

郑亚妮,杨婧宇,李柔柔,等. 番茄非生物胁迫响应基因研究现状[J]. 江苏农业科学,2025,53(4):1-7.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2025.04.001

番茄非生物胁迫响应基因研究现状

郑亚妮¹, 杨婧宇¹, 李柔柔¹, 常欢¹, 王丽萍^{1,2}, 王星^{1,2,3}

(1. 河北工程大学园艺系,河北邯郸 056038; 2. 茄果类蔬菜种苗繁育河北省工程研究中心,河北邯郸 056038;

3. 河北省邯郸市蔬菜改良与繁育技术创新中心,河北邯郸 056038)

摘要:全球气候及环境的变化对经济作物的生产具有较大的影响,其中干旱、极端温度、盐渍化等非生物胁迫严重制约着经济作物的生产效益。番茄是世界性的经济作物,在全球的蔬菜作物栽培中具有重要的地位。然而,种植过程中各种非生物胁迫严重阻碍了我国番茄产业的发展。前人的研究表明,提高番茄自身的抗逆能力以及培育优良抗逆性新品种是抵御非生物胁迫最有效的手段之一,而优质抗逆种质的利用是抗逆育种的必要前提。因此,深入挖掘番茄抗逆基因及其逆境响应机制已经成为当前科研人员研究的热点问题。随着分子生物技术、高通量测序技术的飞速发展,越来越多的基因被证实参与了番茄对逆境的响应。但是,截至目前,抗逆基因的挖掘及机制的研究始终围绕某一逆境因子,缺乏系统性阐述。本文聚焦于番茄在干旱、高温、低温及盐胁迫等非生物逆境下的响应机制,通过综述现有的研究成果,系统梳理番茄在这些胁迫条件下的生理变化、基因表达调控及信号转导途径,旨在为未来的番茄抗逆育种研究提供科学参考。

关键词:番茄;非生物胁迫;抗逆基因;干旱胁迫;低温胁迫;盐胁迫

中图分类号:S641.201 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2025)04-0001-07

在全球气候变化的大背景下,干旱、低温、高温及盐渍化等非生物胁迫因素日益加剧,对农业生产构成了严峻挑战,显著降低了包括番茄在内的多种经济作物的产量与品质,进而影响了农业生产的整体效益。番茄(*Solanum lycopersicon*)作为茄科番茄属的重要经济作物,以其丰富的营养价值、广泛的食用方式及较高的经济价值,在全球农业生产中占有举足轻重的地位。然而,其生长过程中面临的非生物胁迫问题不容忽视,这些胁迫不仅限制了番茄的种植区域,还增加了生产成本,降低了番茄产量和品质。培育出能够抗干旱、高温、低温、盐胁迫等抗逆品种已成为当下亟需研究的课题之一^[1-2]。鉴于化学药剂在应对非生物胁迫时可能带来的环境污染和作物残留问题,探索并培育具有自然抗逆性

的番茄品种成为当前农业科学研究的重要方向^[3-4]。通过分子生物学手段挖掘番茄中的非生物胁迫响应基因,不仅有助于深入理解番茄在逆境条件下的生理机制,更为培育新型抗逆番茄品种提供了宝贵的基因资源和理论依据。本文综述了近年来番茄非生物胁迫相关基因的研究进展,深入剖析这些基因在抗逆性中的分子作用机制,包括其表达调控、信号传导途径及最终对植株抗逆能力的提升作用。本综述旨在为减轻番茄在逆境中的受害程度、提高番茄产量与品质提供科学依据和技术支撑,同时也为进一步探索基因功能、推动植物逆境生物学及番茄抗逆分子品种研究奠定坚实基础。

1 番茄干旱胁迫响应基因

干旱作为威胁植物可持续性的关键因素,对植物的形态结构、生理生化过程以及产量特性均可产生深远影响,严重时甚至导致植物死亡。在雨养农业生态系统中,干旱所引发的产量损失远超其他环境胁迫因素^[5]。由于干旱条件下土壤水分匮乏,番茄植株的水分吸收能力受到显著抑制,导致叶片逐渐黄化并萎缩,茎秆干瘪,表皮皱缩^[6]。这些不良生理反应最终反映在番茄果实的品质上,表现为口感变差、营养价值降低以及裂果、变形、变色等外观

收稿日期:2024-05-13

基金项目:国家自然科学基金(编号:32302542);河北省自然科学基金(编号:C2024402002);河北省高等学校科学技术研究项目(编号:QN2022062);河北省现代农业产业体系创新团队建设项目(编号:HBCT2024140206)。

作者简介:郑亚妮(1997—),女,河北邯郸人,硕士研究生,主要从事蔬菜抗逆机制研究。E-mail:15032007273@163.com。

通信作者:王星,博士,讲师,硕士生导师,主要从事蔬菜遗传育种及高效栽培研究。E-mail:wangxing@hebeu.edu.cn。

缺陷。因此,番茄抗旱品种选育已成为当前农业科研的热点与重点,对于提升番茄在干旱条件下的生存能力和产量品质具有重要意义。

近年来,经过国内外学者的深入研究,从分子层面系统探讨了番茄在干旱胁迫下的应答机制。研究显示,多个基因在番茄应对干旱胁迫过程中发挥着关键作用,证实了这些基因参与番茄干旱胁迫应答的重要性(表 1)。Ahammed 等的研究表明,*SIWRKY81* 充当 *SIP5CSI* 转录,从而减少脯氨酸生物合成,降低番茄植物的耐旱性^[7]。Jian 等的研究表明,*SINAC6* 在番茄发育、果实成熟及干旱胁迫反应过程中发挥重要作用,部分通过调节 ABA 介导的途径^[8]。Li 等所研究的 MADS - box 转录因子,即 *SIMBP22*,在农艺性状的控制、对非生物胁迫的耐受性以及生长素和赤霉素信号传导的调节中发挥作用,RNA - Seq 结果显示,一系列与叶绿体发育、叶绿素代谢、淀粉和蔗糖代谢、激素信号传导和应激反应相关的基因的转录水平发生了变化,总的来说,研究数据表明 *SIMBP22* 在调节番茄生长和抵抗干旱胁迫中起着重要作用^[9]。Liu 等的研究表明,在番茄中过表达 *SIGRAS4* 可提高植株对干旱的耐受性,抑制 *SIGRAS4* 的表达则使植株对干旱胁迫高度敏感。因此 *SIGRAS4* 可能通过 SnRK2 - AREB 途径赋予干旱耐受性^[10]。Gao 等的研究结果显示,对干旱胁迫下沉默植株的表型观察和基因表达模式及生理指标(Pro 含量、POD 活性、SOD 活性、MDA 含量)的相关分析显示 *SLZF57* 基因沉默植株的抗旱性下降,表明 *SLZF57* 在干旱胁迫下发挥了重要作用^[11]。Zhao 等所做 PAL 酶活性测定结果证实,

SIGATA17 基因通过调节苯丙素生物合成途径的活性来调节番茄植株的抗旱性^[12]。Zhao 等采用病毒诱导基因沉默(VIGS)方法下调番茄植株中 *SL - ZH13* 的表达,并研究了 *SL - ZH13* 基因在番茄植株中的表达情况,结果表明沉默 *SL - ZH13* 基因影响了番茄植株对干旱胁迫的响应,降低了番茄植株的耐旱性^[13]。Wang 等研究发现,与野生型植物相比,在缺乏 *SISNAT2* 催化的 rbcL 乙酰化的情况下,敲除品系在干旱胁迫下 Rubisco 活性更强。这表明 *SISNAT2* 作为耐旱性的负调节因子发挥作用^[14]。Mushtaq 等研究发现,下调细胞分裂素受体基因 *SIHK2* 可产生细胞分裂素信号通路,从而提高植物对干旱、热和联合胁迫的耐受性^[15]。Wu 等的研究表明,*SICER1 - 1* 沉默提高叶子和果实角质层通透性,因此,*SICER1 - 1* 在耐旱和果实耐贮性中发挥重要作用^[16]。此外 Liu 等统计失水率及正午叶片水势,结果表明敲除 *SILBD40* 可有效提高番茄在干旱条件下的保水能力,即参与 JA 信号转导的 *SILBD40* 是番茄耐旱性的负调控因子,敲除 *SILBD40* 可增强番茄的耐旱性^[17]。Li 等发现新基因 *SIGT - 26*,其在调节植物结构及应对干旱和盐胁迫中起着至关重要的作用^[18]。Devkar 等研究发现,*SITAF1* 在分子、代谢及生理水平上调节对盐胁迫的各种反应,并在耐盐性中发挥重要作用^[19]。*SIRECA2* 是一种对线粒体 DNA 重组和修复起到重要作用的线粒体重组酶 A。*SIWHY2* 在体内及体外与该酶直接相互作用,在维持番茄线粒体功能和增强番茄耐旱性方面发挥着重要作用^[20]。

表 1 番茄干旱胁迫响应基因

序号	基因名称	基因功能	参考文献
1	<i>SIWRKY81</i>	<i>SIWRKY81</i> 充当 <i>SIP5CSI</i> 转录,从而减少脯氨酸生物合成,降低番茄植物的耐旱性	[7]
2	<i>SINAC6</i>	<i>SINAC6</i> 在番茄发育、干旱胁迫反应和果实成熟过程中发挥重要作用,部分通过调节 ABA 介导的途径	[8]
3	<i>SIMBP22</i>	<i>SIMBP22</i> 在调节番茄生长和抵抗干旱胁迫方面发挥着重要作用	[9]
4	<i>SIGRAS4</i>	<i>SIGRAS4</i> 可能通过 SnRK2 - AREB 途径赋予干旱耐受性	[10]
5	<i>SLZF57</i>	<i>SLZF57</i> 基因沉默植株的抗旱性下降,表明 <i>SLZF57</i> 在干旱胁迫下发挥了重要作用	[11]
6	<i>SIGATA17</i>	<i>SIGATA17</i> 基因通过调控苯丙素生物合成途径的活性来调控番茄植株的抗旱性	[12]
7	<i>SL - ZH13</i>	沉默 <i>SL - ZH13</i> 基因影响了番茄植株对干旱胁迫的响应,降低了番茄植株的耐旱性	[13]
8	<i>SISNAT2</i>	<i>SISNAT2</i> 作为耐旱性的负调节因子发挥作用	[14]
9	<i>SIHK2</i>	细胞分裂素受体基因 <i>SIHK2</i> 的下调以及细胞分裂素信号传导可以提高植物对干旱、热和联合胁迫的耐受性	[15]
10	<i>SICER1 - 1</i>	<i>SICER1 - 1</i> 参与番茄蜡烷生物合成,在耐旱和果实耐贮性中发挥重要作用	[16]
11	<i>SILBD40</i>	<i>SILBD40</i> 参与 JA 信号传导,是耐旱性的负调节因子,并且敲除 <i>SILBD40</i> 增强番茄的耐旱性	[17]
12	<i>SIGT - 26</i>	<i>SIGT - 26</i> 在调节植物结构和应对干旱和盐胁迫中起至关重要的作用	[18]
13	<i>SITAF1</i>	<i>SITAF1</i> 在分子、代谢和生理水平上调节对盐胁迫的各种反应,并在耐盐性中发挥重要作用	[19]
14	<i>SIWHY2</i>	<i>SIWHY2</i> 在维持番茄线粒体功能和增强番茄耐旱性方面发挥着重要作用	[20]

2 番茄盐胁迫响应基因

盐胁迫是影响植物生长发育的主要环境胁迫,严重影响植物正常生长。随着蔬菜生产的发展,大棚蔬菜的栽培面积迅速扩大,从而引发大棚土壤次生盐渍化问题,成为当前番茄种植面临的主要挑战^[21-24]。因此,选育抗盐品种对番茄种植有着重要影响。

近年来,国内外学者在分子层面对番茄的盐胁迫反应进行了全面而系统的研究。经过深入探究,多个基因被证实参与到了番茄对盐胁迫的应答过程中,这一发现进一步丰富对番茄盐胁迫应答机制的理解(表 2)。Xu 等研究发现,*SIAREB1* 直接与 SIMn-SOD 相互作用,提高抗氧化酶的活性并增加对过量活性氧的清除,即 *SIAREB1* 的过表达提高了转基因番茄在盐碱胁迫下的抗氧化能力^[25]。Wang 等研究确定了多种盐应激反应基因的转录水平,*SnRK1* 作为应激反应的关键激酶发挥作用,*PpSnRK1α* 过表达可以通过调节活性氧(ROS)代谢或可能通过 ABA 介导的途径显著提高耐盐性^[26]。Zhu 等研究发现,*SINAC4* 作为胁迫响应转录因子在通过 ABA 非依赖性信号网络正调节非生物胁迫耐受性中的重要作用,并在耐盐和耐旱番茄的工程中具有广阔的应用前景^[27]。Gao 等研究发现,在转基因植物中,氧化压力[以过氧化氢(H₂O₂)和丙二醛(MDA)的浓度表示]有所降低,抗氧化酶活性水平较高。总体而言,*SIWRKY8* 在植物抵抗病原体感染的免疫力以及植物对干旱和盐胁迫的反应中发挥正调节作用^[28]。Wang 等所做表型分析表明,由于

驯化过程中的选择,*SISOS1-1* 和 *SISOS1-2* 突变体明显比野生型植物对盐胁迫更敏感,*SISOS1* 启动子的自然变异破坏了 *SIDREB2* 结合的顺式元件,导致 *SISOS1* 的表达减少,并增加了栽培番茄的盐敏感性。这表明与拟南芥 *SOS1* 相类似,*SISOS1* 在番茄的耐盐性中也发挥着至关重要的作用^[29]。番茄植株中的 *SIMAPK3* 通过清除 ROS 积累,上调乙烯信号通路相关基因的表达,正向响应盐胁迫^[30]。*SIBZR1D* 过度表达的番茄品系表现出株高短、叶子较小且卷曲以及开花延迟且 *SIBZR1D* 正向调节番茄的耐盐性并上调多个胁迫相关基因的表达^[31]。Meng 等研究发现,*SISTE1-OE* 植物表现出对 ABA 的敏感性增加,结果表明 *SISTE1* 通过与 *SIPYLs* 和 *SISnRK2s* 相互作用促进 ABA 依赖性盐胁迫响应途径。最终得出,小 *SISTE1* 蛋白通过 ABA 信号传导和 ROS 清除赋予耐盐性,并改善番茄的离子稳态^[32]。Li 等研究发现,新基因 *SIGT-26*,它在调节植物结构和应对干旱和盐胁迫中起着至关重要的作用^[18]。Chen 等的研究结果得出,*SIMYB55* 影响 ABA 的生物合成,通过 ABA 介导的信号转导途径调节干旱和盐响应,并直接或间接影响基因的表达与干旱和盐响应、开花时间、萼片大小和花序,从而调节胁迫耐受性和花发育。最终确定了 *SIMYB55* 在调控耐盐性中起到重要作用^[33]。Guo 等通过定量逆转录 PCR(qRT-PCR)对转基因植物的表达分析表明,与非生物胁迫反应相关基因的转录本在盐胁迫条件下下调,而 *SIHDA3* 作为逆境响应基因,在非生物胁迫耐受性中发挥正调控作用,可能成为耐盐耐旱番茄工程育种的新靶基因之一^[34]。

表 2 番茄盐胁迫响应基因

序号	基因名称	基因功能	参考文献
1	<i>SIAREB1</i>	<i>SIAREB1</i> 的过表达提高了转基因番茄在盐碱胁迫下的抗氧化能力	[25]
2	<i>SnRK1a</i>	<i>SnRK1a</i> 可参与 ABA 信号通路提高番茄耐盐能力	[26]
3	<i>SINAC4</i>	<i>SINAC4</i> 通过 ABA 非依赖性信号网络正调节非生物胁迫耐受性中的重要作用,并在番茄耐盐中起到重要作用	[27]
4	<i>SIWRKY8</i>	<i>SIWRKY8</i> 在植物抵抗病原体感染的免疫力以及植物对干旱和盐胁迫的反应中发挥正调节作用	[28]
5	<i>SILSO1</i>	<i>SILSO1</i> 栽培番茄驯化过程中由于选择,盐敏感性提高	[29]
6	<i>SIMAPK3</i>	番茄植株中的 <i>SIMAPK3</i> 通过清除 ROS 积累,上调乙烯信号通路相关基因的表达,正向响应盐胁迫	[30]
7	<i>SIBZR1D</i>	<i>SIBZR1D</i> 正向调节番茄的耐盐性并上调多个胁迫相关基因的表达	[31]
8	<i>SISTE1</i>	<i>SISTE1</i> 蛋白通过 ABA 信号传导和 ROS 清除赋予耐盐性,并改善番茄的离子稳态	[32]
9	<i>SIGT-26</i>	<i>SIGT-26</i> 在调节植物结构和应对干旱和盐胁迫中起至关重要的作用	[18]
10	<i>SIMYB55</i>	<i>SIMYB55</i> 直接或间接地影响干旱和盐响应相关基因的表达	[33]
11	<i>SIHDA3</i>	<i>SIHDA3</i> 为逆境响应基因,在非生物胁迫耐受性中发挥正调控作用	[34]

3 番茄高温胁迫响应基因

随着全球气候变暖,高温胁迫已成为影响作物生长和发育的主要非生物胁迫之一。作为一种起源于南美洲的重要蔬菜作物,番茄在农业生产中占据重要地位。茄属包含一年生或短生的多年生草本植物,这些植物通常具有日中性特点^[35]。作为喜温作物,番茄的生长最适温度在 20~25℃。然而,当环境温度超过 35℃时,番茄会遭受高温胁迫,导致生长受阻,产量和品质下降。因此,选育耐高温的番茄品种已成为近年来国内外学者研究的重点方向^[36-38]。

目前,对于番茄耐高温胁迫的相关研究已在分子水平进行系统探究,证实有多个基因参与番茄高温胁迫应答(表 3)。Zhuang 等的研究结果表明,*SIWHY1* 通过调节 *SIHSP21.5A* 表达来促进番茄的耐热性^[39]。*SIDREBA4* 作为番茄 DREBA4 家族的转录因子,在热胁迫条件下发挥着重要的调控作用。*SIDREBA4* 转录因子通过与渗透液和应激激素

含量的相互作用、生理水平上的抗氧化酶活性和分子水平上热休克蛋白(hsp)和钙结合蛋白的表达相互作用,增强热胁迫抗逆性^[40]。Xu 等通过转录组分析显示,*SIBBX17* 的过表达影响了 GA 生物合成过程、光合作用、热胁迫、ROS 等细胞过程相关基因的表达。qRT-PCR 分析表明,在热胁迫下,*SIBBX17* 上调了多个 *SIHsf* 和 *SIHSP* 基因。这些结果表明,*SIBBX17* 在调控番茄生长和抗热胁迫中发挥着重要作用^[41]。Zhang 等所研究的 *SIEGY2* AS 品系在热胁迫下较为敏感,失水较多(鲜重较低),膜损伤严重,ROS 积累较多,但 APX 和 CAT 活性较低。此外,抑制 *SIEGY2* 会降低叶绿素含量和光合活性,尤其是光系统 II。这些结果表明 *IEGY2* 可以通过影响 ROS 积累和光合活性来调节番茄的耐热性^[42]。Zhang 等的研究结果表明,*CPK28* 以 APX2 为靶点提高番茄耐热性^[43]。Wang 等的研究结果得出,*SISNAT* 过表达番茄植株的耐热性显著增强,*HSP40* 与 *SISNAT* 相互作用,共同参与番茄褪黑素相关的耐热性调节^[44]。

表 3 番茄高温胁迫响应基因

序号	基因名称	基因功能	参考文献
1	<i>SIWHY1</i>	<i>SIWHY1</i> 通过调节 <i>SIHSP21.5A</i> 表达来促进番茄的耐热性	[39]
2	<i>SIDREBA4</i>	<i>SIDREBA4</i> 作为番茄 DREBA4 家族的转录因子,在热胁迫条件下发挥着重要的调控作用	[40]
3	<i>SIBBX17</i>	<i>SIBBX17</i> 在调控番茄生长和抗热胁迫中发挥着重要作用	[41]
4	<i>SIEGY2</i>	<i>SIEGY2</i> 可以通过影响 ROS 积累和光合活性来调节番茄的耐热性	[42]
5	<i>CPK28</i>	<i>CPK28</i> 以 APX2 为靶点,从而提高了耐热性	[43]
6	<i>SISNAT</i>	<i>SISNAT</i> 过表达番茄植株的耐热性显著增强	[44]

4 番茄低温胁迫响应基因

低温条件对蔬菜种子的萌发、幼苗的生长以及最终产量均存在显著的不利影响。尤其对于喜温的番茄而言,其对低温的耐受性相对较弱。因此,低温环境往往导致番茄产量和品质的明显下降,这已成为番茄生产过程中的主要制约因素之一^[45-46]。鉴于这一现状,深入挖掘与番茄抗寒性相关的基因及转录因子,并探究这些基因在低温胁迫下的具体功能及其分子作用机制,对于推动番茄抗寒育种的研究进程,进而提升番茄在低温环境下的生长能力和产量品质,具有极为重要的科学意义和实践价值^[47]。

近年来,经过国内外学者的系统研究,番茄在分子水平上对低温胁迫的应答机制得到了深入揭示。研究显示,多个基因在番茄应对低温胁迫中扮

演着关键角色,证实了这些基因参与番茄低温胁迫应答的重要性。这一发现不仅有助于更好地理解番茄的逆境生理机制,也为提高番茄的低温抗性提供了重要的理论依据(表 4)。Wang 等的研究表明 *SIMYB102* 过表达可以提高番茄植株对低温胁迫的耐受性,且不会对番茄幼苗的生长产生不利影响。*SIMYB102* 基因可能通过参与 CBF 信号通路和脯氨酸合成通路,从而调节植物的低温胁迫响应^[48]。Min 等的研究结果表明,*SIMYC2* 通过调节多胺生物合成参与 MeJA 诱导的采后番茄果实的耐冷性^[49]。Zhuang 等研究得出结论,高水平的 Rubisco 在番茄的低温胁迫耐受性中发挥着重要作用^[50]。*SIMIPS3* 的沉默极大地减少了肌醇的积累并损害了 LR:FR 诱导的番茄耐冷性,最后结果揭示了 *SIFHY3* 在 LR:FR 诱导的番茄耐冷性中的关键作用,并揭示了一种通过植物整合动态环境光信号和内部线索

来诱导和控制番茄植物耐冷性的调控机制^[51]。Yang 等的研究表明,*SIGGP- LIKE* 基因在植物抵御低温胁迫和致病性侵染中发挥着重要作用^[52]。Hu 等的研究表明,*SILC6D* 是冷胁迫耐受性的负调节因子,可能通过调节 ROS 含量和 ICE1 - CBF - COR 通路来调节冷胁迫耐受性^[53]。Zhang 等的研究表明,*HY5* 和 *MYB15* 的协同作用可以精确调控 CBF 的表达和耐寒性。这些发现为提高 CBF 转录调控的分子机制提供了更好的认识,并可用于提高作物的耐寒性^[54]。番茄中 *CaCIPK13* 的

过度表达通过增加花青素含量和活性氧清除酶的活性来提高耐冷性。此外,*CaCIPK13* 与 *CaCBL1/6/7/8* 的相互作用是 Ca^{2+} 依赖性的。这些结果表明 *CaCIPK13* 通过 CBL - CIPK 信号传导在耐冷机制中发挥积极作用^[55]。*SIHY5* 参与了包括 *PRI*、*CYSb*、*LEA*、*Osmotin* 和 *ICE1* 在内的冷诱导基因的调节,表明组成型过表达番茄中的 *SIHY5* 调节其他应激反应基因的表达,从而赋予耐冷性。即 *SIHY5* 增强植物对冷胁迫的耐受性,并且可用于增强番茄的胁迫耐受性^[56]。

表 4 番茄低温胁迫响应基因

序号	基因名称	基因功能	参考文献
1	<i>SIMYB102</i>	<i>SIMYB102</i> 过表达可以提高番茄植株对低温胁迫的耐受性,且不会对番茄幼苗的生长产生不利影响	[48]
2	<i>SIMYC2</i>	<i>SIMYC2</i> 通过调节多胺生物合成参与 MeJA 诱导的采后番茄果实的耐冷性	[49]
3	<i>Rubisco</i>	高水平的 <i>Rubisco</i> 在番茄的低温胁迫耐受性中发挥着重要作用	[50]
4	<i>SIFHY3</i>	<i>SIFHY3</i> 在 LR : FR 诱导的番茄耐冷性中的关键作用,并揭示了一种新的调控机制	[51]
5	<i>SIGGP- LIKE</i>	<i>SIGGP- LIKE</i> 基因在植物抵御低温胁迫和致病性侵染中发挥着重要作用	[52]
6	<i>SILC6D</i>	<i>SILC6D</i> 可能是通过调节 ROS 含量和 ICE1 - CBF - COR 通路来调节冷胁迫耐受性的负调节因子	[53]
7	<i>HY5</i> 、 <i>MYB15</i>	<i>HY5</i> 和 <i>MYB15</i> 可以精确调控 CBF 的表达和随后的耐寒性	[54]
8	<i>CaCIPK13</i>	番茄中 <i>CaCIPK13</i> 的过度表达通过增加花青素含量和活性氧清除酶的活性来提高耐冷性	[55]
9	<i>SIHY5</i>	<i>SIHY5</i> 增强植物对冷胁迫的耐受性,并且可用于增强番茄的胁迫耐受性	[56]

5 总结与展望

随着“十四五”规划对农产品行业的鼓励和支持,2022 年我国蔬菜的种植面积达 2 235. 635 万 hm^2 ,作为全世界最重要的蔬菜作物之一,番茄在我国蔬菜产业中具有重要的地位^[57]。当前,国际上在应对非生物胁迫时,多倾向于采用物理和化学的防治手段。然而,过度依赖化学药剂进行防治往往会对种植环境及地块造成一定的污染,甚至引发连作障碍,进而对我国蔬菜的产量和品质产生负面影响。因此,寻求更为环保和可持续的防治方法,对于保障我国蔬菜产业的健康发展具有重要意义。长此以往,我国将在国际市场上处于不利地位。因此提高植物抗逆性成为当下亟需解决的问题。本研究综述番茄在非生物胁迫下的基因响应研究现状,尽管当前对番茄非生物胁迫分子育种的研究已经取得了一定进展,但这一领域的研究尚不够全面,仍有待进一步深入探索。因此,为了更全面地理解番茄对非生物胁迫的响应机制,我们需要加大研究力度,以推动番茄分子育种技术的不断进步^[58-59]。为了满足番茄果实的持续需求,研发培育出抗旱、高温、低温、盐胁迫等极端条件的基因种子,将成为提高番

茄产量及品质的有效途径之一。随着我国科技的日新月异以及研究力度的不断加大,番茄基因相关研究将迎来突破性的进展。在不久的将来,我国蔬菜产业必将跻身国际前列,展现出强大的竞争力和广阔的发展前景。

参考文献:

[1]Mittler R. Abiotic stress, the field environment and stress combination[J]. Trends in Plant Science,2006,11(1):15-19.
[2]张海鑫. 多毛番茄 CDPK 基因家族分析及胁迫响应分析[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2022:1-7.
[3]王 强,王柏柯,刘会芳,等. 蛋白质组学在番茄非生物逆境胁迫中的研究进展[J]. 新疆农业科学,2021,58(10):1829-1837.
[4]柴 畅. 番茄 *CIPK8* 基因在低温、盐和干旱胁迫下功能研究[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2021:1-8.
[5]Amudha J,Balasubramani G. Recent molecular advances to combat abiotic stress tolerance in crop plants[J]. Biotechnology and Molecular Biology Review,2011,6(2):31-58.
[6]Ali M,Muhammad I,Haq S V,et al. The *CaChiV12* gene of *Capsicum annuum* L. confers resistance against heat stress and infection of *Phytophthora capsici*[J]. Frontiers in Plant Science,2020,11:219-235.
[7]Ahammed G J,Li X,Wan H J,et al. *SlWRKY81* reduces drought tolerance by attenuating proline biosynthesis in tomato[J]. Scientia

- Horticulturae,2020,270;109444.
- [8] Jian W, Zheng Y X, Yu T T, et al. *SINAC6*, a NAC transcription factor, is involved in drought stress response and reproductive process in tomato[J]. Journal of Plant Physiology, 2021, 264:153483.
 - [9] Li F F, Chen X Y, Zhou S G, et al. Overexpression of *SIMBP22* in tomato affects plant growth and enhances tolerance to drought stress[J]. Plant Science, 2020, 301:110672.
 - [10] Liu Y D, Wen L, Shi Y, et al. Stress – responsive tomato gene *SIGRAS4* function in drought stress and abscisic acid signaling[J]. Plant Science, 2021, 304:110804.
 - [11] Gao Z, Bao Y F, Wang Z Y, et al. Gene silencing of *SLZF57* reduces drought stress tolerance in tomato[J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC), 2022, 150(1):97 – 104.
 - [12] Zhao T T, Wu T R, 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.
 - [13] Zhao T T, Wang Z Y, Bao Y F, et al. Downregulation of *SL – ZH13* transcription factor gene expression decreases drought tolerance of tomato [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2019, 18 (7) : 1579 – 1586.
 - [14] Wang X Y, Liu Y, Li H X, et al. *SISNAT2*, a chloroplast – localized acetyltransferase, is involved in Rubisco lysine acetylation and negatively regulates drought stress tolerance in tomato [J]. Environmental and Experimental Botany, 2022, 201:105003.
 - [15] Mushtaq N, Wang Y, Fan J M, et al. Down – regulation of cytokinin receptor gene *SIHK2* improves plant tolerance to drought, heat, and combined stresses in tomato[J]. Plants, 2022, 11(2):154 – 173.
 - [16] Wu H Q, Liu L, Chen Y F, et al. Tomato *SICER1 – 1* catalyzes the synthesis of wax alkanes, increasing drought tolerance and fruit storability[J]. Horticulture Research, 2022, 9:uhac004 – 018.
 - [17] Liu L, Zhang J L, Xu J Y, et al. CRISPR/Cas9 targeted mutagenesis of *SILBD40*, a lateral organ boundaries domain transcription factor, enhances drought tolerance in tomato [J]. Plant Science, 2020, 301:110683.
 - [18] Li F F, Chen G P, Xie Q L, et al. Down – regulation of *SIGT – 26* gene confers dwarf plants and enhances drought and salt stress resistance in tomato[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2023, 203:108053.
 - [19] Devkar V, Thirumalaikumar V P, Xue G P, et al. Multifaceted regulatory function of tomato *SITAF1* in the response to salinity stress[J]. New Phytologist, 2020, 225(4):1681 – 1698.
 - [20] Meng C, Yang M M, Wang Y X, et al. *SIWHY2* interacts with *SIRECA2* to maintain mitochondrial function under drought stress in tomato[J]. Plant Science, 2020, 301:110674.
 - [21] Zhao S S, Zhang Q K, Liu M Y, et al. Regulation of plant responses to salt stress [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(9):4609 – 4615.
 - [22] Hasanuzzaman M, Fujita M. Plant responses and tolerance to salt stress: physiological and molecular interventions [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(9):4810 – 4816.
 - [23] Tanveer K, Gilani S, Hussain Z, et al. Effect of salt stress on tomato plant and the role of calcium [J]. Journal of Plant Nutrition, 2020, 43(1):28 – 35.
 - [24] Ors S, Ekinci M, Yildirim E, et al. Interactive effects of salinity and drought stress on photosynthetic characteristics and physiology of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) seedlings [J]. South African Journal of Botany, 2021, 137:335 – 339.
 - [25] Xu Z J, Wang F, Ma Y B, et al. Transcription factor *SIAREB1* is involved in the antioxidant regulation under saline – alkaline stress in tomato [J]. Antioxidants, 2022, 11(9):1673 – 1688.
 - [26] Wang W R, Liang J H, Wang G F, et al. Overexpression of *PpSnRK1α* in tomato enhanced salt tolerance by regulating ABA signaling pathway and reactive oxygen metabolism [J]. BMC Plant Biology, 2020, 20(1):128.
 - [27] Zhu M K, Chen G P, Zhang J L, 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 Reports, 2014, 33 (11) : 1851 – 1863.
 - [28] Gao Y F, Liu J K, Yang F M, et al. The WRKY transcription factor *WRKY8* promotes resistance to pathogen infection and mediates drought and salt stress tolerance in *Solanum lycopersicum* [J]. Physiologia Plantarum, 2020, 168(1):98 – 117.
 - [29] Wang Z, Hong Y C, Li Y M, et al. Natural variations in *SISOS1* contribute to the loss of salt tolerance during tomato domestication [J]. Plant Biotechnology Journal, 2021, 19(1):20 – 22.
 - [30] Shu P, Li Y J, Li Z Y, et al. *SIMAPK3* enhances tolerance to salt stress in tomato plants by scavenging ROS accumulation and up – regulating the expression of ethylene signaling related genes [J]. Environmental and Experimental Botany, 2022, 193:104698.
 - [31] Jia C G, Zhao S T, Bao T T, et al. Tomato BZR/BES transcription factor *SIBZRI* positively regulates BR signaling and salt stress tolerance in tomato and *Arabidopsis* [J]. Plant Science, 2021, 302:110719.
 - [32] Meng X Q, Cai J, Deng L, et al. *SISTE1* promotes abscisic acid – dependent salt stress – responsive pathways via improving ion homeostasis and reactive oxygen species scavenging in tomato [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2020, 62(12):1942 – 1966.
 - [33] Chen Y N, Li L, Tang B Y, et al. Silencing of *SIMYB55* affects plant flowering and enhances tolerance to drought and salt stress in tomato [J]. Plant Science, 2022, 316:111166.
 - [34] Guo J E, Wang H H, Yang Y, et al. Histone deacetylase gene *SIHDA3* is involved in drought and salt response in tomato [J]. Plant Growth Regulation, 2023, 99(2):359 – 372.
 - [35] Zhou R, Kong L P, Wu Z, et al. Physiological response of tomatoes at drought, heat and their combination followed by recovery [J]. Physiologia Plantarum, 2019, 165(2):144 – 154.
 - [36] Beena R. Research paradigm and inference of studies on high temperature stress in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Adv Plant Physiology, 2013, 14:497 – 511.
 - [37] Vijayakumar A, Shaji S, Beena R, et al. High temperature induced

- changes in quality and yield parameters of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) and similarity coefficients among genotypes using SSR markers[J]. *Heliyon*, 2021, 7(2): e05988.
- [38] 段金虎, 姜悦畅, 韩 菲, 等. 高温胁迫对番茄苗期光合色素的影响[J]. *中国果菜*, 2023, 43(10): 47–52.
- [39] Zhuang K Y, Gao Y Y, Liu Z B, et al. *WHIRLY1* regulates *HSP21.5A* expression to promote thermotolerance in tomato[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2020, 61(1): 169–177.
- [40] Mao L Z, Deng M H, Jiang S R, et al. Characterization of the DREBA4 – Type transcription factor (*SIDREBA4*), which contributes to heat tolerance in tomatoes[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 554520.
- [41] Xu X, Wang Q, Li W Q, et al. Overexpression of *SIBBX17* affects plant growth and enhances heat tolerance in tomato [J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2022, 206: 799–811.
- [42] Zhang S, Chen C, Dai S S, et al. A tomato putative metalloprotease *SIEGY2* plays a positive role in thermotolerance[J]. *Agriculture*, 2022, 12(7): 940–952.
- [43] Hu Z J, Li J X, Ding S T, et al. The protein kinase *CPK28* phosphorylates ascorbate peroxidase and enhances thermotolerance in tomato[J]. *Plant Physiology*, 2021, 186(2): 1302–1317.
- [44] Wang X Y, Zhang H J, Xie Q, et al. *SISNAT* interacts with *HSP40*, a molecular chaperone, to regulate melatonin biosynthesis and promote thermotolerance in tomato [J]. *Plant Cell Physiology*, 2020, 61(5): 909–921.
- [45] Zhang Y, Song H H, Wang X Y, et al. The roles of different types of trichomes in tomato resistance to cold, drought, whiteflies, and *Botrytis*[J]. *Agronomy Journal*, 2020, 10(3): 411–427.
- [46] 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.
- [47] Mesa T, Polo J, Arabia A, et al. Differential physiological response to heat and cold stress of tomato plants and its implication on fruit quality[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2022, 268: 153581.
- [48] 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.
- [49] 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.
- [50] Zhuang K Y, Wang J Y, Jiao B Z, et al. *WHIRLY1* maintains leaf photosynthetic capacity in tomato by regulating the expression of *RbcS1* under chilling stress[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(12): 3653–3663.
- [51] Wang F, Wang X J, Zhang Y, et al. *SIFHY3* and *SIHY5* act compliantly to enhance cold tolerance through the integration of myo – inositol and light signaling in tomato [J]. *New Phytologist*, 2022, 233(5): 2127–2143.
- [52] Yang D Y, Li M, Ma N N, et al. Tomato *SIGGP – LIKE* gene participates in plant responses to chilling stress and pathogenic infection[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2017, 112: 218–226.
- [53] Hu T X, Wang S F, Wang Q, et al. A tomato dynein light chain gene *SILC6D* is a negative regulator of chilling stress[J]. *Plant Science*, 2021(303): 110753.
- [54] 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 and Environment*, 2020, 43(11): 2712–2726.
- [55] Ma X, Gai W X, Li Y, et al. The CBL – interacting protein kinase *CaCIPK13* positively regulates defence mechanisms against cold stress in pepper [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73(5): 1655–1667.
- [56] Han N N, Fan S Y, Zhang T T, et al. *SIHY5* is a necessary regulator of the cold acclimation response in tomato [J]. *Plant Growth Regulation*, 2020, 91(1): 1–12.
- [57] 周 明, 李常保. 我国番茄种业发展现状及展望[J]. *蔬菜*, 2022(5): 6–10.
- [58] Sun C L, Deng L, Du M M, et al. A transcriptional network promotes anthocyanin biosynthesis in tomato flesh [J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(1): 42–58.
- [59] Krishna R, Ansari W A, Soumia P S, et al. Biotechnological interventions in tomato (*Solanum lycopersicum*) for drought stress tolerance; achievements and future prospects [J] *Biotechnology*, 2022, 11(4): 48–70.