

陈杰,董舒超,宋刘霞,等. 番茄矿质营养元素吸收与积累机制的研究进展[J]. 江苏农业学报, 2025, 41(1): 192-202.

doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2025.01.022

番茄矿质营养元素吸收与积累机制的研究进展

陈杰^{1,2,3}, 董舒超^{1,2}, 宋刘霞^{1,2}, 赵丽萍^{1,2}, 王银磊^{1,2}, 赵统敏^{1,2}

(1.江苏省农业科学院蔬菜研究所,江苏 南京 210014; 2.江苏省高效园艺作物遗传改良重点实验室,江苏 南京 210014;

3.南京农业大学资源与环境科学学院,作物遗传与创制创新利用全国重点实验室,江苏 南京 210095)

摘要: 番茄是重要的蔬菜,其产量和品质在很大程度上取决于对土壤矿质营养元素的吸收与利用效率。植物吸收和积累的矿质营养元素经过土壤-食物链途径进入人体,既为人体提供必需营养元素,也可能带来有害元素的暴露风险。随着中国农田土壤质量下降、重金属污染问题突显,以及人民对高品质农产品需求的日益增长,如何对农作物可食用部位进行必需微量元素的生物强化,对有害元素的积累进行阻止,已成为高质量农业生产中亟需解决的问题。植物通过多种离子转运蛋白从土壤中吸收矿质营养元素,并将其转运至地上部,随后在不同组织和器官中进行转运、分配、再分配。但在这一复杂的运输网络中,仅有少量功能基因被克隆到。本文系统整理了番茄中大量元素、微量元素及重金属镉吸收与积累相关的基因,以及这些基因调控番茄矿质营养元素吸收、积累的机制,同时展望了关键基因在必需微量元素生物营养强化和重金属低积累番茄品种选育中的应用前景。本文旨在为高品质番茄育种研究提供新的思路 and 理论依据。

关键词: 番茄; 矿质营养元素; 重金属; 吸收; 积累; 转运蛋白

中图分类号: S641.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2025)01-0192-11

Research progress on the mechanisms of mineral nutrition absorption and accumulation in tomato

CHEN Jie^{1,2,3}, DONG Shuchao^{1,2}, SONG Liuxia^{1,2}, ZHAO Liping^{1,2}, WANG Yinlei^{1,2}, ZHAO Tongmin^{1,2}

(1. Institute of Vegetable Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China; 2. Jiangsu Key Laboratory for Horticultural Crop Genetic Improvement, Nanjing 210014, China; 3. State Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Enhancement & Utilization, College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: Tomato is an important vegetable, and its yield and quality largely depend on the efficiency of absorption and utilization of soil mineral nutrients. Mineral elements absorbed and accumulated by plants enter the human body through the soil-food chain route. They provide essential nutrients to the human body while also posing a risk of exposure to harmful elements. With the decline in the quality of farmland soil in China, the prominent problem of heavy metal pollution, and the growing demand of the people for high-quality agricultural products, how to bio-fortify essential trace elements in the edible

收稿日期: 2024-12-04

基金项目: 江苏省自然科学基金项目(BK20210389); 国家自然科学基金基金青年基金项目(32202592); 江苏省种业振兴“揭榜挂帅”项目[JBCS(2021)066]

作者简介: 陈杰(1992-), 男, 江苏丹阳人, 博士, 助理研究员, 主要从事植物矿质营养元素吸收与积累的机制研究。(E-mail) jiechen@jaas.ac.cn

通讯作者: 赵统敏, (E-mail) tmzhaomail@163.com

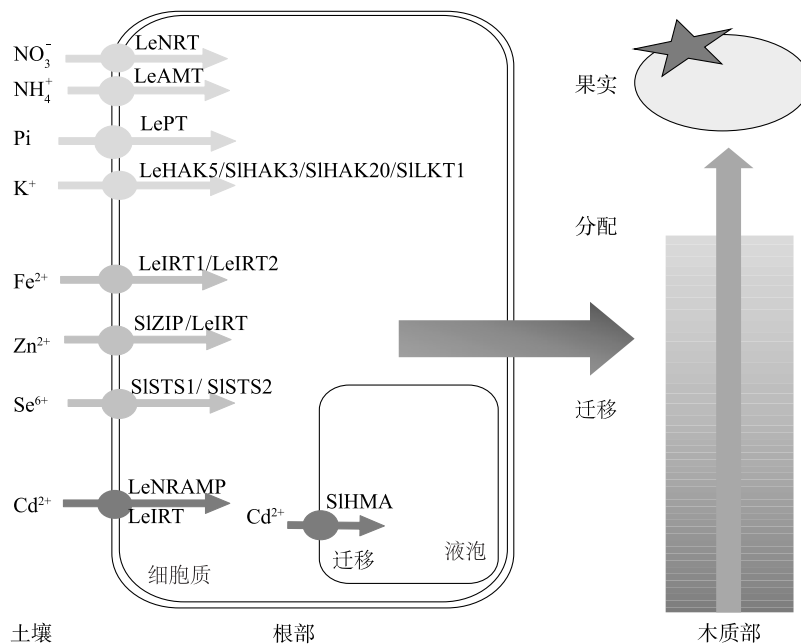
parts of crops and prevent the accumulation of harmful elements has become an urgent issue in high-quality agricultural production. Plants absorb mineral nutrient elements from the soil through various ion transporters and transport them to the above-ground parts. Subsequently, these elements are transported, distributed, and re-distributed in different tissues and organs. However, only a small number of functional genes have been cloned in this complex transportation network. This paper systematically com-

piles the genes related to the absorption and accumulation of macro-elements, micro-elements, and heavy metal cadmium in tomatoes, as well as the regulatory mechanisms of these genes on the absorption and accumulation of mineral nutrients in tomatoes. At the same time, it looks ahead to the application prospects of key genes in breeding tomato varieties with bio-fortification of essential trace elements and low heavy-metal accumulation. This paper aims to provide new ideas and a theoretical basis for high-quality tomato breeding research.

Key words: tomato; mineral nutrients; heavy metals; uptake; accumulation; transporters

番茄(*Solanum lycopersicum*)作为全球栽培最广泛的果蔬之一,其年总产量在蔬菜作物中居首位,中国是全球最大的番茄生产和消费国家^[1]。矿质元素是保障番茄正常生长发育与果实成熟必不可少的营养物质^[2-3]。根据在植物干重中的占比,矿质元素可分为大量元素、中量元素、微量元素。大量元素包括氮、磷和钾,中量元素包括钙、硫和镁等,微量元素包括铁、锌、硒、锰、铜和钼等^[2]。植物根系从土壤溶液中吸收矿质元素,随后将其从根部转移至地上部,并依据不同组织和器官所需量再分配^[4]。在细

胞学水平,矿质元素进入细胞后被转运至液泡、叶绿体、线粒体和高尔基体等细胞器,从而发挥其特定的生物学功能^[4-6]。这一转运过程依赖与多种离子转运蛋白的参与,根据转运方向,可将其分为内流转运蛋白和外排转运蛋白。然而,重金属元素也可通过必需元素的转运途径被植物吸收和积累,这不仅影响植物的正常生长,还会给人体健康带来危害^[5]。植物通过多种转运蛋白从土壤中吸收不同种类的矿质元素,并将其运输到不同的器官和组织(图1)。



LeNRT:硝酸盐转运蛋白;LeAMT:铵转运蛋白;LePT:磷转运蛋白;LeHAK5:高亲和性钾离子转运蛋白;SIHAK3:高亲和性钾离子转运蛋白;SIHAK20:高亲和性钾离子转运蛋白;SILKT1:低亲和性钾离子转运蛋白;LeIRT1:铁转运蛋白;LeIRT2:铁转运蛋白;SIZIP:锌铁转运蛋白;LeIRT:铁转运蛋白;SISTS1:硫酸盐转运蛋白;SISTS2:硫酸盐转运蛋白;LeNRAMP:天然抗性相关巨噬蛋白;LeIRT:铁转运蛋白;SIHMA:重金属 ATP 酶。

图1 番茄中矿质元素吸收相关转运蛋白及其运输过程

Fig.1 Mineral element absorption transporters in tomatoes and their transport processes

随着生活水平的提高,人们对高品质蔬果的需求日益增加,如何提高番茄品质也成为研究热点^[1]。番茄果实中的可溶性糖、有机酸、维生素 C、番茄红素、酚类物质、矿质元素和氨基酸含量是评价

其营养品质的主要指标^[7]。植源性食物是人体和动物摄入矿质元素的主要途径,必需矿质元素摄入不足或重金属元素积累超标都会对人体健康造成危害^[8]。通过生物强化技术提高植物中铁、锌、硒等

元素的含量,是缓解微量元素营养缺乏的有效途径^[9]。尽管稻米是中国人群膳食镉摄入的主要来源^[10],但镉污染番茄给健康造成的危害同样也不容忽视。本文综述了番茄中大量元素、微量元素及重金属镉吸收与积累的相关基因及其作用机制(表1)。并基于研究现状,提出在高品质番茄培育中促进铁、锌、硒生物营养强化及阻止、控制重金属镉积累的方法。

1 大量元素

1.1 氮元素

氮是植物生长发育必需的大量元素之一,约占干物质的 1.5%~2.0%。植物根系可从土壤中吸收硝态氮、铵态氮或含氮氨基酸^[2]。温带气候条件下,作物从土壤中吸收的氮素主要是硝酸盐形态,硝酸盐的供应水平也会影响植物对氮素的吸收和同化^[3]。根系吸收硝酸盐是主动运输过程,在低浓度硝酸盐条件下,高亲和性转运蛋白起主要运输作用,而在高浓度硝酸盐条件下,低亲和性转运蛋白被激活^[11-12]。目前已在番茄中克隆到 NPF 和 NRT2 家族的部分转运蛋白^[13],其中硝酸盐转运蛋白 LeNRT1.1、LeNRT1.2、LeNRT2.1、LeNRT2.2 和 LeNRT2.3 具有硝酸盐转运能力^[14]。盐胁迫会抑制番茄根部 *LeNRT1.1*、*LeNRT1.2* 和硝酸盐同化基因 *LeNR* 的表达^[15]。低亲和性硝酸盐转运蛋白 LeNRT2;3 受硝酸盐诱导,其主要定位于根皮细胞和中柱鞘细胞的质膜上。在番茄中过表达 *LeNRT2;3* 可促进根部硝酸盐吸收及其往地上部的转运,从而提高生物量与果实重量^[16]。足量硝酸盐供应条件下,硝酸盐高利用效率番茄品种 Regina Ostuni 与硝酸盐低利用效率品种 UC82 相比,Regina Ostuni 地上部 *SLNRT2.3* 表达量和硝酸盐积累量更高,但 2 个品种的硝酸盐还原酶活性无差异;在硝酸盐供应不足时,UC82 根部 *SLNRT2.1* 表达量反而更高。这一结果表明,2 个品种对硝酸盐利用效率的差异,可能源于硝酸盐再利用效率的差异,而非吸收能力的差异^[11]。基于转录水平的研究表明,高温条件下施加氮肥会促进番茄氮素吸收、蔗糖代谢与运输,从而增加果实中可溶性糖的积累,同时 *PEPC* 基因可影响柠檬酸和苹果酸的积累^[17]。在根毛中,高亲和性铵转运蛋白 LeAMT1;1 和 LeAMT1;2 主要负责从土壤中吸收铵根离子,在叶片中,LeAMT1;2 和 LeAMT1;3 在氮的

表 1 番茄中矿质元素吸收与积累相关基因

Table 1 Genes related to mineral element absorption and accumulation in tomatoes

矿质元素	调控基因	蛋白
N	<i>LeNRT1.1</i>	硝酸盐转运蛋白
	<i>LeNRT1.2</i>	硝酸盐转运蛋白
	<i>LeNRT2.1</i>	硝酸盐转运蛋白
	<i>LeNRT2.2</i>	硝酸盐转运蛋白
	<i>LeNRT2.3</i>	硝酸盐转运蛋白
	<i>SLAMT1;1</i>	铵转运蛋白
	<i>SLAMT1;2</i>	铵转运蛋白
	<i>SLAMT1;3</i>	铵转运蛋白
P	<i>SLPHO1;1</i>	磷酸盐转运蛋白
	<i>LePT1</i>	磷转运蛋白
	<i>LePT2</i>	磷转运蛋白
	<i>LePT3</i>	磷转运蛋白
	<i>LePT4</i>	磷转运蛋白
	<i>LePT5</i>	磷转运蛋白
	<i>LePT6</i>	磷转运蛋白
	<i>LePT7</i>	磷转运蛋白
	<i>SLMPT3</i>	线粒体磷转运蛋白
	<i>SLHAK3</i>	高亲和性钾离子转运蛋白
	<i>LeHAK5(SLHAK5)</i>	高亲和性钾离子转运蛋白
	<i>SLHAK20</i>	高亲和性钾离子转运蛋白
	<i>SLKLT1</i>	低亲和性钾离子转运蛋白
	<i>SICIPK9</i>	钙调磷酸酶 B 样相互作用蛋白激酶
K	<i>SICIPK23</i>	钙调磷酸酶 B 样相互作用蛋白激酶
	<i>SISKOR</i>	Shaker 型钾离子通道蛋白
	<i>SISOS1</i>	质膜 Na ⁺ /H ⁺ 反向转运蛋白
	<i>SISOS2</i>	质膜 Na ⁺ /H ⁺ 反向转运蛋白
Fe	<i>LeFRO1</i>	Fe(Ⅲ)螯合物还原酶
	<i>LeIRT1</i>	铁转运蛋白
	<i>LeIRT2</i>	铁转运蛋白
	<i>LeNRAMP1</i>	天然抗性相关巨噬蛋白
	<i>LeNRAMP13</i>	天然抗性相关巨噬蛋白
	<i>CHLN</i>	铁转运蛋白
	<i>FER</i>	铁转运蛋白
	<i>SlbHLH068</i>	bHLH 转录因子
Zn	<i>SLZIP11</i>	锌转运蛋白
	<i>LeIRT1</i>	铁转运蛋白
	<i>LOC101255999</i>	锌转运蛋白
	<i>LOC100037509</i>	锌转运蛋白
Se	<i>SISTS1.1</i>	硫酸盐转运蛋白
	<i>SISTS1.2</i>	硫酸盐转运蛋白
	<i>SISTS2.1</i>	硫酸盐转运蛋白
	<i>SISTS2.2</i>	硫酸盐转运蛋白
	<i>SLSiR</i>	亚硫酸盐还原酶
Cd	<i>SLHMA1</i>	重金属 ATP 酶
	<i>LeHMA5</i>	重金属 ATP 酶
	<i>LeNRAMP6</i>	天然抗性相关巨噬蛋白
	<i>LeCAX3</i>	Ca ²⁺ /H ⁺ 反向转运蛋白
	<i>LeABCC3</i>	ATP 结合盒转运蛋白 C3
	<i>LePDR1</i>	多向耐药性蛋白
	<i>LeIRT1</i>	铁转运蛋白

吸收利用过程中发挥重要作用^[18]。SIAMT1 家族蛋白都包含 1 个铵转运蛋白结构域,但其跨膜螺旋数量不同,在干旱和盐胁迫等非生物胁迫下,SIAMT1 家族基因表达量显著下降^[19]。此外,也有研究发现,在番茄中过表达拟南芥转录因子 AtCDF3 编码基因可提高其氮素利用效率^[20]。

1.2 磷元素

磷是核酸的重要组成部分之一,对番茄的开花、种子成熟、果实数量与产量的提高、可溶性固形物与维生素 C 含量的增加以及果实颜色、味道和硬度的改善具有重要作用^[2]。根系通过高亲和性磷转运蛋白吸收土壤中的无机磷,磷酸盐转运蛋白可分为 PHT1、PHT2、PHT3、PHT4、PHT5 和 PHO1 6 大亚类^[21]。在番茄中,已预测到 8 个属于 PHT1 亚类的磷酸盐转运蛋白 LePT1~LePT8,除 LePT8 外,LePT1~LePT7 均已被鉴定^[22]。LePT1 是最早被报道定位于细胞膜的磷酸盐转运蛋白,其对磷缺乏响应迅速,在无机磷的吸收中起主要作用^[23-24]。LePT2 主要在根部表达,且受磷缺乏诱导^[23]。番茄接种丛枝菌根真菌后,也可通过真菌吸收磷。高浓度磷供应条件下,丛枝菌根真菌对磷的吸收几乎完全被抑制,同时丛枝菌根真菌诱导的磷转运蛋白基因表达量下降^[25];低浓度磷供应条件下,LePT3~LePT5 基因表达被激活,而 LePT1、LePT2、LePT6 和 LePT7 基因表达仍受抑制^[25-26]。番茄 SIPHO1;1 作用于磷从根部往地上部的转运过程,敲除 SIPHO1;1 会导致根部磷含量增加而地上部磷含量减少^[21]。此外,在水稻中过表达番茄线粒体磷酸盐转运体 SIMPT3 编码基因,可促进磷酸盐的吸收转运,从而提高稻米产量^[27]。

1.3 钾元素

钾是番茄生长发育所需的大量元素之一,其含量通常高于其他矿质元素^[2]。根系从土壤中吸收钾离子,钾离子浓度较高时,钾离子以自由扩散的方式通过质外体途径进入木质部导管;而一般情况下钾离子浓度较低,这时钾离子以主动运输的方式通过共质体途径进入木质部导管,这一过程依赖 ATP 供能和离子转运蛋白^[28]。定位于细胞膜的 HAK/KT/KUP 家族转运蛋白主要负责根部钾离子的吸收,随后钾离子通过导管细胞介导的木质部运输被转运到地上部进行重新分配^[29]。在拟南芥中,钾离子转运蛋白 AtHAK5 和离子通道蛋白 AtAKT1 在钾

离子吸收中起主导作用^[30]。在番茄中,定位于细胞膜的高亲和性转运蛋白 LeHAK5 主要负责根部钾离子的吸收,缺钾可激活拟南芥 AtHAK5 和番茄 LeHAK5 的表达^[31]。拟南芥 AtCIPK9 可影响 AtHAK5 的表达^[32],但番茄中的同源基因 SICIPK9 对钾离子稳态无显著影响,但可通过钾离子非依赖途径来调控花粉管的伸长^[33]。番茄根毛细胞中的通道蛋白 SILKT1 参与钾离子的低亲和性内流过程^[34],在充足钾供应条件下,SILKT1 对番茄根系钾离子吸收的贡献率约 50%^[35]。拟南芥 AtCIPK23/AtCBL9 复合体可通过蛋白磷酸化过程激活 AtHAK5 和 AKT1 转运蛋白活性,而蛋白磷酸酶 AIP1 则通过去磷酸化抑制 AKT1 转运活性^[36]。番茄中,磷酸激酶 SICIPK23 可促进番茄植株对 K⁺ 和 Na⁺ 的吸收,SICIPK23 通过激活 SILKT1 和 SIHAK5 显著增强了番茄对钾离子的吸收能力,其对 SILKT1 和 SIHAK5 钾离子转运活性的影响率分别约 100% 和 40%^[35]。在足量钾供应条件下,SILKT1 基因突变会导致番茄根部和地上部的钾离子含量降低,且其突变体对高浓度镁处理更敏感^[35]。番茄 SIHAK3 基因敲除会导致在低浓度钾供应条件下植株体内钾元素含量显著减少,但在高浓度钾供应下植株体内钾元素含量无显著变化,表明 SIHAK3 主要参与根部对低浓度钾离子的高亲和性吸收过程^[37]。此外,离子通道蛋白 SISKOR 介导钾离子从番茄根系到地上部的木质部转运,但缺氮、缺磷或缺硫均会抑制该转运过程^[38]。

盐胁迫通常由离子毒性引起,其中细胞内 Na⁺ 含量/K⁺ 含量稳态及其含量在盐胁迫中起重要作用。研究人员利用番茄自然变异群体,通过全基因组关联研究方法,挖掘到部分与 Na⁺ 含量/K⁺ 含量平衡相关的基因^[39-41]。SIHAK20 为 HAK/KT/KUP 转运蛋白家族成员,敲除 SIHAK20 基因会导致植株对盐胁迫下高敏感^[40]。SISOS1 和 SISOS2 基因敲除或表达抑制均会导致根部 Na⁺ 积累量提高而 K⁺ 积累量降低,Na⁺ 含量/K⁺ 含量比值高会使番茄对盐胁迫敏感^[39,41]。此外,在番茄中异源表达拟南芥 AtNHX1 转运蛋白基因,可使更多钾离子转运至液泡中,从而提高番茄的耐盐性^[42]。

2 微量元素

2.1 铁元素

虽然铁是地壳中第 4 丰富的元素,但在有氧环

境或碱性土壤中其溶解度较低^[43]。铁是叶绿素合成的必需元素,缺铁会抑制植物的光合作用,进而影响植物生长。在长期进化过程中,植物形成了 2 种铁吸收机制以适应缺铁环境^[44]。双子叶植物如拟南芥和番茄采用 I 型机制:首先根系分泌质子以增强土壤中可溶性铁的含量,铁螯合还原酶(*FRO*)将 Fe^{3+} 还原成 Fe^{2+} ,最后高亲和性 Fe^{2+} 转运蛋白 *IRT1* 将 Fe^{2+} 转运至细胞内^[6,45-49]。禾本科植物如水稻则采用 II 型机制:根系合成植物铁载体并分泌至根际,与 Fe^{3+} 螯合后,螯合物通过转运蛋白 *YSL* 进入根系细胞^[6]。番茄是研究 I 型铁吸收机制的常用模式植物,Li 等^[50]在樱桃番茄中克隆到与拟南芥 *AtFRO2* 高度同源的基因 *LeFRO1*。番茄 *LeFRO1* 主要在根部表达且定位于细胞膜,沉默 *LeFRO1* 表达会影响番茄内铁元素及其他矿质元素的稳态平衡^[51-52]。番茄铁转运蛋白 *LeIRT1*、*LeIRT2* 与拟南芥 *AtIRT1* 的氨基酸序列同源性分别高达 64% 和 62%,异源表达 *LeIRT1* 或 *LeIRT2* 均可使铁吸收缺陷型酵母突变体恢复铁吸收功能并正常生长^[53-54]。此外,异源表达 *LeIRT1* 和 *LeIRT2* 也可使锰、锌和铜吸收缺陷型酵母突变株恢复正常吸收功能,该结果表明 *LeIRT1* 和 *LeIRT2* 蛋白可能具有转运锰、锌和铜等多种金属离子的能力。

番茄 *LeNRAMP1* 和 *LeNRAMP13* 属于天然抗性相关巨噬蛋白(Natural resistance-associated macrophage protein, *NRAMP*)家族,均定位于细胞囊泡中,其基因表达受铁稳态水平的调控^[55]。基于正向遗传学,研究人员筛选到 2 个具备典型铁缺乏表型的番茄突变体,分别为 *Chloronerva*(*Chln*) 和 *T3238fer*,这 2 个突变体均受隐性单基因控制^[56]。在番茄 *Chln* 突变体中,虽然植物能够感知到缺铁信号并启动相关机制来促进铁的吸收,但由于 *CHLN* 基因的功能缺失,导致其合成的烟酰胺与铁离子形成螯合物,影响了铁的有效性,最终使得番茄叶片仍然出现脉间黄化等缺铁症状^[56]。在 *T3238fer* 突变体中克隆到的 *FER* 基因编码一种转录因子^[57],转录因子 *SlbHLH068* 与转录因子 *FER* 互作,两者共同调控铁转运蛋白 *LeFRO1*、*LeIRT1* 和 *LeNRAMP1* 基因表达,从而影响铁吸收^[58]。在正常或缺铁条件下,*T3238fer* 突变体中 *LeFRO1*、*LeIRT1* 和 *LeNRAMP1* 基因表达水平均显著低于野生型^[50,57-58]。

2.2 锌元素

锌在土壤中主要以二价阳离子(Zn^{2+})形态存在,植物根系吸收 Zn^{2+} 后,通过质外体和共质体途径将其运送到木质部^[2]。植物锌的吸收、转运、储存及再分配主要由锌铁转运相关蛋白质负责。拟南芥中已鉴定出 15 个 ZIP 蛋白,其中定位于液泡膜的 *AtZIP1* 和定位于细胞膜的 *AtZIP2* 起主要作用^[59]。在水稻中,根部转运蛋白 *OsZIP1*、*OsZIP5* 和 *OsZIP9* 负责锌元素的吸收,但 *OsZIP5* 和 *OsZIP9* 在功能上存在部分冗余^[60]。在番茄中预测到 9 个锌转运蛋白,但其分子功能尚不明确^[61]。目前仅克隆到定位于细胞膜的 *SIZIP11*,沉默 *SIZIP11* 基因可提高果实锌含量,而过表达 *SIZIP11* 基因使果实锌含量降低^[62]。番茄缺锌会抑制 *LeIRT1*、锌转运蛋白(*LOC101255999*)和锌转运相似蛋白(*LOC100037509*)的表达,同时影响根部特异性金属转运蛋白、铁螯合还原酶及 *BHLH* 转录调控因子的功能,从而打破细胞内锌的动态平衡^[63]。与其他金属元素不同,植物从根部吸收的锌元素会被优先转运至发育中的分生组织和花序,以维持活跃细胞的生长。由于二价阳离子(如 Zn^{2+} 和 Fe^{2+})的化学性质相似,植物在吸收这些元素时往往利用同一种或同一类转运蛋白,如 *IRT* 或 *ZIP* 家族蛋白^[60]。

2.3 硒元素

硒是人类必需的微量元素,但对植物而言非必需,由于硒酸盐与硫酸盐在化学和物理性质上具有相似性,硒酸盐可通过硫酸盐的吸收、同化和代谢途径被植物吸收和利用^[64]。目前已有研究表明,硒酸盐主要通过根系高亲和硫酸盐转运蛋白 *SULTR* 作用进入体内,其中拟南芥 *AtSULTR1;2* 和水稻 *OsSULTR1;1* 起主导作用^[65]。番茄高亲和性硫酸盐转运蛋白 *SISTS1.1* 主要在根部表达,*SISTS1.2* 在根部和地上部均有表达^[66],*SISTS1.1* 和 *SISTS1.2* 基因表达量受硫稳态的调控^[67-68]。番茄低亲和性硫酸盐转运蛋白 *SISTS2.1* 和 *SISTS2.2* 则主要在地上部表达^[66]。此外,植物根系还可吸收亚硒酸盐,根系对亚硒酸盐的吸收亲和性由高到低依次为 $\text{H}_2\text{SeO}_3 > \text{HSeO}_3^- > \text{SeO}_3^{2-}$ 。硅转运蛋白可能参与根系对 H_2SeO_3 的吸收,而磷酸盐转运蛋白可能参与根系对 HSeO_3^- 和部分 SeO_3^{2-} 的吸收^[69]。在硒的同化途径中,亚硫酸盐还原酶(*SISiR*)活性被抑制后,番茄中的亚硫酸盐、硫酸盐和巯基化合物含量降低,并导致叶片早衰^[70]。在农业生产中,常通过浇灌或叶面喷施硒肥

的方式强化番茄果实中的硒元素积累量^[71]。近期研究发现,在水稻中克隆到调控硫酸盐/硒酸盐吸收同化的关键基因 *OsRCS1* (*OsASTOLI*) 和 *OsSHMT4* (*OsCADT1*), *OsRCS1* (*OsASTOLI*) 突变可增强半胱氨酸合成酶复合体活性,进而促进对硫酸盐/硒酸盐的吸收和同化;*OsSHMT4* (*OsCADT1*) 突变能够促进 *OsSULTR1;1* 的表达,从而促进机体对硫酸盐/硒酸盐的吸收^[72-73]。通过激活硫酸盐/硒酸盐的吸收与同化途径,不仅可以增加稻米中硒元素的含量,实现硒的生物强化,还能提高水稻对重金属镉的耐受性^[74]。

3 重金属元素镉

镉是一种有害重金属元素,其在人体内的积累过量会导致痛痛病、肾功能障碍和癌症等疾病。虽然镉的膳食摄入主要来源于粮食作物,尤其是稻米,但蔬菜中的镉积累问题不容忽视^[75]。在水稻中,定位于液泡膜的 *OsHMA3* 与细胞膜的 *OsNRAMP5* 在镉吸收、转移与积累过程中起关键作用^[5]。*OsHMA3* 转运蛋白活性在不同水稻品种间存在差异,从而导致品种间镉积累量差异显著^[76],在籼稻中过表达 *OsHMA3* 可使稻米中的镉含量降低^[77],甚至在大麦中过表达 *OsHMA3* 也可降低籽粒中的镉含量^[78]。不同生态型拟南芥的 *AtHMA3* 转运蛋白存在功能差异,这种差异导致拟南芥叶片中镉积累量与镉敏感性不同^[79]。*OsNRAMP5* 是一种特异性表达于水稻根部皮层细胞外侧的转运蛋白,主要功能是转运锰元素和镉元素,其基因突变可降低水稻籽粒中镉的积累量^[80-81]。基于生物信息学分析,番茄中鉴定出 8 个同源基因 *SlHMA1* ~ *SlHMA8*,将这些基因在酵母中进行异源表达,仅 *SlHMA1* 被证明具有镉转运能力^[82]。番茄中, *LeHMA5*、*LeNRAMP6*、*LeCAX3*、*LeABCC3* 和 *LePDR1* 等镉转运蛋白可能通过促进根部细胞中镉从细胞质向液泡转运,从而减少地上部叶片中的镉积累量^[83]。硝酸盐也可激活铁转运蛋白 *LeIRT1* 基因的表达,增加番茄对镉的吸收量^[84]。

镉胁迫下,番茄中的谷胱甘肽代谢和硫代谢相关途径被激活,同时 ABC 转运蛋白、WRKY 转录因子和 NAC 转录因子等也会响应镉胁迫^[85]。镉胁迫下,ABC 转运蛋白 (*Solyc12g013640* 和 *Solyc07g065320*)、寡肽转运蛋白 (*Solyc11g012700*) 和高亲和硝酸盐转运

蛋白 (*Solyc11g069735*) 的基因表达量显著上升,而液泡膜铁转运蛋白 (*Solyc01g104820*) 编码基因的表达量下降,基因表达量的变化可能与转运蛋白转运的矿质元素或相关代谢物相关^[85]。纳米零价铁处理可提高番茄对镉的耐性,纳米零价铁和镉两者叠加处理可显著激活转录因子 *SlERF1* 基因的表达,但 *SlERF1* 作用靶点及分子机理仍不明确^[86]。通过转录组学分析,还鉴定到 WRKY、NAC 和 MYB 等转录因子家族的差异表达基因,但这些差异表达的转录因子的关键靶点或调控途径仍不明确^[85]。

半胱氨酸作为硫代谢途径和氮代谢途径交汇的关键节点,其代谢产物如谷胱甘肽和植物螯合肽在缓解植物镉毒害中起重要作用,可与镉形成螯合物并被封存于液泡中^[74]。外源添加硒纳米粒子可促进硫酸盐/硒酸盐吸收、同化和代谢途径相关基因 (*SlSULTR1;3*、*SlSAMS1* 和 *SlPUT3*) 的表达,促进含硫化合物的合成,从而缓解番茄镉毒害^[87]。ZIP 家族主要参与植物对锌、铁以及镉等金属离子的吸收和转运,在番茄中过表达拟南芥色氨酸合成酶 $\beta 1$ 基因 (*AtTSB1*),能够增强番茄镉胁迫的耐受性,并降低镉积累量,这可能是因为 *AtTSB1* 过表达可抑制 *AtZIP4* 和 *AtZIP9* 基因的表达^[88]。植物硫/硒代谢、氮代谢与镉胁迫响应之间的关联机制和调控网络极为复杂,目前相关研究较少。

4 展望

不同转运蛋白家族在细胞类型、驱动力方式、运输方向和亚细胞定位等方面具有不同的底物特异性^[60]。NRAMP、ZIP 和 IRT 主要负责 Fe^{2+} 、 Zn^{2+} 和 Cd^{2+} 等二价金属离子的转运。由于不同离子可能通过同一转运蛋白进行运输,因此它们之间可能存在竞争关系。这意味着,干扰某一转运蛋白的功能可能会影响多种离子的转运。在阻止、控制作物重金属积累的研究中,敲除重金属转运蛋白编码基因,虽然可以减少作物对重金属的吸收,但同时也会干扰植物对其他必需微量元素的吸收,进而抑制植物的正常生长。如敲除水稻 *OsNRAMP5* 基因会抑制根系对锰的吸收,目前研究人员致力于定向改造 *OsNRAMP5* 蛋白,以实现仅抑制水稻对镉的吸收而不干扰对锰的吸收^[80]。然而,不同矿质营养元素的转运与代谢方式存在差异,某一元素的稳态失衡可能会影响植物对其他元素的吸收或耐受性。例如,

Se⁶⁺通过硫酸盐途径被植物吸收,而 Cd²⁺的吸收途径与之不同,外源硒处理可以激活巯基化合物的合成,巯基化合物螯合 Cd²⁺,形成的螯合物能够抑制镉吸收和相关转运蛋白的表达,从而减少镉在植物体内的积累,这种调控方式为作物中实现硒的生物强化和镉积累的阻止、控制提供了思路^[89]。不同矿质营养元素间互相影响,且制约关系极为复杂,目前尚未完全阐明。土壤中的矿质元素为植物的正常发育与生殖提供必需营养,同植物一起再通过膳食途径直接或间接被人体摄入。随着分子生物遗传学和基因组学技术的进步,植物吸收和积累矿质营养元素的分子机制已被初步解析,在模式植物拟南芥和水稻中部分关键基因已被克隆并对其进行了功能鉴定^[60]。针对微量元素膳食摄入不足可能导致的隐性饥饿问题,生物营养强化育种被认为是一种长效的解决方法。目前,通过定向选择与微量元素积累相关的 QTL 位点,已培育出锌、铁、硒等生物强化品种^[90]。这些育种工作的核心在于挖掘和鉴定与作物表型相关的关键基因。水稻和玉米等粮食作物的矿质元素吸收与积累机制研究较为深入,但番茄等蔬果类作物的相关研究仍较为薄弱。

长期以来,番茄育种主要关注高产、抗病、外观和耐储等性状^[91-95],忽视了果实风味与品质^[96],近年来,通过代谢组学、转录组学和基因组学的联合分析,研究人员已鉴定到影响番茄风味的关键物质以及相关基因位点^[97-98]。例如,敲除糖刹车基因 *SLCDPK26* 和 *SLCDPK27* 可使葡萄糖和果糖含量增加 30%,且不影响果实重量与产量^[99]。对番茄矿质元素的研究主要集中于盐胁迫,基于番茄核心种质的全基因组关联分析(GWAS),研究人员挖掘并鉴定出调控 Na⁺/K⁺ 转运的关键基因,包括 *SIHAK20*、*SLSOS1*、*SLSOS2* 和 *SIMOT1*^[39-41,100]。但是,对番茄矿质营养元素吸收与积累的基础研究较少,特别是以下几个方面:(1)氮、磷、钾等大量元素是农作物生长的重要元素,但是不合理的肥料施用造成浪费、环境污染和经济损失。在水稻和玉米等作物中,已克隆到调控氮素利用的关键基因,或挖掘到相关 QTL 位点。目前在番茄中与盐胁迫相关的钾元素研究相对较多,但是与氮和磷相关的关键基因克隆和转运机制研究不足,可以通过挖掘并鉴定番茄中氮和磷吸收、利用的关键基因,并利用分子标记技术或功能基因编辑技术选育肥料高效利用的番茄新种质。(2)

人体必需微量元素摄入不足会导致隐性饥饿,特别是铁、锌、硒的摄入不足。虽然水稻、小麦等粮食作物是营养元素膳食摄入的主要来源,但番茄也是日常生活中重要的蔬果。已通过基因编辑或过表达技术实现了番茄中 γ -氨基丁酸、维生素 D 和叶酸等营养成分的生物营养强化^[101-103],但对铁、锌、硒等微量元素生物强化的研究较少,这是由于相关微量元素利用机制的基础研究缺乏。人为通过基因敲除或过表达改变转运蛋白的工作,可能会干扰矿质元素稳态,进而抑制植物生长并造成减产。因此,在利用基因编辑技术育种时,应保证番茄的产量及其他农艺性状不受到负面影响。微量元素也是初生和次生代谢物合成的基础,所以挖掘番茄中微量元素吸收与积累相关功能基因对高品质番茄的选育工作具有重大意义。(3)环境污染和农产品安全问题日益严峻,养分管理、低镉积累品种选育及土壤改良等措施能有效阻止有害元素在作物可食用部位的积累。例如,水稻种植过程中,通过施用石灰提高土壤 pH 值可减少根系对镉的吸收。基于已克隆到的 *OsNRAMP5* 或 *OsHMA3* 基因开发分子标记用于选育低镉积累的水稻品种。关于蔬菜中有害元素积累的研究主要集中于十字花科等叶菜类,根茎类及茄果类蔬菜的研究较少,这可能是因为这些蔬菜的食用部位有害元素积累量较少。此外,植物代谢物也会影响有害元素的积累,如苹果酸影响植物对铝的吸收,巯基化合物与镉离子螯合等。尽管在茄果类蔬菜中,重金属等有害元素的含量通常较低,对人体健康的潜在危害风险也相对较小,但关于其营养品质与农产品安全问题的基础研究仍需进一步深入。

参考文献:

- [1] 李君明,项朝阳,王孝宣,等. “十三五”我国番茄产业现状及展望[J]. 中国蔬菜,2021(2):13-20.
- [2] SAINJU U M, DRIS R, SINGH B. Mineral nutrition of tomato[J]. Journal of Food Agriculture & Environment,2003,1(2):176-183.
- [3] STITT M. Nitrate regulation of metabolism and growth[J]. Current Opinion in Plant Biology,1999,2(3):178-186.
- [4] MA J F, TSAY Y F. Transport systems of mineral elements in plants: transporters, regulation and utilization[J]. Plant and Cell Physiology, 2021,62(4):539-540.
- [5] CLEMENS S, MA J F. Toxic heavy metal and metalloid accumulation in crop plants and foods[J]. Annual Review of Plant Biology, 2016,67:489-512.
- [6] ROBINSON N J, PROCTER C M, CONNOLLY E L, et al. A fer-

- ric-chelate reductase for iron uptake from soils[J]. *Nature*, 1999, 397(6721):694-697.
- [7] 刘思恬,祝秀梅,张婧,等. 不同类型番茄果实营养成分分析与综合评价[J]. *江西农业大学学报*, 2023, 45(3):564-574.
- [8] 赵方杰,谢婉滢,汪鹏. 土壤与人体健康[J]. *土壤学报*, 2020, 57(1):1-11.
- [9] ZHAO F J, MCGRATH S P. Biofortification and phytoremediation[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2009, 12(3):373-380.
- [10] 汪鹏,王静,陈宏坪,等. 我国稻田系统镉污染风险与阻控[J]. *农业环境科学学报*, 2018, 37(7):1409-1417.
- [11] ABENAVOLI M R, LONGO C, LUPINI A, et al. Phenotyping two tomato genotypes with different nitrogen use efficiency[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2016, 107:21-32.
- [12] GLASS A D M. Nitrate uptake by plant roots[J]. *Botany*, 2009, 87(7):659-667.
- [13] ONO F, FROMMER W B, VON WIRÉN N. Coordinated diurnal regulation of low- and high-affinity nitrate transporters in tomato[J]. *Plant Biology*, 2000, 2(1):17-23.
- [14] ALBORNOZ F, GEBAUER M, PONCE C, et al. LeNRT1.1 improves nitrate uptake in grafted tomato plants under high nitrogen demand[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(12):3921.
- [15] ABOUELSAAD I, WEIHRAUCH D, RENAULT S. Effects of salt stress on the expression of key genes related to nitrogen assimilation and transport in the roots of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative[J]. *Scientia Horticulturae*, 2016, 211:70-78.
- [16] FU Y L, YI H Y, BAO J, et al. LeNRT2.3 functions in nitrate acquisition and long-distance transport in tomato[J]. *Febs Letters*, 2015, 589(10):1072-1079.
- [17] ZHENG Y J, YANG Z Q, LUO J, et al. Transcriptome analysis of sugar and acid metabolism in young tomato fruits under high temperature and nitrogen fertilizer influence[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14:1197553.
- [18] VON WIRÉN N, LAUTER F R, NINNEMANN O, et al. Differential regulation of three functional ammonium transporter genes by nitrogen in root hairs and by light in leaves of tomato[J]. *Plant Journal*, 2000, 21(2):167-175.
- [19] FILIZ E, AKBUDAK M A. Ammonium transporter 1 (*AMT1*) gene family in tomato (*Solanum lycopersicum* L.): bioinformatics, physiological and expression analyses under drought and salt stresses[J]. *Genomics*, 2020, 112(5):3773-3782.
- [20] DOMÍNGUEZ-FIGUEROA J, CARRILLO L, RENAULT-MORATA B, et al. The *Arabidopsis* transcription factor CDF3 is involved in nitrogen responses and improves nitrogen use efficiency in tomato[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11:601558.
- [21] ZHAO P F, YOU Q Y, LEI M G. A CRISPR/Cas9 deletion into the phosphate transporter *SIPHO1;1* reveals its role in phosphate nutrition of tomato seedlings[J]. *Physiologia Plantarum*, 2019, 167(4):556-563.
- [22] CHEN A, CHEN X, WANG H, et al. Genome-wide investigation and expression analysis suggest diverse roles and genetic redundancy of *Phl1* family genes in response to Pi deficiency in tomato[J]. *BMC Plant Biology*, 2014, 14:61.
- [23] MUCHHAL U S, RAGHOTHAMA K G. Transcriptional regulation of plant phosphate transporters[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1999, 96(10):5868-5872.
- [24] BUCHER M, RAUSCH C, DARAM P. Molecular and biochemical mechanisms of phosphorus uptake into plants[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2001, 164(2):209-217.
- [25] NAGY R, DRISSNER D, AMRHEIN N, et al. Mycorrhizal phosphate uptake pathway in tomato is phosphorus-repressible and transcriptionally regulated[J]. *New Phytologist*, 2009, 181(4):950-959.
- [26] XU G H, CHAGUE V, MELAMED-BESSUDO C, et al. Functional characterization of *LePT4*: a phosphate transporter in tomato with mycorrhiza-enhanced expression[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(10):2491-2501.
- [27] YU G H, HUANG S C, HE R, et al. Transgenic rice overexpressing a tomato mitochondrial phosphate transporter, *SIMPT3;1*, promotes phosphate uptake and increases grain yield[J]. *Journal of Plant Biology*, 2018, 61(6):383-400.
- [28] NIEVES-CORDONES M, ALEMÁN F, MARTÍNEZ V, et al. K^+ uptake in plant roots: the systems involved, their regulation and parallels in other organisms[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2014, 171(9):688-695.
- [29] ALEMÁN F, NIEVES-CORDONES M, MARTÍNEZ V, et al. Root K^+ acquisition in plants: the *Arabidopsis thaliana* model[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2011, 52(9):1603-1612.
- [30] NIEVES-CORDONES M, ALEMÁN F, MARTÍNEZ V, et al. The *Arabidopsis thaliana* *HAK5* K^+ transporter is required for plant growth and K^+ acquisition from low K^+ solutions under saline conditions[J]. *Molecular Plant*, 2010, 3(2):326-333.
- [31] AMTMANN A, ARMENGAUD P. Effects of N, P, K and S on metabolism: new knowledge gained from multi-level analysis[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2009, 12(3):275-283.
- [32] TANG R J, ZHAO F G, YANG Y, et al. A calcium signalling network activates vacuolar K^+ remobilization to enable plant adaptation to low-K environments[J]. *Nature Plants*, 2020, 6:384-393.
- [33] MARTÍNEZ-MARTÍNEZ A, AMO J, JIMÉNEZ-ESTÉVEZ E, et al. *SICIPK9* regulates pollen tube elongation in tomato plants via a K^+ -independent mechanism[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2024, 215:109039.
- [34] HARTJE S, ZIMMERMANN S, KLONUS D, et al. Functional characterisation of *LKT1*, a K^+ uptake channel from tomato root hairs, and comparison with the closely related potato inwardly rectifying K^+ channel *SKT1* after expression in *Xenopus oocytes*[J]. *Planta*, 2000, 210(5):723-731.
- [35] AMO J, LARA A, MARTÍNEZ-MARTÍNEZ A, et al. The protein kinase *SICIPK23* boosts K^+ and Na^+ uptake in tomato plants[J]. *Plant Cell and Environment*, 2021, 44(12):3589-3605.

- [36] XU J, LI H D, CHEN L Q, et al. A protein kinase, interacting with two calcineurin B-like proteins, regulates K transporter AKT1 in *Arabidopsis* [J]. *Cell*, 2006, 125(7):1347-1360.
- [37] NIEVES-CORDONES M, LARA A, SILVA M, et al. Root high-affinity K^+ and Cs^+ uptake and plant fertility in tomato plants are dependent on the activity of the high-affinity K^+ transporter SLHAK5 [J]. *Plant Cell and Environment*, 2020, 43(7):1707-1721.
- [38] RÓDENAS R, GARCÍA-LEGAZ M F, LÓPEZ-GÓMEZ E, et al. NO_3^- , PO_4^{3-} and SO_4^{2-} deprivation reduced LKT1-mediated low-affinity K^+ uptake and SKOR-mediated K^+ translocation in tomato and *Arabidopsis* plants [J]. *Physiologia Plantarum*, 2017, 160(4):410-424.
- [39] HONG Y C, GUAN X J, WANG X, et al. Natural variation in *SlSOS2* promoter hinders salt resistance during tomato domestication [J]. *Horticulture Research*, 2023, 10(1):232-239.
- [40] WANG Z, HONG Y C, ZHU G T, et al. Loss of salt tolerance during tomato domestication conferred by variation in a Na^+/K^+ transporter [J]. *Embo Journal*, 2020, 39(10):e103256.
- [41] WANG Z, HONG Y, LI Y, 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.
- [42] LEIDI E O, BARRACÁN V, RUBIO L, et al. The AtNHX1 exchanger mediates potassium compartmentation in vacuoles of transgenic tomato [J]. *Plant Journal*, 2010, 61(3):495-506.
- [43] MORI S. Iron acquisition by plants [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 1999, 2(3):250-253.
- [44] YI Y, GUERINOT M L. Genetic evidence that induction of root Fe (III) chelate reductase activity is necessary for iron uptake under iron deficiency [J]. *Plant Journal*, 1996, 10(5):835-844.
- [45] EIDE D, BRODERIUS M, FETT J, et al. A novel iron-regulated metal transporter from plants identified by functional expression in yeast [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1996, 93(11):5624-5628.
- [46] WU H, LI L, DU J, et al. Molecular and biochemical characterization of the Fe (III) chelate reductase gene family in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2005, 46:1505-1514.
- [47] WANG N, CUI Y, LIU Y, et al. Requirement and functional redundancy of Ib subgroup bHLH proteins for iron deficiency responses and uptake in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Molecular Plant*, 2013, 6(2):503-513.
- [48] YUAN Y X, ZHANG J, WANG D W, et al. *AtbHLH29* of *Arabidopsis thaliana* is a functional ortholog of tomato *FER* involved in controlling iron acquisition in strategy I plants [J]. *Cell Research*, 2005, 15(8):613-621.
- [49] YUAN Y X, WU H L, WANG N, et al. FIT interacts with AtbHLH38 and AtbHLH39 in regulating iron uptake gene expression for iron homeostasis in *Arabidopsis* [J]. *Cell Research*, 2008, 18(3):385-397.
- [50] LI L H, CHENG X D, LING H Q. Isolation and characterization of Fe(III)-chelate reductase gene *LeFROI* in tomato [J]. *Plant Molecular Biology*, 2004, 54(1):125-136.
- [51] GAMA F, SAAVEDRA T, DANDLEN S, et al. Silencing of *FROI* gene affects iron homeostasis and nutrient balance in tomato plants [J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2023, 186(5):554-567.
- [52] HE X X, JIN C W, LI G X, et al. Use of the modified viral satellite DNA vector to silence mineral nutrition-related genes in plants: silencing of the tomato ferric chelate reductase gene, *FROI*, as an example [J]. *Science in China Series C Life Sciences*, 2008, 51(5):402-409.
- [53] ECKHARDT U, MARQUES A M, BUCKHOUT T J. Two iron-regulated cation transporters from tomato complement metal uptake-deficient yeast mutants [J]. *Plant Molecular Biology*, 2001, 45(4):437-448.
- [54] SCHIKORA A, THIMM O, LINKE B, et al. Expression, localization, and regulation of the iron transporter LeIRT1 in tomato roots [J]. *Plant and Soil*, 2006, 284(1/2):101-108.
- [55] BEREZKY Z, WANG H Y, SCHUBERT V, et al. Differential regulation of *nramp* and *irt* metal transporter genes in wild type and iron uptake mutants of tomato [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2003, 278(27):24697-24704.
- [56] LING H Q, PICH A, SCHOLZ G, et al. Genetic analysis of two tomato mutants affected in the regulation of iron metabolism [J]. *Molecular & General Genetics*, 1996, 252(1/2):87-92.
- [57] LING H Q, BAUER P, BEREZKY Z, et al. The tomato *fer* gene encoding a bHLH protein controls iron-uptake responses in roots [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(21):13938-13943.
- [58] DU J, HUANG Z, WANG B, et al. SlbHLH068 interacts with FER to regulate the iron-deficiency response in tomato [J]. *Annals of Botany*, 2015, 116:23-34.
- [59] GUERINOT M L. The ZIP family of metal transporters [J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Biomembranes*, 2000, 1465(1):190-198.
- [60] HUANG S, YAMAJI N, MA J F. Metal transport systems in plants [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2024, 75:1-25.
- [61] PAVITHRA G J, MAHESH S, PARVATHI M S, et al. Comparative growth responses and transcript profiling of zinc transporters in two tomato varieties under different zinc treatments [J]. *Indian Journal of Plant Physiology*, 2016, 21(2):208-212.
- [62] SUN J Q, WANG M N, ZHANG X S, et al. SIZIP11 mediates zinc accumulation and sugar storage in tomato fruits [J]. *Peerj*, 2024, 12:e17473.
- [63] KABIR A H, AKTHER M S, SKALICKY M, et al. Downregulation of Zn-transporters along with Fe and redox imbalance causes growth and photosynthetic disturbance in Zn-deficient tomato [J]. *Scientific Reports*, 2021, 11(1):6040.
- [64] SHANKER K, MISHRA S, SRIVASTAVA S, et al. Effect of selenite and selenate on plant uptake and translocation of mercury by tomato (*Lycopersicon esculentum*) [J]. *Plant and Soil*, 1996, 183

- (2):233-238.
- [65] WHITE P J. Selenium metabolism in plants[J]. *Biochimica et Biophysica Acta-General Subjects*,2018,1862(11):2333-2342.
- [66] ZUCHI S, WATANABE M, HUBBERTEN H M, et al. The Interplay between sulfur and iron nutrition in tomato[J]. *Plant Physiology*,2015,169(4):2624-2639.
- [67] HOWARTH J R, FOURCROY P, DAVIDIAN J C, et al. Cloning of two contrasting high-affinity sulfate transporters from tomato induced by low sulfate and infection by the vascular pathogen *Verticillium dahliae*[J]. *Planta*,2003,218(1):58-64.
- [68] PAOLACCI A R, CELLETTI S, CATARCIONE G, et al. Iron deprivation results in a rapid but not sustained increase of the expression of genes involved in iron metabolism and sulfate uptake in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) seedlings[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*,2014,56(1):88-100.
- [69] WANG M K, YANG W X, ZHOU F, et al. Effect of phosphate and silicate on selenite uptake and phloem-mediated transport in tomato (*Solanum lycopersicum* L.)[J]. *Environmental Science and Pollution Research*,2019,26(20):20475-20484.
- [70] YARMOLINSKY D, BRYCHKOVA G, KURMANBAYEVA A, et al. Impairment in sulfite reductase leads to early leaf senescence in tomato plants[J]. *Plant Physiology*,2014,165(4):1505-1520.
- [71] SHIRIAEV A, BRIZZOLARA S, SORCE C, et al. Selenium bio-fortification impacts the tomato fruit metabolome and transcriptional profile at ripening[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,2023,71(36):13554-13565.
- [72] CHEN J, HUANG X Y, SALT D E, et al. Mutation in *OsCADT1* enhances cadmium tolerance and enriches selenium in rice grain[J]. *New Phytologist*,2020,226(3):838-850.
- [73] SUN S K, XU X, TANG Z, et al. A molecular switch in sulfur metabolism to reduce arsenic and enrich selenium in rice grain[J]. *Nature Communications*,2021,12(1):1392.
- [74] SUN S K, CHEN J, ZHAO F J. Regulatory mechanisms of sulfur metabolism affecting tolerance and accumulation of toxic trace metals and metalloids in plants[J]. *Journal of Experimental Botany*,2023,74(11):3286-3299.
- [75] 唐之贤,董歌,史高玲,等. 江苏省大米重金属调查与膳食摄入评估[J]. *农业环境科学学报*,2024,43(4):721-731.
- [76] SUI F Q, ZHAO D K, ZHU H T, et al. Map-based cloning of a new total loss-of-function allele of *OsHMA3* causes high cadmium accumulation in rice grain[J]. *Journal of Experimental Botany*,2019,70(10):2857-2871.
- [77] LU C N, ZHANG L X, TANG Z, et al. Producing cadmium-free Indica rice by overexpressing *OsHMA3*[J]. *Environment International*,2019,126:619-626.
- [78] ZHANG L X, GAO C, CHEN C, et al. Overexpression of rice *OsHMA3* in wheat greatly decreases cadmium accumulation in wheat grains[J]. *Environmental Science & Technology*,2020,54(16):10100-10108.
- [79] CHAO D Y, SILVA A, BAXTER I, et al. Genome-wide association studies identify heavy metal ATPase3 as the primary determinant of natural variation in leaf cadmium in *Arabidopsis thaliana* [J]. *PLoS Genetics*,2012,8(9):e1002923.
- [80] ZHAO F J, CHANG J D. A weak allele of *OsNRAMP5* for safer rice[J]. *Journal of Experimental Botany*,2022,73(18):6009-6012.
- [81] YU E, WANG W G, YAMAJI N, et al. Duplication of a manganese/cadmium transporter gene reduces cadmium accumulation in rice grain[J]. *Nature Food*,2022,3(8):597-607.
- [82] 赵曜,文朗,骆少丹,等. 番茄 HMA 基因家族的鉴定及 SLHMA1 镉转运功能研究[J]. *生物技术通报*,2024,40(2):212-222.
- [83] SU L H, XIE Y D, HE Z Q, et al. Network response of two cherry tomato (*Lycopersicon esculentum*) cultivars to cadmium stress as revealed by transcriptome analysis[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*,2021,222:112473.
- [84] LUO B F, DU S T, LU K X, et al. Iron uptake system mediates nitrate-facilitated cadmium accumulation in tomato (*Solanum lycopersicum*) plants[J]. *Journal of Experimental Botany*,2012,63(8):3127-3136.
- [85] CHEN L, WU M, JIN W, et al. Gene identification and transcriptome analysis of cadmium stress in tomato[J]. *Frontiers in Sustainable Food Systems*,2023,7:1303753.
- [86] ANWAR A, WANG Y, CHEN M, et al. Zero-valent iron (nZVI) nanoparticles mediate *SlERF1* expression to enhance cadmium stress tolerance in tomato[J]. *Journal of Hazardous Materials*,2024,468:133829.
- [87] KANG Y Y, QIN H Y, WANG G H, et al. Selenium nanoparticles mitigate cadmium stress in tomato through enhanced accumulation and transport of sulfate/selenite and polyamines[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,2024,72(3):1473-1486.
- [88] SANJAYA, HSIAO P Y, SU R C, et al. Overexpression of *Arabidopsis thaliana* tryptophan synthase beta 1 (*AtTSB1*) in *Arabidopsis* and tomato confers tolerance to cadmium stress[J]. *Plant Cell and Environment*,2008,31(8):1074-1085.
- [89] ZHOU X B, YANG J, KRONZUCKER H J, et al. Selenium bio-fortification and interaction with other elements in plants:a review[J]. *Frontiers in Plant Science*,2020,11:586421.
- [90] 刘锐,黄家章,苗艺源,等. 中国居民隐性饥饿问题现状、挑战与应对[J]. *食品与机械*,2024,40(9):1-14.
- [91] 周义堂,张哲,孙军娜,等. 增氧灌溉对温室番茄生长及光响应特征的影响[J]. *排灌机械工程学报*,2024,42(5):517-524.
- [92] 吴元彩,王东登,郑旭阳,等. 激素和蔗糖对番茄子叶节位侧芽萌发与生长的影响[J]. *南方农业学报*,2024,55(2):509-519.
- [93] 李亚波,张文健,何丽萍,等. 不同生物引发条件对番茄冷胁迫下种子活力和幼苗生理特性的影响[J]. *南方农业学报*,2024,55(2):531-539.
- [94] 周振鹏,叶含春,王振华,等. 降解膜覆盖下磁化水滴灌对加工番茄产量和水分利用效率的影响[J]. *排灌机械工程学报*,2023,41(12):1268-1275.

- [95] 张 哲, 杨润亚, 朱瑾瑾, 等. 地下氧灌对土壤氮素分布及番茄水氮利用效率的影响[J]. 排灌机械工程学报, 2023, 41(9): 952-958, 965.
- [96] WANG Y, SUN C L, YE Z B, et al. The genomic route to tomato breeding: past, present, and future[J]. Plant Physiology, 2024, 195(4): 2500-2514.
- [97] TIEMAN D, ZHU G, RESENDE M F R, et al. A chemical genetic roadmap to improved tomato flavor[J]. Science, 2017, 355(6323): 391-394.
- [98] ZHOU Y, ZHANG Z Y, BAO Z G, et al. Graph pangenome captures missing heritability and empowers tomato breeding[J]. Nature, 2022, 606(7914): 527-534.
- [99] ZHANG J Z, LYU H, CHEN J, et al. Releasing a sugar brake generates sweeter tomato without yield penalty[J]. Nature, 2024, 635(8039): 647-656.
- [100] WANG Z, HONG Y C, GUO Z J, et al. Natural variation in a molybdate transporter confers salt tolerance in tomato[J]. Plant Physiology, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1093/plphys/kiaf004>.
- [101] LI J, SCARANO A, GONZALEZ N M, et al. Biofortified tomatoes provide a new route to vitamin D sufficiency[J]. Nature Plants, 2022, 8(6): 611-616.
- [102] DIAZ DE LA GARZA R I, GREGORY J F, HANSON A D. Folate biofortification of tomato fruit[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104(10): 4218-4222.
- [103] LI R, LI R, LI X D, et al. Multiplexed CRISPR/Cas9-mediated metabolic engineering of γ -aminobutyric acid levels in *Solanum lycopersicum*[J]. Plant Biotechnology Journal, 2018, 16(2): 415-427.

(责任编辑: 成纾寒)