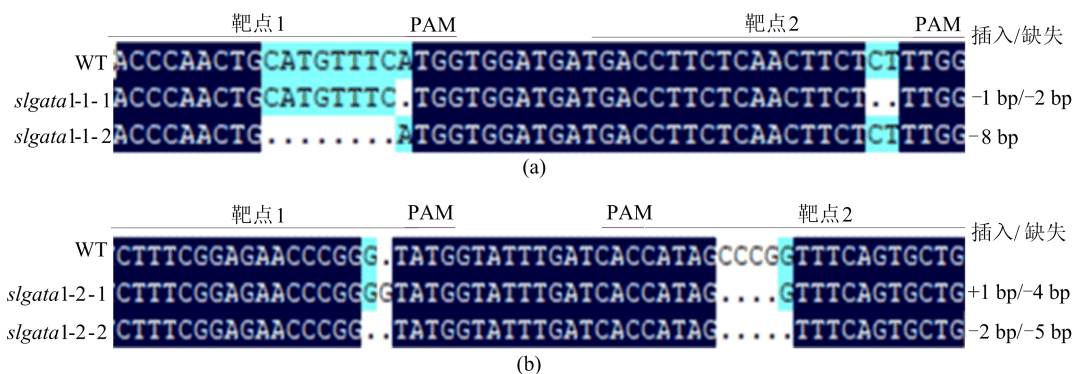


图 7 *SIGATA1* 基因的遗传转化植株编辑靶点的测序序列与野生型(WT)序列比对结果

由图 7 可知, 共有 4 株 Cas9 蛋白基因检测阳性株靶点序列发生突变, 分别命名为 *slgata1-1-1*、*slgata1-1-2*、*slgata1-2-1*、*slgata1-2-2*。其中:*slgata1-1-1* 在靶点 1 中发生 1 bp 缺失, 在靶点 2 中发生 2 bp 缺失;*slgata1-1-2* 在靶点 1 中发生 8 bp 缺失;*slgata1-2-1* 在靶点 1 中发生 1 bp 插入, 在靶点 2 中发生 4 bp 缺失;*slgata1-2-2* 在

靶点 1 中发生 1 bp 缺失, 在靶点 2 中发生 5 bp 缺失。由于上述突变会导致靶点后续序列碱基移码和终止密码子提前, 使翻译提前终止, 产生较小且不具功能的蛋白。结果表明, 本研究设计的 2 对靶点形成的 sgRNA 可以引导 Cas9 蛋白实现对 *SIGATA1* 基因序列的高效编辑, 从而获得番茄 *SIGATA1* 基因特异性编辑的突变体植株。

### 3 讨 论

GATA 作为一类广泛存在于真核生物中的转录因子,在植物生长发育过程中发挥着重要作用。研究发现,*AtGATA8* 在种子中大量积累,而在 *AtGATA8* 基因突变体的种子深度休眠,表明 *AtGATA8* 正向调节拟南芥种子的萌发<sup>[17]</sup>。在柑橘中,对果实大小与质量的数量性状位点定位分析结果表明,GATA 转录因子参与柑橘果实发育调控<sup>[18]</sup>。本文通过对番茄 AC 组织特异性表达模式分析发现,*SIGATA1* 基因在种子中表达量最高,且表达量随着番茄果实的发育逐渐增加,表明其参与番茄种子萌发及果实发育的调控。

此外,转录因子 GATA 还参与逆境胁迫的调控。对小麦 GATA 基因家族转录表达分析发现,经干旱和盐胁迫后 GATA 基因表达水平普遍升高。在拟南芥中过表达 *TaGATA62* 和 *TaGATA73* 基因可提高植株的抗旱性和耐盐性<sup>[19]</sup>。在烟草中,GATA 转录因子 *NtAGP1* 可与 *NtMYB2* 竞争性结合 *NtPAL* 基因启动子基序并调控该基因的表达,从而应答生物胁迫<sup>[20]</sup>。本文对 *SIGATA1* 基因在经盐、干旱、高温胁迫及病原菌 *Pst* DC3000 侵染后的表达模式分析表明,*SIGATA1* 基因的表达受这 4 类逆境胁迫影响,暗示该基因在这些逆境胁迫响应中发挥着重要作用。

CRISPR/Cas9 系统是一种新兴的基因编辑系统,能够高效地使受体材料的目的基因产生突变,在各类作物中得到了广泛的应用。文献[21]通过构建 CRISPR/Cas9 重组载体,实现了对马铃薯的基因编辑;文献[22]利用 CRISPR/Cas9 基因编辑技术获得了 lncRNA1459 的功能丧失突变体,使其乙烯的产生和番茄红素的积累受到影响,抑制番茄果实的成熟;文献[23]通过 CRISPR/Cas9 系统对油菜脂肪酸去饱和酶基因 *FAD2* 进行编辑,并对编辑后代进行回交得到稳定遗传株系的种子,其油酸含量相较于野生型显著增加;文献[24]利用 CRISPR/Cas9 技术对番茄盐胁迫负调节因子 *HyPRP1* 进行敲除,提高了植株在种子萌发及营养生长阶段的耐盐性。由此可见,利用 CRISPR/Cas9 技术构建植物基因突变体,对研究基因功能及其分子机制和改善作物种质及重要农艺性状具有重要意义。本文以番茄转录因子 *SIGATA1* 基因为对象,构建了 2 个双靶点 CRISPR/Cas9 重组载体,通过根癌农杆菌介导的遗传转化体系获得了 4 株独立的 *SIGATA1*

基因敲除突变体,为研究 *SIGATA1* 基因在植株生长发育及逆境胁迫响应中的作用奠定基础,同时也为番茄品种改良提供遗传材料。

### [参 考 文 献]

- [1] ZHANG J, LIU S, ZHU X, et al. A comprehensive evaluation of tomato fruit quality and identification of volatile compounds[J]. *Plants*, 2023, 12(16): 29-47.
- [2] RUF S, BOCK R. Plastid transformation in tomato: a vegetable crop and model species[J]. *Methods in Molecular Biology*, 2021, 2317: 217-228.
- [3] CLAUS S, PETER M S, CRYSTEN E B. Plant GATA factors: their biology, phylogeny, and phylogenomics[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2022, 73: 123-148.
- [4] DANIEL V F, CABOCHE M. A tobacco cDNA clone encoding a GATA-1 zinc finger protein homologous to regulators of nitrogen metabolism in fungi[J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 1993, 240(3): 365-373.
- [5] TEAKLE G R, MANFIELD I W, GRAHAM J F, et al. *Arabidopsis thaliana* GATA factors: organisation, expression and DNA-binding characteristics[J]. *Plant Molecular Biology*, 2002, 50(1): 43-57.
- [6] HU Y, HUANG J, YU L, et al. Identification, characterization, and expression profiling of maize GATA gene family in response to abiotic and biotic stresses[J]. *Agronomy*, 2023, 13(7): 1921.
- [7] ZHU W, GUO Y, CHEN Y, et al. Genome-wide identification, phylogenetic and expression pattern analysis of GATA family genes in *Brassica napus* [J]. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1): 543.
- [8] ZHANG C, HOU Y, HAO Q, et al. Genome-wide survey of the soybean GATA transcription factor gene family and expression analysis under low nitrogen stress[J]. *PLoS ONE*, 2015, 10(4): 125-174.
- [9] 王娟, 兰海燕. GATA 转录因子对植物发育和胁迫响应调控的研究进展[J]. *植物生理学报*, 2016, 52(12): 1785-1794.
- [10] SHEN C, ZHANG Y, LI Q, et al. *PdGNC* confers drought tolerance by mediating stomatal closure resulting from NO and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> production via the direct regulation of *PdHXX1* expression in *Populus* [J]. *New Phytologist*, 2021, 230(5): 1868-1882.
- [11] ZHU H, ZHAI H, HE S Z, et al. A novel sweetpotato GATA transcription factor, *IbGATA24*, interacting with *IbCOP9-5a* positively regulates drought and salt tolerance [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2022, 194: 104735.
- [12] ZHANG H J, WU T, LI Z, et al. *O<sub>s</sub>GATA16*, a GATA transcription factor, confers cold tolerance by repressing *O<sub>s</sub>WRKY45-1* at the seedling stage in rice [J]. *Rice*, 2021, 14: 42.
- [13] 闫雪梅. *KD1* 与 *GATA6* 模块通过抑制生长素极性运输诱导番茄花柄脱落功能解析[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2022.

- [14] YUAN Q, ZHANG C, ZHAO T, et al. A genome-wide analysis of GATA transcription factor family in tomato and analysis of expression patterns[J]. International Journal of Agricultural and Biological Engineering, 2018, 20: 1274-1282.
- [15] ZHAO T, WU T, PEI T, et al. Overexpression of *SIGATA17* promotes drought tolerance in transgenic tomato plants by enhancing activation of the phenylpropanoid biosynthetic pathway[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 634888.
- [16] WANG Y Q, CAO X Y, ZHANG D K, et al. *SIGATA17*, a tomato GATA protein, interacts with *SIHY5* to modulate salinity tolerance and germination[J]. Environmental and Experimental Botany, 2023, 206: 105-191.
- [17] LIU P P, KOIZUKA N, MARTIN R C, et al. The *BME3* (Blue Micropylar End 3) GATA zinc finger transcription factor is a positive regulator of Arabidopsis seed germination [J]. Plant Journal, 2005, 44(6): 960-971.
- [18] 罗艾, 龚桂芝, 彭祝春, 等. 柑橘果实大小与质量的遗传分析和数量性状位点定位[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2021, 47(6): 719-728.
- [19] DU X, LU Y, SUN H, et al. Genome-wide analysis of wheat GATA transcription factor genes reveals their molecular evolutionary characteristics and involvement in salt and drought tolerance[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 24(1): 27.
- [20] SUGIMOTO K, TAKEDA S, HIROCHIKA H. Transcriptional activation mediated by binding of a plant GATA-type zinc finger protein AGP1 to the AG-motif (AGATCAA) of the wound-inducible Myb gene *NtMyb2* [J]. Plant Journal, 2003, 36(4): 550-564.
- [21] NADAKUDUTI S S, STARKER C G, VOVTAS D F, et al. Genome editing in potato with CRISPR/Cas9[J]. Plant Genome Editing with CRISPR Systems, 2019, 1917: 183-201.
- [22] RAN L, DAQI F, BENZHONG Z, et al. CRISPR/Cas9 mediated mutagenesis of *lncRNA1459* alters tomato fruit ripening[J]. The Plant Journal, 2019, 97(4): 795.
- [23] OKUZAKI A, OGAWA T, KOIZUKI C, et al. CRISPR/Cas9-mediated genome editing of the fatty acid desaturase 2 gene in *Brassica napus* [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2018, 131: 63-69.
- [24] TRAN M T, DOAN D T H, KIM J, et al. CRISPR/Cas9-based precise excision of *SIHyPRP1* domain(s) to obtain salt stress-tolerant tomato[J]. Plant Cell Reports, 2021, 40(6): 999-1011.

(责任编辑 闫杏丽)

**(上接第 225 页)**

进行检测和分析, 分析结果可为制定糯米粉相关标准、明确糯米粉特征标准指定范围、细化糯米粉标准指标等级、推动糯米粉标准的系统化发展提供理论依据, 进而规范糯米粉的生产加工, 制定科学、实用、可操作性强的产品标准, 引导和规范糯米粉标准化生产, 维持正常健康的市场经济秩序。

**【参 考 文 献】**

- [1] GAO X, ZHANG W, ZHOU G. Effects of glutinous rice flour on the physiochemical and sensory qualities of ground pork patties [J]. LWT-Food Science and Technology, 2014, 58(1): 135-141.
- [2] QIN Y, LIU C, JIANG S, et al. Functional properties of glutinous rice flour by dry-heat treatment [J]. PLoS ONE, 2016, 11(8): 160371.
- [3] FEI S, JIAN W, YIBIN Y, et al. Differentiation of Chinese rice sakes from different wineries based on mineral elemental fingerprinting [J]. Food Chemistry, 2013, 141(4): 4026-4030.
- [4] JI Y, ZHU K, QIAN H, et al. Staling of cake prepared from rice flour and sticky rice flour [J]. Food Chem, 2007, 104: 53-58.
- [5] 任真真, 李力, 郑学玲. 不同制备工艺对糯米粉特性及面条品质的影响[J]. 食品研究与开发, 2018, 39(18): 88-94.
- [6] 周显青, 夏稳稳, 张玉荣. 我国糯米粉加工及其质量控制技术现状与展望[J]. 粮油食品科技, 2013, 21(3): 1-6.
- [7] 周兴伍, 詹兵, 杨俊生, 等. 我国糯米粉行业的现状及糯米粉国家标准制订的思路[J]. 粮食与饲料工业, 2009(4): 1-4.
- [8] 朱财生. 糯米粉的研究进展[J]. 现代食品, 2018(16): 7-9.
- [9] 卫生部食品卫生监督检验所. 食品安全国家标准 食品中蛋白质的测定: GB 5009. 5—2016[S]. [出版者不详: 出版地不详], 2016: 1-4.
- [10] 国家食品药品监督管理总局. 食品安全国家标准 食品中脂肪的测定: GB 5009. 6—2016[S]. [出版者不详: 出版地不详], 2016: 1-13.
- [11] 国家卫生和计划生育委员会. 食品安全国家标准 食品中水分的测定: GB 5009. 3—2016[S]. [出版者不详: 出版地不详], 2016: 1-8.
- [12] 国家卫生和计划生育委员会. 食品安全国家标准 食品中灰分的测定: GB 5009. 4—2016[S]. [出版者不详: 出版地不详], 2016: 1-7.
- [13] 国家质量监督检验检疫总局. 大米 直链淀粉含量的测定: GB/T 15683—2008[S]. [出版者不详: 出版地不详], 2008: 1-11.
- [14] 黄岩, 张燕萍. 双波长法测定糯米粉支链淀粉的含量[J]. 食品科技, 2014, 39(7): 138-141.
- [15] 周兴伍, 詹兵, 杨俊生, 等. 我国糯米粉行业的现状及糯米粉国家标准制订的思路[J]. 粮食与饲料工业, 2009(4): 1-4.

(责任编辑 闫杏丽)