生物技术通报
· 研究报告 · BIOTECHNOLOGY BULLETIN 2026, 42(10):169-176

森林草莓*FveTCP5*基因在盐胁迫中的功能分析

董向向[1] 缪百灵[1] 陈娟娟[1] 张坤鹏[1] 李亮杰[1] 周厚成[2*] 朱庆松[1*]
（1.信阳农林学院园艺学院,信阳 464000; 2.中国农业科学院郑州果树研究所,郑州 450009）

摘 要： 【目的】TCP转录因子在植物抵御逆境胁迫过程中发挥重要作用，解析森林草莓*FveTCP5*基因在响应盐胁迫方面的功能，为培育草莓耐盐新品种提供基因资源。【方法】以森林草莓‘Ruegen’为材料，克隆*FveTCP5*基因，结合生物信息学方法分析其理化性质、结构特征和系统进化关系；利用RT-qPCR技术测定*FveTCP5*基因在森林草莓不同组织中的表达模式；构建*FveTCP5*基因的过表达载体，利用花序浸染法获得转基因拟南芥过表达株系；用150 mmol/L NaCl处理转基因拟南芥株系，测定相关生理指标和盐胁迫响应相关基因的表达水平，开展耐盐功能验证。【结果】*FveTCP5*基因CDS全长1 131 bp，编码376个氨基酸；系统进化分析表明，FveTCP5与蔷薇科其他物种的TCP5蛋白间亲缘关系较近；RT-qPCR结果显示，*FveTCP5*基因在森林草莓各组织中均普遍表达，在叶片中的表达量最高。在NaCl处理下，过表达*FveTCP5*拟南芥株系的子叶绿化率和根长均显著高于野生型；测定相关生理指标显示，转基因植株的丙二醛含量较野生型显著降低，而叶绿素、脯氨酸含量和超氧化物歧化酶（SOD）、过氧化物酶（POD）和过氧化氢酶（CAT）活性较野生型均显著升高。此外，盐胁迫响应相关基因*AtSOS1*、*AtSOS2*、*AtNHX1*、*AtHKT1*、*AtCOR15A*和*AtRD29A*的表达水平较野生型均有所提高。【结论】过表达*FveTCP5*可通过促进盐胁迫响应相关基因的表达来提高拟南芥的耐盐性，推测*FveTCP5*在草莓盐胁迫响应中发挥重要功能。

关键词： 草莓；TCP5；盐胁迫；生物信息学分析；转基因拟南芥；基因表达；生理生化指标；功能分析
DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2026-0311

Functional Analysis of *FveTCP5* Gene in *Fragaria vesca* under Salt Stress

DONG Xiang-xiang[1] MIAO Bai-ling[1] CHEN Juan-juan[1] ZHANG Kun-peng[1] LI Liang-jie[1] ZHOU Hou-cheng[2*] ZHU Qing-song[1*]
（1. *College of Horticulture, Xinyang Agriculture and Forestry University, Xinyang* 464000; 2. *Zhengzhou Fruit Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou* 450009）

Abstract: 【Objective】TCP transcription factors play important roles in plant stress responses. This study aims to characterize the function of the *FveTCP5* gene in *Fragaria vesca* under salt stress, thereby providing genetic resources for breeding new salt-tolerant strawberry varieties. 【Method】Using woodland strawberry ‘Ruegen’ as the experimental material, we cloned *FveTCP5* and analyzed its physicochemical properties, structural characteristics, and phylogenetic relationships via bioinformatics approaches. The expression pattern of *FveTCP5* in different tissues of woodland strawberry was determined by RT-qPCR. An overexpression vector of *FveTCP5* was constructed, and transgenic *Arabidopsis* lines were obtained through floral dip transformation. These transgenic lines were treated with 150 mmol/L NaCl, and relevant physiological indices as well as the expression levels of salt stress-responsive genes were measured to validate salt tolerance function. 【Result】The full-length CDS of *FveTCP5* is 1 131 bp, encoding 376 amino acids. Phylogenetic analysis showed that FveTCP5 is closely related to TCP5 proteins from other Rosaceae species. RT-qPCR revealed that *FveTCP5* was ubiquitously expressed in various tissues of woodland strawberry, with the highest transcript level in leaves. Under NaCl treatment, *Arabidopsis* lines overexpressing *FveTCP5* exhibited

收稿日期：2026-03-18
基金项目：河南省科技攻关项目（252102111155），河南省高等学校重点科研计划项目（24B210011），农业农村部园艺作物（果树）基因资源评价利用重点实验室开放课题（NYBY-202501-03）
*通信作者：周厚成 zhouhoucheng@caas.cn，朱庆松 zqs43@126.com

significantly higher green cotyledon rates and root lengths than wild-type plants. Physiological measurements indicated that, compared with wild-type, transgenic plants had significantly reduced malondialdehyde content and significantly increased levels of chlorophyll, proline, superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), and catalase (CAT). Moreover, the expression of salt stress-responsive genes, including *AtSOS1*, *AtSOS2*, *AtNHX1*, *AtHKT1*, *AtCOR15A*, and *AtRD29A*, were upregulated in the transgenic lines. 【Conclusion】 Overexpression of *FveTCP5* enhances salt tolerance in *A. thaliana* by promoting the expression of salt stress-responsive genes, suggesting that *FveTCP5* plays an important role in the salt stress response of strawberry.

Keywords: strawberry; TCP5; salt stress; bioinformatics analysis; transgenic *Arabidopsis*; gene expression; physiological and biochemical indices; functional analysis

草莓（*Fragaria* × *ananassa*）作为富含维生素C、抗氧化剂及多种微量元素的高营养价值浆果，凭借其酸甜可口的风味，深受消费者喜爱[1]。作为一种重要的经济作物，草莓的栽培范围已遍及全球，从设施化精准栽培到露地规模化种植模式并存[2]。目前，土壤盐渍化问题日益严重[3]，草莓对盐分较为敏感，土壤盐渍化严重阻碍草莓植株正常生长发育，致使果实产量与品质双双下降，已然成为影响草莓生长发育的最重要非生物胁迫之一[4]。因此，挖掘草莓相关耐盐候选基因并解析其生物功能具有重要意义。

TCP（Teosinte branched1/Cycloidea/Proliferating cell factors）是一类植物中独有的转录因子，命名源于最早鉴定的4个家族成员：玉米（*Zea mays*）中的TB1（TEOSINTE BRANCHED1），金鱼草（*Antirrhinum majus*）中的CYC（CYCLOIDEA），以及水稻（*Oryza sativa*）中的PCF1（PROLIFERATING CELL FACTOR1）和PCF2（PROLIFERATING CELL FACTOR2）。TCP家族蛋白含有一段约由59个氨基酸组成的碱性螺旋–环–螺旋（basic-helix-loop-helix，bHLH）保守区域，即TCP结构域。根据结构域序列的差异分为Class I（TCP-P）及Class II（TCP-C）2个亚家族，Class II与Class I相比，在TCP结构域中多了4个氨基酸[5]。目前，TCP家族成员已在拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）[6]、茄子（*Solanum melongena*）[7]、芹菜（*Apium graveolens*）[8]、石斛（*Dendrobium nobile*）[9]、野菊（*Chrysanthemum indicum*）[10]、花苜蓿（*Medicago ruthenica*）[11]、猕猴桃（*Actinidia chinensis*）[12]、栀子（*Gardenia jasminoides*）[13]、茶树（*Camellia sinensis*）[14]等植物中得到鉴定。TCP转录因子不仅在植物整个生长和发育进程中发挥着关键作用，而且在植物响应逆境胁迫过程中也具有重要调控功能。研究表明，拟南芥*AtTCP4/7/8/15*激活*CO*/*SOC1*的转录正向调控开花[15]，异源过表达苹果（*Malus domestica*）*MdTCP14*也可促进拟南芥开花[16]。拟南芥*AtTCP5*的过表达影响花瓣正常发育[17]，牡丹（*Paeonia* × *suffruticosa*）*PsTCP15a*通过下调花青素合成基因的表达来抑制花青素苷的积累[18]。*TaTCP21-A*负调控小麦（*Triticum aestivum*）耐寒性[19]，*BrTCP9*负调控白菜（*Brassica rapa*）镉耐受性[20]。野菊*CiTCP23*在拟南芥中异源表达，显著增强了其耐盐性[10]。过表达毛竹（*Phyllostachys edulis*）*PeTCP10*能提高转基因拟南芥对干旱和盐胁迫的耐受性[21]，月季（*Rosa chinensis*）*RcTCP9*在提高植物对干旱和盐胁迫的耐受性方面均发挥作用[22]。盐胁迫下，红树（*Avicennia marina*）*AmTCP8*不通过调控Na^+转运、Na/K比率、离子稳态相关基因和渗透调节相关基因表达来调节离子转运，而是作为负调控因子下调活性氧清除系统活性参与活性氧积累[23]。目前，在森林草莓（*F. vesca*）和栽培草莓中分别鉴定出18个和58个*TCP*基因家族成员[24]。研究表明，森林草莓*FveTCP9*通过调控ABA和花青素的生物合成来促进果实成熟[25]，*FaTCP11*参与草莓果实成熟过程和黄烷-3-醇的生物合成[26]。然而，关于草莓其他TCP家族成员功能的研究，还鲜有报道。前人用盐胁迫处理森林草莓，发现有11个*TCP*基因家族成员对盐胁迫有响应，其中LOC101297843基因的表达被诱导[27]，但其在盐胁迫中的直接功能尚属未知。

本研究以LOC101297843基因序列为参考，从森林草莓中克隆出拟南芥*AtTCP5*的同源基因*FveTCP5*，通过对*FveTCP5*进行生物信息学分析、组织表达分析，并在拟南芥中进行异源表达，测定转基因植株

在盐胁迫下的相关生理指标和基因表达量，分析*FveTCP5*在响应盐胁迫中的功能，为揭示TCP转录因子调控草莓耐盐分子机制和培育草莓耐盐新品种提供基因资源。

1　材料与方法

1.1　材料

供试材料为森林草莓‘Ruegen’，种植于信阳农林学院物联网温室内的草莓种质资源圃（北纬32.16°，东经114.12°），年平均温度16.5 ℃左右，采用常规的栽培管理。野生型拟南芥（Col-0），置于温度22 ℃，14 h光照/10 h黑暗的培养箱中培养。

1.2　方法

1.2.1　*FveTCP5*基因的克隆与过表达载体构建　取森林草莓的叶片，采用CTAB法提取总RNA，并反转录为cDNA。利用Primer 5.0设计*FveTCP5*基因CDS全长引物（附表1）进行PCR扩增，扩增产物经琼脂糖凝胶电泳检测，对目的条带进行纯化回收。利用一步定向克隆法将*FveTCP5*基因与pRI 101-AN载体连接，转化大肠杆菌，挑取阳性克隆测序验证，并命名为pRI 101-FveTCP5。通过冻融法，将重组质粒导入农杆菌GV3101中，挑取菌落进行PCR验证，并保存菌种。

1.2.2　FveTCP5的生物信息学分析　利用在线网站ExPASy-ProtParam tool（https://web.expasy.org/protparam/）和SMART（https://smart.embl.de/）分析FveTCP5蛋白理化性质和蛋白结构域，利用SOPMA（https://npsa-pbil.ibcp.fr/cgi-bin/npsa_automat.pl page=npsa_sopma.html）和SWISS-MODEL（https://swissmodel.expasy.org/）分析FveTCP5蛋白的二级和三级结构。利用NCBI（https://www.ncbi.nlm.nih.gov/）下载FveTCP5的同源蛋白序列，利用MEGA 11软件构建不同物种TCP5蛋白的系统进化树，利用DNAMAN软件进行不同物种TCP5蛋白的多序列比对。

1.2.3　过表达*FveTCP5*拟南芥的获得　通过农杆菌介导的浸花法，将构建成功的pRI 101-FveTCP5重组质粒转化野生型拟南芥，收获种子后，经过75%乙醇消毒，置于含30 mg/L卡那霉素的1/2 MS培养皿中进行筛选，挑选抗性植株移植到营养土中继续培养，通过PCR扩增鉴定转基因植株。继续收取转基因拟南芥种子进行抗性筛选，直至收获T_3代纯合株系，采用荧光定量PCR检测转基因株系中*FveTCP5*基因的表达量。

1.2.4　拟南芥的盐胁迫处理　将消毒后的WT和T_3代种子分别播种于0和150 mmol/L NaCl的1/2 MS固体培养基中，水平放置培养14 d，统计子叶绿化情况。在0 mmol/L NaCl培养基中竖直培养7 d后，转移至150 mmol/L NaCl培养基中继续竖直培养7 d，拍照并记录植株的根长。每个处理重复3次。

1.2.5　拟南芥的生理指标测定　将在0 mmol/L NaCl培养基中萌发的幼苗移栽到营养土中继续培养20 d，以清水处理为对照，用150 mmol/L NaCl进行浇灌，每隔3 d浇灌一次，共处理3次，最后一次处理24 h后采集WT和转基因植株的叶片，参考刘畅等[28]的方法，测定叶绿素含量、丙二醛（MDA）含量、脯氨酸（Pro）含量、超氧化物歧化酶（SOD）活性、过氧化物酶（POD）活性和过氧化氢酶（CAT）活性，每个指标重复3次。

1.2.6　实时荧光定量PCR分析　以*Fve26S*为内参基因，收集处于果期的森林草莓根、茎、叶、花和果实，用来检测*FveTCP5*基因在不同组织中的表达模式。另外，以*AtACT2*为内参基因，检测正常培养和盐胁迫处理下WT和过表达*FveTCP5*拟南芥株系中盐胁迫响应基因的表达量变化。相关基因的相对表达量使用$2^{-\Delta\Delta Ct}$法计算，定量引物序列见附表1。

1.2.7　数据处理　采用Excel 2016对数据进行统计和图片绘制，利用IBM SPSS Statistics 27分析数据。数据以平均值±标准差表示，多组间比较使用Duncan法进行单因素方差分析，$P<0.05$表示差异显著。

2　结果

2.1　*FveTCP5*基因的克隆和蛋白的生物信息学分析

利用基因克隆引物对*FveTCP5*基因CDS全长序列进行扩增，经琼脂糖凝胶电泳，获得单一的目的条带（附图1-A）。经测序验证，该条带长度为1 131 bp（附图1-B）。FveTCP5蛋白由376个氨基酸组成，分子式为$C_{1792}H_{2809}N_{531}O_{575}S_{14}$，相对分子质量为41 441.07 Da，等电点为8.82，总平均亲水值为-0.649，为亲水性蛋白（附图1-C）；蛋白二级结构分析表明，该蛋白无规则卷曲占比较高，为86.97%，α-螺旋和延伸链分别占比为7.45%和5.59%，蛋白的三级结构如附图1-D。

在NCBI网站中利用BLAST对FveTCP5蛋白序列进行比对，获取11个物种的同源蛋白序列。系统进化分析表明，FveTCP5与蔷薇科其他成员中的TCP5蛋白亲缘关系较近（图1）。多序列比对分析表明，TCP5蛋白在森林草莓和其他11个物种中均含有保守TCP结构域（即bHLH结构域），进一步表明TCP5蛋白在进化过程中相对保守（附图2）。

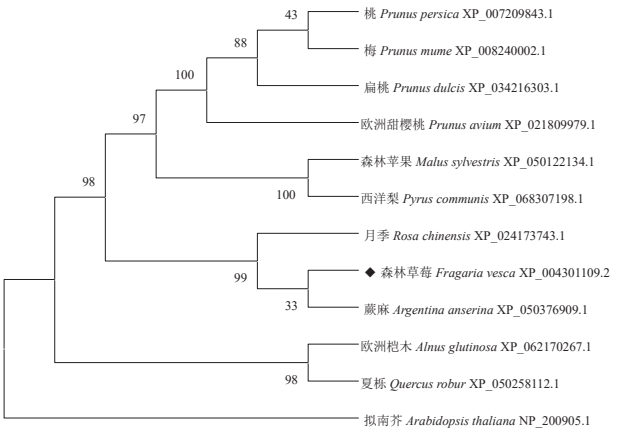


图1 不同物种TCP5蛋白的系统进化分析

Fig. 1 Phylogenetic analysis of TCP5 proteins in different species

2.2 *FveTCP5*基因的表达模式分析

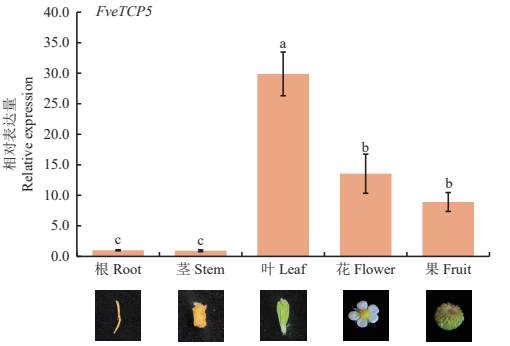
通过RT-qPCR分析*FveTCP5*基因在森林草莓各组织中的表达情况（图2），发现该基因在根、茎、叶、花、果中均普遍表达，在叶中的表达量最高，花中次之。

2.3 过表达*FveTCP5*拟南芥的鉴定

通过浸花法和抗性筛选获得转基因拟南芥，选取3个转基因株系进行PCR扩增验证，结果显示与目的条带大小一致（图3-A），并进一步利用RT-qPCR检测3个株系中*FveTCP5*基因的表达量，结果显示3个转基因株系的表达量均显著高于WT（图3-B），表明已成功获得过表达*FveTCP5*拟南芥株系，分别命名为OE1、OE2和OE3。

2.4 盐胁迫下过表达*FveTCP5*拟南芥的表型

将获得的3个转基因株系进行表型分析（图4-A、C），在正常培养条件下，WT和转基因株系的萌发率和根长均没有显著差异。在150 mmol/L NaCl处理下，WT和转基因株系的生长均受到抑制，但3个

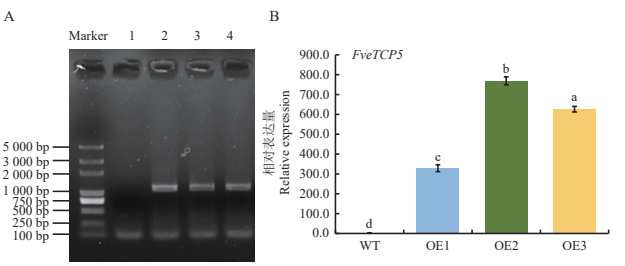


不同小写字母代表差异显著（$P<0.05$）。下同

Different lowercase letters indicate significant differences at $P<0.05$. The same below

图2 *FveTCP5*的表达模式分析

Fig. 2 Expression pattern analysis of *FveTCP5*



1：野生型拟南芥；2–4：3个转基因株系；WT：野生型拟南芥；OE1–3：3个转基因株系；下同

1: Wild type *A. thaliana*; 2–4: three transgenic lines. WT: Wild type *A. thaliana*; OE1–3: three transgenic lines. The same below

图3 过表达*FveTCP5*拟南芥的PCR鉴定（A）和基因表达量分析（B）

Fig. 3 PCR identification (A) and gene expression analysis (B) of *FveTCP5*-overexpressing *A. thaliana*

转基因株系的子叶绿化率分别较WT增加了27.78%、28.40%和37.66%（图4-B），根长也分别增加了0.40、0.44和0.70 cm（图4-D），均存在显著差异。结果初步表明，过表达*FveTCP5*可以提高拟南芥的耐盐性。

2.5 盐胁迫下过表达*FveTCP5*拟南芥的生理指标测定

清水处理下，WT和3个转基因株系的叶绿素、丙二醛和脯氨酸含量均无显著差异。在盐胁迫下，拟南芥叶绿素含量均有所降低，且转基因株系的含量高于WT（图5-A），分别较WT增加了25.14%、15.01%和17.30%，也进一步验证了过表达*FveTCP5*拟南芥的抗盐能力。盐胁迫后，3个转基因株系的丙二醛

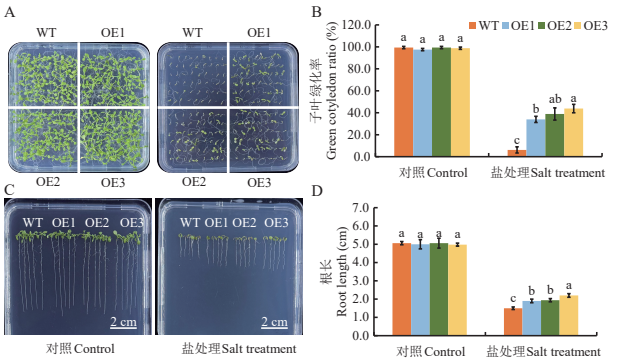


图4　转基因拟南芥的耐盐表型分析

Fig. 4　Analysis of salt tolerance phenotype of transgenic *A. thaliana*

含量较WT分别降低了18.76%、15.00%和12.80%（图5-B）；脯氨酸含量较WT分别升高了36.15%、27.83%和42.11%（图5-C）。表明*FveTCP5*可通过增强渗透调节能力来减轻盐胁迫对植株的伤害。

在清水处理下，WT和转基因株系的SOD、POD和CAT活性均无显著差异；而盐胁迫后，3个转基因株系的SOD活性较WT分别增加了52.78%、38.89%和58.33%，POD活性较WT分别增加了35.32%、29.08%和25.10%，CAT活性较WT分别增加了23.55%、19.38%和30.68%（图5-D–F）。以上结果表明，过表达*FveTCP5*可通过调节抗氧化酶活性来提高植株的耐盐性。

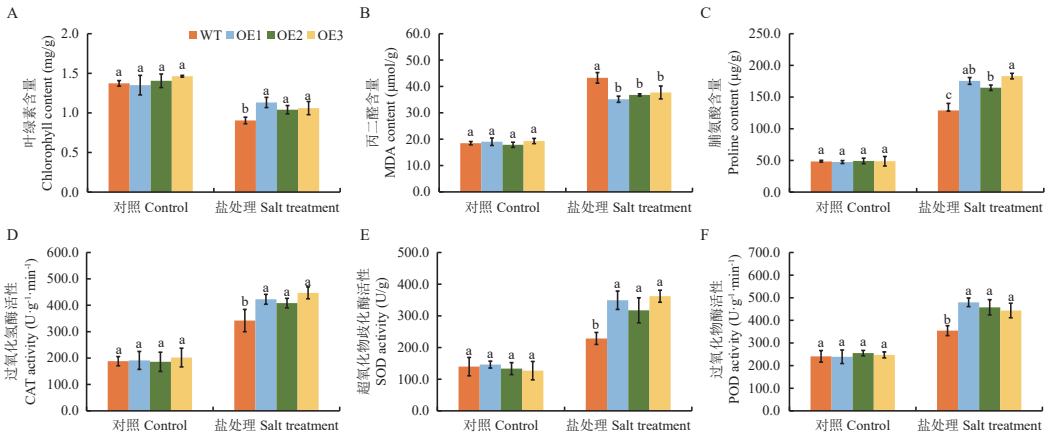


图5　转基因拟南芥在盐胁迫下的生理指标测定

Fig. 5　Determination of physiological indices of transgenic *A. thaliana* under salt stress

2.6　盐胁迫下过表达*FveTCP5*拟南芥中盐胁迫响应基因的表达分析

为进一步探究*FveTCP5*调控拟南芥耐盐的分子机制，检测了WT和转基因植株中盐胁迫响应相关基因的表达水平。结果显示，盐胁迫后，*AtSOS1*、*AtSOS2*、*AtNHX1*、*AtHKT1*、*AtCOR15A*和*AtRD29A*的表达量较WT均有不同程度的升高（图6），推测*FveTCP5*可通过提高上述盐胁迫响应基因的表达量，进而提高植株的耐盐性。

3　讨论

草莓在栽培过程中经常遇到各种非生物胁迫，如盐碱、干旱、低温等，而TCP转录因子在植物生长发育和逆境应答中发挥重要的调控作用[10]。本研究克隆了森林草莓*FveTCP5*基因，其编码376个氨基酸，含有1个保守TCP结构域；进化分析发现，TCP5蛋白在进化过程中相对保守，推测TCP5在不同物种中执行相似的功能。前人将海岛棉（*Gossypium barbadense*）*GbTCP5*在拟南芥中异源过表达，能够提高植株对盐胁迫的耐受性[29]，表明*FveTCP5*可能在调控盐胁迫中发挥作用。

本研究在拟南芥中过表达*FveTCP5*基因，发现其增强了转基因植株的耐盐性。盐胁迫下，转基因株系的叶绿素和脯氨酸含量均高于WT，与毛竹*PeTCP9*提高植株耐盐性的研究结果一致[30]。在逆境下，植物通过增加体内游离的脯氨酸含量平衡细胞代谢，稳定细胞内环境[31]。植物的抗氧化防御系统主要包括SOD、POD和CAT 3种关键酶类，可

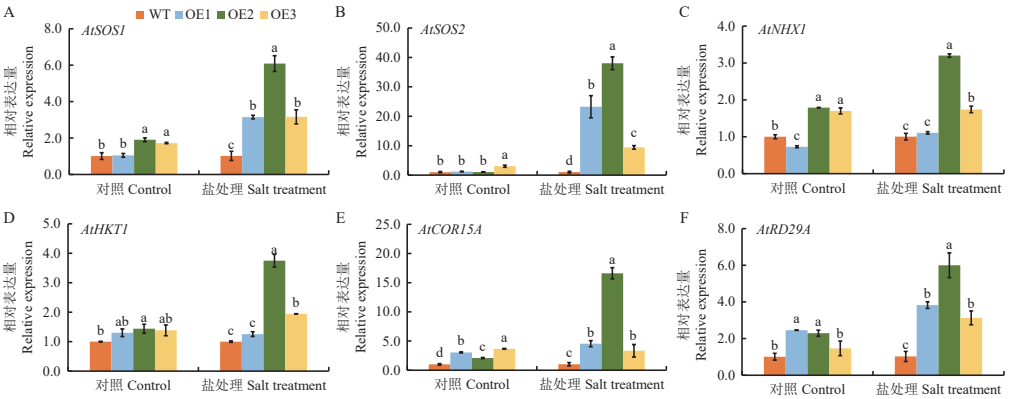


图6 转基因拟南芥中盐胁迫响应基因的表达分析

Fig. 6 Expression analysis of salt stress-response genes in transgenic *A. thaliana*

通过协同作用清除细胞内过量的活性氧，在维持细胞氧化还原平衡、增强植物抗逆性等方面具有重要意义[32]。通过检测盐胁迫下拟南芥植株的抗氧化酶活性，发现转基因株系的SOD、POD和CAT的酶活性均显著高于WT，这与钟继亮[33]的研究结果相似，表明*FveTCP5*可以通过提高活性氧清除能力进而增强转基因拟南芥的耐盐性。

当植物遭受盐胁迫时，会激活各种信号传导途径来应对逆境，这些途径独立或共同作用，使植物能够适应或耐受盐胁迫[34]，其中细胞离子稳态的维持主要依赖于SOS（salt overly sensitive）信号通路[35]。SOS2作为SOS信号通路的核心调控因子，在盐胁迫下可通过磷酸化SOS1，促进Na^+外排。NHX1负责将细胞质中的Na^+区隔化到液泡内部以降低细胞毒性，HKT1负责木质部Na^+卸载等协同过程[36]。盐胁迫引发的渗透胁迫信号会激活DREB/CBF转录因子，这些转录因子结合*COR15A*和*RD29A*基因启动子上的DRE/CRT顺式作用元件，激活其表达来参与细胞保护机制[37]。前人研究发现，过表达*COR15A*基因能够增强拟南芥的耐盐性[38]，而*RD29A*的表达量则直观地反映了植物遭受的胁迫强度[39]。本研究中，异源过表达*FveTCP5*基因的拟南芥可通过上调*AtSOS1*、*AtSOS2*、*AtNHX1*、*AtHKT1*、*AtCOR15A*和*AtRD29A*的表达量来提高植株的耐盐性。本研究中设置的盐浓度主要基于前人的研究报道，杨娟博等[40]采用单一NaCl浓度（150 mmol/L）处理异源过表达草莓*FaGH3.17*基因的拟南芥植株，揭示了草莓*FaGH3.17*基因在耐盐性中的功能。不同浓度或时间梯度下，基因的表达模式及功能可能存在差异，低浓度或短时间处理可能触发适应性信号，而高浓度或长时间处理可能导致细胞损伤与代谢紊乱。本研究无法全面揭示*FveTCP5*在盐胁迫响应中的动态变化或剂量效应，是本研究的一个局限。后续在研究*FveTCP5*在草莓耐盐性中的功能时，需要增加剂量和时间梯度，对该基因的功能进行更系统的评价。此外，*FveTCP5*是否与其他蛋白互作来参与耐盐性还需进一步研究。

4 结论

克隆了森林草莓*FveTCP5*基因，编码376个氨基酸。盐胁迫下过表达*FveTCP5*拟南芥的子叶绿化率、根长、叶绿素、脯氨酸含量和抗氧化酶活性均显著高于野生型，并可通过调控盐胁迫响应相关基因的表达来增强植株的耐盐性，表明*FveTCP5*基因在植株响应盐胁迫中发挥功能。

文章所有附表数据请点击链接获取（https://biotech.aiijournal.com/fileup/1002-5464/NEWS/20260901164730_NewsFile_38.pdf）。

参考文献

[1] 卢东升, 刘汉光. 信阳草莓果牺真菌及其多样性研究 [J]. 信阳师范学院学报: 自然科学版, 2017(3): 374-378.
Lu DS, Liu HG. Studies on the fruit fungi and their diversity of *Fragaria ananassa* in Xinyang [J]. J Xinyang Norm Univ Nat Sci Ed, 2017(3): 374-378.

[2] 景天惠, 雷家军, 李贺, 等. 我国草莓生产现状与展望 [J]. 北方园艺, 2026(9): 154-161.
Jing TH, Lei JJ, Li H, et al. The status and prospect of strawberry production in China [J]. North Hortic, 2026(9): 154-161.

[3] 赵明德, 阴梦琪, 吉云. 盐碱胁迫下高寒牧草幼苗生理指标的响应 [J]. 信阳师范学院学报: 自然科学版, 2024, 37(4): 516-523.
Zhao MD, Yin MQ, Ji Y. Response of physiological indexes of alpine herbage seedlings under saline-alkali stress [J]. J Xinyang Norm Univ Nat Sci Ed, 2024, 37(4): 516-523.

[4] Ferreira JFS, Liu X, Suarez DL. Fruit yield and survival of five commercial strawberry cultivars under field cultivation and salinity stress [J]. Sci Hortic, 2019, 243: 401-410.

[5] He ZM, Zhou XM, Chen JM, et al. Identification of a consensus DNA-binding site for the TCP domain transcription factor TCP2 and its important roles in the growth and development of *Arabidopsis* [J]. Mol Biol Rep, 2021, 48(3): 2223-2233.

[6] Danisman S, van Dijk AD, Bimbo A, et al. Analysis of functional redundancies within the *Arabidopsis* TCP transcription factor family [J]. J Exp Bot, 2013, 64(18): 5673-5685.

[7] 梅文宇, 方燕芬, 宫超, 等. 茄子TCP转录因子的鉴定及胁迫处理下的表达分析 [J]. 广东农业科学, 2022, 49(12): 20-33.
Mei WY, Fang YF, Gong C, et al. Genome-wide identification and expression analysis in oxidative stress of TCP transcription factor family in eggplant (*Solanum melongena* L.) [J]. Guangdong Agric Sci, 2022, 49(12): 20-33.

[8] 周瑾, 李洁, 李晓燕, 等. 芹菜*TCP*基因家族全基因组鉴定、进化分析和表达研究 [J]. 四川农业大学学报, 2022, 40(2): 145-155.
Zhou J, Li J, Li XY, et al. Genome-wide identification, evolution and expression analysis of *TCP* gene family in celery (*Apium graveolens* L.) [J]. J Sichuan Agric Univ, 2022, 40(2): 145-155.

[9] Wei XR, Yuan M, Zheng BQ, et al. Genome-wide identification and characterization of *TCP* gene family in *Dendrobium nobile* and their role in perianth development [J]. Front Plant Sci, 2024, 15: 1352119.

[10] Huang LC, Bin J, Zhang YL, et al. Genome-wide characterization of *Chrysanthemum indicum TCP* genes reveals a positive role for CiTCP23 in salt response tolerance [J]. Ind Crops Prod, 2025, 225: 120567.

[11] 王苗苗, 赵相龙, 王召明, 等. 花苜蓿*TCP*基因家族的鉴定及其在干旱胁迫下的表达模式分析 [J]. 生物技术通报, 2025, 41(6): 179-190.
Wang MM, Zhao XL, Wang ZM, et al. Identification of *TCP* gene family in *Medicago ruthenica* and their expression pattern analysis under drought stress [J]. Biotechnol Bull, 2025, 41(6): 179-190.

[12] 宋姝熠, 蒋开秀, 刘欢艳, 等. '红阳'猕猴桃*TCP*基因家族鉴定及其在果实中的表达分析 [J]. 生物技术通报, 2025, 41(3): 190-201.
Song SY, Jiang KX, Liu HY, et al. Identification of the *TCP* gene family in *Actinidia chinensis* var. Hongyang and their expression analysis in fruit [J]. Biotechnol Bull, 2025, 41(3): 190-201.

[13] 林宇清, 朱渊铭, 陈丝雨, 等. 栀子*TCP*基因家族鉴定及响应盐胁迫表达模式分析 [J]. 江苏农业科学, 2025, 53(4): 126-132.
Lin YQ, Zhu YM, Chen SY, et al. Identification of *TCP* gene family in *Gardenia jasminoides* and analysis of expression patterns under salt stress [J]. Jiangsu Agric Sci, 2025, 53(4): 126-132.

[14] Yu SW, Li PH, Zhao XC, et al. CsTCPs regulate shoot tip development and catechin biosynthesis in tea plant (*Camellia sinensis*) [J]. Hortic Res, 2021, 8(1): 104.

[15] Liu J, Cheng XL, Liu P, et al. microRNA319-regulated TCPs interact with FBHs and PFT1 to activate CO transcription and control flowering time in *Arabidopsis* [J]. PLoS Genet, 2017, 13(5): e1006833.

[16] 杨慧茹. 苹果MdTCP14/15调控花芽孕育的功能与分子机制 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2021.
Yang HR. Functional and molecular mechanisms of MdTCP14/15 in regulation of floral induction in apple (*Malus domestica*) [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2021.

[17] Li J, Wang YZ, Zhang YX, et al. RABBIT EARS regulates the transcription of TCP4 during petal development in *Arabidopsis* [J]. J Exp Bot, 2016, 67(22): 6473-6480.

[18] 韩新蕊, 袁欣, 高杰, 等. 牡丹*TCP*基因家族鉴定及TCP15a功能分析 [J]. 植物学报, 2026, 61(1): 37-52.
Han XR, Yuan X, Gao J, et al. Identification of *TCP* gene family and functional analysis of TCP15a of tree peony [J]. Bull Bot, 2026, 61(1): 37-52.

[19] Peng KK, Ren ZP, Wang SN, et al. TaTCP21-a negatively regulates wheat cold tolerance via repressing expression of *TaDREB1C* [J]. Plant Physiol Biochem, 2025, 219: 109353.

[20] Qin HY, Zeng JJ, He XR, et al. *Salvia miltiorrhiza*-derived carbon dots alleviate cadmium stress in flowering Chinese cabbage by suppressing BrTCP9-mediated cadmium transport and reactive oxygen species metabolism [J]. Plant Physiol Biochem, 2025, 228: 110240.

[21] 刘欢龙. 毛竹TCP转录因子的鉴定及*PeTCP10*基因的功能分析 [D]. 合肥: 安徽农业大学, 2020.
Liu HL. Identification of TCP transcription factors in moso bamboo and function analysis of *PeTCP10* [D]. Hefei: Anhui Agricultural University, 2020.

[22] 董炫克, 李映旸, 马豫皖, 等. 月季'月月红'*RcTCP9*基因在盐和干旱胁迫中的功能分析 [J]. 园艺学报, 2025, 52(7): 1789-1802.
Dong XK, Li YY, Ma YW, et al. The functional analysis of *RcTCP9* gene in response to salt and drought stress in *Rosa chinensis* 'Yueyuehong' [J]. Acta Hortic Sin, 2025, 52(7): 1789-1802.

[23] Li QH, Tang HC, Zhuang LH, et al. AmTCP8 is a negative regulatory factor for salt tolerance in mangrove *Avicennia marina* by driving *AmLOX3* expression to promote ROS accumulation [J]. Ind Crops Prod, 2024, 220: 119170.

[24] 张志强, 卢世雄, 马宗桓, 等. 草莓*TCP*转录因子家族生物信息学鉴定及基因表达分析 [J]. 西北植物学报, 2020, 40(12): 2031-2043.
Zhang ZQ, Lu SX, Ma ZH, et al. Bioinformatics identification and expression analysis of *TCP* transcription factor family in strawberry [J]. Acta Bot Boreali Occidentalia Sin, 2020, 40(12): 2031-2043.

[25] Xie YG, Ma YY, Bi PP, et al. Transcription factor FvTCP9 promotes strawberry fruit ripening by regulating the biosynthesis of abscisic acid and anthocyanins [J]. Plant Physiol Biochem, 2020, 146: 374-383.

[26] Pillet J, Yu HW, Chambers AH, et al. Identification of candidate flavonoid pathway genes using transcriptome correlation network analysis in ripe strawberry (*Fragaria* × *ananassa*) fruits [J]. J Exp Bot, 2015, 66(15): 4455-4467.

[27] Wei W, Hu Y, Cui MY, et al. Identification and transcript analysis of the TCP transcription factors in the diploid woodland strawberry *Fragaria vesca* [J]. Front Plant Sci, 2016, 7: 1937.

[28] 刘畅, 张宇, 李梦妤, 等. 菜豆*PvLEA*基因的克隆及耐盐功能鉴定 [J]. 中国农学通报, 2025, 41(5): 44-49.
Liu C, Zhang Y, Li MY, et al. Cloning of *PvLEA* gene in snap bean and identification of salt tolerance function [J]. Chin Agric Sci Bull, 2025, 41(5): 44-49.

[29] Wang Y, Yu YH, Wan HN, et al. Sea-island cotton (*Gossypium barbadense* L.) GbTCP5 improves plant adaptation to drought and salt stress by directly activating GbERD7, GbUBC19, and GbGOLS2 expression [J]. Ind Crops Prod, 2023, 203: 117209.

[30] 许玉增. 毛竹*PheTCP9*基因的耐盐性功能研究 [D]. 合肥: 安徽农业大学, 2022.
Xu YZ. Salt tolerance functional analysis of *Phyllostachys edulis PheTCP9* gene [D]. Hefei: Anhui Agricultural University, 2022.

[31] 张彤彤, 郑登俞, 吴忠义, 等. 玉米NF-Y转录因子基因*ZmNF-YB13*响应干旱和盐胁迫的功能分析 [J]. 生物技术通报, 2022, 38(10): 115-123.
Zhang TT, Zheng DY, Wu ZY, et al. Functional analysis of *ZmNF-YB13* responding to drought and salt stress [J]. Biotechnol Bull, 2022, 38(10): 115-123.

[32] 杨克明, 李海峰, 胡西旦·买买提, 等. 调环酸钙对高温胁迫下甜瓜生理生长及产量品质的影响 [J]. 华北农学报, 2025, 40(4): 85-95.
Yang KM, Li HF, Huxidan M, et al. The effect of prohexadione-calcium on physiological growth, yield and quality of cantaloupe under high temperature stress [J]. Acta Agric Boreali Sin, 2025, 40(4): 85-95.

[33] 钟继亮. 森林草莓*FvMYB82*基因的克隆与功能分析 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2023.
Zhong JL. Isolation and functional analysis of *FvMYB82* gene in *Fragaria vesca* L. [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2023.

[34] Zhou HP, Shi HF, Yang YQ, et al. Insights into plant salt stress signaling and tolerance [J]. J Genet Genom, 2024, 51(1): 16-34.

[35] Ali A, Petrov V, Yun DJ, et al. Revisiting plant salt tolerance: novel components of the SOS pathway [J]. Trends Plant Sci, 2023, 28(9): 1060-1069.

[36] Liu GY, Yu X, Zeng YL, et al. SOS2-FREE1 regulates SOS1 tonoplast sorting to promote Na^+ compartmentalization in vacuole during salt stress response [J]. J Integr Plant Biol, 2025, 67(10): 2545-2560.

[37] 刘坤, 李国婧, 杨杞. 参与植物非生物逆境响应的DREB/CBF转录因子研究进展 [J]. 生物技术通报, 2022, 38(5): 201-214.
Liu K, Li GJ, Yang Q. Research progress in DREB/CBF transcription factor involved in responses in plant to abiotic stress [J]. Biotechnol Bull, 2022, 38(5): 201-214.

[38] Song C, Je J, Hong JK, et al. Ectopic expression of an *Arabidopsis* dehydration-responsive element-binding factor DREB2C improves salt stress tolerance in crucifers [J]. Plant Cell Rep, 2014, 33(8): 1239-1254.

[39] Narusaka Y, Nakashima K, Shinwari ZK, et al. Interaction between two *cis*-acting elements, ABRE and DRE in ABA-dependent expression of *Arabidopsis rd29A* gene in response to dehydration and high-salinity stresses [J]. Plant J, 2003, 34(2): 137-148.

[40] 杨娟博, 郭丽丽, 卢世雄, 等. 草莓*FaGH3.17*基因的克隆及功能分析 [J]. 园艺学报, 2024, 51(11): 2483-2494.
Yang JB, Guo LL, Lu SX, et al. Cloning and functional analysis of *FaGH3.17* gene in strawberry [J]. Acta Hortic Sin, 2024, 51(11): 2483-2494.

（责任编辑　高洁）