

STRATEGI INTERVENSI MENINGKATKAN KETAHANAN TOMAT (*Solanum lycopersicum* L.) TERHADAP FLUKTUASI SUHU BERDASARKAN RESPON FISILOGI DAN MOLEKULER

*(Intervention Strategy to Increase Temperature Fluctuation Resistances of Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) Based on Physiological and Molecular Responses)*

Moh. Rizal

Universitas Brawijaya, Malang, Jawa Timur, Indonesia
*E-mail korespondensi: mohrizal@student.ub.ac.id

ABSTRACT

*Climate change exacerbates the occurrence and intensity of temperature fluctuation. Extreme temperature fluctuations, both low (chilling) and high (heat), are a major limiting factors on tomato (*Solanum lycopersicum* L.) production that significantly reduce growth, yield, and quality. This article aims to synthesize recent findings on the physiological, biochemical, and molecular responses of tomato plants to low and high temperature stress, and explore potential adaptation and mitigation strategies on it. This article use a literature review method where the literatures are taken from Google Scholar, Scopus, PubMed, and ScienceDirect databases using the following keywords: "tomato" OR "*Solanum lycopersicum*", "chilling stress" OR "cold stress", "heat stress" OR "thermotolerance". Articles resulting from those database were filtered based on the inclusion criteria like research articles, published between 2020-2025, focusing on studies in physiology, biochemistry, molecular biology, and genetics. The result on this review show that low temperature impaires plant membrane integrity, photoinhibition, accumulation of Reactive Oxygen Species (ROS), and metabolic imbalance. Meanwhile, high temperature causes protein denaturation, inhibition of photosynthetic enzymes, increased evaporation, and disruption in the reproductive process on plant. Tomato adapts to these stresses by accumulating osmoprotectant compounds, increasing the activity of the antioxidant system, synthesizing HSPs proteins, modulating plant hormones and intracellular signaling pathways. Intervention strategies for temperature stress in tomatoes are recommended through breeding approaches, appropriate cultivation practices, application of exogenous compounds, and modulation of the TOR pathway. A thorough understanding of these mechanisms is a crucial foundation for designing sustainable strategies to increase tomato resilience to climate fluctuations and ensure food security.*

Keywords : chilling stress, heat stress, molecular biology, plant physiology maksimal

PENDAHULUAN

Tanaman tomat (*Solanum lycopersicum* L.) merupakan komoditas hortikultura bernilai ekonomi tinggi yang dikonsumsi secara global baik dalam bentuk segar maupun olahan. Namun, kultivasi tomat menghadapi tantangan besar akibat perubahan iklim, khususnya peningkatan frekuensi dan intensitas fluktuasi suhu ekstrem. Suhu optimal untuk pertumbuhan dan perkembangan tomat berkisar antara 20-25°C. Penyimpangan dari kisaran optimal ini, baik ke bawah (suhu rendah/chilling < 12°C) maupun ke atas (suhu tinggi/heat > 35°C), memicu serangkaian cekaman abiotik yang membatasi produktivitas dan kualitas hasil secara global (Aldubai *et al.*, 2022).

Cekaman suhu rendah, yang sering terjadi pada budidaya di daerah subtropis dan musim dingin di daerah tropis, menyebabkan hambatan perkembangan, gangguan perkecambahan, kerusakan membran sel, dan penurunan efisiensi fotosintesis (Suhorukova *et al.*, 2025). Di China utara, misalnya, produksi tomat di rumah kaca sangat rentan terhadap cekaman chilling di musim semi (Venzhik *et al.*,

2025). Sebaliknya, cekaman suhu tinggi menyebabkan dehidrasi, denaturasi protein, gangguan penyerbukan (kegagalan perkembangan serbuk sari dan putik), serta pembentukan buah yang tidak normal (Bhattarai *et al.*, 2017). Kedua kondisi ekstrem ini, meskipun berbeda dalam sifat fisiknya, sama-sama memicu akumulasi Spesies Oksigen Reaktif (ROS) seperti ion superoksida (O_2^-) dan hidrogen peroksida (H_2O_2) yang menyebabkan stres oksidatif, merusak lipid, protein, dan DNA seluler (Endale *et al.*, 2023).

Respon tanaman terhadap cekaman suhu merupakan sebuah fenomena kompleks yang melibatkan modulasi pada tingkat molekuler, seluler, dan fisiologis. Dalam beberapa tahun terakhir, kemajuan penelitian telah mengungkap peran kunci jalur pensinyalan intraseluler, seperti TOR (*Target of Rapamycin*), sebagai integrator pusat yang menghubungkan ketersediaan energi, nutrisi, hormon, dan respons terhadap cekaman. TOR adalah kinase yang sangat terkonservasi yang berfungsi sebagai master regulator pertumbuhan dan metabolisme. Penelitian terbaru oleh Yang *et al.* (2025) menunjukkan bahwa inhibisi jalur TOR dengan AZD8055 dapat meningkatkan toleransi tomat terhadap suhu rendah, membuka wawasan baru untuk strategi intervensi yang menargetkan jalur pensinyalan fundamental ini.

Artikel ini akan menganalisis secara mendalam respons fisiologis-molekuler tanaman tomat terhadap cekaman suhu rendah dan tinggi, mengidentifikasi mekanisme adaptasi yang dikembangkan tanaman, termasuk peran sentral jalur TOR, serta merangkum dan mengevaluasi strategi intervensi yang potensial, mulai dari pendekatan genetik, agronomi, hingga aplikasi senyawa eksogen untuk meningkatkan ketahanan tanaman tomat dalam menghadapi fluktuasi suhu ekstrem. Tinjauan ini diharapkan dapat memberikan perspektif yang komprehensif dan menjadi panduan bagi peneliti dan pemangku kepentingan dalam pengembangan tomat yang lebih baik dalam berbagai cekaman suhu.

BAHAN DAN METODE

Metode Penelitian

Penulisan artikel review dilakukan dengan metode tinjauan literatur. Literatur primer yang digunakan adalah artikel bereputasi yang dipublikasikan dalam jurnal internasional. Pencarian artikel dilakukan secara elektronik melalui platform database Google Scholar, Scopus, PubMed, dan ScienceDirect. Kombinasi kata kunci yang digunakan meliputi: "tomato" OR "*Solanum lycopersicum*", "chilling stress" OR "cold stress", "heat stress" OR "thermotolerance". Artikel yang dihasilkan dari pencarian kemudian disaring berdasarkan kriteria inklusi yaitu artikel penelitian (bukan review), diterbitkan dalam kurun waktu 5 tahun terakhir (2020-2025), fokus pada studi fisiologi, biokimia, biologi molekuler dan genetika.

Analisis data

Data dan temuan kunci dari setiap artikel diekstraksi dan dikelompokkan dalam tema-tema yang telah ditetapkan, yaitu: respons fisiologi, respons biokimia, regulasi molekuler (khususnya TOR), dan strategi intervensi. Analisis dilakukan secara kualitatif dengan mensintesis temuan-temuan dari berbagai penelitian untuk mengidentifikasi pola, konsistensi, kontradiksi, dan kesenjangan pengetahuan, sehingga dapat membangun kerangka pemahaman yang komprehensif dan koheren.

HASIL DAN PEMBAHASAN

Respons Fisiologis dan Molekuler Tomat terhadap Cekaman Suhu

Respon tanaman terhadap cekaman suhu merupakan sebuah fenomena kompleks yang melibatkan modulasi pada tingkat molekuler, seluler, dan fisiologis. Secara fenotip, Tomat akan menjadi layu apabila terpapar suhu ekstrim. Tomat yang diteliti oleh Shi *et al.* (2025), menunjukan gejala layu setelah menerima paparan suhu tinggi selama 24 jam (Gambar 1). Hal tersebut mengkonfirmasi bahwa kondisi suhu yang terlalu rendah/chilling ($< 12^\circ C$) dan atau terlampau tinggi/heat ($> 35^\circ C$), memicu serangkaian cekaman abiotik pada tomat yang dapat membatasi produktivitasnya.



Gambar 1. Gejala layu pada tomat akibat suhu tinggi (Shi *et al.*, 2025)

Dampak Cekaman Suhu Rendah

Cekaman suhu rendah menyebabkan dampak yang nyata dan langsung pada tingkat morfologi dan fisiologi. Pertumbuhan tanaman terhambat secara signifikan, ditandai dengan penurunan tinggi tanaman, diameter batang, berat segar, dan berat kering (Yang *et al.*, 2025). Pada tingkat seluler, fluiditas membran fosfolipid menurun, menyebabkan membran menjadi kaku dan kehilangan permeabilitas selektifnya. Hal ini mengakibatkan kebocoran ion dari dalam sel, yang dapat diukur melalui peningkatan *Relatif Electrolyte Conductivity* (REC). Kerusakan membran juga memicu peroksidasi lipid, yang menghasilkan senyawa toksik seperti *malondialdehid* (MDA). Penelitian Yang *et al.* (2025) melaporkan bahwa inhibisi TOR dengan AZD8055 secara signifikan menurunkan kandungan MDA dan REC pada daun tomat yang mengalami *chilling*, mengindikasikan berkurangnya kerusakan membran.

Disisi lain, suhu rendah juga menghambat proses fotosintesis pada tomat. Fotosintesis merupakan proses yang sangat sensitif terhadap suhu rendah. Gangguan utama terjadi pada fotosistem II (PSII). Efisiensi fotosintesis bersih (P_n) menurun drastis akibat kerusakan pada kompleks PSII, yang ditandai dengan penurunan nilai F_v/F_m (*maksimum quantum yield of PSII*) dan peningkatan fluoresensi awal (F_o) (Cao *et al.*, 2014). Hal ini menunjukkan terjadinya fotoinhibisi, di mana pusat reaksi PSII mengalami kerusakan.

Kandungan klorofil a, klorofil b, dan total klorofil juga cenderung menurun di bawah *chilling stress*. Gangguan pada fungsi stomata, seperti penurunan konduktansi stomata (G_s) dan laju transpirasi (T_r), lebih memperparah penurunan P_n dengan membatasi suplai CO_2 (Venzhik *et al.*, 2025). Gangguan pada aliran elektron dan fotosintesis ini kemudian memicu produksi berlebih Spesies Oksigen Reaktif (ROS) seperti ion superoksida (O_2^-) dan hidrogen peroksida (H_2O_2), yang jika tidak dinetralisir akan menyebabkan stres oksidatif yang merusak komponen seluler vital.

Dampak Cekaman Suhu Tinggi

Seperti halnya suhu rendah, cekaman suhu tinggi juga menghambat pertumbuhan dan menyebabkan gejala seperti daun menggulung (*leaf curling*) dan mengering (*scorching*). Stres panas mengganggu stabilitas membran dan menyebabkan denaturasi protein, termasuk enzim-enzim kunci dalam siklus Calvin dan kompleks fotosintesis. Penelitian pada tomat menunjukkan bahwa suhu tinggi menyebabkan disfungsi PSII yang serius, termasuk penurunan F_v/F_m dan peningkatan fluoresensi awal (F_o), yang mengindikasikan kerusakan pada pusat reaksi (Vijayakumar *et al.*, 2024). Aktivitas rubisco, enzim kunci fiksasi karbon, juga menurun drastis pada suhu tinggi.

Kondisi suhu yang tinggi menyebabkan laju transpirasi meningkat secara signifikan sebagai mekanisme pendinginan evaporatif, namun hal ini berisiko menyebabkan defisit air dan stres kekeringan sekunder jika suplai air tanah tidak mencukupi. Cekaman panas pada fase reproduktif sangat merusak dan

merugikan. Suhu tinggi dapat menyebabkan sterilitas serbuk sari, kegagalan perkembangan gametofit betina, dan gangguan dalam proses pembuahan, yang akhirnya berdampak pada penurunan jumlah dan kualitas buah (Amrutha *et al.*, 2024). Seperti pada cekaman dingin, panas juga memicu ledakan ROS. Namun, sumber ROS mungkin berbeda, dengan peran lebih besar dari respirasi mitokondria di bawah suhu tinggi.

Mekanisme Adaptasi dan Toleransi Tomat

Pada kondisi terkecam, sistem pertahanan antioksidan menjadi pertahanan kunci sel terhadap stres oksidatif yang diinduksi oleh kedua jenis cekaman suhu di atas. Sistem ini terdiri dari komponen enzimatis dan non-enzimatis.

1. Komponen Enzimatis

Enzim antioksidan utama meliputi *Superoxide Dismutase* (SOD), *Catalase* (CAT), *Peroxidase* (POD), dan enzim-enzim dalam siklus *glutathione-ascorbate* seperti *Ascorbate Peroxidase* (APX) dan *Glutathione Reductase* (GR). SOD berfungsi sebagai pertahanan pertama dengan mengkatalisis dismutasi O_2^- menjadi H_2O_2 dan O_2 . H_2O_2 yang masih berpotensi toksik kemudian diurai oleh CAT (terutama di peroksisom) dan APX di kloroplas dan sitosol menjadi air dan oksigen. GR menjaga rasio GSH/GSSG yang tinggi dengan mereduksi GSSG menjadi GSH, yang penting untuk menjaga lingkungan reduktif dalam sel.

Temuan Yang *et al.* (2025), menunjukkan bahwa inhibisi jalur TOR oleh AZD8055 secara signifikan meningkatkan aktivitas enzim antioksidan seperti SOD, CAT, GR, dan APX pada tomat yang mengalami chilling stress yang ditunjukkan dari peningkatan ekspresi gen-gennya. Hal ini mengindikasikan bahwa penghambatan TOR dapat memicu peningkatan kapasitas detoksifikasi ROS. Mekanisme ini berkontribusi besar pada peningkatan toleransi dingin.

2. Komponen Non-Enzimatis

Hasil penelitian Yang *et al.* (2025), juga menemukan dinamika yang menarik dimana meskipun aktivitas enzim APX meningkat, inhibisi TOR justru menurunkan kandungan GSH total dan rasio GSH/GSSG, namun meningkatkan kandungan ASA. Ini menunjukkan adanya pergeseran strategi dalam sistem non-enzimatis dan kompleksitas regulasi oleh TOR. Penurunan GSH mungkin terkait dengan peran TOR dalam mengatur ekspresi gen sintesis glutathione, sebagaimana dilaporkan pada *Arabidopsis* (Vijayakumar *et al.*, 2024). Peningkatan ASA, yang merupakan substrat bagi APX, sangat menguntungkan dalam mendukung peningkatan aktivitas APX tersebut.

Untuk menanggulangi stres osmotik dan menjaga turgor sel, tanaman mengakumulasi senyawa osmotik yang bersifat kompatibel (tidak mengganggu fungsi sel normal). Senyawa-senyawa ini termasuk prolin, berbagai gula terlarut (seperti sukrosa, fruktosa, trehalosa), dan glycine betaine. Selain fungsi osmotiknya, senyawa-senyawa ini juga berfungsi menstabilkan protein dan membran sel, serta berperan sebagai pemulung ROS.

Pada cekaman dingin, inhibisi TOR diketahui dapat meningkatkan kandungan protein terlarut, namun menurunkan kandungan prolin dan gula terlarut (Yang *et al.*, 2025). Temuan ini sekali lagi menyoroti peran ganda TOR sebagai regulator keseimbangan sumber daya (resource allocation). Penurunan prolin dapat dijelaskan oleh aktivasi enzim prolin dehidrogenase (ProDH) yang mendegradasi prolin, yang diketahui dapat diinduksi oleh inhibisi TOR sebagai respons terhadap stres nutrisi (Liao *et al.*, 2018). Akumulasi protein terlarut, yang mungkin termasuk enzim-enzim metabolik dan protein stres, tampaknya menjadi strategi yang lebih diutamakan ketika sinyal TOR ditekan di bawah kondisi dingin.

Sedangkan pada kondisi cekaman suhu tinggi tomat menunjukkan respons yang sangat khas yaitu dengan mempercepat induksi sintesis Protein (HSPs). HSPs diklasifikasikan berdasarkan berat molekulnya (seperti HSP100, HSP90, HSP70, HSP60, dan sHSPs) dan bertindak sebagai molecular chaperones (Theocharis *et al.*, 2012). Fungsi utama mereka adalah untuk mencegah agregasi protein yang mengalami denaturasi akibat panas, membantu dalam proses pelipatan ulang protein yang telah terdenaturasi, dan memfasilitasi degradasi protein yang rusak parah. Ekspresi gen HSP terutama diatur oleh faktor transkripsi Heat Shock Factors (HSFs).

Lebih dari 20 gen HSF pada tomat telah diidentifikasi oleh Vijayakumar *et al.* (2024). Hasil penelitiannya menunjukkan bahwa gen seperti HsfA1 dan HsfA2 berperan penting dalam merespon kondisi yang panas. Ekspresi HSP yang tinggi berkorelasi kuat dengan peningkatan termotoleransi

pada banyak tanaman, termasuk tomat. Lebih lanjut, jalur pensinyalan TOR (*Target of Rapamycin*) telah muncul sebagai regulasi kunci yang mengintegrasikan sinyal lingkungan (termasuk suhu, cahaya, nutrisi) dan sinyal internal (energi dan hormon) untuk mengkoordinasikan pertumbuhan dan respon stres (Dan *et al.*, 2022). TOR menjadi sebuah kinase serin/treonin konservatif pada eukariota.

Temuan dari Yang *et al.* (2025) di atas menunjukkan bahwa inhibisi farmakologis TOR dengan AZD8055 meningkatkan toleransi tomat terhadap chilling stress. Hal ini menunjukkan bahwa TOR berperan sebagai negative regulator dalam respons ini. Dalam kondisi normal, TOR yang aktif mendorong pertumbuhan dan anabolisme. Dibawah cekaman, inhibisi aktivitas TOR diduga mengalihkan energi dan sumber karbon dari proses pertumbuhan vegetatif yang membutuhkan banyak energi menuju aktivasi mekanisme pertahanan dan perbaikan seluler, seperti sistem antioksidan dan stabilisasi membran. Inhibisi TOR yang transien mungkin merupakan sinyal adaptif untuk "mengerem" pertumbuhan sementara dan memfokuskan sumber daya untuk survival.

Jalur TOR juga diketahui dapat berinteraksi secara kompleks dengan berbagai hormon tanaman. Sebagai contoh, inhibisi TOR dilaporkan dapat meningkatkan kandungan asam jasmonat (JA), sebuah hormon yang terlibat dalam respons pertahanan terhadap berbagai cekaman biotik dan abiotik (Yang *et al.*, 2025). TOR juga berinteraksi dengan etilin melalui protein EIN2, yang merupakan substrat dari TOR kinase (Suhorukova *et al.*, 2021). Interaksi ini menghubungkan regulasi metabolisme nutrisi dengan pensinyalan etilin. Hormon lain seperti ABA (abscisic acid) yang menginduksi penutupan stomata dan ekspresi gen toleransi, juga diketahui berinteraksi dengan jalur TOR, meskipun mekanismenya pada tomat masih perlu dipelajari lebih lanjut. Jaringan sinyal yang kompleks antara TOR dan berbagai hormon ini memungkinkan tanaman untuk menyesuaikan responsnya secara tepat terhadap kombinasi berbagai isyarat lingkungan.

Strategi Intervensi untuk Meningkatkan Ketahanan Tomat

Berdasarkan pemahaman tentang mekanisme respons dan adaptasi di atas, berbagai strategi yang dapat dilakukan untuk meningkatkan ketahanan tomat adalah sebagai berikut:

1. Intervensi Genetik dan Pemuliaan

Pendekatan pemuliaan bertujuan untuk mengakumulasi alel-alel menguntungkan yang terkait dengan toleransi suhu ke dalam varietas unggul baru. Seleksi fenotipik untuk sifat-sifat seperti stabilitas membran, efisiensi fotosintesis di bawah stres, dan hasil yang stabil di lingkungan stres membutuhkan waktu lama (Vijayakumar *et al.*, 2024). Pemuliaan konvensional dan seleksi berbantuan marka (Marker-Assisted Selection; MAS) dapat mempercepat proses ini dengan menggunakan marka molekuler yang terkait dengan gen-gen kunci toleransi, seperti gen-gen untuk HSFs, CBFs (C-repeat Binding Factors untuk dingin), enzim antioksidan, atau biosintesis osmoprotektan.

Selain itu kemajuan dalam sekuensing genom tomat memungkinkan identifikasi quantitative trait loci (QTL) yang mengendalikan toleransi suhu. Teknik editing genom seperti CRISPR/Cas9 menawarkan peluang untuk secara presisi merekayasa gen-gen target, seperti merekayasa komponen jalur TOR untuk modulasi yang lebih halus, atau meningkatkan ekspresi gen HSP atau APX tertentu. Membangun varietas dengan jalur TOR yang dapat dimodulasi (misalnya, responsif terhadap isyarat lingkungan tertentu) atau memiliki sistem antioksidan yang lebih robust merupakan prospek yang sangat menjanjikan.

2. Intervensi Agronomi dan Budidaya

Menurut Kim *et al.* (2025), praktik budidaya yang tepat dapat membantu menciptakan iklim mikro yang lebih menguntungkan dan mengurangi paparan tanaman terhadap stres. Modifikasi iklim mikro melalui penggunaan mulsa plastik (terutama mulsa perak untuk memantulkan cahaya dan mengurangi suhu tanah) atau mulsa organik dapat membantu mengatur suhu dan kelembaban tanah. Pada musim panas, penggunaan naungan (shading net) dengan tingkat kerapatan tertentu dapat mengurangi radiasi matahari langsung dan menurunkan suhu daun secara signifikan. Sistem irigasi yang efisien, seperti irigasi tetes, memastikan ketersediaan air yang cukup untuk mendukung proses transpirasi sebagai mekanisme pendinginan. Pemilihan waktu tanam yang tepat untuk menghindari periode suhu ekstrem (misalnya, menghindari pembungaan di puncak musim panas) merupakan strategi sederhana yang juga efektif.

3. Aplikasi Senyawa Eksogen atau Priming

Berdasarkan hasil penelitian yang dilakukan Venzhik *et al.* (2025), nanopriming menggunakan nanopartikel (GNPs) berukuran 15 nm dengan konsentrasi 20 µg/mL dapat meningkatkan toleransi dingin pada tanaman tomat (Gambar 2). Setelah menerima paparan suhu rendah 4°C dan 2°C selama 24 jam, tanaman yang diberi perlakuan nanopriming—terutama pada konsentrasi 20 µg/mL—menunjukkan penampakan yang jauh lebih baik dengan gejala layu dan kerusakan daun yang minimal dibandingkan tanaman kontrol yang mengalami kerusakan parah.



Gambar 2. Respon tomat yang terpapar suhu dingin setelah aplikasi nanopriming (Venzhik *et al.*, 2025)

Aplikasi senyawa tertentu dalam konsentrasi rendah dapat memicu respons pertahanan tanaman, membuatnya lebih siap menghadapi cekaman yang akan datang. Aplikasi asam salisilat (SA), asam jasmonat (JA), atau brasinosteroid telah dilaporkan dapat meningkatkan toleransi terhadap baik cekaman dingin maupun panas dengan memodulasi ekspresi gen pertahanan dan aktivitas sistem antioksidan. Senyawa seperti hidrogen peroksida (H₂O₂) atau nitroprusside (donor nitrik oksida/NO) dalam dosis rendah juga diketahui dapat berfungsi sebagai molekul pensinyalan untuk mempriming respons pertahanan, termasuk aktivasi gen antioksidan. Temuan lain seperti melatonin yang disebutkan sebagai sebuah molekul dengan aktivitas antioksidan kuat, diketahui memiliki potensi dalam meningkatkan toleransi terhadap berbagai cekaman abiotik, termasuk suhu ekstrem, pada berbagai tanaman.

4. Modulator Jalur TOR

Berdasarkan informasi dari temuan Yang *et al.* (2025), penggunaan inhibitor TOR seperti AZD8055 dalam dosis dan waktu yang tepat (misalnya, pra-perlakuan sebelum datangnya cekaman dingin) berpotensi sebagai strategi kimia yang inovatif untuk meningkatkan ketahanan. Namun, aplikasinya di lapangan masih memerlukan kajian lebih mendalam mengenai efikasi, keamanan, dan dampak ekonomi.

KESIMPULAN

Tanaman tomat merespon fluktuasi suhu ekstrem melalui serangkaian perubahan fisiologis, biokimia, dan molekuler yang kompleks dan saling terhubung. Sistem antioksidan (baik enzimatis maupun non-enzimatis) memainkan peran sentral dalam mitigasi kerusakan. Akumulasi osmoprotektan dan induksi HSP (pada cekaman panas) merupakan mekanisme adaptasi kunci. Yang paling menonjol, jalur pensinyalan TOR telah teridentifikasi sebagai integrator pusat yang mengatur keseimbangan antara pertumbuhan dan respons pertahanan. Strategi yang dapat dilakukan untuk meningkatkan ketahanan tomat yaitu melalui pemuliaan, intervensi agronomi dan budidaya, aplikasi senyawa eksogen atau priming dan modulator jalur TOR

DAFTAR PUSTAKA

- Aldubai, A. A., Alsadon, A. A., Migdadi, H. H., Alghamdi, S. S., Al-Faifi, S. A., & Afzal, M. (2022). Response of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) genotypes to heat stress using morphological and expression study. *Plants*, 11(5), 615. <https://doi.org/10.3390/plants11050615>
- Amrutha, V., Reshma, M., Manju, R. V., Anith, K. N., Gopinath, P. P., Sarada, S., & Beena, R. (2024). High temperature stress induced changes in physiological, biochemical, hormonal and gene expression patterns in contrasting tomato genotypes. *Plant Physiology Reports*, 29(4), 872-888. <https://doi.org/10.1007/s40502-024-00829-w>
- Bhattarai, S., Harvey, J. T., Djidonou, D., & Leskovar, D. I. (2021). Exploring morpho-physiological variation for heat stress tolerance in tomato. *Plants*, 10(2), 347. <https://doi.org/10.3390/plants10020347>
- Cao, X., Wu, Z., Jiang, F., Zhou, R., & Yang, Z. (2014). Identification of chilling stress-responsive tomato microRNAs and their target genes by high-throughput sequencing and degradome analysis. *BMC genomics*, 15(1), 1130. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-1130>
- Dan, X., Liu, J., Wu, L., Li, X., & Ding, Y. (2025). The Co-Suppression of Translation Elongation Factor-1 α Impairs Plant Growth and Reduces Heat Tolerance in Tomato. *Russian Journal of Plant Physiology*, 72(5), 139. <https://doi.org/10.1134/S1021443725602216>
- Endale, H. T., Tesfaye, W., & Mengstie, T. A. (2023). ROS induced lipid peroxidation and their role in ferroptosis. *Frontiers in cell and Developmental Biology*, 11, 1226044. <https://doi.org/10.3389/fcell.2023.1226044>
- Jagadish, S. K., Way, D. A., & Sharkey, T. D. (2021). Plant heat stress: Concepts directing future research. *Plant, cell & environment*, 44(7), 1992-2005. <https://doi.org/10.1111/pce.14050>
- Kim, J., Jeong, H., Kim, S., & Chae, W. (2025). Pollen traits significantly associated with fruit yield traits under heat stress among large fruit but not cherry fruit tomatoes. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 1-12. <https://doi.org/10.1007/s13580-025-00716-9>
- Shi, C., Liu, B., Song, L., Tang, Y., Chen, J., Shen, X., ... & Ouyang, B. (2025). Physio-biochemical and dynamic transcriptome comparison of heat tolerance in wild and cultivated tomato accessions. *Plant Growth Regulation*, 1-19. <https://doi.org/10.1007/s10725-025-01322-6>
- Shibaeva, T. G., Sherudilo, E. G., Ikkonen, E., Rubaeva, A. A., Levkin, I. A., & Titov, A. F. (2024). Effects of extended light/dark cycles on solanaceae plants. *Plants*, 13(2), 244. <https://doi.org/10.3390/plants13020244>
- Suhorukova, A. V., Pavlenko, O. S., Demyanchuk, I. S., Sobolev, D. S., Popov, V. N., Goldenkova-Pavlova, I. V., & Tyurin, A. A. (2025). Diversification of Cold Adaptation Strategies in Tomato Plants through Genetic Information Implementation. *Russian Journal of Plant Physiology*, 72(3), 70. <https://doi.org/10.1134/S1021443724610449>
- Theocharis, A., Clément, C., & Barka, E. A. (2012). Physiological and molecular changes in plants grown at low temperatures. *Planta*, 235(6), 1091-1105. <https://doi.org/10.1007/s00425-012-1641-y>
- Torres, R., Diz, V. E., & Lagorio, M. G. (2018). Effects of gold nanoparticles on the photophysical and photosynthetic parameters of leaves and chloroplasts. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 17(4), 505-516. <https://doi.org/10.1039/c8pp00067k>
- Venzhik, Y. V., Naraikina, N. V., Zhukova, K. V., Kartashov, A. V., & Deryabin, A. N. (2025). Nanoprimer Increases Cold Tolerance of Tomato Plants by Affecting Photosynthetic Apparatus and Antioxidant System. *Russian Journal of Plant Physiology*, 72(4), 135. <https://doi.org/10.1134/S1021443725601442>
- Vijayakumar, A., & Beena, R. (2024). Characterizing tomato genotypes for high temperature stress adaptation in field conditions. *Vegetos*, 1-13. <https://doi.org/10.1007/s42535-024-01109-6>
- Yang, Z., Zhang, Y., Ding, Q., Xing, H., Wang, H., Meng, X., ... & Cui, N. (2025). The role of TOR in response to chilling stress in the *Solanum lycopersicum* L. *Plant Growth Regulation*, 105(1), 1-15. <https://doi.org/10.1007/s10725-024-01263-6>