

doi:10.11937/bfyy.20172032

转基因番茄的研究进展

敖雁¹, 吴启², 周桂生³

(1. 苏州健雄职业技术学院, 江苏 苏州 215411; 2. 中国科学院 南京土壤研究所, 江苏 南京 210008;

3. 扬州大学 农业科技发展研究院, 江苏 扬州 225009)

摘要:近年来,随着分子生物学技术的飞速发展,番茄的基因工程研究也取得了巨大的进步。该研究综述了转基因番茄的抗病毒性、抗虫性、抗逆性、改善番茄品质和种质资源利用等方面进行的研究进展,总结了转基因番茄在提高抗性和改善品质等方面的巨大应用价值,以期为今后转基因番茄的研究和品种改良提供参考依据。

关键词:番茄;基因工程;遗传转化;筛选

中图分类号:S 641.203.6 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2017)22-0160-07

番茄属茄科(Solanaceae)番茄属(*Lycopersicon*)一年或多年生植物,是一种营养价值很高的蔬菜类作物。近年来,随着分子克隆技术的不断

更新和发展,研究者利用基因工程进行番茄品种特性改良的研究也取得了很大进展,已经获得抗病毒、抗病虫害、抗逆境和高品质的优良番茄品种。随着研究的不断深入,番茄种质资源匮乏已成为培育新品种的重要抑制因子。1990年,加州大学的 RICK 教授牵头搭建了一个番茄基因资源中心的交流平台,为全世界范围内番茄品种的改良提供了一个有效的途径。

该研究分别从转基因番茄的抗病毒性、抗虫性、抗逆性、改善番茄品质和种质资源利用等方面进行了综述,为今后转基因番茄的研究和品种改良提供参考。

第一作者简介:敖雁(1974-),女,博士,副教授,现主要从事生物统计学和数量遗传学等研究工作。E-mail: 350685056@qq.com.

责任作者:周桂生(1971-),男,博士,教授,现主要从事作物栽培逆境生理等研究工作。E-mail: wuqi@issas.ac.cn.

基金项目:2016年江苏高校“青蓝工程”资助项目(中青年学术带头人);国家自然科学基金面上资助项目(31672141)。

收稿日期:2017-07-14

20℃以上高温时,菇床停止喷水,避免菌丝萎缩或感染杂菌,应早晚和夜间多开门窗,加强通风,并向菇房地面、墙面喷水。

6.3 转潮管理

每潮菇采收结束时,应及时剔除床面上的老根、死菇,整理床面,料温提高至20~21℃,此时喷水量要相应减少,促进土层菌丝复壮,同时加大通风量,为下一潮菇蕾萌发做准备;当有菇蕾产生时,降低温度至13~16℃,逐渐加大喷水量,促使菇蕾大量产生并发育。通常前3潮菇按2次重水的水分管理方法,3潮后随着养分的消耗,出菇量

减少,潮次不明显,用水量也随之减少,以轻喷的方法,保持土壤湿润。

7 采收

双孢蘑菇一般在现蕾后的4~7d,菇盖大小3~4cm,菌膜紧实时采收,出菇高峰期每天可采收2次。双孢蘑菇采收前避免喷水,采收时用手捏住菇盖,轻轻旋转采下,随采随切,切口平直干净,尽量减少触摸菇面次数,并根据菌盖大小进行分级,减少转筐次数。丛生的密菇,挤在一起,不易开伞,待菇不再继续长大时,整丛采收。

1 转基因抗病毒番茄的研究

番茄病毒病是通过蚜虫或田间操作接触传病,并随病残体在土壤中或在种子和其它宿根植物上越冬的病毒。目前最常见的危害番茄生长的主要有烟草花叶病毒(tobacco mosaic virus, TMV)、黄瓜花叶病毒(cucumber mosaic virus, CMV)、烟草卷叶病毒(tobacco leaf curl virus, TLCV)、苜蓿花叶病毒(alfalfa mosaic virus, AMV)等。

在转基因抗病毒番茄的研究中, PARRELLA 等^[1]发现位于番茄 6 号染色体上有一个 Am 家族的基因,它可以作为生长抑制剂在病毒生活早期抑制 AMV 病毒蛋白的大量表达,因此将该基因转入番茄待测体中就能对 AMV 起到良好的抗性作用。而 HU 等^[2]从茄科近缘种中筛选 TMV 的抗性基因 $Tm-2^2$,通过 qRT-PCR 技术克隆抗性基因并将其转入载体 pBIN19,同时 pBIN19 载体又由启动子 CaMV 35S 控制基因表达。并得出转 $Tm-2^2$ 基因的植株体和野生型相比对 TMV 病毒更具有抗性的结论。PRATAP 等^[3]利用传统的农杆菌介导的方法将 CMV 的 CP 基因转入番茄,再通过接种观察试验筛选到含有 CMV 亚群 IB 菌株 CP 基因的后代植株对 CMV 能保持较高的抗性。LIAO 等^[4]另辟蹊径,没有从外源抗性基因入手,而是通过插入 CMV RNA3 的克隆片段使 microRNAs 基因沉默来促进 mRNA 的大量表达,构建了一个改良的抗 CMV 的载体来提高对 CMV 的抗性。

ANBINDER 等^[5]单株筛选出对 TLCV 具有高效抗性的育种系‘TY172’,然后利用多态性 DNA 分子标记技术和 QTLs 图谱克隆定位控制 TLCV 抗性的遗传位点。结果表明,‘TY172’株系中控制抗性的是一个未知的主效 QTL 和 4 个微效 QTLs,主效 QTL 位于 4 号染色体上并提供 39.7%~46.6%的贡献率,微效 QTLs 分别定位于 1、7、9、11 号染色体,具有大约 12%的贡献率。随着对烟草卷叶病毒抗性植株的不断培育,病毒本身也产生了多种亚型。如台湾番茄曲叶病毒和泰国番茄黄化曲叶病毒等。CHEN 等^[6]利用双病毒 RNA 干扰技术构建表达载体,可以获得对以上 2 种病毒具有抗性的植株。

1998 年,由北京大学首次研发转基因抗黄瓜花叶病毒番茄 PK-TM8805R,该品种就是采用农杆菌介导的方法导入外源 CMV-CP 基因,曾在福建厦门进行商品化种植并获得良好经济效益。

2 转基因抗虫番茄的研究

抗虫育种工作也是提高番茄产量的另一重要手段,自 20 世纪 80 年代我国开展抗虫育种的研究,对番茄抗虫种质资源进行了筛选,也挖掘出大量优异的抗虫基因,为下一步的转基因抗虫番茄的研究奠定了基础^[7]。目前发现并应用于提高植物抗虫性的基因主要是来源于苏云金芽孢杆菌的 Bt 毒素蛋白基因和豇豆胰蛋白酶抑制剂(cowpea trypsin inhibitor, CpTI)^[8]。Bt 基因是一种特异性杀虫基因,其主要杀鳞翅目昆虫。SAKER 等^[9]通过农杆菌介导转化的方法来诱导转基因番茄中 *Bt(Cry 2Ab)* 基因的过量表达,结果显示表达 *Cry 2Ab* 基因的 Bt 番茄对美国棉铃虫和马铃薯茎蛾等鳞翅目昆虫具有抗性。CpTI 基因则是一种具有广谱抗性的基因,其清蛋白具有杀虫能力。2001 年, GHOSHAL 等^[10]首次在烟草中报道了通过聚乙二醇(PEG)直接介导将 CpTI 基因转入到植株体,在 CaMV 35s 启动子调控下 CpTI 蛋白具有高效催化活性。此后, CpTI 基因更是广泛地用于水稻等模式作物^[11],对提高植物抗虫性、增加产量起到了至关重要的作用。

随着研究的愈加深入,前人也注意到双基因的聚合式应答响应往往比单基因控制的抗性效果好。ABDEEN 等^[12]发现,在纯合番茄品系中 PI-II 蛋白和羧肽酶抑制剂基因(*PCI*)的过量表达对棉铃虫和三叶斑潜蝇幼虫具有较高的抗性,说明 2 种蛋白酶抑制剂的相互作用能更好地防治虫害。CHAN 等^[13]巧妙地利用双基因过表达系统,把植物半胱氨酸蛋白酶抑制剂基因(*CeCPI*)和真菌几丁质基因(*PjCHI-1*)转入番茄植株体中,在合成启动子 *pMSPOA* 的调控下诱导基因表达,从而达到抑制南方根结线虫生长。最新研究表明,在番茄植株中提取的 β -葡萄糖苷酶和蛋白消化酶也能够抑制昆虫的生长发育^[14]。

自 1998 年起,美国批准了 Monsanto 公司的转基因抗虫番茄‘5345’的环境安全和食品安全评价;2000 年,‘5345’在加拿大获批食用。转基因

抗虫番茄‘5345’是通过农杆菌介导法向番茄栽培品种‘UC82B’中导入杀虫 Bt 蛋白—Cry1Ac 而培育成功的,同样也是应用 DNA 重组技术改良农作物的一个成功案例。当 Cry1Ac 作为内毒素在转基因番茄‘5345’中表达时,高度的选择性杀伤鳞翅目害虫,从而表现出特异的抗虫性状。

3 转基因抗逆境番茄的研究

3.1 转基因抗盐胁迫番茄的研究

近年来,我国盐碱地面积呈上升趋势,加上肥水管理不当等原因,大多数土壤发生了严重的次生盐渍化现象,这些原因均导致了番茄的产量下降,严重制约着我国番茄的商业化生产。因此,对番茄抗盐胁迫相关机制的研究就显得至关重要。

LI 等^[15]通过 RNA 凝胶杂交试验发现,盐胁迫或聚乙二醇诱导的渗透胁迫后野生型番茄叶绿体中抗坏血酸脱氢还原酶(MDHAR)的含量有了明显地上升,并能通过提高抗坏血酸水平来减轻 PSII 中的光抑制作用,诱导植物体内抗盐性增加。根据这一原理,可以将抗坏血酸脱氢还原酶基因导入番茄中来提高番茄的抗盐性,但是相关研究仍未见报道。最近,在植物体中发现一类富含脯氨酸的蛋白(HyPRP),能够对生物或非生物逆境尤其是高盐害产生响应机制。而将编码此类蛋白的基因导入番茄植株体中则可以显著提高对盐胁迫的抗性^[16]。当然,在番茄抗盐性双基因聚合调控方面前人也有较为深入的研究。VIVEROS 等^[17]报道了番茄植株体中乙二醛酶 I(*GlyI*)和乙二醛酶 II(*GlyII*)基因的过表达效应,通过检测盐胁迫后转基因番茄的稳定性表达,证实了 *GlyI* 和 *GlyII* 基因可以通过降低植物体氧化应激能力来增强对盐胁迫的抗性。而以上试验并未验证基因之间的相互作用是否对提高番茄抗盐性具有协同效应。2016 年,CAI 等^[18]报道了在番茄中 *SlDof22* 基因可以结合在 *SlSOS1* 基因的启动子区域,共同调节植株对盐害的抗性。

除了可以导入外来的抗盐胁迫基因,植物体也能通过自我调节机制来避免或是减轻盐害对植株自身的影响。WANG 等^[19]在盐胁迫处理下,番茄植株体大量表达出一个由 CMV35S 启动子调控的 3-omega 脂肪酸去饱和酶活性基因的序

列,然后基于逆转录—PCR 定量技术进行 Western 和 Northern 杂交,最后再通过电镜观察发现 *LeFAD3* 基因能够维持细胞膜系统的完整性,提高番茄幼苗期对盐胁迫的抗性。

3.2 转基因抗冻番茄的研究

番茄也是一类易受冻害的蔬菜,主要表现在育苗期受冻部位内液体先产生小冰晶,冰晶不断增大然后通过挤压细胞壁导致细胞死亡。目前主要有 2 种观点来解释植株体抗冻机制:一种是转入抗冻性基因来提高番茄抗性;二是通过增加一些调控基因来诱导抗冻基因的表达。

KUMAR 等^[20]把胡萝卜中编码抗冻蛋白(AFP)的基因在 CaMV 35S 启动子的调控下通过农杆菌介导的方法转入番茄植株体中,然后再利用 Southern 杂交分析和 RT-PCR 技术来证实植株体中 AFP 基因的表达情况。结果表明,胡萝卜中抗冻基因的表达能够增加番茄的抗冻性,大面积提高产量。SUBRAMANIAN 等^[21]研究表明,接种过 1-氨基环丙烷-1 羧酸脱氨酶基因的番茄在冻害情况下有较高的抗性,且冷冻诱导基因 *LeCBF1*、*LeCBF3*、乙烯响应转录因子 ETF-13 均能促进抗冻基因的表达。最新研究表明,在多胺的转基因番茄中,病原相关蛋白 PR1b1 在冻害条件下能够显著上调以增加植物的抗性^[22]。近年来,研究人员通过研究还发现了一种名为 Maxi 的抗冻蛋白,这种新型抗冻蛋白的核心并没有想象中那么多水分子,而是通过内部折叠的机制和动力学特征来达到抗逆的效果,这就颠覆了科学家对传统蛋白质的预测,认为传统蛋白质的核心都充满了水分子。这种蛋白的发现也为植物抗冻机理提供了新的解释^[23]。

除了抗性基因本身表达发生变化或者受到其它基因调控外,植物激素^[24-25]往往也能够对冻害胁迫做出反应,从而引起植株内部一系列分子信号响应机制。ZHU 等^[24]通过用不同浓度 GA 处理,发现 GA 处理后能有效缓解冻害,但相关赤霉素合成途径涉及到的基因却明显下调。同时,赤霉素也可以通过诱导水杨酸的生物合成来共同影响植物在逆境下的反应。

当然,在番茄植物体中,一种基因的表达往往不仅是生物体对一种逆境的应答机制,而是聚合各方面环境效应对多个逆境系统的综合表达。

ZHANG 等^[26]利用 Cre/loxP DNA 重组系统对选择性标记基因的特异性 DNA 切割位点进行诱导,从而使得番茄中 *AtIpk2b* 基因得以大量表达,最终使植株体对干旱、冻害、氧化等逆境都具有较高的抗性。LYU 等^[27]从大肠杆菌中提取一种由 6-磷酸海藻糖合酶和 6-磷酸海藻糖磷酸酶双功能融合基因,在 CaMV 35S 启动子的诱导下导入番茄体中,结果表明,与野生型番茄相比,转基因番茄在干旱和盐胁迫的逆境下具有更强的光合作用和耐受性。SUN 等^[28]也证实了 SLWRKY39 通过激活与植物发病机理和逆境相关基因的表达来调控番茄对生物或非生物逆境的适应。同样,在作物遗传育种方面,SALEEM 等^[29]较为详细地阐明了番茄不同品系的杂交(不同基因型的组合)对于抵抗逆境胁迫、提高产量有着明显的优势。

以上详细地介绍了几种主要影响番茄正常生长的限制条件,为了使更好地读者了解番茄生长过程中各种逆境之间的相互关系,为番茄的相关育种工作提供借鉴,现将响应逆境胁迫的相关基因总结如下(图 1)。

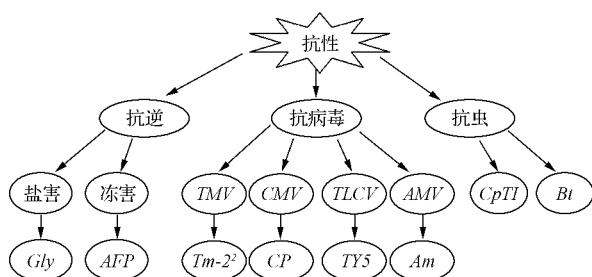


图 1 番茄逆境下相关基因的诱导表达关系

Fig. 1 Induced expression of related genes in tomato under stress

4 转基因番茄品质的研究

近年来,随着经济的发展和生活水平的提高,人们对番茄的品质也提出了更高的要求。高品质番茄一般以果形周正、无裂口、无虫咬、成熟适度、酸甜适口等为主要指标。因此,以下就从番茄的甜度、酸度等方面进行概述。

4.1 提高番茄甜度的转基因研究

有关提高转基因番茄甜度的工作主要从 2 个

方面开展:一是通过外源基因导入的方法将甜味基因转入番茄体中增加甜度;二是通过调节植株体自身的糖代谢等生理生化途径来改变糖分的浓度。

FIRSOV 等^[30]在野苘蒿中发现了 *Thaumatococcus* II 基因,然后在 CaMV 35S 启动子的调节下把 *Thaumatococcus* II 的 cDNA 片段插入到 pBI121 载体上,最后通过酶联免疫法分析 *Thaumatococcus* II 基因得到大量表达。结果同样表明,转基因番茄品种有较好的食味品质。

REDDY 等^[31]对锡兰莓中一种特殊的甜蛋白 Monellin 进行研究,在大肠杆菌中 T₇ 启动子和果实成熟特异性启动子的协同控制下,将编码甜蛋白的 *Monellin* 基因转入番茄植株体中,然后在温室气体中正常培养,通过酶联免疫吸附法发现植株体中的 Monellin 蛋白大量表达,与野生型番茄相比,转基因番茄中糖分含量有了明显地上升,这就对改善番茄的风味品质起到了积极作用。同时,其它调控果实甜度的基因也陆续被发现。

最新一项研究结果表明,在番茄植株中 2 类转录因子 SlbZIP1 and SlbZIP2 对于促进编码糖分基因表达具有积极作用,进一步分析显示 SlbZIP 可以激活天冬酰胺合成酶和脯氨酸脱氢酶的活性,从而提高转基因植株中蔗糖、葡萄糖、果糖的含量^[32]。

BEAUVOIT 等^[33]研究了番茄中糖代谢过程相关酶的活性与液泡扩张程度的关系。结果显示,在细胞分裂过程中果糖激酶和磷酸果糖激酶的活性提高,在液泡扩张过程中,蔗糖合成酶、磷酸葡萄糖异构酶和葡萄糖磷酸化酶的活性也有显著增强。因此,在细胞中液泡扩张时,液泡中可溶性糖大量积累。这就为编码糖代谢过程中相关合成酶基因的研究以及转糖分合成酶基因番茄的研究打下了理论基础,但是,目前为止,此类研究尚鲜有报道。

众所周知,植物细胞中糖酵解途径对于调节植物生长发育有着极其重要的作用,其中磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶(PEPCK)活性的缺失对植物的正常生理代谢机制能产生深刻的影响。HUANG 等^[34]利用 RNA 干扰技术来启动 mR-NA 序列特异性的降解机制,影响 *SlPEPCK* 基因的正常转录,从而阻遏了磷酸烯醇式丙酮酸羧

激酶的合成过程。与野生型番茄相比, RNA 干扰的番茄突变体糖分含量有明显的下降趋势, 结果表明, 磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶的缺失会影响番茄植株中糖分含量的积累。近几年, 随着分子生物学研究手段的发展, 有关糖酵解过程中其它合成酶调节番茄植株糖分合成的机制也逐渐被人们所认知。同时, 伴随着大数据时代的来临, 生物信息学也广泛地应用到植物领域, IKEDA 等^[35]从代谢组和转录组水平揭示了番茄开花后 20 d 碳水化合物含量和氨基酸代谢的显著变化, 更进一步发现细胞壁转化酶、蔗糖合成酶和谷氨酸合成酶的表达量也明显高于野生型品种, 最后得出碳代谢中细胞壁转化酶、蔗糖合成酶可以通过调节糖分浓度来影响谷氨酸合成酶的积累, 从而导致果实变甜。

4.2 提高番茄酸度的转基因研究

研究表明, 番茄的酸度对于番茄汁的色泽、口味和营养都有着十分重要的作用, 因此酸度对植株生长发育的生理机制也越来越引起人们的关注。SUN 等^[36]采用 RNA 干扰技术阻遏编码 9-顺式-环氧类胡萝卜素二加氧酶(NCED)的基因(*SlNCED1*)表达, 从而影响脱落酸(ABA)的生物合成过程。试验表明, 脱落酸可以通过调节主要细胞分解基因(*SlPG*、*SlPME*、*SlXET*、*SlCels*、*SlExp*)的表达水平来促进细胞壁的分解。这就为以后 *SlNCED1* 基因的进一步挖掘、克隆、转化提供了理论基础。最新研究也发现, 某些番茄突变体中糖分含量和酸度处于一个动态变化过程中, 在逆境胁迫条件下, 植株体本身可以通过糖分—酸度的互变机制来实现植物体内的稳态, 从而提高植物的食味品质。因此, 挖掘调控互变反应的主控基因也成了目前亟待解决的难题^[37]。同样, 有研究表明, 植物激素赤霉素 GA 和脱落酸 ABA 的相互拮抗调节有利于番茄酸度的提高。因此, 挖掘 GA 和 ABA 合成过程中的关键基因便成为了公众关注的焦点^[38]。

番茄果实的保鲜时间很短, 成熟后迅速腐烂, 失去商品价值。因此, 为了延长番茄的货架寿命, 便于市场流通, 科学家自 20 世纪 90 年代开始, 利用转基因技术进行了耐贮藏番茄的研发。其中主要是通过农杆菌介导的方法, 将番茄多聚半乳糖醛酸酶(PG)的反义基因、番茄乙烯合成酶的反义

基因、苏云金芽孢杆菌的 *Cry1Ac* 基因、CMV 外壳蛋白(CP)基因等分别导入栽培番茄。1992 年, 美国农业部和食品与药物管理局批准了转基因耐贮藏番茄“Flavr Savr”的环境释放, 并于 1994 年发放了食品安全证书, 允许用作食品及饲料, 这也是全世界被批准上市的第一例转基因作物。此外, 中国科学院微生物研究所也利用农杆菌介导法, 在栽培番茄中导入番茄乙烯合成酶反义基因, 获得转基因延熟番茄“大东 9 号”。2000 年, “大东 9 号”获批在北京商品化生产。另外一些常见的延缓番茄成熟的转基因品种还有番茄‘1345-4’、‘351N’、‘8338’、‘B’、‘Da’、‘F’等。

5 小结

近 30 年以来, 番茄的基因转化也从单一性状的定向改变向多性状的改变过渡, 并最终向卫生医疗方向发展。目前我国也已经克隆出抗 TMV、CMV、TLCV、AMV 等多个性状的转多基因番茄^[39]。早在 1994 年, 在美国已经有转基因番茄品种“Flavr Savr”上市, 国内华中农业大学在 1990 年开始转基因耐贮藏番茄的研发, 在 1996 年获农业部农业生物基因工程安全委员会批准, 成为中国首个批准的可商品化生产的农业生物基因工程产品, 定名为“华番一号”^[40]。“华番一号”中导入的基因只是为了延迟番茄的成熟时间, 抑制番茄体内部分特殊蛋白质的合成, 从而减缓了细胞壁降解、果实软化过程。但随着科技的发展, 育种家们获得了非转基因的延熟番茄, 转基因番茄在储藏方面的优势不再, 产量低就成为很大一个问题, 又因皮厚口感差, 直接被市场淘汰。再综合考虑目前人们对转基因技术是否安全还存有疑虑, 转基因作物安全性又需要一个长期的试验进行验证, 因此, 转基因番茄在中国市场的商品化正面临瓶颈。但随着越来越多的标记基因的发现, 新一代分子标记技术的发展也促进了新基因的挖掘、定位和克隆, 这就为发现更多有实用价值的外源基因提供了技术支撑。当然, 伴随着测序技术的突飞猛进, 人们也已经能够在全基因组水平、转录水平以及翻译水平上寻找所需要的目的基因, 这也就极大地丰富了转基因番茄种质资源的多样性, 为日后遗传育种工作提供了奠定了基础。

参考文献

- [1] PARRELLA G, MORETTI A, GOGNALONS P, et al. The am gene controlling resistance to alfalfa mosaic virus in tomato is located in the cluster of dominant resistance genes on chromosome 6[J]. *Phytopathology*, 2004, 94(4): 345-350.
- [2] HU Z, LIU G, GAO J, et al. Tomato *TM-2²* gene confers multiple resistances to TMV, TOMV, PVX, and PVY to cultivated potato[J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2015, 62(1): 101-108.
- [3] PRATAP D, RAJ S K, KUMAR S, et al. Coat protein-mediated transgenic resistance in tomato against a ib subgroup cucumber mosaic virus strain[J]. *Phytoparasitica*, 2012, 40(4): 375-382.
- [4] LIAO Q S, TU Y F, CARR J P, et al. An improved cucumber mosaic virus-based vector for efficient decoying of plant microRNAs[J]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 13178.
- [5] ANBINDER I, REUVENI M, AZARI R, et al. Molecular dissection of tomato leaf curl virus resistance in tomato line ty172 derived from *Solanum peruvianum*[J]. *Theor Appl Genet*, 2009, 119(3): 519-530.
- [6] CHEN H M, LIN C Y, TSAI W S, et al. Resistance to viral yellow leaf curl in tomato through RNAi targeting two begomovirus species strains[J]. *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*, 2016, 25(2): 199-207.
- [7] 高建昌, 杜永臣, 王孝宣, 等. 番茄抗虫育种研究进展[J]. *中国蔬菜*, 2007, 1(3): 38-42.
- [8] 黄锡志, 寿森炎, 廖乾生. 转基因番茄研究进展[J]. *北方园艺*, 2001(3): 29-31.
- [9] SAKER M M, SALAMA H S, SALAMA M, et al. Production of transgenic tomato plants expressing *Cry 2Ab* gene for the control of some lepidopterous insects endemic in Egypt[J]. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*, 2011, 9(2): 149-155.
- [10] GHOSHAL D, SEN S K, GOYAL A. Introduction and expression of cowpea trypsin inhibitor (*CpTI*) gene in transgenic tobacco[J]. *Plant Biochemistry and Biotechnology*, 2001, 10(1): 19-24.
- [11] YANG X, LI L, CAI X X, et al. Efficacy of insect-resistance *Bt/CpTI* transgenes in F5-F7 generations of rice crop-weed hybrid progeny: Implications for assessing ecological impact of transgene flow[J]. *Science Bulletin*, 2015, 60(18): 1563-1571.
- [12] ABDEEN A, VIRGO A, OLIVELLA E, et al. Multiple insect resistance in transgenic tomato plants over-expressing two families of plant proteinase inhibitors[J]. *Plant Molecular Biology*, 2005, 57(2): 189-202.
- [13] CHAN Y L, HE Y, HSIAO T T, et al. Pyramiding taro cystatin and fungal chitinase genes driven by asynthetic promoter enhances resistance in tomato to root-knot nematode *meloidogyne incognita*[J]. *Plant Science*, 2015, 231: 74-81.
- [14] SELLAMI S, JAMOSSI K. Investigation of larvae digestive beta-glucosidase and proteases of the tomato pest *tuta absoluta* for inhibiting the insect development[J]. *Bulletin of Entomological Research*, 2016, 106(3): 406-414.
- [15] LI F, WU Q Y, DUAN M, et al. Transgenic tomato plants overexpressing chloroplastic monodehydro-ascorbate reductase are resistant to salt and PEG-induced osmotic stress[J]. *Photosynthetica*, 2012, 50(1): 120-128.
- [16] LI J H, OUYANG B, WANG T T, et al. *HyPRPI* gene suppressed by multiple stresses plays a negative role in abiotic stress tolerance in tomato[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016(7): 1-14.
- [17] VIVEROS M F A, INOSTROZA-BLANCHETEAU C, TIMMERMAN T, et al. Overexpression of *GlyI* and *GlyII* genes in transgenic tomato (*Solanum lycopersicum* Mill.) plants confers salt tolerance by decreasing oxidative stress[J]. *Molecular Biology Reports*, 2013, 40(4): 3281-3290.
- [18] CAI X F, ZHANG C J, SHU W B, et al. The transcription factor SID of 22 involved in ascorbate accumulation and salinity stress in tomato[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2016, 474(4): 736-741.
- [19] WANG H S, YU C, TANG X F, et al. A tomato endoplasmic reticulum (ER)-type omega-3 fatty acid desaturase (*LeFAD3*) functions in early seedling tolerance to salinity stress[J]. *Plant Cell Reports*, 2014, 33(1): 131-142.
- [20] KUMAR S R, KIRUBA R, BALAMURUGAN S, et al. Carrot antifreeze protein enhances chilling tolerance in transgenic tomato[J]. *Acta Physiol Plant*, 2014, 36(1): 21-27.
- [21] SUBRAMANIAN P, KRISHNAMOORTHY R, CHAN-RATANA M, et al. Expression of an exogenous l-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase gene in psychrotolerant bacteria modulates ethylene metabolism and cold induced genes in tomato under chilling stress [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2015, 89: 18-23.
- [22] GOYAL R K, FATIMA T, TOPUZ M, et al. Pathogenesis-related protein 1b1 (*PR1b1*) is a major tomato fruit protein responsive to chilling temperature and upregulated in high polyamine transgenic genotypes[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 901.
- [23] SUN T J, LIN F H, CAMPBELL R L, et al. An antifreeze protein folds with an interior network of more than 400 semi-clathrate waters[J]. *Science*, 2014, 343(6172): 795-798.
- [24] ZHU Z, DING Y, ZHAO J H, et al. Effects of postharvest gibberellic acid treatment on chilling tolerance in cold-stored tomato (*Solanum lycopersicum* L.) fruit[J]. *Food and Bioprocess Technology*, 2016, 9(7): 1202-1209.
- [25] LI P Y, YIN F, SONG L J, et al. Alleviation of chilling injury in tomato fruit by exogenous application of oxalic acid[J]. *Food Chemistry*, 2016, 202: 125-132.
- [26] ZHANG Y, LIU H, LI B, et al. Generation of selectable

marker-free transgenic tomato resistant to drought, cold and oxidative stress using the Cre/loxP DNA excision system[J]. Transgenic Research, 2009, 18(4): 607-619.

[27] LYU J I, MIN S R, LEE J H, et al. Overexpression of a trehalose-6-phosphate synthase/phosphatase fusion gene enhances tolerance and photosynthesis during drought and salt stress without growth aberrations in tomato[J]. Plant Cell Tissue Organ Cult, 2013, 112(2): 257-262.

[28] SUN X C, GAO Y F, LI H R, et al. Over-expression of SIWRKY39 leads to enhanced resistance to multiple stress factors in tomato[J]. Journal of Plant Biology, 2015, 58(1): 52-60.

[29] SALEEM M Y, AKHTAR K P, IQBAL Q, et al. Development of tomato hybrids with multiple disease tolerance[J]. Pakistan Journal of Botany, 2016, 48(2): 771-778.

[30] FIRSOV A P, PUSHIN A S, KORNEEVA I V, et al. Transgenic tomato plants as supersweet protein thaumatin II producers[J]. Applied Biochemistry and Microbiology, 2012, 48(9): 746-751.

[31] REDDY C S, VIJAYALAKSHMI M, KAUL T, et al. Improving flavour and quality of tomatoes by expression of synthetic gene encoding sweet protein monellin[J]. Mol Biotechnol, 2015, 57: 448-453.

[32] SAGOR G H M, BERBERICH T, TANAKA S, et al. A novel strategy to produce sweeter tomato fruits with high sugar contents by fruit-specific expression of a single bZIP transcription factor gene[J]. Plant Biotechnology Journal, 2016, 14(4): 1116-1126.

[33] BEAUVOIT B P, COLOMBIE S, MONIER A, et al. Model-

assisted analysis of sugar metabolism throughout tomato fruit development reveals enzyme and carrier properties in relation to vacuole expansion[J]. The Plant Cell, 2014, 26(8): 3224-3242.

[34] HUANG Y X, YIN Y G, SANUKI A, et al. carboxykinase (PEPCK) deficiency affects the germination, growth and fruit sugar content in phosphoenolpyruvate tomato (*Solanum lycopersicum* L.) [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2015, 96: 417-425.

[35] IKEDA H, SHIBUYA T, IMANISHI S, et al. Dynamic metabolic regulation by a chromosome segment from a wild relative during fruit development in a tomato introgression line, IL8-3[J]. Plant and Cell Physiology, 2016, 57(6): 1257-1270.

[36] SUN L, SUN Y F, ZHANG M, et al. Suppression of 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase, which encodes a key enzyme in abscisic acid biosynthesis, alters fruit texture in transgenic tomato [J]. Plant Physiology, 2012, 158(1): 283-298.

[37] SCHOUTENA R E, WOLTERING E J, TIJSEN L M M. Sugar and acid interconversion in tomato fruits based on biopsy sampling of locule gel and pericarp tissue[J]. Postharvest Biology and Technology, 2016, 111: 83-92.

[38] MARTIN-RODRIGUEZ J A, HUERTAS R, HO-PLAGARRO T, et al. Gibberellin-abscisic acid balances during arbuscular mycorrhiza formation in tomato[J]. Frontiers in Plant Science, 2016(7): 1273.

[39] 唐绂忱. 我国首次获得转多基因多抗番茄植株[J]. 河北农业科技, 1998(3): 11.

[40] 叶志彪, 李汉霞, 刘勋甲, 等. 利用转基因技术育成耐贮藏番茄—“华番1号”[J]. 中国蔬菜, 1999(1): 6-10.

Research Progress on Transgenic Tomatoes

AO Yan¹, WU Qi², ZHOU Guisheng³

(1. Suzhou Chien-Shiung Institute of Technology, Suzhou, Jiangsu 215411; 2. Institute of Soil Sciences, CAS, Nanjing, Jiangsu 210008; 3. Institutes of Agricultural Science and Technology Development, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009)

Abstract: With the rapid development of molecular biology techniques during recent years, significant progress also has been made in genetic engineering of tomato. We reviewed the research progress in disease resistance, insect resistance, stress, quality improvement and genetic resources' utilizing respectively. The enormous application of transgenic tomato was also summarized in increasing resistance and improving quality. It was expected to provide references for the research and improvement of transgenic tomato.

Keywords: tomato; genetic engineering; genetic transformation; screening