

付渊迪,常菲菲,王馨曼,等. 番茄响应低温胁迫的生理及分子机制研究进展[J]. 江苏农业科学,2024,52(21):17-24.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2024.21.003

番茄响应低温胁迫的生理及分子机制研究进展

付渊迪^{1,2}, 常菲菲¹, 王馨曼¹, 徐晨曦², 王全华², 梁 荣³, 朱明芬¹

(1. 上海市农业科学院园艺研究所/上海市设施园艺技术重点实验室, 上海 201403; 2. 上海师范大学生命科学学院, 上海 201400;
3. 上海市松江区泖港镇农业农村服务中心, 上海 201607)

摘要:低温胁迫是作物栽培过程中常见的非生物胁迫之一,其严重影响植物生长、发育及作物产量。近年来,随着极端低温天气的频繁出现,番茄作为冷敏感作物,在栽培过程中经常遭受低温胁迫,进而影响其果实品质和产量等。植物遭受低温后会产生多种生理生化反应,并激活一系列复杂而又精准的调控机制来响应低温胁迫。因此,深入了解低温胁迫条件下番茄生命活动规律对抗冷性调控具有十分重要的意义。近年来,番茄中应对冷胁迫反应的生理生化机制以及参与冷胁迫反应转录网络的转录因子和调节因子被逐渐解析。本研究结合前人结果,从生长发育、渗透调节、抗氧化系统以及分子机制等多个层面对番茄响应低温胁迫途径进行归纳总结,以期番茄耐冷性种质资源的筛选以及育种提供重要的理论依据。

关键词:番茄;低温胁迫;调控;分子机理;耐冷性

中图分类号:S641.201 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2024)21-0017-08

低温是作物栽培过程中常见的一种非生物逆境胁迫^[1]。番茄是典型的冷敏感性作物,生长发育的各个阶段均可能受到低温损伤(图1)。当生长环境温度低于10℃时,番茄生长受阻,进而导致番茄发育减慢,产量下降,营养品质显著降低等,从而给番茄生产造成巨大的损失^[2-3]。因此,研究番茄耐低温的生理及分子机制对实际生产具有重要的理论价值。多年来,研究者通过植物生理学、分子生物学以及遗传学等方法对番茄响应低温胁迫的应答机制进行了大量的研究,从不同角度阐述番茄响应低温逆境的生理及分子机制,为番茄耐低温种质资源筛选和新品种选育提供理论依据。

1 低温对番茄生长发育的影响

1.1 低温对番茄种子萌发的影响

种子萌发阶段是植物生长过程中对环境温度最为敏感的阶段之一^[4]。不同作物发芽所需的温度不同,番茄种子萌发最适温度为20~28℃,当温度降至15℃时,种子萌发受到影响,当温度降至

10℃或更低时,发芽率大幅降低,且温度越低下降幅越显著^[5]。

种子萌发是一个复杂的生理和生化过程,是常伴随着脂肪酶、淀粉酶(AMS)和蛋白酶等多种酶参与的酶促反应。其中, α -AMS和 β -GAL(β -半乳糖苷酶)是种子萌发过程中重要的水解酶,可诱导机体水解淀粉等,为种子萌发提供所需能量^[6]。温度是酶促反应的关键因素,低温抑制酶活性,影响胚乳内贮存物质的降解与转化,进而影响种子萌发^[7]。Zhang等研究发现,冷胁迫导致番茄种子中淀粉合成相关基因表达发生显著改变, α -AMS和 β -GAL的含量下降,从而降低种子的萌发率和萌发速度^[8]。

种子萌发受多种激素调控,其中,赤霉素(gibberellin, GA)促进种子萌发,脱落酸(abscisic acid, ABA)诱导并维持种子休眠^[9]。冷胁迫下,番茄种子内的ABA和GA合成基因表达量发生显著改变,导致ABA大量积累,GA₃合成减少,从而降低番茄种子的萌发率和萌发速度^[8]。另外,番茄中蛋白激酶MAPK11的表达同种子的萌发温度密切相关,在15℃亚低温时,MAPK11的RNAi转基因株系种子萌发效率最高,研究发现MAPK11正向调控ABA的合成,从而负调控种子的萌发^[10]。Song等对177份番茄材料进行低温种子发芽试验,发现SIACR11A的2个等位基因在单核苷酸多态性上存

收稿日期:2023-11-27

基金项目:上海市农业科技创新项目(编号:沪农科K2023009)。

作者简介:付渊迪(1998—),男,河南郑县人,硕士研究生,研究方向为蔬菜耐冷机理研究。E-mail:2806047288@qq.com。

通信作者:朱明芬,硕士,农艺师,研究方向为蔬菜育种研究。E-mail:mingfen0825@163.com。

在差异,其中,一个等位基因 *SIACR11AG* 在耐寒番茄植株中显著富集,推测其与番茄响应低温胁迫密切相关^[11]。

1.2 低温对番茄营养生长的影响

番茄作为喜温性蔬菜,其最适生长温度为 20 ~ 25 ℃,生长下限温度为 6 ℃,当环境温度低于 6 ℃ 时,植株难以抵御低温而严重受损,无法继续生长^[12]。低温对番茄营养生长时期的影响表现在多方面。

温度对根系的生长发育和形态建成有明显影响,研究发现低温胁迫影响植株水分运输,引发生理干旱,导致根压、水分传导系数及质膜上相关酶活性降低,从而使植株生长率下降^[13]。此外,樊怀福等研究发现,与适温下的番茄植株相比,10 ℃ 低温下生长的番茄株高、茎粗、叶长、叶宽及根茎叶的鲜重均降低,植株生长明显受到抑制^[2]。王丽娟等夜间 6 ℃ 处理番茄植株,发现其总干物质的积累、株高和株幅显著下降^[14]。与野生型番茄相比,低温胁迫对过表达 *SICOR413IM1* 幼苗的生长抑制较轻,对反义系幼苗的生长抑制较严重,同时,野生型番茄的鲜重、叶绿素含量和茎高显著低于过表达株系,但显著高于反义系。因此,对 *SICOR413IM1* 的抑制增加了番茄的低温敏感性^[15]。*ShPP2-1* 负调控番茄植株耐冷性,4 ℃ 胁迫下,*ShPP2-1* 过表达植株叶片发生严重萎焉,而 RNAi 株系的萎焉程度较轻^[11]。

总之,低温胁迫下植物最明显的表现是其生长受到抑制,低温会导致番茄的相对生长速率降低,植株变矮,根长及根表面积显著减小,叶面积变小,

严重时会出现叶片褐化萎焉,组织变软,生长点坏死,最终引起植株死亡。

1.3 低温对番茄生殖生长的影响

低温胁迫是引起番茄落花落果的重要原因之一。研究表明,番茄苗期遭受低温胁迫会影响生殖生长,导致开花期推迟,始花节位提高^[12]。冷胁迫导致花器官脱落,花粉活力和花粉发芽率显著降低,坐果率降低,最终造成品质和产量下降,经济效益明显降低^[16]。Pan 等发现,*SIPIF4* 敲除突变体通过降低绒毡层温度敏感性来增强花粉的耐寒性,而过表达 *SIPIF4* 通过改变绒隔层的发育使花粉败育^[17]。低温下番茄红素合成酶相关基因 *PSY1* 和 *PSY2* 的转录受阻,导致番茄红素合成与积累减少,影响果实着色^[18]。另外,在番茄花芽分化过程中,低夜温降低 *SIGA2ox* 基因的表达,导致 GA_1 和 GA_4 的积累,从而增加了番茄的室数和果实畸形率^[19]。

生产上发现番茄开花前遭遇低温容易引起畸形果。最新研究揭示,低温诱导畸形果发生的敏感时期为花发育后期的干细胞终止阶段,低温通过影响番茄花分生组织中 GA 和 ABA 含量的动态变化直接诱导共质体途径中胼胝质 (callose) 积累,从而破坏 WUS 的细胞间运动,影响 *SICLV3* 和 *TAG1* 的反馈激活,导致果实畸形,心皮和小室增加^[20]。

2 番茄响应低温胁迫的生理生化机制

2.1 生物膜系统在耐冷性中的作用

当植物遭受低温胁迫时,生物膜最先受到破坏。因此,生物膜的流动性和完整性与植物的耐冷

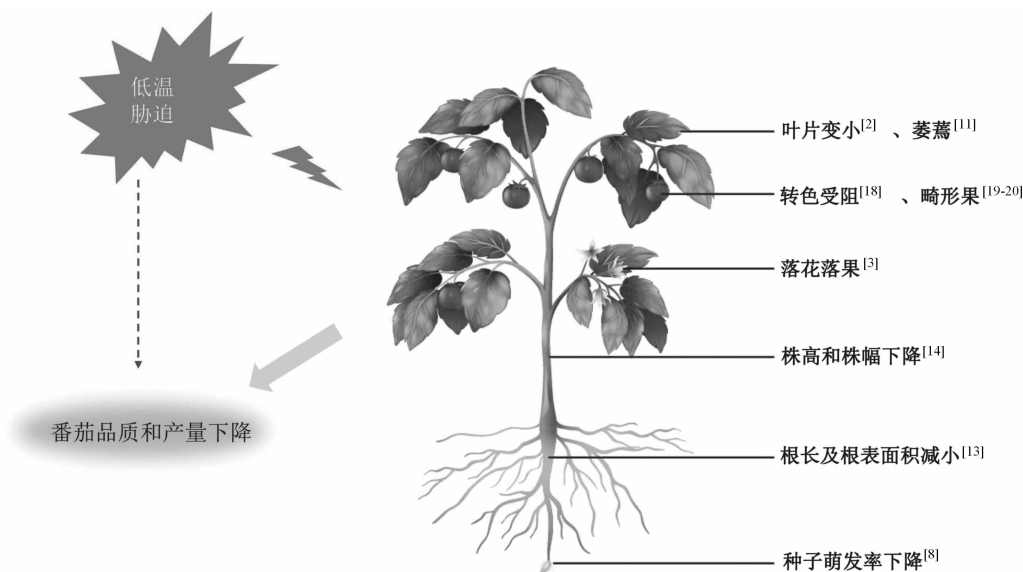


图1 低温对番茄生长发育的影响

性密切相关。先前报道,低温胁迫下生物膜发生膜脂相变,导致电解质外渗,有害物质积累,膜上酶活性降低,引起细胞代谢紊乱,最终使细胞受损或死亡。丙二醛(malondialdehyde,MDA)和相对电解质泄漏量(relative electrolyte leakage,REL)是植物应激引起的氧化损伤和电解质渗漏的生理指标,可指示膜损伤程度^[15]。低温胁迫下,*ShPP2-1* 过表达植株的 MDA 和 REL 含量显著高于野生型,*ShPP2-1* 通过加剧对细胞膜的损伤来降低番茄的耐寒性^[11]。

植物可通过改变膜成分(如细胞骨架重建、相变化)来增强耐寒性。当前普遍认为低温下膜脂不饱和和脂肪酸含量越高,膜脂的相变温度越低,膜的稳定性就越好。王孝宣等证实,8℃低温下不同番茄品种的低温抗性与饱和和脂肪酸含量呈负相关,与不饱和和脂肪酸含量和脂肪酸的不饱和指数呈显著正相关^[21]。Sakamoto 等报道,适当低温处理可提高脂肪酸脱饱和酶的活性,改变脂肪酸成分,降低膜脂饱和度,增强生物膜在低温下的流动性和稳定性^[22]。

2.2 渗透调节物质在耐冷性中的作用

渗透调节是植株通过积累各种有机和无机物来提高胞内溶质浓度,降低渗透势,维持膨压,进而抵御逆境的一种适应性机制^[23]。当低温来临,番茄植株可通过积累可溶性糖、脯氨酸(Pro)、可溶性蛋白、甜菜碱和无机离子等含量,增加其在细胞中的浓度,提高原生质保水能力,缓解冷胁迫引起的细胞间生化损伤,从而增强番茄的耐冷性。

可溶性蛋白的高度亲水性可在低温脱水过程中提高细胞的脱水忍耐性,从而增强细胞的保护力^[24]。甜菜碱可通过对植物光系统的保护作用来提高植株的低温抗性^[25]。*Slchf1* 突变体株系的 Pro 和蛋白质含量较低而过氧化氢(H_2O_2)含量较高,导致耐冷性显著降低^[26]。*SIMYB102* 过表达可通过增强 CBF 和 Pro 合成途径来提高番茄植物的抗寒性^[27]。与野生型和 *SIMAPK3* 突变体植株相比,*SIMAPK3* 过表达植株通过增加 Pro 含量,降低 REL 来调控番茄采后果实的抗寒性^[28]。另外,一些盐离子的浓度调节,如氮素的硝铵比、钾离子浓度等,会对番茄细胞的渗透调节、抗氧化酶活性产生影响,可在一定程度上提高番茄的抗冷性。

2.3 抗氧化系统在耐冷性中的作用

活性氧(reactive oxygen species,ROS)被认为是细胞至关重要的物质,一方面可作为信号分子在

植物生长发育和响应逆境胁迫中发挥作用,另一方面 ROS 失衡会导致脂质、核酸和蛋白质的氧化损伤,从而损害细胞的正常生理功能^[29]。叶绿体是植物体 ROS 产生的主要场所之一,低温胁迫损坏光合电子传递链,导致大量过剩光能传递给氧分子产生 ROS,因不能被及时清除而大量累积^[30]。氧分子获得不同数目的电子可产生不同的 ROS:超氧阴离子($O_2^{\cdot -}$)、单线态氧(1O_2)、羟自由基($\cdot OH$)以及 H_2O_2 等,且不同形态的 ROS 可相互转换。

为减轻 ROS 造成的伤害,植物建立了 ROS 清除机制以应对氧化应激,进而提高植株抗逆性。ROS 清除系统分为酶促体系和非酶促体系 2 个部分。其中,酶促体系主要有超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)等,对提高植物抗逆性具有极其重要的作用。CAT 是植物体内的酶类清除剂,当体内 H_2O_2 积累,CAT 可被 ABA 和 H_2O_2 调控激活,将 H_2O_2 催化分解为 H_2O 和 O_2 ,从而减轻植株的氧化损伤^[31]。SOD 可将体内 $O_2^{\cdot -}$ 转化成 H_2O_2 ,并由 CAT 分解,是植物抗氧化酶系统的重要成员。POD 是植物体的氧化还原酶,能消除 H_2O_2 和酚、胺类毒性^[32]。GPX 以邻甲氧基苯酚为电子供体可将 H_2O_2 分解,APX 以抗坏血酸(AsA)为电子供体将 H_2O_2 还原为 H_2O ,是叶绿体中的关键抗氧化酶^[30]。姜述君等研究指出,高温和低温锻炼可能通过提高 SOD 等抗氧化酶活性来提高番茄幼苗的低温抗性^[33]。*SIGRAS4* 通过增强 POD、GPX、APX 等抗氧化酶基因的转录水平来增强番茄耐冷性^[34]。敲除 *SIMAPK3* 会抑制抗氧化酶 APX、POD、SOD 和 CAT 的活性,诱导 H_2O_2 积累,降低番茄果实的耐寒性^[35]。茉莉酸甲酯(methyl jasmonate,MeJA)和 GA_3 也曾被报道通过提高 CAT 活性来增强番茄果实的耐寒性。

非酶促体系主要包括:AsA、类黄酮、谷胱甘肽(GSH)、 α -生育酚、类胡萝卜素、维生素 C 等抗氧化物质。AsA 广泛存在于植物的各部位,在 AsA-GSH 循环中可将 H_2O_2 还原为 H_2O 。GSH 在植物中含量丰富,不需要酶的参与可直接还原 $O_2^{\cdot -}$ 、 $\cdot OH$ 及 H_2O_2 ,也可作为酶的底物,通过 AsA-GSH 循环、GRX 等酶促反应清除 H_2O_2 ^[30]。因此,AsA 和 GSH 在植物防御系统中发挥着重要作用。 α -生育酚主要存在于叶绿体中,可以使 1O_2 和 $\cdot OH$ 失活,也可以与多元不饱和脂酰基结合,稳定膜脂结构^[36]。黄

酮醇是一种重要的类黄酮化合物,具有高抗氧化活性,可以替代或与 AsA 协同发挥作用,有效清除低温胁迫产生的 ROS。番茄植株中 *SICE1* 通过调控 β -胡萝卜素、番茄红素、AsA、GSH 等抗氧化剂的积累来增强植株的抗氧化活性和耐寒性^[37-38]。MeJA 可促进冷胁迫下番茄 AsA-GSH 循环,从而抑制番茄果实中 H_2O_2 和 $O_2^{\cdot-}$ 的积累,增强果实耐寒性^[39]。

2.4 叶绿体在耐冷性中的作用

叶绿体是光合作用的主要场所,光合作用是唯一没有接近作物生物学极限产量的决定因素,增强光合效率对提高作物产量至关重要。然而,低温胁迫会造成叶绿体形态结构受损,叶绿素含量下降,同时还会降低叶绿素荧光参数,影响 CO_2 的同化、光合产物的转运与分配及破坏电子传递链、光系统 (PS I 和 PS II) 等从而使番茄植株光合作用受阻,光合速率下降^[40]。李先文等报道,冷胁迫下耐冷植物通过保持叶绿体中 H^+ -ATPase 的活性来保证 ATP 供应,从而维持叶绿体的正常运行,另一方面 PS I 和 PS II 组成物质在低温下加快合成,保证电子传递的顺利进行,从而提高植物对低温的适应性^[41]。

叶绿体脂肪酸去饱和酶 FAD7 普遍参与植物类囊体膜流动性的温度依赖性重塑,低温下 FAD7 催化二烯脂肪酸(16:2 和 18:2)转化为三烯脂肪酸(16:3 和 18:3),增强植物的抗寒性。研究发现,甜菜碱可通过诱导 FAD7 和脂氧合酶基因 *LOX* 的表达在低温下保护番茄植株^[42]。番茄叶绿体醛缩酶基因 *SIFBA4* 在 Calvin-Benson 循环中发挥重要作用,冷胁迫下过表达 *SIFBA4* 增加净光合速率和酶活性,降低 MDA 含量,促进植株生长并增强低温抗性^[43]。*SICOR413IM1* 过表达减轻了冷诱导下番茄叶绿体膜损伤和 PS II 光抑制,保持了叶绿体超微结构的相对完整性和高的光合能力^[15]。

3 番茄响应低温胁迫的分子机制

植物对非生物胁迫的分子适应主要基于基因转录活性的修饰和蛋白质-蛋白质相互作用的改变。为了适应低温等极端环境,植物逐渐形成一套精密而又复杂的机制来抵御逆境胁迫。低温胁迫可由细胞膜、钙离子通道和 COLD1(耐寒性差异 1)蛋白等冷传感器感知,然后被转导引起下游的信号反应^[44]。近年来,关于番茄响应低温胁迫的机理研究取得了极大进展,ICE1-CBF/DREB 级联是目前研究最充分的冷应激反应调控途径。根据是否有

CBF 的参与,将低温信号通路分为两大类:CBF 途径和非 CBF 途径。

3.1 CBF 途径

CBF 属于 AP2/ERF 类家族,也被称为 DREB, DREB 亚家族转录因子可通过结合 COR 基因启动子中的 CRT/DRE 元件调控其表达,在冷应激中起着关键作用^[45]。番茄中共有 3 个 CBF 基因(*SICBF1*、*SICBF2* 和 *SICBF3*),三者蛋白质的同源性达 70%~84%,然而,仅 *SICBF1* 受低温诱导表达。番茄中 *SICBF1* 的表达量变化与拟南芥相似,*CBF1* 在 15 min 内被迅速诱导表达,并在 3 h 内达到最大水平。在番茄中过表达 *SICBF1* 和 *AtCBF3* 发现,*AtCBF3* 过表达植株中 CBF 冷应答通路的下游成员 *cLERIP6*、*cLER17C11*、*cLET13N19* 和 *cSIR1E13* 的表达量是野生型的 2.5 倍以上^[46]。Li 等对番茄 *Slebf1* 突变体进行低温处理,发现缺失突变体耐冷性显著降低^[26]。

植物中存在完整的 CBF 表达调控机制,ICE1/a、MYB15、EIN3、CCA1、PIF4、NAC1、BZR1 和 ERF15 等关键转录调节因子在 CBF 转录水平上通过协同或拮抗的作用形成了精密细致的调控网络,由表 1 可知,其中,ICEs-CBFs-CORs 途径在冷响应中起着关键作用^[47]。ICE(inducer of CBF expression)位于 CBF 上游,被认为是调控 CBF 表达最重要的转录因子,其在转录后可经 HOS1 泛素化、OST1 磷酸化等修饰后降低或者增强其稳定性,从而驱动 CBF 表达,影响植株耐寒性^[34]。Lin 等研究发现,ICE1 可直接结合 *CBF1*、*BBX17* 和 *PR1* 的启动子,低温下过表达 *CALMODULIN6*(*CaM6*)可抑制 ICE1 的转录活性来抑制 *CBF1*、*BBX17* 和 *PR1* 的表达,从而减弱番茄植株的耐冷性^[48]。冷胁迫下,过表达 *SICE1*,番茄中 *SICBF1* 和 *SIDRCi7* 等冷响应基因表达量显著上调,并通过积累 β -胡萝卜素和 AsA 等抗氧化剂来增强耐寒性,而 *ice1* 突变体则表现对低温敏感,*CBF1* 的表达量明显受到抑制,叶片枯萎程度显著增加,并具有高的 REL 和低的 F_v/F_m ^[37-38,48]。Feng 等在番茄中分离出含 bHLH 功能域的 *SICE1a* 转录因子,*SICE1a* 过表达烟草增强了 CBF 及其靶基因的诱导,植株耐寒性显著增强^[49]。

随着研究的深入,CBF 调控途径不断被完善。Ma 等发现,过表达 *SINAC1* 可通过维持光系统 II 和最大光化学效率及上调 *CBF1* 的表达来增加番茄植株的耐寒性^[50]。低温下 *ZAT12* 通过调控 CBF 的表

达来调控番茄耐冷性^[51]。冷胁迫下 *SIMYB15* 可直接与 *CBFs* 启动子结合并调控其转录,从而增强其耐寒性,而 *HY5* 又可以通过 *MYB15* 直接或间接地调控 *CBFs* 的转录,响应低温胁迫^[52]。低温诱导下 *PIF4* 通过上调 *CBF1* 和 *GAI4* 的表达来增强番茄的低温抗性,而当 *GAI4* 积累过多时又会抑制 *PIF4* 表达^[53]。油菜素内酯可通过 *BZR1* 调控 *CBF1/3* 和 *RBOH1* 基因的表达来提高番茄植株的耐寒性^[54]。*SIMYC2* 在番茄果实耐寒过程中参与调控 MeJA 介导的 AsA - GSH 循环和 SICE - SICBF - SICOR 信号通路来增强其低温抗性^[39]。低温显著诱导 *ERF15* 基因表达,通过调控 *CBF1*、*WRKY6*、*SAG21like* 的转录表达来增强番茄耐寒性^[55]。乙烯不敏感突变体 (*Nr*) 果实中内源 ABA、MeJA、GA₃ 含量下降,冷诱导下 *Nr* 果实中 *SICBF1* 表达水平降低, H₂O₂ 和 O₂⁻ 水平显著升高,加剧了冷藏过程中的细胞损伤,降低了番茄果实的耐寒性^[56]。最近报道, *SIMAPK3* 正向调节采后番茄果实的乙烯 (ethylene, ET) 产量并参与 ET 介导的耐寒性,研究发现 *SIMAPK3* 敲除突变体降低了 ET 含量、ACC 含量、抗氧化酶和 ACS 活性,同时抑制 *SICE1* 和 *SICBF1* 的表达,而 *SIMAPK3* 过表达则通过增加 Pro 含量,降低 REL 来增强番茄果实的抗寒性^[28,35]。阿魏酸 (FA) 在番茄果实中通过以 MAPK3 依赖性方式上调 CBF 途径的基因表达从而对低温胁迫产生积极抗性^[35]。进一步研究发现, *SINPR1* 可通过减轻氧化损伤和影响 FA 的合成来调节番茄植株的低温抗性^[57]。

表 1 番茄 CBF 途径中的蛋白质功能

命名	蛋白质特性	直接靶基因	对耐冷性的影响 (正/负调控)	参考文献
ICE1	转录因子	<i>CBF1</i> 、 <i>BBX17</i> 、 <i>PR1</i>	正调控	[48]
CaM6	转录因子	<i>ICE1</i>	负调控	[48]
ICE1a	转录因子	<i>CBF1</i> / <i>CBF3</i>	正调控	[49]
ZAT12	转录因子	<i>CBF1</i>	负调控	[51]
GRAS4	转录因子	<i>CBF1</i> / <i>CBF2</i> / <i>CBF3</i>	正调控	[34]
MYB15	转录因子	<i>CBF1</i> / <i>CBF2</i> / <i>CBF3</i>	正调控	[52]
HY5	转录因子	<i>CBF1</i> / <i>CBF2</i> / <i>CBF3</i>	正调控	[52]
PIF4	转录因子	<i>CBF1</i> 、 <i>GAI4</i>	正调控	[53]
GAI4	转录因子	<i>PIF4</i>	负调控	[53]
BZR1	转录因子	<i>CBF1</i> / <i>CBF3</i>	正调控	[54]
ERF15	转录因子	<i>CBF1</i> 、 <i>WRKY6</i> 、 <i>SAG21like</i>	正调控	[55]

3.2 非 CBF 途径

研究发现,在 *cbj1-3* 突变体中仅 10% 左右的

COR 基因表达受到了影响,所以大多植物响应冷胁迫途径可能不依赖于 CBF^[58]。比较 2 种抗冻性不同的番茄基因型的低温转录组数据发现,一些转录因子,如 *ZAT10* 等可独立于 CBF 调控下游的 *COR* 基因^[51]。此外,已有许多研究表明植物激素在冷害响应中发挥着重要作用。

ABA 信号通路是植物抗冷研究较深入的非 CBF 信号途径。目前,已经发现许多参与低温抗性的 *COR* 基因也参与 ABA 的合成,如 *RD29A*、*RD22* 和 *P5CS* 等,且它们均含有 ABA 响应元件^[59]。在低温锻炼过程中, Ca²⁺ 依赖蛋白激酶 CPK27 通过 ROS、NO 和 MPK 级联信号之间相互应答激活依赖于 ABA 的途径来提高番茄的耐冷性^[60]。越来越多研究表明,ET 信号通路在调控低温抗性中也起着重要作用,番茄 ERF 蛋白 TERF2 增强了转基因烟草和番茄植物的耐冷性,乙烯响应因子 SIERF. B8 触发茉莉酸 (jasmonic acid, JA) 生物合成以促进番茄的耐寒性^[61-62]。Sl - miR164a - NAM3 模块直接调控 *SIACS1A*、*SIACS1B*、*SIACO1* 和 *SIACO4* 的表达,诱导 ET 合成,从而赋予番茄植株抗寒性^[63]。最新研究报道,水杨酸可通过由 EIN3 家族成员 *SlEIL2* 和 *SlEIL7* 介导的低温胁迫下调节番茄的 2 条光系统 II 保护途径:光保护伴侣蛋白 HSP21 的表达和 AsA 的积累来增强番茄植株的耐寒性^[64]。GA₃ 和 SA 也可协同作用控制番茄果实的耐寒性。

低温胁迫促进 JA 和褪黑素 (melatonin, MT) 的积累,并通过 MYC2 激活 *SISNAT* 和 *SIAMST* 表达增加 MT 的生物合成,从而增强番茄植株的低温抗性^[65-66]。*SIGRAS4* 途径,是一种新的冷响应途径, *SIGRAS4* 可形成激活自身表达的同源二聚体,直接调控 POD、Calmodulin、Rubisco 等参与抗氧化、钙信号传导和光合作用能力的靶基因的表达来提高番茄耐冷性,另外, *SIGRAS4* 也可以直接与 CBF 的启动子结合调控其表达来增强耐冷性^[34]。Li 等发现,冷驯化番茄植株可通过谷氨酸受体 GLR - H₂O₂ - GSH 级联途径来提高番茄低温抗性^[67]。Song 等报道,过表达 *ShPP2-1* 可通过加剧对细胞膜的损伤来降低番茄的耐寒性^[11]。低温转录组数据中发现低温显著诱导 *SIMYB41* 表达,通过研究 *SIMYB41* 过表达植株发现该基因可能通过不依赖 CBF 的信号途径负调控番茄的低温抗性^[68]。*SIFHY3* 通过与 *SIHY5* 互作加强 *SIHY5* 对 *SIMIPS* 的转录活性,从而诱导番茄植株中肌醇的积累来增强番茄的耐冷

性^[69]。*SICOR413IM1* 过表达通过减少 $O_2^- \cdot$ 和 H_2O_2 的积累来减轻对生物膜的损伤,从而保持植株高的光合能力来增强番茄幼苗的抗寒性^[15]。*SIDREB3* 过表达可能通过上调 *SILEAs* 表达来提高植株叶绿素含量和 F_v/F_m ,以增强植物对冷胁迫的耐受性^[70]。

4 外源保护剂在番茄耐冷性中的应用

近年来,各类外源保护剂的应用对低温胁迫下番茄的生长发育起着重要的保护作用。外源喷施植株激素,如 ABA、油菜素内酯(brassinolide, BR)、ET 等,小分子物质如 MT、多胺(polyamines, PA)、肌醇、氯化钙、 γ -氨基丁酸、甜菜碱等不仅可增强番茄植株的低温抗性,还能起到减少落花落果,提高品质和产量的作用。

低温逆境下,外源 ABA 和 JA 处理能增强番茄低温抗性^[71],外源 BR 处理可显著诱导质外体 ROS 的产生从而增强番茄对低温的抗性^[72],外源 MeJA 通过促进 PA 在番茄果实中的积累缓解番茄低温伤害,也通过促进 AsA-GSH 循环和激活 SICE-SICBF-SICOR 信号通路来增强果实耐寒性^[39,73]。MT 在植物中作为强抗氧化剂和 $\cdot OH$ 清除剂,通过与 ROS 直接作用来维持 ROS 平衡,从而稳定生物膜。外源 MT 通过增加体内 MT 的含量来提高番茄植株的抗氧化能力,从而增强其耐冷性^[74]。通过叶面喷施 H_2O_2 可以恢复番茄植株的低温抗性^[67]。肌醇是植物对非生物胁迫反应的积极调节因子,外源喷施肌醇后进行低温处理可显著降低其 REL,维持 F_v/F_m ,促进番茄植株的耐寒性^[69]。

5 展望

番茄作为重要的经济作物,其果实因其感官特征和营养价值而在世界各地被消费。近年来,虽然全球变暖,但极端低温天气仍然频繁出现,使番茄在栽培过程中经常遭到低温损害,严重影响着番茄的产量和品质。面对低温等极端环境,番茄在长期进化过程中形成了多种逆境响应方式,如通过外观形态、生理生化、基因和蛋白等方面的变化来加强自身抗性。最近研究揭示了植物应对冷胁迫反应精密而又复杂的机制,参与植物冷胁迫反应转录网络的转录因子和调节因子陆续被阐明。虽然番茄响应低温胁迫的分子和生理生化机制逐渐清晰,但与拟南芥和水稻相比仍有许多未知需要去探究。

低温胁迫下,植物激素、渗透物质、信号分子等外源物质的应用在抵御胁迫、促进植株发育方面具有重要价值。近年来,随着各种测序技术、基因编辑以及多组学联合分析等前沿技术的快速发展,将不断加速抗冷基因的鉴定、进一步完善和解析响应冷胁迫的生理生化及分子机制,为加快种质资源创新和优良抗逆番茄品种的选育奠定了基础。

参考文献:

- [1] Liu J Y, Shi Y T, Yang S H. Insights into the regulation of C-repeat binding factors in plant cold signaling[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2018, 60(9): 780-795.
- [2] 樊怀福, 蒋卫杰, 郭世荣. 低温对番茄幼苗植株生长和叶片光合作用的影响[J]. 江苏农业科学, 2005, 33(3): 89-91.
- [3] 姜晶, 张阳, 唐广浩. 苗期夜间亚低温对番茄生长发育的影响及耐低温材料的筛选[J]. 江苏农业科学, 2010, 38(1): 157-159.
- [4] Klupezyńska E A, Pawłowski T A. Regulation of seed dormancy and germination mechanisms in a changing environment[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(3): 1357.
- [5] Potaczek H, Kozik E U. Low temperature seed germination of several tomato genotypes[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2000, 22(3): 293-295.
- [6] Damaris R N, Lin Z Y, Yang P F, et al. The rice alpha-amylase, conserved regulator of seed maturation and germination[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(2): 450.
- [7] Farooq M, Hussain M, Nawaz A, et al. Seed priming improves chilling tolerance in chickpea by modulating germination metabolism, trehalose accumulation and carbon assimilation[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2017, 111: 274-283.
- [8] Zhang Y Y, Dai T Y, Liu Y H, et al. Effect of exogenous glycine betaine on the germination of tomato seeds under cold stress[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(18): 10474.
- [9] Verma V, Ravindran P, Kumar P P. Plant hormone-mediated regulation of stress responses[J]. BMC Plant Biology, 2016, 16: 86.
- [10] Song J W, Shang L L, Wang X, et al. MAPK11 regulates seed germination and ABA signaling in tomato by phosphorylating SnRKs[J]. Journal of Experimental Botany, 2021, 72(5): 1677-1690.
- [11] Song J W, Shang L L, Chen S W, et al. Interactions between *ShPP2-1*, an F-box family gene, and ACR11A regulate cold tolerance of tomato[J]. Horticulture Research, 2021, 8(1): 148.
- [12] 王荣青. 苗期亚低温对番茄生殖生长的影响及其低温鉴定方法研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2007.
- [13] Lee S H, Chung G C, Jang J Y, et al. Overexpression of PIP2;5 aquaporin alleviates effects of low root temperature on cell hydraulic conductivity and growth in *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology, 2012, 159(1): 479-488.
- [14] 王丽娟, 李天来, 崔娜. 夜间不同时段低温对番茄光合产物积累与分配的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 2006, 37(6): 811-815.

- [15] Ma X C, Chen C, Yang M M, et al. Cold - regulated protein (SICOR413IM1) confers chilling stress tolerance in tomato plants [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2018, 124: 29 - 39.
- [16] Meng S D, Xiang H Z, Yang X R, et al. Effects of low temperature on pedicel abscission and auxin synthesis key genes of tomato [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2023, 24(11): 9186.
- [17] Pan C T, Yang D D, Zhao X L, et al. PIF4 negatively modulates cold tolerance in tomato anthers via temperature - dependent regulation of tapetal cell death [J]. The Plant Cell, 2021, 33(7): 2320 - 2339.
- [18] 刘雪静, 王 艳, 刘童光, 等. 低温对番茄果实转色关键酶的影响 [J]. 中国瓜菜, 2015, 28(1): 19 - 22.
- [19] Li Y B, Sun M H, Xiang H Z, et al. Low overnight temperature - induced gibberellin accumulation increases locule number in tomato [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(12): 3042.
- [20] Wu J, Sun W, Sun C, et al. Cold stress induces malformed tomato fruits by breaking the feedback loops of stem cell regulation in floral meristem [J]. New Phytologist, 2023, 237(6): 2268 - 2283.
- [21] 王孝宣, 李树德, 东惠茹, 等. 低温胁迫对番茄苗期和开花期脂肪酸的影响 [J]. 园艺学报, 1997, 24(2): 161 - 164.
- [22] Sakamoto T, Murata N. Regulation of the desaturation of fatty acids and its role in tolerance to cold and salt stress [J]. Current Opinion in Microbiology, 2002, 5(2): 206 - 210.
- [23] Fang Y J, Xiong L Z. General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants [J]. Cellular and Molecular Life Sciences, 2015, 72(4): 673 - 689.
- [24] 高 媛, 齐晓花, 杨景华, 等. 高等植物对低温胁迫的响应研究 [J]. 北方园艺, 2007(10): 58 - 61.
- [25] 张天鹏, 杨兴洪. 甜菜碱提高植物抗逆性及促进生长发育研究进展 [J]. 植物生理学报, 2017, 53(11): 1955 - 1962.
- [26] Li R, Zhang L X, Wang L, et al. Reduction of tomato - plant chilling tolerance by CRISPR - Cas9 - mediated SICBF1 mutagenesis [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2018, 66(34): 9042 - 9051.
- [27] Wang M L, Hao J, Chen X H, et al. *SLMYB102* expression enhances low - temperature stress resistance in tomato plants [J]. PeerJ, 2020, 8: e10059.
- [28] Shu P, Li Y J, Sheng J P, et al. *SIMAPK3* positively regulates the ethylene production of postharvest tomato fruits and is involved in ethylene - mediated cold tolerance [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2023: 6003 - 6013.
- [29] 唐明佳, 徐 进, 林 锐, 等. 番茄响应光温逆境的生理分子机制研究进展 [J]. 园艺学报, 2022, 49(10): 2174 - 2188.
- [30] Gill S S, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2010, 48(12): 909 - 930.
- [31] Xing Y, Jia W S, Zhang J H. AtMKK1 mediates ABA - induced CAT1 expression and H₂O₂ production via AtMPK6 - coupled signaling in *Arabidopsis* [J]. The Plant Journal, 2008, 54(3): 440 - 451.
- [32] 田国忠, 李怀方, 裴维蕃. 植物过氧化物酶研究进展 [J]. 武汉植物学研究, 2001, 19(4): 332 - 344.
- [33] 姜述君, 常 纓, 范文艳, 等. 温度逆境锻炼对低温胁迫下番茄幼苗细胞膜脂质过氧化产物及抗氧化酶活性的影响 [J]. 中国农学通报, 2007, 23(10): 444 - 448.
- [34] Liu Y D, Shi Y, Zhu N, et al. SGRAS4 mediates a novel regulatory pathway promoting chilling tolerance in tomato [J]. Plant Biotechnology Journal, 2020, 18(7): 1620 - 1633.
- [35] Shu P, Li Y J, Li Z Y, et al. Ferulic acid enhances chilling tolerance in tomato fruit by up - regulating the gene expression of CBF transcriptional pathway in MAPK3 - dependent manner [J]. Postharvest Biology and Technology, 2022, 185: 111775.
- [36] Tripathy B C, Oelmüller R. Reactive oxygen species generation and signaling in plants [J]. Plant Signaling & Behavior, 2012, 7(12): 1621 - 1633.
- [37] Miura K, Sato A, Shiba H, et al. Accumulation of antioxidants and antioxidant activity in tomato, *Solanum lycopersicum*, are enhanced by the transcription factor *SLICE1* [J]. Plant Biotechnology, 2012, 29(3): 261 - 269.
- [38] Miura K, Shiba H, Ohta M, et al. SLICE1 encoding a MYC - type transcription factor controls cold tolerance in tomato, *Solanum lycopersicum* [J]. Plant Biotechnology, 2012, 29(3): 253 - 260.
- [39] Li Z L, Min D D, Fu X D, et al. The roles of SIMYC2 in regulating ascorbate - glutathione cycle mediated by methyl jasmonate in postharvest tomato fruits under cold stress [J]. Scientia Horticulturae, 2021, 288: 110406.
- [40] Zhou Y H, Yu J Q, Huang L F, et al. The relationship between CO₂ assimilation, photosynthetic electron transport and water - water cycle in chill - exposed cucumber leaves under low light and subsequent recovery [J]. Plant, Cell & Environment, 2004, 27(12): 1503 - 1514.
- [41] 李先文, 李 玲, 林阳阳, 等. 植物细胞叶绿体的低温反应 [J]. 生物技术通报, 2016, 32(9): 1 - 6.
- [42] Karabudak T, Bor M, Özdemir F, et al. Glycine betaine protects tomato (*Solanum lycopersicum*) plants at low temperature by inducing fatty acid desaturase7 and lipoxygenase gene expression [J]. Molecular Biology Reports, 2014, 41(3): 1401 - 1410.
- [43] Cai B B, Ning Y, Li Q, et al. Effects of the chloroplast fructose - 1, 6 - bisphosphate aldolase gene on growth and low - temperature tolerance of tomato [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(2): 728.
- [44] Ding Y L, Shi Y T, Yang S H. Molecular regulation of plant responses to environmental temperatures [J]. Molecular Plant, 2020, 13(4): 544 - 564.
- [45] Gilmour S J, Fowler S G, Thomashow M F. *Arabidopsis* transcriptional activators *CBF1*, *CBF2*, and *CBF3* have matching functional activities [J]. Plant Molecular Biology, 2004, 54(5): 767 - 781.
- [46] Zhang X, Fowler S G, Cheng H M, et al. Freezing - sensitive tomato has a functional CBF cold response pathway, but a CBF regulon that differs from that of freezing - tolerant *Arabidopsis* [J]. The Plant

- Journal, 2004, 39(6): 905–919.
- [47] 刘静妍, 施怡婷, 杨淑华. CBF: 平衡植物低温应答与生长发育的关键[J]. 植物学报, 2017, 52(6): 689–698.
- [48] Lin R, Song J N, Tang M J, et al. *CALMODULIN6* negatively regulates cold tolerance by attenuating ICE1 – dependent stress responses in tomato[J]. Plant Physiology, 2023, 193(3): 2105–2121.
- [49] Feng H L, Ma N N, Meng X, et al. A novel tomato MYC – type ICE1 – like transcription factor, *SlICE1a*, confers cold, osmotic and salt tolerance in transgenic tobacco [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2013, 73: 309–320.
- [50] Ma N N, Zuo Y Q, Liang X Q, et al. The multiple stress – responsive transcription factor *SlNAC1* improves the chilling tolerance of tomato [J]. Physiologia Plantarum, 2013, 149(4): 474–486.
- [51] Chen H Y, Chen X L, Chen D, et al. A comparison of the low temperature transcriptomes of two tomato genotypes that differ in freezing tolerance; *Solanum lycopersicum* and *Solanum habrochaites* [J]. BMC Plant Biology, 2015, 15: 132.
- [52] Zhang L Y, Jiang X C, Liu Q Y, et al. The *HY5* and *MYB15* transcription factors positively regulate cold tolerance in tomato via the CBF pathway[J]. Plant, Cell & Environment, 2020, 43(11): 2712–2726.
- [53] Wang F, Chen X X, Dong S J, et al. Crosstalk of PIF4 and DELLA modulates CBF transcript and hormone homeostasis in cold response in tomato[J]. Plant Biotechnology Journal, 2020, 18(4): 1041–1055.
- [54] Fang P P, Wang Y, Wang M Q, et al. Crosstalk between brassinosteroid and redox signaling contributes to the activation of CBF expression during cold responses in tomato[J]. Antioxidants, 2021, 10(4): 509.
- [55] 王梦琪. 番茄乙烯响应因子 ERF15 在低温抗性中的作用[D]. 杭州: 浙江大学, 2021: 48–49.
- [56] Yu W Q, Jia X X, Shen L, et al. Ethylene perception influences the chilling injury and *SlCBF1* gene expression during cold storage of tomato fruit [J]. Postharvest Biology and Technology, 2023, 204: 112434.
- [57] Shu P, Li Y J, Xiang L T, et al. *SlNPRI* modulates chilling stress resistance in tomato plant by alleviating oxidative damage and affecting the synthesis of ferulic acid[J]. Scientia Horticulturae, 2023, 307: 111486.
- [58] Jia Y X, Ding Y L, Shi Y T, et al. The cbfs triple mutants reveal the essential functions of CBFs in cold acclimation and allow the definition of CBF regulons in *Arabidopsis* [J]. The New Phytologist, 2016, 212(2): 345–353.
- [59] Xiong L, Ishitani M, Lee H, et al. The *Arabidopsis* *LOSS/ABA3* locus encodes a molybdenum cofactor sulfuryase and modulates cold stress – and osmotic stress – responsive gene expression [J]. The Plant Cell, 2001, 13(9): 2063–2083.
- [60] Lv X Z, Li H Z, Chen X X, et al. The role of calcium – dependent protein kinase in hydrogen peroxide, nitric oxide and ABA – dependent cold acclimation [J]. Journal of Experimental Botany, 2018, 69(16): 4127–4139.
- [61] Zhang Z J, Huang R F. Enhanced tolerance to freezing in tobacco and tomato overexpressing transcription factor *TERF2/LeERF2* is modulated by ethylene biosynthesis [J]. Plant Molecular Biology, 2010, 73(3): 241–249.
- [62] Ding F, Wang C, Xu N, et al. The ethylene response factor *SlERF*. B8 triggers jasmonate biosynthesis to promote cold tolerance in tomato [J]. Environmental and Experimental Botany, 2022, 203: 105073.
- [63] Dong Y F, Tang M J, Huang Z L, et al. The miR164a – NAM3 module confers cold tolerance by inducing ethylene production in tomato [J]. The Plant Journal, 2022, 111(2): 440–456.
- [64] Zhang M, Zhang M Y, Wang J Y, et al. Salicylic acid regulates two photosystem II protection pathways in tomato under chilling stress mediated by ETHYLENE INSENSITIVE 3 – like proteins [J]. The Plant Journal, 2023, 114(6): 1385–1404.
- [65] Ding F, Ren L M, Xie F, et al. Jasmonate and melatonin act synergistically to potentiate cold tolerance in tomato plants [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 12: 763284.
- [66] 吴宇欣, 蔡昌杨, 唐诗蓓, 等. 植物响应低温的生长发育及分子机制研究进展[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(19): 1–9.
- [67] Li H Z, Jiang X C, Lv X Z, et al. Tomato GLR3.3 and GLR3.5 mediate cold acclimation – induced chilling tolerance by regulating apoplastic H₂O₂ production and redox homeostasis [J]. Plant, Cell & Environment, 2019, 42(12): 3326–3339.
- [68] 刁鹏飞. *SlMYB41* 基因的克隆及其在番茄低温胁迫响应中的功能分析[D]. 泰安: 山东农业大学, 2020: 56–57.
- [69] Wang F, Wang X J, Zhang Y, et al. *SlFHY3* and *SlHY5* act compliantly to enhance cold tolerance through the integration of myo – inositol and light signaling in tomato [J]. The New Phytologist, 2022, 233(5): 2127–2143.
- [70] Wang G D, Xu X P, Wang H, et al. A tomato transcription factor, *SIDREB3* enhances the tolerance to chilling in transgenic tomato [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2019, 142: 254–262.
- [71] Wang F, Guo Z X, Li H Z, et al. Phytochrome A and B function antagonistically to regulate cold tolerance via abscisic acid – dependent jasmonate signaling [J]. Plant Physiology, 2016, 170(1): 459–471.
- [72] Xia X J, Fang P P, Guo X, et al. Brassinosteroid – mediated apoplastic H₂O₂ – glutaredoxin 12/14 cascade regulates antioxidant capacity in response to chilling in tomato [J]. Plant, Cell & Environment, 2018, 41(5): 1052–1064.
- [73] Min D D, Zhou J X, Li J Z, et al. SIMYC2 targeted regulation of polyamines biosynthesis contributes to methyl jasmonate – induced chilling tolerance in tomato fruit [J]. Postharvest Biology and Technology, 2021, 174: 111443.
- [74] Wang M L, Zhang S X, Ding F. Melatonin mitigates chilling – induced oxidative stress and photosynthesis inhibition in tomato plants [J]. Antioxidants, 2020, 9(3): 218.