

刘 潮, 韩利红, 宋培兵, 等. 辣椒类甜蛋白基因家族鉴定及表达分析[J]. 江苏农业学报, 2018, 34(1): 122-129.  
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2018.01.018

## 辣椒类甜蛋白基因家族鉴定及表达分析

刘 潮, 韩利红, 宋培兵, 王德琴, 王海波, 唐利洲

(曲靖师范学院云南高原生物资源保护与利用研究中心/生物资源与食品工程学院/云南省高校云贵高原动植物多样性及生态适应性进化重点实验室, 云南 曲靖 655011)

**摘要:** 为了在全基因组水平上了解辣椒类甜蛋白基因(*TLP*)家族特征, 本研究通过生物信息学方法, 利用辣椒基因组数据库, 对筛选的 28 个辣椒 *TLP* 家族成员进行鉴定, 对结构功能、聚类及时空表达进行分析。结果表明, 辣椒 *TLP* 家族基因主要分为 4 种结构类型, 基因分布在 9 条染色体上。系统发育分析结果显示, 辣椒 *TLP* 家族基因属于 8 个聚类组, 其中成员最多的聚类组 5 中的基因主要来自 1 号染色体。基因启动子区顺式作用元件分析发现多个激素响应元件、生物/非生物响应元件。时空表达分析结果表明, 多数辣椒 *TLP* 家族基因在各器官和果实发育的各阶段均有较高表达, 各成员在时空表达上具有器官特异性。本研究为辣椒 *TLP* 家族基因的克隆及其在植物生长及对抗胁迫方面的研究奠定了基础。

**关键词:** 辣椒; 类甜蛋白基因; 生物信息学

**中图分类号:** S641.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2018)01-0122-08

## Identification and expression analysis of thaumatin-like protein gene in pepper

LIU Chao, HAN Li-hong, SONG Pei-bing, WANG De-qin, WANG Hai-bo, TANG Li-zhou

(Center for Yunnan Plateau Biological Resources Protection and Utilization/College of Biological Resource and Food Engineering/Key Laboratory of Yunnan Province Universities of the Diversity and Ecological Adaptive Evolution for Animals and Plants on Yungui Plateau, Qujing Normal University, Qujing 655011, China)

**Abstract:** To understand the characteristics of pepper thaumatin-like protein (*TLP*) gene family on the genomic level, gene structure and phylogenesis of 28 pepper *TLP* family members were analyzed and identified through pepper genome database and bioinformatics methods. The results showed that the pepper *TLP* gene structure was classified into four types, and *TLP* genes distributed on nine of twelve chromosomes. Phylogenetic analysis showed that the pepper *TLP* family genes were classified into eight evolutionary groups. Most members of group five mainly derived from the first chromosome. The spatiotemporal expression analysis showed that most of the *TLP* family genes were highly expressed in various organs and fruit development stages. Each member had organ specificity in temporal and spatial expression. This study laid a foundation for cloning of pepper *TLP* genes and further functional dissection in organ development.

**Key words:** *Capsicum annuum*; thaumatin-like protein gene; bioinformatics

收稿日期: 2017-07-18

基金项目: 国家自然科学基金项目(31460179); 云南省高校科技创新团队项目[云教科(2014)14号]

作者简介: 刘 潮(1980-), 男, 河北景县人, 博士, 讲师, 研究方向为分子植物病理学。(E-mail) liuchao@mail.qjnu.edu.cn

通讯作者: 唐利洲, (E-mail) tanglizhou@163.com

类甜蛋白(Thaumatococcus danielli)因与西非竹笋(Thaumatococcus danielli)果实中分离到的甜蛋白序列有较高的同源性而得名, 主要包括类索玛甜蛋白和渗透蛋白(Osmotin), 属于病程相关蛋白第5家族, 存在于多种植物、动物及微生物中<sup>[1-2]</sup>, 能被

多种生物或非生物信号所诱导表达<sup>[3]</sup>,参与植物的防御反应<sup>[4-5]</sup>。*TLP* 转基因或过表达植物提高了对病原的抗性<sup>[6-8]</sup>和胁迫环境的耐受性<sup>[8-9]</sup>。体外试验结果表明 *TLPs* 具有抗真菌活性<sup>[10]</sup>,可通过裂解真菌孢子,抑制孢子萌发等方式对病原性和非病原性真菌产生抑制作用<sup>[1]</sup>。*TLPs* 也参与了植物的发育进程,一些果实成熟时多个 *TLP* 基因高表达<sup>[11-13]</sup>。*TLPs* 在多种水果、农作物和花粉中具有致敏原活性<sup>[14]</sup>。目前,已鉴定出 28 个拟南芥 *TLPs*、31 个水稻 *TLPs* 和 55 个杨树 *TLPs*<sup>[15-16]</sup>。研究者发现,水稻和拟南芥 *TLP* 基因存在染色体内和染色体间复制现象<sup>[17]</sup>,系统发育分析显示 *TLP* 基因在生物进化上发生了不对称的增加<sup>[2]</sup>,陆生植物进化过程中 *TLP* 基因含量和多样性得到显著增加<sup>[18]</sup>。

目前对 *TLP* 家族的研究主要限于拟南芥和水稻等模式植物,而辣椒(*Capsicum annuum*)中该家族的研究未见报道。辣椒属于茄科辣椒属,原产墨西哥,因其维生素 C 含量高以及食药等多重特殊功效,在世界各国普遍栽培。辣椒苗期、成株期均易发生多种病害,往往造成辣椒生产上毁灭性的损失<sup>[19-20]</sup>。为全面了解辣椒基因组中 *TLP* 家族基因结构和功能特征,本研究从基因组水平上分析 *TLP* 家族基因的数目和结构、染色体位置分布、启动子区顺式作用元件、蛋白保守基序、系统进化及时空表达,为进一步研究该家族成员的生物学功能奠定基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 辣椒 *TLP* 家族数据获取与鉴定

辣椒(*C. annuum*)基因组大小为2 936 Mb,分布于12条染色体<sup>[21]</sup>。以典型 *TLP* 蛋白 1Z3Q(*Musa acuminata*)为探针,分别搜索 GenBank 辣椒蛋白数据库和辣椒基因组数据库(<http://peppersequence.genomics.cn>),候选蛋白序列在 SMART 数据库(<http://smart.embl-heidelberg.de/>)中对蛋白功能域进行确认,剔除重复序列和不含索马甜家族典型结构域(Thaumatococcus, THN)序列。

### 1.2 辣椒 *TLP* 蛋白理化特性分析

蛋白质理化特征通过 Expasy(<http://www.expasy.org/tools/>)预测,蛋白质信号肽使用 SignalP(<http://www.cbs.dtu.dk/services/SignalP/>)预测,蛋白质疏水性使用 ProtScale(<http://web.expasy.org/>

protScale/)预测。

### 1.3 辣椒 *TLP* 基因及其染色体定位分析

辣椒 *TLP* 蛋白对应的基因序列和编码序列(Coding sequence, CDS)从辣椒基因组数据库中下载。使用基因结构显示系统(<http://gsds.cbi.pku.edu.cn/index.php>)绘制基因结构示意图。通过 MEME SUITE 在线工具(<http://meme-suite.org/tools/meme>)预测辣椒 *TLPs* 序列的保守基序,基序搜索数目为5,其他参数为默认设置。通过 Mapinspector(<http://mapinspector.software.informer.com/>)绘制染色体基因位置分布图。

### 1.4 辣椒 *TLP* 蛋白氨基酸序列比对与系统进化分析

使用 Clustal X 对 *TLP* 蛋白氨基酸序列进行比对,应用 MEGA 5.0 软件,采用邻接法(Neighbor-Joining, NJ)构建系统发育树。NJ 进化树分析步长为1 000,采用泊松校正(Poisson correction)的方法计算距离,其余参数取默认值。

### 1.5 辣椒 *TLP* 基因启动子区特征分析

通过 GenBank 数据库获取辣椒 *TLP* 家族基因转录起始位点上游 1 kb 序列,通过 PlantCARE(<http://oberon.fvms.ugent.be:8080/PlantCARE/>)数据库进行基因启动子区顺式作用元件分析。

### 1.6 辣椒 *TLP* 基因时空表达分析

从 NCBI GEO 数据库中下载已发表的辣椒转录组数据<sup>[22]</sup>,组织特异性取样部位为根、茎、叶、蕾、花和9个发育时期的果实,果实9个发育时期为 F-Dev1(自花授粉阶段)、F-Dev2(果实长度1~3 cm)、F-Dev3(果实长度3~4 cm)、F-Dev4(果实长度4~5 cm)、F-Dev5(果实青熟阶段)、F-Dev6(果实成熟阶段)、F-Dev7(果实成熟后3 d)、F-Dev8(果实成熟后5 d)和 F-Dev9(果实成熟后7 d)。使用 Heml 1.0 软件绘制基因表达热图。

## 2 结果与分析

### 2.1 辣椒 *TLP* 家族成员的鉴定

本研究鉴定了28个具有 THN 结构域的辣椒 *TLP* 家族成员(表1)。蛋白质理化性质分析结果显示,最长的蛋白质序列 Capana08g002709 包含400个氨基酸残基,最短的 Capana01g002559 包含191个氨基酸残基,蛋白质分子量介于20 721~40 535,蛋白质等电点介于4.29~8.72,酸性蛋白占60.71%,且多数为疏水蛋白。

序列比对分析发现,26 个辣椒 TLPs 均含有 16 个半胱氨酸残基,成员 Capana01g002559 氨基酸数目较少,缺少前端信号肽序列,只含有 15 个半胱氨酸残基,成员 Capana04g002384 的 C 端包含跨膜序列,仅含有 9 个半胱氨酸残基。所有成员均具有索玛甜家族标签和保守的 REDDD 氨基酸残基,后者有助于蛋白质维持适当的三维构象和保持酸裂周围的表面静电势,对 TLPs 抗真菌活性至关重要<sup>[23]</sup>。

## 2.2 辣椒 TLP 家族基因结构及系统进化分析

基因结构分析发现,辣椒 TLP 家族基因主要有 4 种类型(图 1),其中不含内含子和含有 1 个、2 个和 3 个内含子的基因数目分别为 11、9、6 和 2,含有 1 个内含子的基因主要为 1 型相位类型,含有 2 个内含子的基因主要为 1~2 型相位组合类型。同一聚类组中内含子相位类型一致的基因可能来源于同一祖先基因或可能新近发生了基因复制扩张事件,而内含子相位不同的基因可能是发生了内含子单独获取或丢失的结果。

对辣椒 TLP 家族保守氨基酸基序分析,发现 5 类基序的保守性较强,分别为基序 1(TCGPTDYS-KFFKQACPDAYSAYDD)、基序 2(LDFYDVS-LVDGFNLPMVSPT)、基序 3(TWSGRIWGRTGC-NFD)、基序 4(VVGCKSACTAFGTDZYCCTGG)和基序 5(VNNCPYTVWPGLPGAGGAQL)。同一聚类组的辣椒 TLPs 含有的保守基序一致。28 条序列含有基序 2 和基序 3,27 条序列含有基序 1、基序 4 和基序 5。说明该家族蛋白保守性较强。

为全面了解辣椒 TLP 基因与其他物种同源基因的进化关系,分别选取了拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、水稻(*Oryza sativa*)和杨树(*Populus trichocarpa*)各 10 个 TLPs 与辣椒 28 个 TLPs 一起构建 NJ 系统聚类树(图 2)。本研究结果与前人研究结果<sup>[2,16]</sup>相似,代表性的拟南芥、水稻和毛果杨的 10 个 TLPs 分别属于 10 个聚类组,辣椒 TLPs 分布在除聚类组 1 和 4 外的其他 8 个聚类组中。其中聚类组 5 中包含 10 个辣椒 TLPs,成员最多,其他物种该聚类组的 TLPs 与植株对病原或环境胁迫响应有关,具有抑菌或葡糖苷酶活性<sup>[8-9]</sup>,聚类组 5 中的辣椒 TLPs 可能也具有类似活性,具体功能有待深入研究。其次为聚类组 6,包含 5 个辣椒 TLPs 成员。

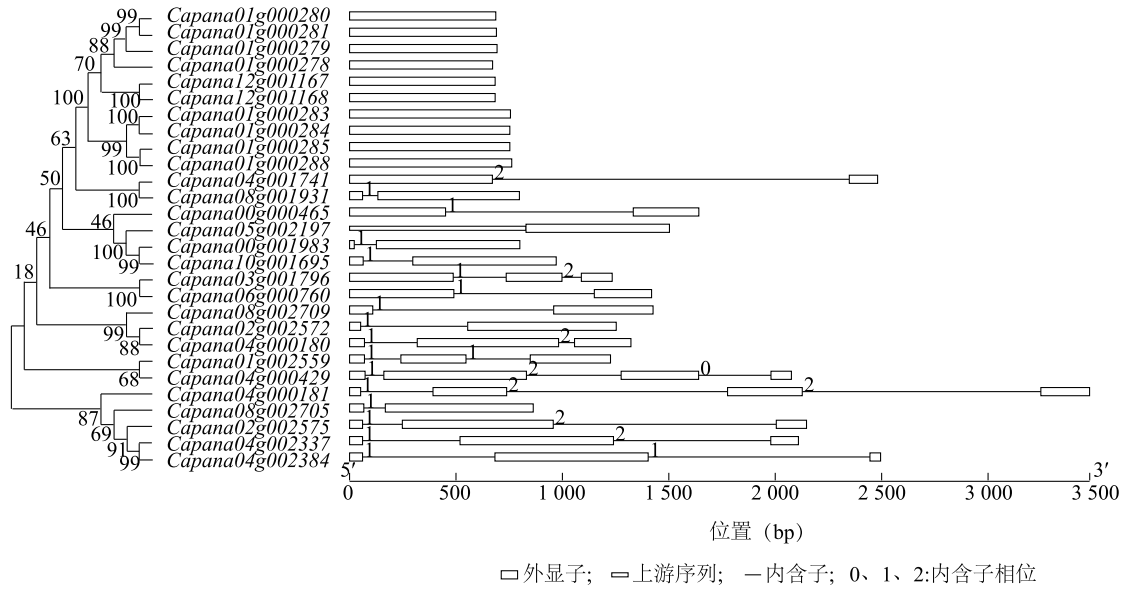
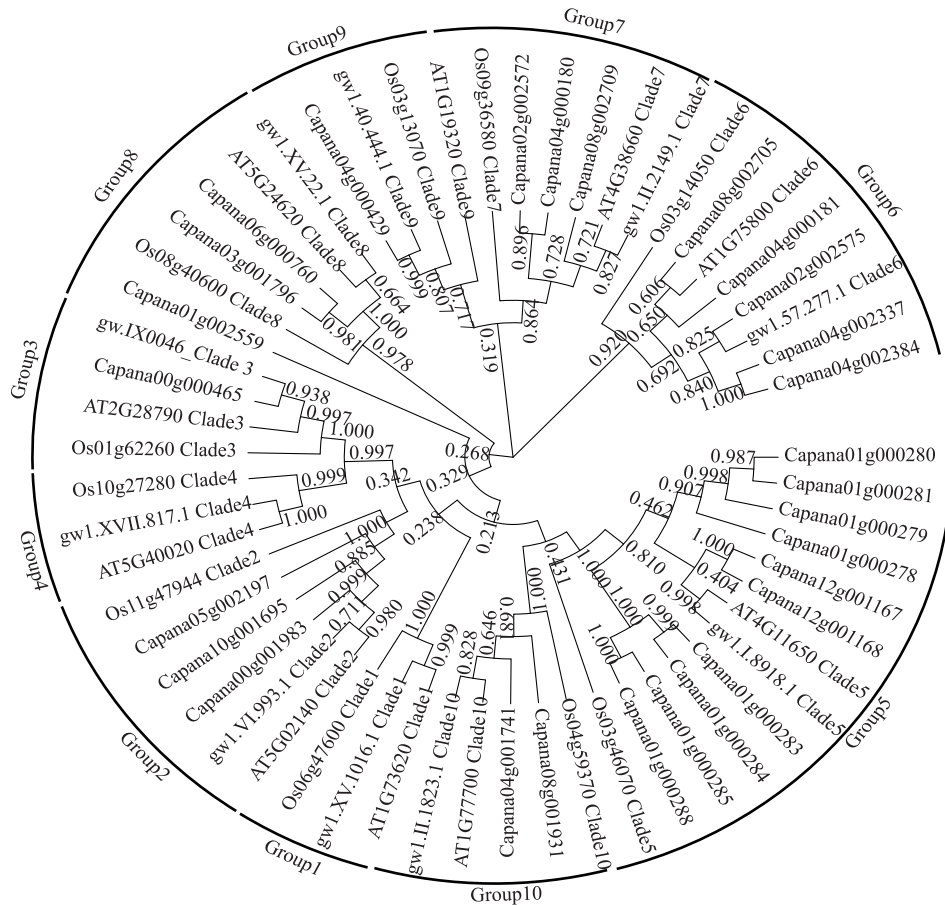
表 1 辣椒中 TLP 家族信息

Table 1 The information of pepper TLP family

编号	氨基酸长度 (aa)	分子量	等电点	总平均 疏水指数
Capana00g000465	252	27 314	7.87	-0.061
Capana00g001983	231	24 810	8.72	-0.077
Capana01g000278	223	24 250	8.57	-0.355
Capana01g000279	230	25 083	6.54	-0.356
Capana01g000280	228	24 958	4.99	-0.268
Capana01g000281	229	25 223	7.36	-0.237
Capana01g000283	251	27 155	8.45	-0.278
Capana01g000284	250	26 792	7.84	-0.285
Capana01g000285	250	27 435	6.18	-0.306
Capana01g000288	253	27 779	6.49	-0.291
Capana01g002559	191	20 721	4.76	-0.241
Capana02g002572	332	34 407	4.63	-0.011
Capana02g002575	303	30 808	4.29	0.258
Capana03g001796	297	31 487	5.20	0.086
Capana04g000180	250	26 757	4.49	-0.204
Capana04g000181	325	33 935	5.03	-0.102
Capana04g000429	249	25 917	4.88	0.023
Capana04g001741	267	28 833	8.24	-0.098
Capana04g002337	303	31 562	4.77	0.054
Capana04g002384	276	29 645	8.04	0.301
Capana05g002197	226	24 111	8.06	-0.101
Capana06g000760	252	26 284	4.54	0.207
Capana08g001931	241	25 901	5.23	-0.117
Capana08g002705	253	27 078	8.10	0.039
Capana08g002709	400	40 536	4.39	-0.116
Capana10g001695	245	26 080	7.37	0.090
Capana12g001167	227	24 838	4.88	-0.284
Capana12g001168	227	24 838	4.88	-0.284

## 2.3 辣椒 TLP 家族基因染色体位置分析

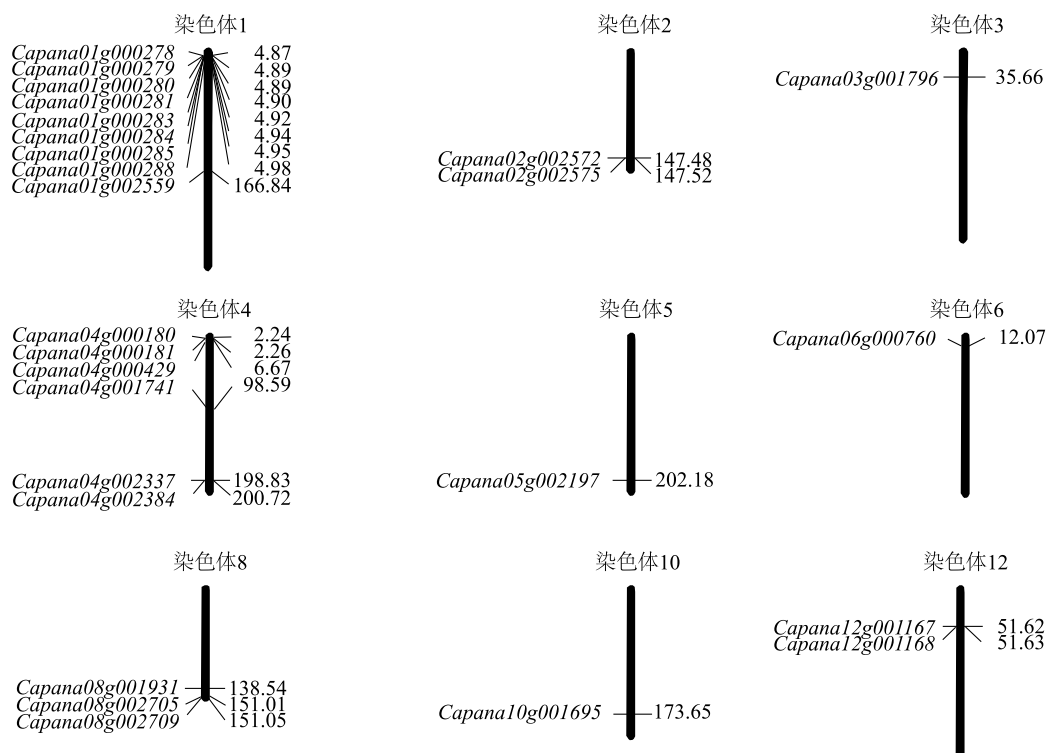
基因染色体位置分布分析结果显示,辣椒 TLP 基因分布在 9 条染色体上(图 3)。其中最多的 1 号染色体上有 9 个 TLP 基因,其次为 4 号染色体,而 3 号、5 号、6 号和 10 号染色体上分别只有 1 个 TLP 基因。分析发现,辣椒 TLP 基因在多条染色体上存在聚集现象,如在 1 号染色体的 5 Mb 和 167 Mb、2 号染色体 147 Mb、4 号染色体的 2 Mb、8 号染色体的 151 Mb 以及 12 号染色体的 52 Mb 位置都存在 2 个或 2 个以上的基因集中分布的现象。研究发现,聚类组 5 中的成员来自 1 号和 12 号染色体,在染色体上的位置临近,且基因中均仅含有 1 个外显子,说明这些基因可能来源于共同的祖先基因,是染色体内部或染色体间基因复制的结果。

图 1 辣椒 *TLP* 家族聚类树与基因结构Fig.1 The unrooted phylogenetic tree and gene structure of *TLP* family in pepper

AT 开头的为拟南芥 *TLP* 蛋白氨基酸序列; Os 开头的为水稻 *TLP* 蛋白氨基酸序列; gw 开头的为杨树 *TLP* 蛋白氨基酸序列 (序列 gw.IX0046 全称为 estExt\_fgenes4\_kg.C\_LG\_IX0046); *TLP*s 聚类组编号参考文献 [2] 和 [15]。

图 2 辣椒与拟南芥、水稻、杨树 *TLP* 家族系统进化树Fig.2 Neighbor-joining phylogenetic tree of pepper, arabidopsis, rice, poplar *TLP*s



图3 辣椒 *TLP* 家族基因在染色体上的位置分布Fig.3 The chromosome location of pepper *TLP* genes

## 2.4 辣椒 *TLP* 家族基因启动子区特征分析

本研究对辣椒 *TLP* 家族基因上游 1 kb 启动子区顺式作用元件进行了分析,发现多个激素响应元件、非生物胁迫响应元件和增强启动元件等(表 2)。激素响应元件包括脱落酸 (ABRE)、茉莉酸 (CGTCA-motif)、赤霉素 (GARE-motif)、水杨酸 (TCA-element) 等响应元件,这些元件的存在说明这些基因处在激素调控的下游,可能在特定的信号通路中发挥作用。非生物胁迫元件包括热激响应元件 (HSE)、干旱胁迫 (MBS) 和防御性响应元件 (TC-rich repeats),这些元件的存在说明这些基因在植物应对高温、干旱和其他环境胁迫过程中起作用。还有部分基因含有病原响应元件 W box,可能在植物应对病原微生物等生物胁迫过程中发挥作用。所有成员均含有多个启动增强 (CAAT-box) 和核心启动子 (TATA-box) 元件,说明该家族基因具有较强的表达潜力。

## 2.5 辣椒 *TLP* 家族基因组织表达分析

通过 Qin 等<sup>[22]</sup>发表的辣椒转录组数据,对 *TLP* 家族基因在辣椒中的时空表达进行分析(图 4),发现多数 *TLP* 基因表达数值较高。其中基因 *Capana01g000283*、*Capana01g000284*、*Capana00g000465*、

*Capana04g000181*、*Capana08g002705* 在检测的所有组织和时期均表现出较强的表达,分别属于聚类组 3、聚类组 5、聚类组 6,而基因 *Capana01g0002559*、*Capana08g001931* 和 *Capana06g000760* 在多数组织和发育时期均表达较弱,分别属于聚类组 8 和聚类组 10。基因 *Capana01g000281* 在辣椒组织中表达较高,而在果实发育各个时期均不表达。基因 *Capana00g001983*、*Capana01g000180*、*Capana04g001741*、*Capana08g002709* 和 *Capana10g001695* 在果实成熟后表达较低或不表达。基因 *Capana04g002337* 和 *Capana04g002384* 在辣椒器官中表达较低或不表达,而在果实发育的部分阶段有一定的表达。

## 3 讨论

*TLPs* 广泛分布于微生物、植物及动物中<sup>[1-2]</sup>,超过 20 个来自不同物种的 *TLPs* 具有抗真菌活性<sup>[15]</sup>。研究表明,*TLP* 转基因作物显著提高了对病原真菌的抗性和对多种非生物胁迫的耐受性<sup>[8]</sup>。本研究共获得 28 条辣椒 *TLPs* 序列,主要有 4 种基因结构类型,基因结构类型相对单一,同一聚类组中的基因结构一致,说明该家族基因保守性较强。

表 2 辣椒 *TLP* 家族基因启动子区顺式作用元件信息Table 2 Information about putative cis-acting elements in the 1 kb upstream promoter region of pepper *TLP* genes

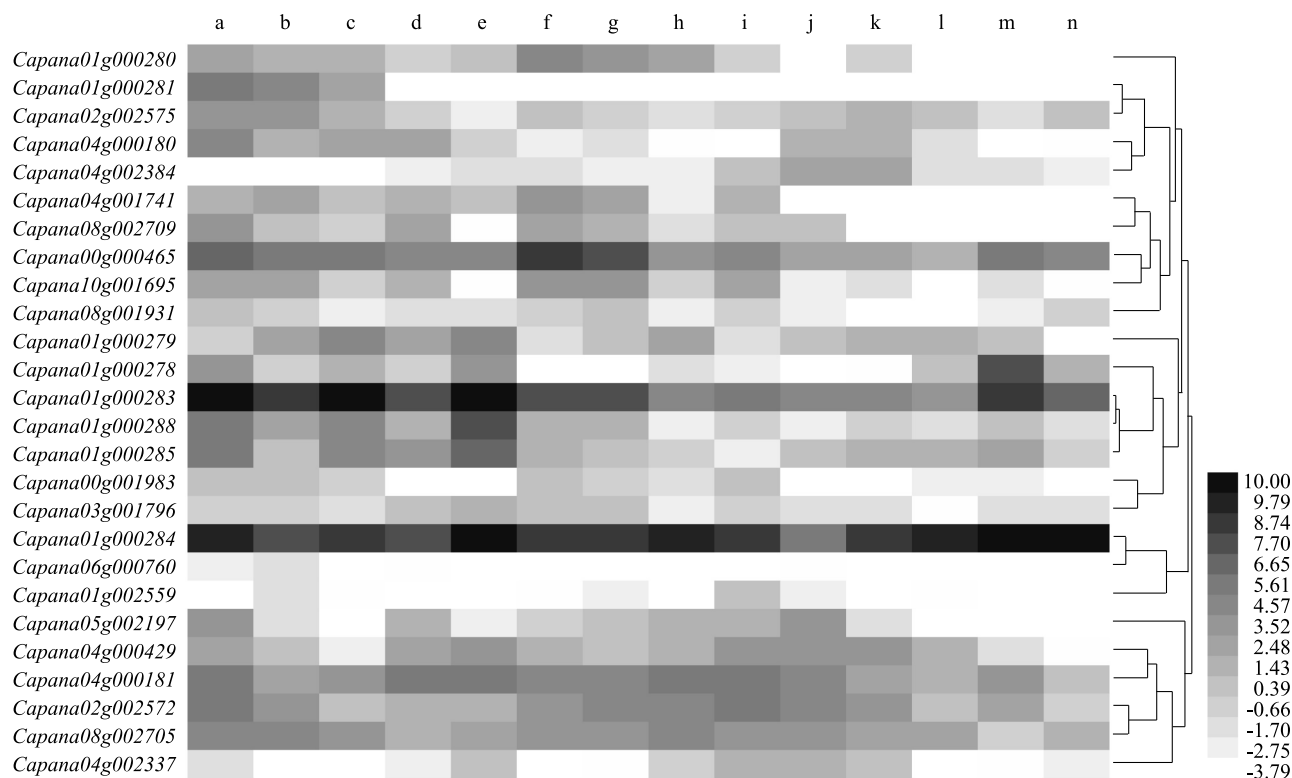
基因	ABRE	CAAT-box	CGTCA-motif	GARE-motif	GATA-motif	HSE	MBS	TATA-box	TCA-element	TC-rich repeats	W box
<i>Capana00g000465</i>		3						4			1
<i>Capana00g001983</i>	1	23		1				24			1
<i>Capana01g000278</i>	1	13				3		71			
<i>Capana01g000279</i>		27	1			1		34	1	1	
<i>Capana01g000280</i>		35		1		2		57	2	1	
<i>Capana01g000281</i>		32	2				1	51		1	
<i>Capana01g000283</i>		13	1					95	1	4	
<i>Capana01g000284</i>	1	20	1	1		2		76			2
<i>Capana01g000285</i>	1	25					2	75	1		1
<i>Capana01g000288</i>		29						51	1	1	1
<i>Capana01g002559</i>		28		1	1			48		1	
<i>Capana02g002572</i>		24			1		2	37	1	1	
<i>Capana02g002575</i>		17	2	1			1	30	2	2	1
<i>Capana03g001796</i>		10	1	1	1		2	40		1	
<i>Capana04g000180</i>		18	1		1	1	4	51	1	3	
<i>Capana04g000181</i>		25			1	1		69	2	1	
<i>Capana04g000429</i>	2	21						51	1	1	1
<i>Capana04g001741</i>		23	1			1	1	49	1	2	1
<i>Capana04g002337</i>		17	2			1		48	1	2	
<i>Capana04g002384</i>		17	1			2		61		1	
<i>Capana05g002197</i>		11					1	39			1
<i>Capana06g000760</i>		27			1		1	23	2		
<i>Capana08g001931</i>	1	16					1	22	3	2	
<i>Capana08g002705</i>		21	3					5			
<i>Capana08g002709</i>	1	28		3	2		3	16			
<i>Capana10g001695</i>		25		1	1	1		38		3	
<i>Capana12g001167</i>		29		1		1		35			
<i>Capana12g001168</i>		29		1		1		35			
总计	8	606	16	12	9	17	19	1235	20	28	10

ABRE:脱落酸响应元件;CAAT-box:启动增强元件;CGTCA-motif:茉莉酸响应元件;GARE-motif:赤霉素响应元件;HSE:热激响应元件;MBS:干旱响应 MYB 结合位点;TATA-box:转录起始区-30 bp 核心启动子元件;TCA-element:水杨酸响应元件;TC-rich repeats:防御和胁迫响应元件;W box:受伤和真菌激发响应元件。

系统聚类分析结果显示,辣椒 *TLP* 家族基因主要分为 8 个聚类组,与拟南芥、水稻和杨树分组类似<sup>[15-16]</sup>,说明该家族基因较保守。基因染色体位置分析发现,辣椒 *TLP* 家族多个基因在染色体上存在聚集现象,其中成员最多的聚类组 5 中的基因主要来自 1 号和 12 号染色体,这些结构类型一致的基因可能是进化过程中染色体内或染色体间基因复制的

结果。聚类组 5 中的其他物种 *TLPs* 能响应病原或环境胁迫<sup>[24]</sup>,该组中辣椒 *TLPs* 是否具有类似功能有待进一步研究。

研究结果表明,*TLP* 基因在植物器官中持续表达,因该家族成员众多,导致不同的基因在不同的器官或不同的发育期表达不同<sup>[4,25]</sup>。本研究通过分析辣椒转录组数据发现,大部分基因在根中表达较高,



图中数据为 *TLP* 基因在不同组织和果实 9 个发育时期的表达,表达倍数经过  $\lg_2$  处理,图中颜色越深表示相对表达越强。a:根;b:茎;c:叶;d:蕾;e:花;f:自花授粉阶段;g:果实长度 1~3 cm;h:果实长度 3~4 cm;i:果实长度 4~5 cm;j:果实青熟阶段;k:果实成熟阶段;l:果实成熟后 3 d;m:果实成熟后 5 d;n:果实成熟后 7 d。

图 4 辣椒 *TLP* 家族基因的表达

Fig.4 The expression of pepper *TLP* gene family

该结果与大豆中部分 *TLP* 基因表达类似<sup>[26]</sup>,水稻中多个 *OsPRI* 成员在根中的表达也显著高于叶中的表达<sup>[27]</sup>。基因 *Capana01g000283*、*Capana01g000284* 和 *Capana00g000465* 在各器官和果实的各发育期均表达较强,说明其属于泛表达基因,可能在辣椒整个生命过程中均发挥作用。部分基因在各器官和果实成熟前表达,而果实成熟后表达较低或不表达,说明这些基因参与了辣椒果实的成熟过程。部分基因在根、茎、叶等器官中表达较低,而在果实成熟的中期表达较高,说明这些基因可能在果实成熟的过程中起作用。总体而言,聚类组 5 和聚类组 6 中的基因多数表达较高,而聚类组 8 和聚类组 10 中的基因多数表达较低。以上结果表明,辣椒 *TLP* 家族不同成员在时空表达上具有器官特异性,暗示特定的基因存在着功能的特异性,可能参与了特定器官或生长阶段的发育过程,其具体功能值得深入研究。

对基因启动子区顺式作用元件分析发现,基因

*Capana01g000283* 和 *Capana01g000284* 启动子区 TATA-box 数量较高,转录组数据显示其在辣椒多个器官中具有较强的表达水平。该家族多数成员含有多个激素响应元件、生物/非生物响应元件,不同的家族成员含有的顺式作用元件类型和数量不同,基因 *Capana02g002575* 和 *Capana04g000180* 启动子区均同时含有多个激素和环境胁迫响应元件,说明该家族成员功能复杂多样,可能参与了植物生长发育和应对环境胁迫的多种进程,但是具体哪些基因参与了哪些进程值得进一步深入研究。

#### 参考文献:

- [1] ABAD L R, D'URZO M P, LIU D, et al. Antifungal activity of tobacco osmotin has specificity and involves plasma membrane permeabilization[J]. *Plant Science*, 1996, 118(1): 11-23.
- [2] SHATTERS R G, BOYKIN L M, LAPOINTE S L, et al. Phylogenetic and structural relationships of the PR5 gene family reveal an ancient multigene family conserved in plants and select animal taxa

- [J]. Journal of Molecular Evolution, 2006, 63(1): 12-29.
- [3] LI X Y, GAO L, ZHANG W H, et al. Characteristic expression of wheat *PR5* gene in response to infection by the leaf rust pathogen, *Puccinia triticina* [J]. Journal of Plant Interactions, 2015, 10(1): 132-141.
- [4] ROUT E, NANDA S, JOSHI R K. Molecular characterization and heterologous expression of a pathogen induced *PR5* gene from garlic (*Allium sativum* L.) conferring enhanced resistance to necrotrophic fungi [J]. European Journal of Plant Pathology, 2016, 144(2): 345-360.
- [5] 刘 潮, 韩利红, 宋培兵, 等. 桑树类甜蛋白家族鉴定与生物信息学分析[J]. 江苏农业学报, 2017, 33(5): 998-1006.
- [6] HE R, WU J, ZHANG Y, et al. Overexpression of a thaumatin-like protein gene from *Vitis amurensis* improves downy mildew resistance in *Vitis vinifera* grapevine [J]. Protoplasma, 2017, 254(4): 1579-1589.
- [7] XUE X, CAO Z X, ZHANG X T, et al. Overexpression of OsOSM1 enhances resistance to rice sheath blight [J]. Plant Disease, 2016, 100(8): 1634-1642.
- [8] MISRA R C, KAMTHAN M, KUMAR S, et al. A thaumatin-like protein of *Ocimum basilicum* confers tolerance to fungal pathogen and abiotic stress in transgenic *Arabidopsis* [J]. Scientific Reports, 2016, 6: 25340.
- [9] SINGH N K, KUMAR K R R, KUMAR D, et al. Characterization of a pathogen induced thaumatin-like protein gene *AdTLP* from *Arachis diogeni*, a wild peanut [J]. PLoS One, 2013, 8(12): e83963.
- [10] GUO J, ZHAO X, WANG H, et al. Expression of the *LePR5* gene from cherry tomato fruit induced by *Cryptococcus laurentii* and the analysis of LePR5 protein antifungal activity [J]. Postharvest Biology and Technology, 2016, 111: 337-344.
- [11] FILS-LYCAON B R, WIERSMA P A, Eastwell K C, et al. Cherry protein and its gene, abundantly expressed in ripening fruit, have been identified as thaumatin-like [J]. Plant Physiology, 1996, 111(1): 269-273.
- [12] KIM S H, LEE J R, KIM S R. Molecular characterization of a fruit-preferential thaumatin-like gene from apple (*Malus domestica* cv. Fuji) [J]. Journal of Plant Biology, 2003, 46(1): 52-58.
- [13] HO V S, WONG J H, NG T B. A thaumatin-like antifungal protein from the emperor banana [J]. Peptides, 2007, 28(4): 760-766.
- [14] LA MARCELINO J, SILVA P, SANTOS M C, et al. Food anaphylaxis associated with thaumatin-like proteins [J]. Allergy: European Journal of Allergy and Clinical Immunology, 2015, 70: 473.
- [15] LIU J J, STURROCK R, EKRAMODDOULLAH A K M. The superfamily of thaumatin-like proteins: its origin, evolution, and expression towards biological function [J]. Plant Cell Reports, 2010, 29(5): 419-436.
- [16] ZHAO J P, SU X H. Patterns of molecular evolution and predicted function in thaumatin-like proteins of *Populus trichocarpa* [J]. Planta, 2010, 232(4): 949-962.
- [17] CAO J, LV Y, HOU Z, et al. Expansion and evolution of thaumatin-like protein (*TLP*) gene family in six plants [J]. Plant Growth Regulation, 2016, 79(3): 299-307.
- [18] PETRE B, MAJOR I, ROUHIER N, et al. Genome-wide analysis of eukaryote thaumatin-like proteins (TLPs) with an emphasis on poplar [J]. Plant Biology, 2011, 11(1): 33.
- [19] IVEY M L L, STRAYER A, SIDHU J K, et al. Bacterial leaf spot of bell pepper (*Capsicum annuum*) in louisiana is caused by *Xanthomonas euvesicatoria* pepper races 1 and 3 [J]. Plant Disease, 2016, 100(4): 853.
- [20] XIA H, WANG X L, ZHU H J, et al. First report of anthracnose caused by *Glomerella acutata* on chili pepper in China [J]. Plant Disease, 2011, 95(2): 219.
- [21] KIM S, PARK M, YEOM S I, et al. Genome sequence of the hot pepper provides insights into the evolution of pungency in *Capsicum* species [J]. Nature Genetics, 2014, 46(3): 270-278.
- [22] QIN C, YU C, SHEN Y, et al. Whole-genome sequencing of cultivated and wild peppers provides insights into *Capsicum* domestication and specialization [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2014, 111(14): 5135-5140.
- [23] LIU D, HE X, LI W, et al. Molecular cloning of a thaumatin-like protein gene from *Pyrus pyrifolia* and overexpression of this gene in tobacco increased resistance to pathogenic fungi [J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 2012, 111(1): 29-39.
- [24] NARASIMHAN M L, BRESSAN R A, D'URZO M P, et al. Unexpected turns and twists in structure/function of PR-proteins that connect energy metabolism and immunity [J]. Advances in Botanical Research, 2009, 51(9): 439-489.
- [25] WANG L, YANG L, ZHANG J, et al. Cloning and characterization of a thaumatin-like protein gene *PtTLP* in *Populus deltoides* × *P. euramericana* cv. 'Nanlin895' [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2013, 35(10): 2985-2998.
- [26] HAYASHI M, SHIRO S, KANAMORI H, et al. A thaumatin-like protein, Rj4, controls nodule symbiotic specificity in soybean [J]. Plant and Cell Physiology, 2014, 55(9): 1679-1689.
- [27] MITSUHARA I, IWAI T, SEO S, et al. Characteristic expression of twelve rice *PRI* family genes in response to pathogen infection, wounding, and defense-related signal compounds [J]. Molecular Genetics and Genomics, 2008, 279(4): 415-427.

(责任编辑:陈海霞)