



植物遗传资源学报

Journal of Plant Genetic Resources

ISSN 1672-1810, CN 11-4996/S

《植物遗传资源学报》网络首发论文

题目： 口感番茄和菜用番茄的品质差异及转录组学分析
作者： 王子航, 张应翠, 张迎迎, 张辉, 朱为民, 宋益善, 杨学东
DOI: 10.13430/j.cnki.jpgr.20250318001
收稿日期: 2025-03-18
网络首发日期: 2025-04-27
引用格式: 王子航, 张应翠, 张迎迎, 张辉, 朱为民, 宋益善, 杨学东. 口感番茄和菜用番茄的品质差异及转录组学分析[J/OL]. 植物遗传资源学报.
<https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20250318001>



网络首发: 在编辑部工作流程中, 稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定, 且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式(包括网络呈现版式)排版后的稿件, 可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定; 学术研究成果具有创新性、科学性和先进性, 符合编辑部对刊文的录用要求, 不存在学术不端行为及其他侵权行为; 稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准, 正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性, 录用定稿一经发布, 不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容, 只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

出版确认: 纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊(光盘版)》电子杂志社有限公司签约, 在《中国学术期刊(网络版)》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版, 以单篇或整期出版形式, 在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊(网络版)》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物(ISSN 2096-4188, CN 11-6037/Z), 所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

口感番茄和菜用番茄的品质差异及转录组学分析

王子航¹, 张应翠², 张迎迎², 张辉², 朱为民², 宋益善¹, 杨学东²

(¹上海海洋大学食品学院, 上海 201306; ²上海市农业科学院设施园艺研究所, 上海 201400)

摘要: 番茄的口感品质是消费者关注的核心, 其口感主要由可溶性糖、有机酸及游离氨基酸的动态平衡决定。本研究以口感番茄(CX)和菜用番茄(N70)为材料, 系统分析了二者在可溶性糖(葡萄糖、果糖)、有机酸(柠檬酸、苹果酸等)及游离氨基酸(谷氨酸、 γ -氨基丁酸等)的含量差异, 并利用转录组学技术解析其分子调控机制。结果表明, CX的葡萄糖和果糖含量显著高于N70, CX的柠檬酸、琥珀酸等有机酸含量显著高于N70, 且鲜味氨基酸(谷氨酸、天冬氨酸)及 γ -氨基丁酸的含量显著高于N70。转录组分析发现, 共发现差异表达基因(4242个), KEGG富集于淀粉蔗糖代谢、果糖甘露糖代谢及谷胱甘肽代谢通路, 其中编码 β -葡萄糖苷酶(BGL, beta-glucosidase)、苹果酸脱氢酶(MDH, malate dehydrogenase)及谷胱甘肽S-转移酶(GST, glutathione S-transferase)等酶的基因在CX中高表达, 直接关联其糖酸协同积累与氨基酸含量。本研究揭示了口感番茄品质形成的分子基础, 为口感番茄的定向育种提供了理论依据与候选基因资源。

关键词: 番茄; 可溶性糖; 有机酸; 游离氨基酸; 转录组分析

Quality Differences and Transcriptomic Analysis of Tasty Tomato and Vegetable Tomato

WANG Zihang¹, ZHANG Yingcui², ZHANG Yingying², ZHANG Hui², ZHU Weimin²,
SONG Yishan¹, YANG Xuedong²

(¹School of Food, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306;

²Institute of Facility Horticulture, Shanghai Academy of Agricultural Sciences, Shanghai 201400)

Abstract: The taste quality of tomato is the core of consumer's attention, and its taste is mainly determined by the dynamic balance of soluble sugars, organic acids and free amino acids. In this study, the differences in the contents of soluble sugars (glucose, fructose), organic acids (citric acid, malic acid, etc.) and free amino acids (glutamic acid, γ -aminobutyric acid, etc.) between Tasty Tomato(CX) and Vegetable Tomato(N70) were systematically analysed and the molecular regulatory mechanisms were investigated using transcriptomics technology. The results showed that the content of glucose and fructose in CX was significantly higher than that of N70, and the content of organic acids citric acid and succinic acid, as well as the content of Freshamino acids (glutamic acid and aspartic acid) and γ -aminobutyric acid in CX was significantly high. Transcriptome analysis revealed a total of 4,242 differentially expressed genes (KEGG) enriched in starch-sucrose metabolism, fructose-mannose metabolism, and glutathione metabolism pathways,

收稿日期: 2025-03-18

第一作者研究方向为口感番茄营养品质分析及相关功能基因挖掘, E-mail: wangzihang3229@163.com

通信作者: 杨学东, 研究方向为口感番茄育种, 品质分析, 相关分子机理探究, 重要功能基因挖掘, E-mail: yxuedong@hotmail.com

宋益善, 研究方向为有机化学、功能性食品等相关领域, E-mail: yssong@shou.edu.cn

基金项目: 上海市科技兴农项目 [沪农科推字 (2022) 第 1-7 号]

Foundation project: Shanghai Agriculture Applied Technology Development Program, China [Hu Nong Ke Tui Zi (2022) No. 1-7]

and among them, genes encoding enzymes such as β -glucosidase(Beta-glucosidase, BGL), malate dehydrogenase (MDH, Malate Dehydrogenase), and glutathione S-transferase (GST, Glutathione S-transferase) were highly expressed in CX, which were directly associated with the synergistic accumulation of sugar-acid and amino acid contents. This study reveals the molecular basis of the quality formation of Tasty Tomato, and provides a theoretical basis and candidate gene resources for directional breeding of Tasty Tomato.

Key words: tomato; soluble sugars; organic acids; free amino acids; transcriptome analysis

番茄 (*Solanum lycopersicum*) 口感品质的遗传改良研究是现代农业生物技术的重要挑战, 番茄口感主要由品质指标构成, 口感的基础是合适的糖、酸, 同时其他物质如游离氨基酸等也影响番茄的口感品质^[1]。消费者对番茄口感的核心诉求可分解为“甜酸平衡”(可溶性糖与有机酸的比例)和“鲜味层次”(游离氨基酸的组成), 而这两大特征的分子基础均与果实发育后期的转录重编程密切相关^[2]。近年来, 随着代谢组学、转录组学的发展, 研究者得以解析番茄风味形成的动态调控网络^[3]。同时随着对番茄口感的要求, 出现了以光辉 101、酸甜果 68 和京采 6 号等为代表的口感番茄品种, 目前在在上海等地区的种植面积逐年增加, 商业化种植规模持续增长。口感番茄的主要特征有皮薄、心室多、含糖量高等, 而菜用番茄皮厚、少汁、含糖量低、口感不佳, 在品质上远逊于口感番茄^[4]。

番茄果实中可溶性糖以葡萄糖(30%~50%)、果糖(30%~50%)和微量蔗糖(<5%)为主^[5], 这些糖类不仅是番茄果实的主要能量来源, 还直接参与果实的甜味形成^[6-7]。研究表明, 口感番茄的糖含量可以达到菜用番茄的 2 倍左右, 陈佳倩等^[8]对口感番茄与普通番茄的糖含量进行了测定, 发现口感番茄的果糖和葡萄糖含量比普通番茄高 96.57%和 86.59%。俞雪美等^[9]筛选出的鑫苹果 X6 口感番茄品种的可溶性固形物含量达到 10.7%。番茄果实中的可溶性糖含量主要受蔗糖合成酶(SS, sucrose synthase)、中性转化酶和酸性转化酶调控^[10]。番茄果实中的有机酸以柠檬酸(占总酸 60%~80%)和苹果酸(15%~30%)为主。有机酸的代谢主要涉及三羧酸循环(TCA 循环), 柠檬酸和苹果酸是 TCA 循环的中间产物, 其合成和降解受到多种酶的调控^[11]。郭莹等^[12]发现口感番茄的有机酸含量高于樱桃番茄和大果番茄, 具有更好的感官品质。游离氨基酸占番茄可溶性固形物的 5%~8%, 其中谷氨酸、 γ -氨基丁酸和天冬氨酸是鲜味感知的核心成分。氨基酸的代谢主要涉及氮代谢和氨基酸合成途径, 谷氨酸和天冬氨酸是氮代谢的中间产物, 其合成和降解受到多种酶的调控^[13]。

番茄果实发育有细胞分裂期、膨大期和成熟期三个阶段, 糖酸代谢相关基因呈现明显的阶段特异性表达: 分裂期: 己糖激酶和磷酸果糖激酶主导糖酵解, 为细胞增殖供能; 膨大期: 蔗糖磷酸合成酶和液泡糖转运蛋白启动糖分储存; 成熟期: 柠檬酸裂解酶和苹果酸脱氢酶调控有机酸转化^[14-17]。通过转录组学分析调控酶类的基因差异成为现在研究的主要手段, 如 Zhang 等^[18]利用转录组学对冷害反应的分子机制进行了

解释, 扩展了对番茄果实冷害反应的代谢网络的复杂调节机制的理解。Dong 等^[19]利用转录组学研究连续光照对糖代谢和光合作用的影响, 并讨论了糖类积累分子机制。Jia 等^[20]为了评估特定转录因子对果实成熟过程中代谢物积累的影响, 将 CRISPR/Cas9 介导的诱变与代谢组和转录组分析相结合, 以探索番茄糖类的调控机制。Li 等^[21]对糖度不同的 2 份番茄材料进行了转录组分析, 探索糖酸相关分子机制, 发现柠檬酸可能在番茄果实的糖酸比中起更主导的作用。

为了进一步提升口感番茄的市场竞争力, 本文从可溶性糖、有机酸、游离氨基酸的含量角度出发, 分析口感番茄与菜用番茄的品质差异, 同时运用转录组测序手段, 挖掘二者的相关差异基因, 解析口感番茄的品质形成机理, 为口感番茄的普及和宣传提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以口感番茄 CX 和菜用番茄 N70 的红熟期番茄果实为试验材料, 均为杂交种, 其中 CX 糖度为 10.5%, N70 糖度为 4.5%, 单果重均为 150 g 左右。试验材料于 2023 年春季种植于上海市农业科学院庄行综合试验站基地塑料大棚, 光照栽培等环境一致, 采用滴灌方式, 实施单干整枝, 温度等参数实施常规田间管理。2 种番茄的种子分别由上海富农种业有限公司和上海市农业科学院园艺研究所提供。

每个试验样本取 3 个番茄果实的果皮组织切块混合, 经液氮速冻研磨后分装于 50 mL 离心管中, 保存于 -80 °C 冰箱, 试验设置 3 个生物学重复。

1.2 试验方法

1.2.1 2 种番茄营养指标的测定 2 种可溶性糖的定量分析 (葡萄糖、果糖): 样品 (1 g), 加入 50 mL 水, 涡旋混匀 10 min, 超声 30 min 后, 9000 r/min 离心 10 min, 移取上清液, 将前述上清液经定性快速滤纸粗过滤后, 稀释, 过 0.22 μm 水相针式过滤器得到待测样品。标准品购买于上海源叶生物科技有限公司, 使用离子色谱联用仪进行可溶性糖的定量分析。

参考 Zhang 等^[22]的方法并做出修改。样品 (0.1 g) 用 70% 乙醇 (0.5 mL) 涡旋混合 2min 后, 在室温下超声均质 30 min, 然后在 4 °C 下以 13800 $\times g$ 离心 5 min, 收集上清液, 对样品的提取重复 3 次。上清液过 0.22 μm PTEE 过滤器过滤上清液, 稀释。使用液相质谱联用仪进行有机酸、游离氨基酸的定量分析, 10 种有机酸: 柠檬酸、异柠檬酸、苹果酸、奎宁酸、半乳糖醛酸、丙二酸、酒石酸、富马酸、琥珀酸、莽草酸; 21 种游离氨基酸: 半胱氨酸、苯丙氨酸、丙氨酸、蛋氨酸、谷氨酸、谷氨酰胺、间酪氨酸、精氨酸、赖氨酸、酪氨酸、亮氨酸、甘氨酸、脯氨酸、色氨酸、丝氨酸、苏氨酸、天冬氨酸、天冬酰胺、缬氨酸、组氨酸、 γ -

氨基丁酸；标准品购买于上海源叶生物科技有限公司，将所有有机酸、氨基酸配制成 1 mg/mL 母液之后用 80%甲醇稀释配成 10 µg/mL 的混合标准溶液。取稀释配成 10 µg/mL 的混合标准溶液，加入 80%甲醇依次 2 倍等比稀释色谱柱温度保持在 30°C,流速为 0.4 mL/min。流动相溶液为水（A）和乙腈（B），采用以下梯度：0~4.0 min，80%~50%B；4.0~4.1 min，50%~80%B；4.1~6.0 min，80%B。采用 ACQUITYUPLCHSST3（2.1 mm×100 mm，1.8 µm）对有机酸、游离氨基酸进行色谱分离。分析期间，所有样品均在 4°C下保存，在三重四极杆仪器中，使用 10 µmol/L 聚乙二醇溶液进行仪器调试和质重校准，三重四极杆扫描在多反应监测（MRM）模式下获取。使用 Excel 和 Prism10.0 软件进行数据处理和分析，使用 Prism10.0、迈维云平台进行绘图。

1.2.2 RNA 提取、cDNA 文库构建及转录组测序 RNA 的提取使用 TaKaRa MiniBEST Plant RNA Extraction Kit 试剂盒（青岛麦迪赛斯生物科技有限公司），去除核糖体 RNA 后，得到 mRNA，后进行分离纯化打断，以片段 mRNA 为模板合成 cDNA，将筛选过后的 cDNA 进行筛选，筛选条件为 250~300bp，后经 PCR 扩增并纯化，PCR 反应程序循环数为 16 次，得到文库。测序工作委托北京百迈克生物科技有限公司完成。

1.2.3 差异基因的筛选与注释 通过对原始数据的标准化处理校正测序深度，后进行假设检验概率（P value）和 log2FC 的计算。使用 DESeq2 软件进行差异分析，差异表达基因筛选条件设置为 Fold Change≥2 且 P<0.01，差异倍数（Fold Change）表示 2 样品间表达量的比值。对差异表达基因 KEGG 注释结果按照 KEGG 中通路类型进行分类，采用 ClusterProfiler 对富集结果使用气泡图、柱状图以及网络图进行可视化。

1.2.4 实时荧光定量 PCR 分析 对转录组数据筛选后，得到相关差异表达基因，根据差异表达基因设计实时定量 PCR 引物，使用 Primer Premier Software 设计 qRT-PCR 引物（表 1），引物由生工生物工程(上海)股份有限公司合成。以 eif 为内参基因，进行 qRT-PCR 分析。使用 Hifair III 1st 试剂盒（上海翌圣生物技术有限公司）合成 cDNA,根据 Hieff Qpcr SYBR（上海翌圣生物技术有限公司）说明书，配制溶液以及设置相关反应程序。相对表达量的计算使用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 的方法，每个样品设置 3 个生物学重复，使用 Excel 软件计算数据，使用 Prism10.0 软件绘图。

表 1 实时荧光定量 PCR 所用基因和引物

Table1 Genes and primers for qRT-PCR

基因 ID	正向引物序列（5'-3'）	反向引物序列（5'-3'）	产物大小（bp）	退火温度（℃）
Gene ID	Forward primer sequence(5'-3')	Reverse primer sequence(5'-3')	Product size	Annealing temperature
Solyc01g059965.1	ATGGATCGAACAGGAGGAGG	ATAGGTCCAGGCTTTCTCGG	157	58.88
Solyc01g102580.3	CAGCTTGCTACAACACCTGG	ATTGGCAGGTAGGAGCACAT	211	59.12
Solyc01g060020.4	ATGGATCGAACAGGAGGAGG	ATAGGTCCAGGCTTTCTCGG	157	58.88
Solyc04g082880.4	TACCACCTGAACCTTCACC	CACCCCAACCTTAATTGCAG	212	58.94

Solyc09g009210.4	GCCAGACTTGCCAGAAGAAG	TTGCTCAGCTCCTCCAACCTT	153	58.84
Solyc04g011510.4	AAGCCCAGGAAGTACATGCT	CGCTTTTCTTCACCTCAGCA	218	59.00
Solyc01g111120.4	GCTGTCCGTGATTGGCTTAC	CAAGCAGCTACCTTCTTCGC	208	59.28

2 结果与分析

2.1 2 种番茄品种外观表型分析

CX 与 N70 的心室数量存在差异，CX 的心室数量达到了 8 个（图 1A），N70 的心室数量为 6 个（图 1B），通过观察可知 CX 的中果皮较薄，中柱较粗壮。

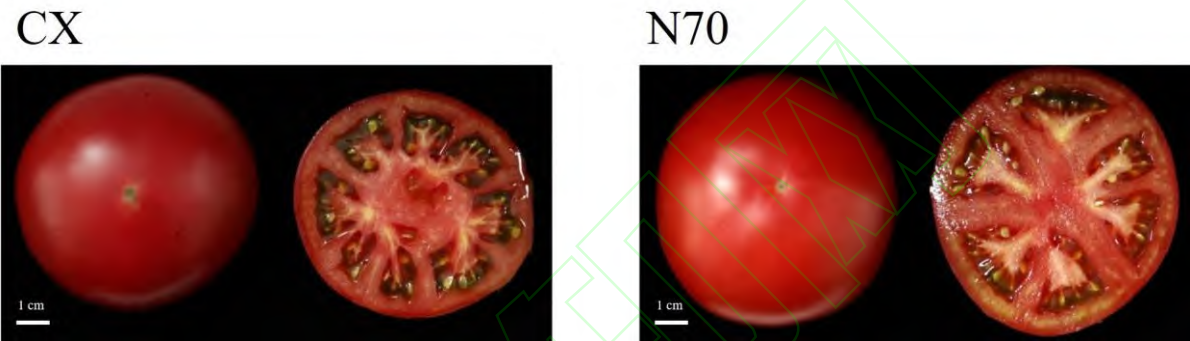


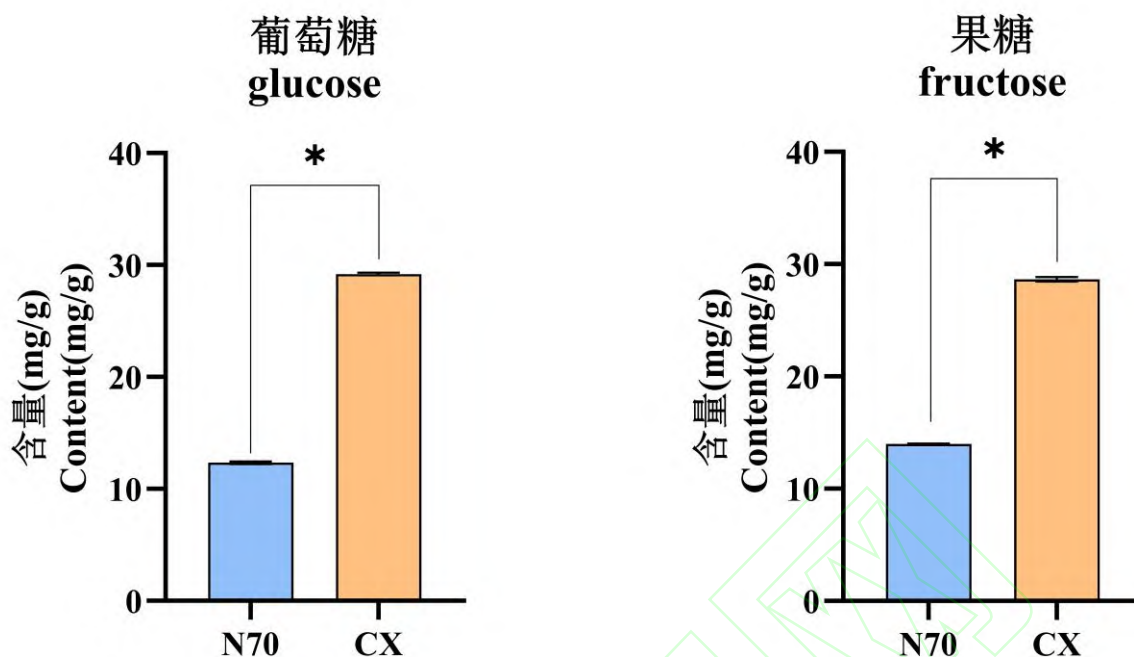
图 1 CX 与 N70 俯视图及横切图对比

Fig. 1 Comparison of top view and cross section of CX and N70

2.2 2 个番茄品种可溶性糖含量、有机酸和游离氨基酸含量分析

2.2.1 2 个番茄品种可溶性糖含量分析 可溶性糖是构成番茄口感的重要组分之一。使用离子色谱联用仪对 2 种番茄 CX 和 N70 的葡萄糖和果糖含量进行了定量检测（图 2）。

分析发现，CX 的葡萄糖和果糖含量显著高于 N70，其中 CX 的葡萄糖和果糖含量均约为 30 mg/g，而 N70 的葡萄糖和果糖含量不足 15 mg/g，这说明二者在可溶性糖含量上存在显著差异，在糖的层面上说明二者存在差异。



同一参数中的星号数表示差异显著 ($P < 0.05$), 下同

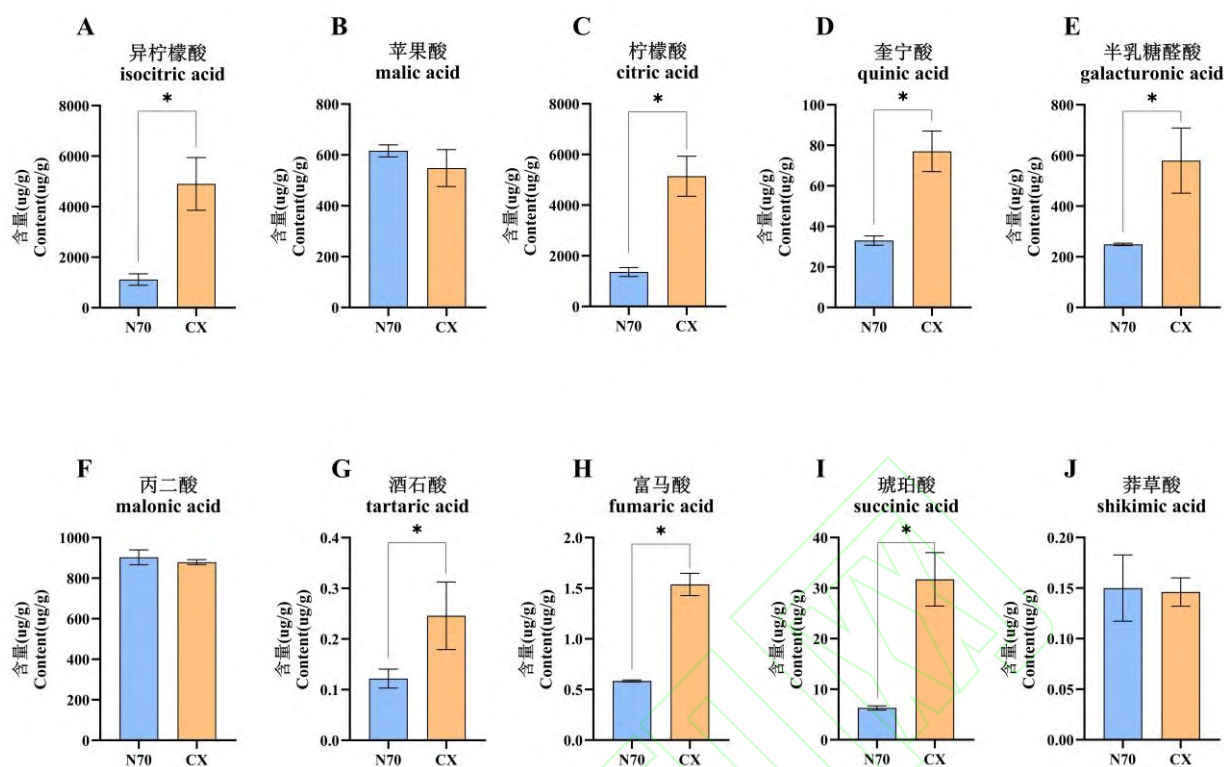
The number of asterisks in the same parameter indicates significant differences. ($P < 0.05$), the same as below

图 2 CX 与 N70 可溶性糖含量差异对比

Fig. 2 Comparison of differences in soluble sugar content between CX and N70

2.2.2 2 个番茄品种有机酸含量分析 采用超高效液相色谱-质谱联用技术对 CX 和 N70 的有机酸组成进行定量分析 (图 3)。检测结果表明, 2 种番茄在异柠檬酸、柠檬酸、奎宁酸、半乳糖醛酸、酒石酸、富马酸及琥珀酸等 7 种有机酸含量上呈现显著性差异 ($P < 0.05$), 且均是 CX 的含量显著高。其中柠檬酸作为 2 种番茄中含量最高的有机酸, 在 CX 中的含量显著高于 N70, 在酸的层面说明了二者的差异。

值得注意的是, CX 中奎宁酸和莽草酸含量显著高于 N70。作为芳香族氨基酸生物合成的关键前体物质, 这 2 种次生代谢物的差异可能通过苯丙烷代谢途径影响苯丙氨酸、酪氨酸等芳香族氨基酸的积累水平。CX 的半乳糖醛酸含量显著高于 N70, 考虑到其是果胶多糖的主要结构单元, 其含量差异可能通过改变细胞壁多糖组分影响果实质地与甜味感知。此外, CX 中富马酸和琥珀酸含量显著高于 N70, 这 2 种酸作为 TCA 循环的关键中间体, 它们的浓度变化可能通过代谢网络调控影响下游氨基酸和挥发性物质的合成。



同一参数中的星号数表示差异显著 ($P < 0.05$)

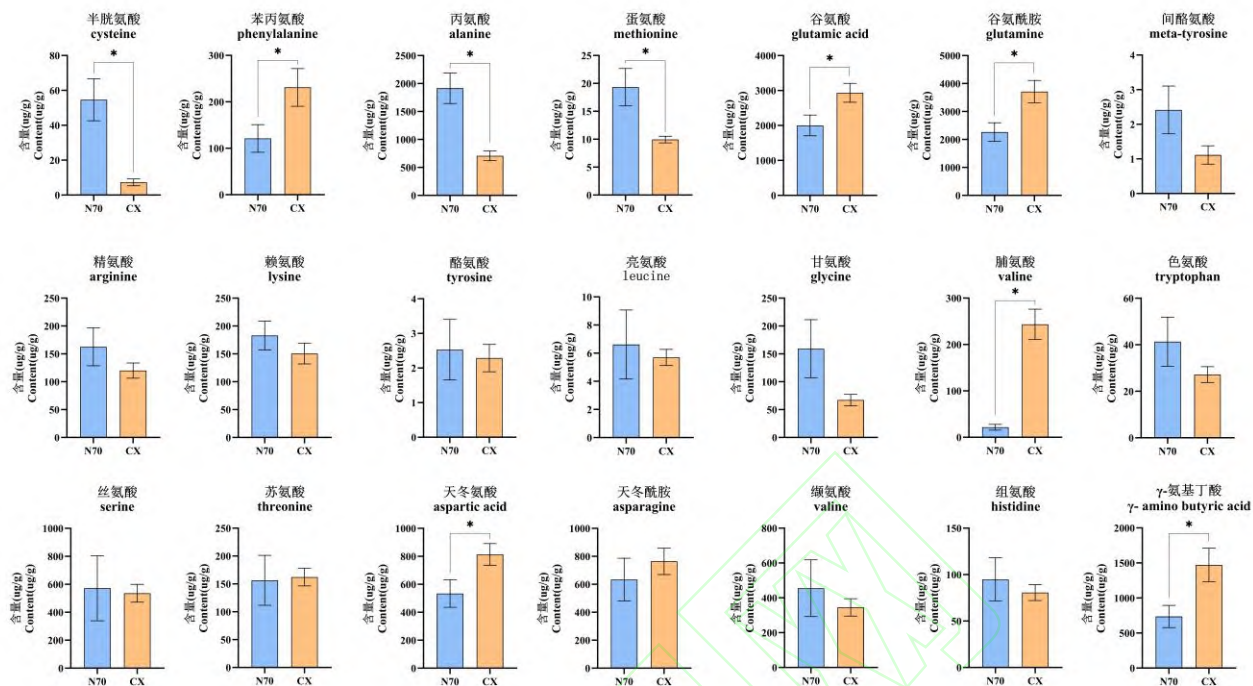
The number of asterisks in the same parameter indicates significant differences. ($P < 0.05$)

图 3 CX 与 N70 有机酸含量差异对比

Fig. 3 Comparison of differences in organic acid content between CX and N70

2.2.3 2 个番茄品种游离氨基酸含量分析 采用高效液相色谱-质谱联用技术对 CX 和 N70 果实中 21 种游离氨基酸进行定量分析 (图 4)。检测结果表明, 谷氨酸作为鲜味氨基酸的代表之一, 在 CX 和 N70 中均呈现最高含量, 说明 2 种番茄材料鲜味特征突出。进一步分析发现, CX 中 9 种氨基酸 (半胱氨酸、苯丙氨酸、丙氨酸、蛋氨酸、谷氨酸、谷氨酰胺、脯氨酸、天冬氨酸、 γ -氨基丁酸) 含量与 N70 存在显著性差异 ($P < 0.05$)。

在滋味特征层面, CX 的谷氨酸、谷氨酰胺及天冬氨酸含量显著高于菜用番茄 N70。其含量差异可能直接导致 CX 呈现显著的鲜味。此外, CX 中苯丙氨酸和脯氨酸含量显著高于 N70, 作为甜味氨基酸, 它们协同可溶性糖共同提升果实的甜味强度。在营养品质方面, CX 的 γ -氨基丁酸含量显著高于 N70。作为具有降压、镇静等生理功能的生物活性物质, γ -氨基丁酸的差异积累体现 CX 的营养优势。



同一参数中的星号数表示差异显著 ($P < 0.05$)

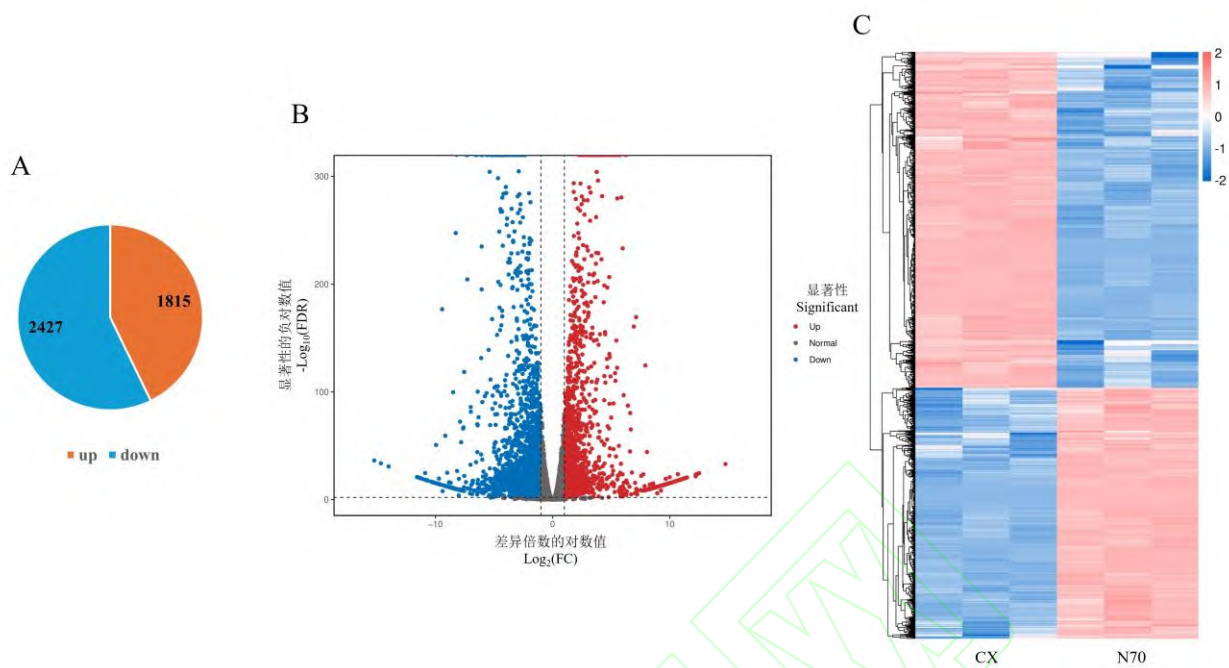
The number of asterisks in the same parameter indicates significant differences. ($P < 0.05$)

图 4 CX 与 N70 游离氨基酸含量差异对比

Fig. 4 Comparison of the difference in free amino acid content between CX and N70

2.3 2 种番茄品种差异表达基因数量分析

用 DESeq 法对 CX 与 N70 进行分析，差异表达基因筛选条件设置为 Fold Change ≥ 2 且 $P < 0.01$ ，差异倍数 (Fold Change) 表示 2 样品间表达量的比值。共有差异表达基因 4242 个 (图 5A)，差异表达上调的基因有 2427 个，差异表达下调的基因有 1815 个 (图 5B)。且 2 种番茄的差异基因显著 (图 5C)，表明 2 种番茄在基因层面差异较大且可以对数据进行进一步分析。



A: CX 与 N70 差异基因表达数目饼图; B: CX 与 N70 差异基因火山图; C: CX 与 N70 差异表达基因聚类热图

A: pie chart of the number of differentially expressed genes in CX and N70; B: volcano plot of differentially expressed genes in CX and N70; C: heat map of clustering of differentially expressed genes in CX and N70

图 5 CX 与 N70 基因差异对比

Fig. 5 Comparison of genetic differences between CX and N70

2.4 KEGG 通路富集分析

对 2 种番茄的转录组数据进行 KEGG 数据库对比（图 6），分析发现，2 种番茄的差异基因主要富集在谷胱甘肽代谢、光合生物中的碳固定、碳代谢、淀粉蔗糖代谢、糖胺聚糖降解、果糖和甘露糖代谢、氰基氨基酸代谢、戊糖磷酸途径、亚油酸代谢、糖酵解/糖异生和丁酸代谢上述代谢通路中。上述代谢通路均与番茄品质相关，同时与可溶性糖、有机酸和游离氨基酸的结果一致。

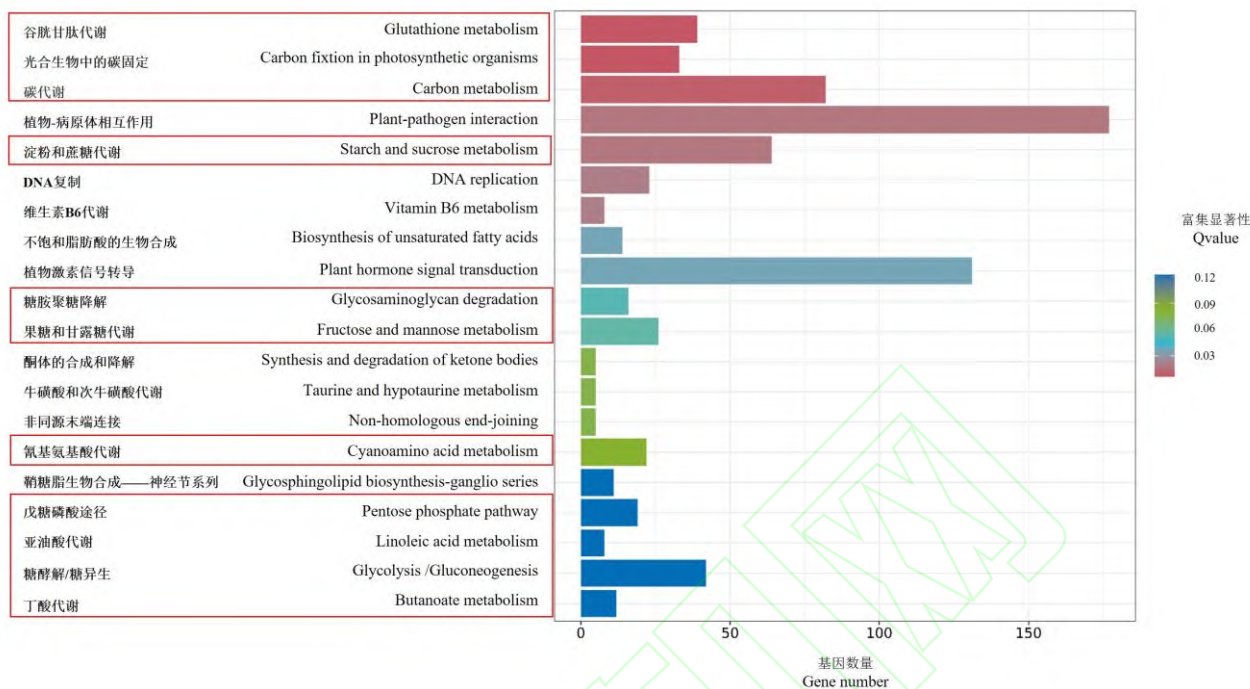


图 6 CX 和 N70 关键 KEGG 通路比较

Fig. 6 Comparison of key KEGG pathways in CX and N70

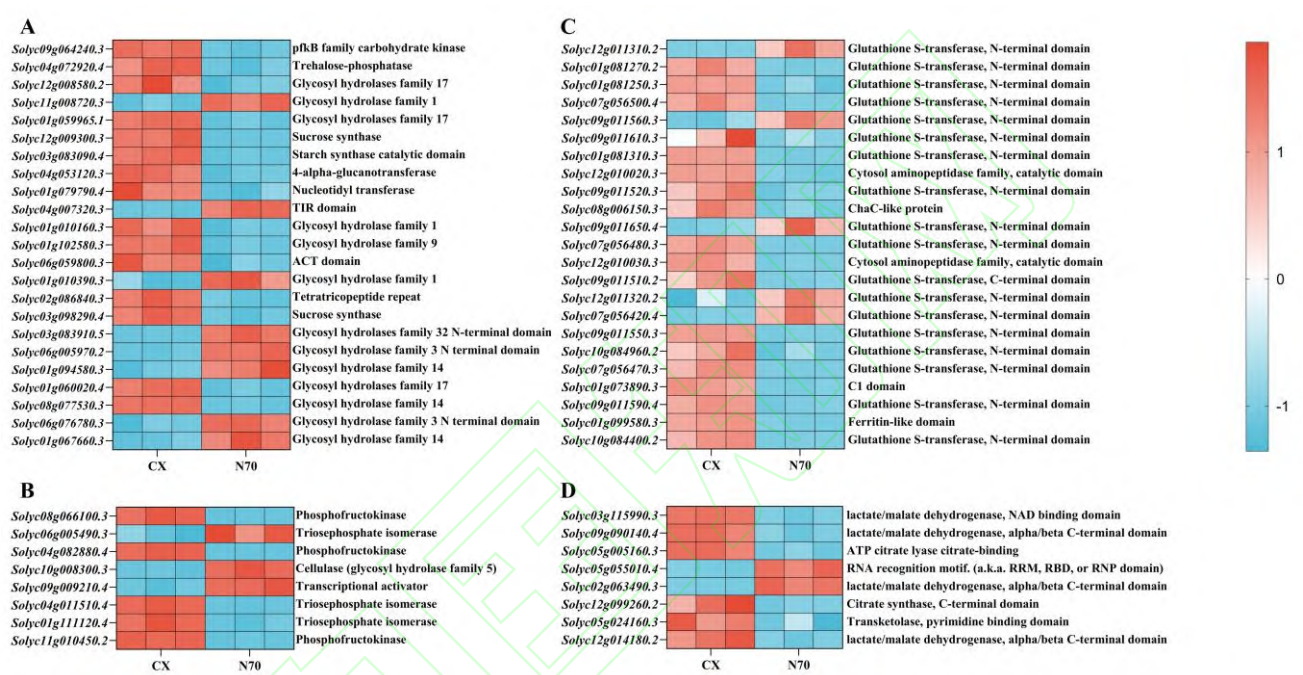
2.5 相关基因表达分析

通过 KEGG 富集分析，定位到关键通路，通过对相关通路基因的挖掘和筛选，我们得到了差异基因共 62 个，其中淀粉蔗糖代谢通路（图 7A）富集到基因 23 个，谷胱甘肽代谢通路（图 7C）富集到基因 23 个，果糖甘露糖代谢通路（图 7C）富集到基因 8 个，有机酸类相关基因（图 7D）8 个。依据其中相关基因的 FPKM 制作热图，并筛选出相关基因 16 个（表 2）。

关于可溶性糖的相关通路有 2 个，分别是淀粉蔗糖代谢通路和果糖甘露糖代谢通路，在淀粉蔗糖代谢通路中，发现 4 个编码 β -葡萄糖苷酶（BGL）且在 CX 中表达量显著高的基因（如 *Solyc12g008580.2*），其通过增强淀粉水解作用促进葡萄糖生成；发现 1 个编码蔗糖合酶（SS）且在 CX 中表达量显著高的基因（*Solyc09g064240.3*），淀粉合酶作为葡萄糖的供体，通过合成水解的动态循环以维持葡萄糖持续供给从而解释了 CX 显著高的葡萄糖含量。在果糖和甘露糖代谢通路中，发现 3 个编码磷酸果糖激酶（PFK，phosphofructokinase）且在 CX 中表达量显著高的基因（如 *Solyc04g082880.4*），是 CX 果糖含量显著高的主要原因；发现 2 个编码磷酸丙糖异构酶（TIM，triosephosphate ismutase）且在 CX 表达量高的基因（如 *Solyc04g011510.4*），磷酸丙糖异构酶在糖酵解中具有重要作用，与 CX 糖含量高相关，这些转录调控特征

与 CX 中葡萄糖、果糖含量高直接关联。

在有机酸方面，发现 2 个编码苹果酸脱氢酶（MDH）且在 CX 中表达量显著高的基因（如 *Solyc03g115990.3*），其通过催化草酰乙酸还原为苹果酸，直接促使 CX 苹果酸含量提升；编码柠檬酸合酶（CS, citrate synthase）且在 CX 中表达量显著高的有 1 个基因（*Solyc12g099260.2*），柠檬酸合酶是柠檬酸合成过程中重要酶类，与前期检测 CX 的柠檬酸高含量表型形成机制互证。在游离氨基酸方面，在谷胱甘肽代谢通路中发现 2 个编码谷胱甘肽 S-转移酶（GST）且在口感番茄中表达量显著高的基因（如 *Solyc01g081310.3*），谷胱甘肽由谷氨酸、半胱氨酸及甘氨酸经 2 步酶促反应合成，其高表达，解释了 CX 显著高的氨基酸含量。



A：淀粉蔗糖代谢通路相关基因热图；B：果糖甘露糖代谢通路相关基因热图；C：谷胱甘肽代谢通路相关基因热图；D：有机酸相关基因热图

A: Heat map of genes related to starch sucrose metabolic pathway; B: Heat map of genes related to fructose mannose metabolic pathway; C: Heat map of genes related to glutathione metabolic pathway; D: Heat map of genes related to organic acids

图 7 KEGG 富集到的 CX 与 N70 在相关代谢途径中差异表达基因

Fig. 7 KEGG-enriched differentially expressed genes in relevant metabolic pathways between CX and N70

表 2 候选基因及其相关酶

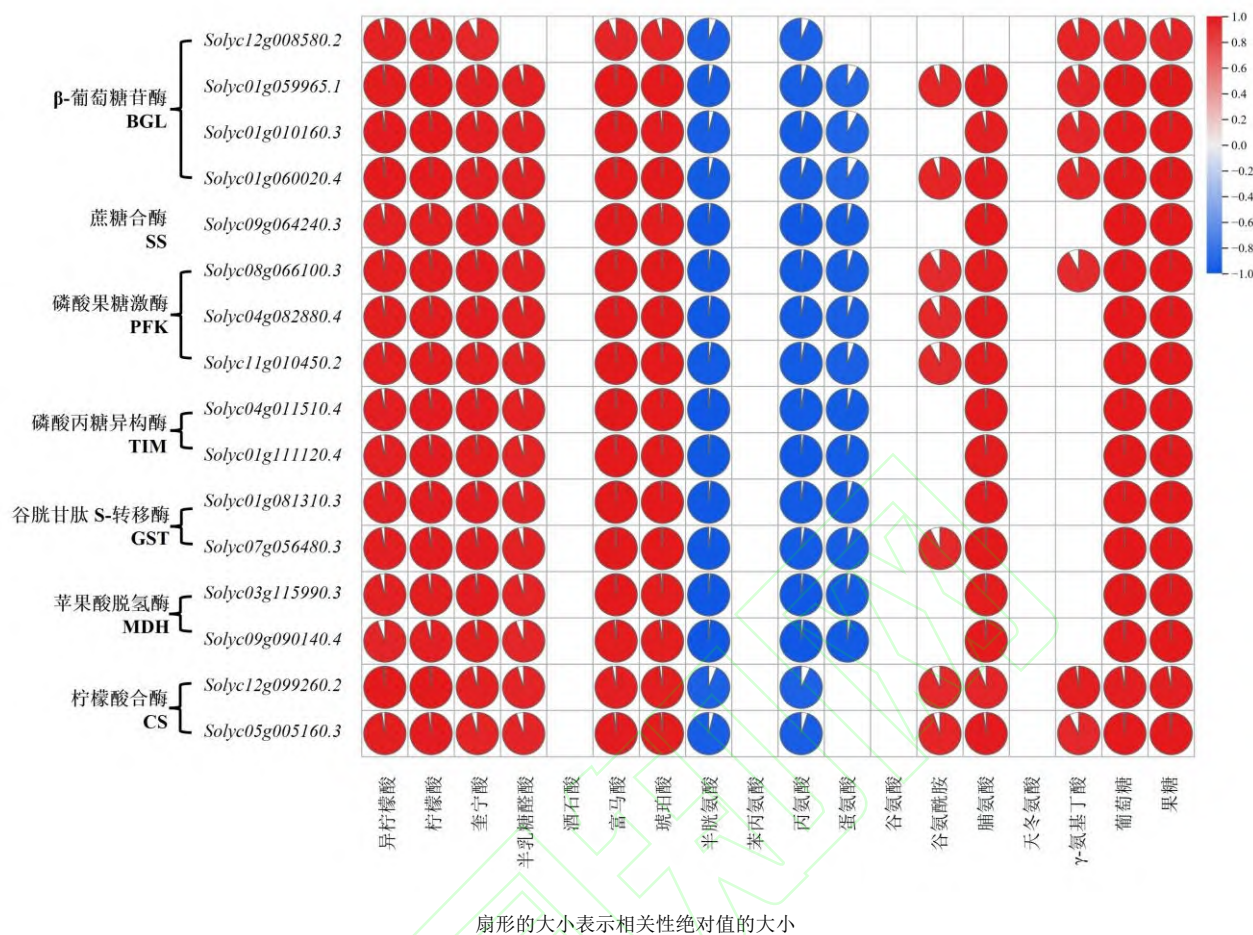
Table 2 Candidate genes and their related enzymes

相关酶	编号	基因 ID	基因功能注释	参与的代谢途径
Related enzyme	Number	Gene ID	Gene Function Annotation	Metabolic pathways involved
β-葡萄糖苷酶 BGL	BGL-1	<i>Solyc12g008580.2</i>	Glycosyl hydrolases family 17	ko00500
	BGL-2	<i>Solyc01g059965.1</i>	Glycosyl hydrolases family 17	ko00500
	BGL-3	<i>Solyc01g010160.3</i>	Glycosyl hydrolase family 1	ko00460, ko00500, ko00940

	BGL-4	<i>Solyc01g060020.4</i>	Glycosyl hydrolases family 17	ko00500
蔗糖合酶	SS-1	<i>Solyc09g064240.3</i>	pfkB family carbohydrate kinase	ko00500
SS				
磷酸果糖激酶	PFK-1	<i>Solyc08g066100.3</i>	Phosphofructokinase	ko00010, ko00051, ko01200
PFK	PFK-2	<i>Solyc04g082880.4</i>	Phosphofructokinase	ko00010, ko00030, ko00051
	PFK-3	<i>Solyc11g010450.2</i>	Phosphofructokinase	ko00010, ko00051, ko01200
磷酸丙糖异构酶	TIM-1	<i>Solyc04g011510.4</i>	Triosephosphate isomerase	ko00010, ko00051, ko00710
TIM	TIM-2	<i>Solyc01g111120.4</i>	Triosephosphate isomerase	ko00010, ko00051, ko01200
谷胱甘肽 S-转移酶	GST-1	<i>Solyc01g081310.3</i>	Glutathione S-transferase	ko00480
GST	GST-2	<i>Solyc07g056480.3</i>	Glutathione S-transferase,	ko00480
苹果酸脱氢酶	MDH-1	<i>Solyc03g115990.3</i>	Malate dehydrogenase	ko00020, ko00270, ko00620
MDH	MDH-2	<i>Solyc09g090140.4</i>	Malate dehydrogenase	ko00020, ko00270, ko00620
柠檬酸合酶	CS-1	<i>Solyc12g099260.2</i>	Citrate synthase	ko00020
CS	CS-2	<i>Solyc05g005160.3</i>	ATP citrate lyase citrate-binding	ko00020

2.6 可溶性糖、有机酸和游离氨基酸的含量与差异表达基因的相关性

通过联合分析揭示了糖酸代谢与氨基酸合成的协同调控网络。相关性分析 ($P<0.01$) 显示 (图 8)：编码苹果酸脱氢酶的基因和编码柠檬酸合酶的基因的表达水平与葡萄糖、果糖含量呈显著正相关，表明 TCA 循环关键酶可能通过调节碳骨架供给影响可溶性糖积累。值得注意的是，糖代谢相关基因与异柠檬酸、柠檬酸及琥珀酸等有机酸含量显著相关，提示糖酵解-TCA 循环代谢存在协同效应。在氨基酸代谢层面，柠檬酸合酶基因与谷氨酰胺、脯氨酸及 γ -氨基丁酸的含量呈正相关，这可能源于：TCA 循环中间产物 (α -酮戊二酸、草酰乙酸等) 为氨基酸合成提供碳氮骨架。然而，酒石酸、苯丙氨酸及谷氨酸与目标基因无显著相关性。



The size of the fan indicates the size of the absolute value of the correlation

图 8 差异代谢物和差异基因的相关性分析

Fig.8 Correlation analysis of differential metabolites and differential genes

2.7 实时荧光定量 PCR 分析

实时荧光定量 PCR 分析可以有效反应转录组数据的准确性, 为了验证本研究的准确性, 在筛选到的 16 个差异表达基因中选取部分差异基因进行实时荧光定量 PCR 分析 (图 9)。包括编码 β-葡萄糖苷酶 (BGL) 的基因 (*Soly1g059965.1*、*Soly01g060020.4*)、编码果糖激酶的基因 (*Solyc04g082880.4*)、编码磷酸丙糖异构酶的基因 (*Soly04g011510.4*、*Solyc01g111120.4*)。结果表明, 上述基因相对表达量存在差异, 且实时荧光定量 PCR 和转录组测序的基因表达水平趋势基本一致, 说明转录组数据是可靠的, 为后续开展口感番茄代谢基因深入挖掘提供了真实可靠的信息。

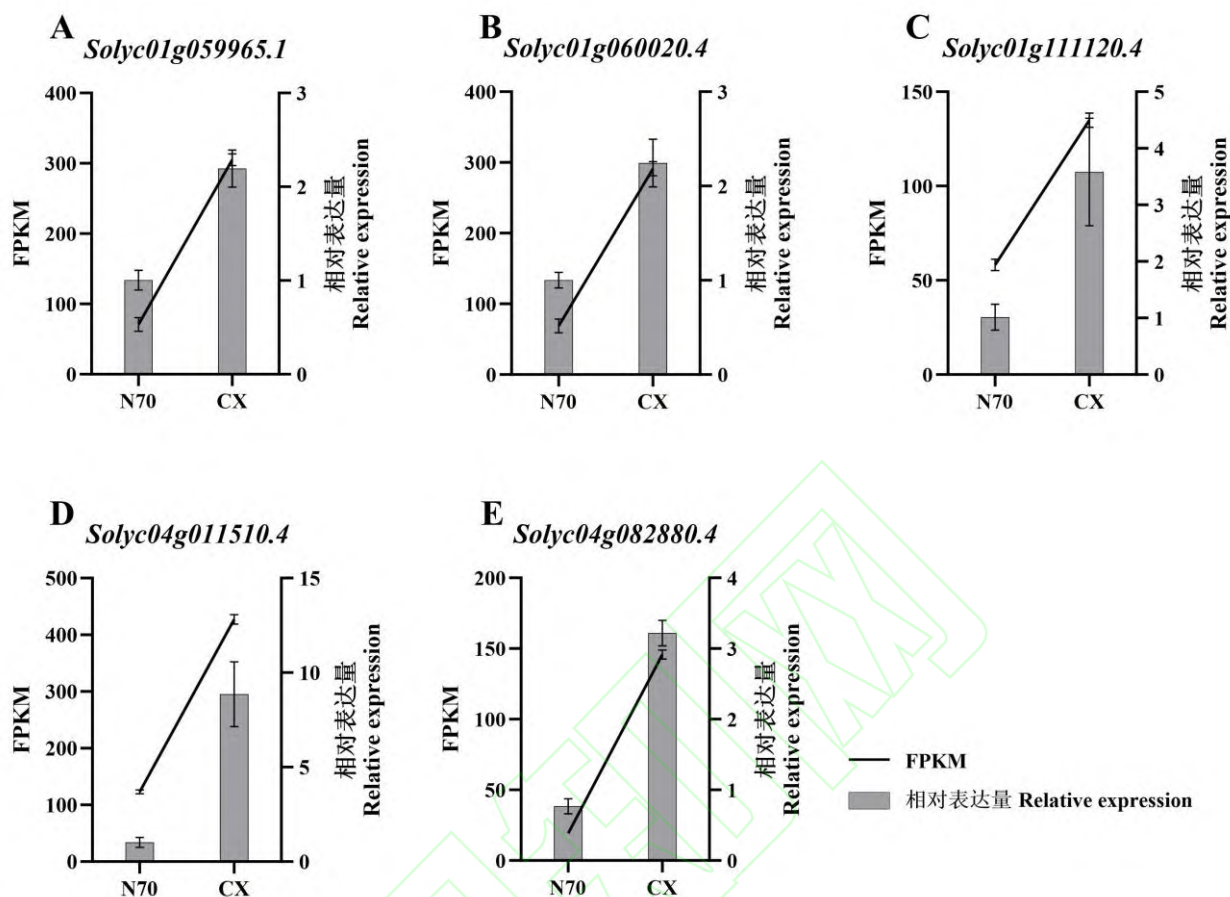


图 9 CX 与 N70 部分差异基因的相对表达量

Fig. 9 Relative expression of some differential genes between CX and N70

3 讨论

近年来,随着对番茄产量的追求,忽略了番茄本身的营养品质,而营养品质的基础则是糖和酸,同时游离氨基酸也是番茄品质风味的重要组成部分^[23-26]。口感番茄作为一类新兴的番茄品种,皮薄、沙瓤,糖酸比适中,它的含糖量可以达到菜用番茄的 2 倍甚至更多,这种高糖是番茄滋味风味的基础,代表着未来番茄品质发展的方向^[27]。

通过前人的报道已知,番茄果实中的糖类主要为葡萄糖和果糖^[28],有机酸主要为柠檬酸和苹果酸^[29],游离氨基酸主要为谷氨酸^[30]。本研究运用离子色谱对葡萄糖、果糖进行定量分析,发现口感番茄的可溶性糖含量显著高于菜用番茄。本文在口感番茄的评价上可以进一步优化,如孙利萍等^[31]对口感番茄的可溶性固形物含量等 10 个指标进行了检测,并依据这些指标综合评价口感番茄,使其更具有现实意义。有机酸是番茄口感的重要组成部分之一,本研究运用液相质谱对有机酸进行了定量分析,检测结果发现柠檬酸是含

量最高的有机酸，这与前人的报道一致；同时，我们发现口感番茄的柠檬酸、琥珀酸和富马酸等有机酸含量同样高于普通番茄，这证明了好的口感需要丰富的酸来参与。这与崔盼等^[32]的报道一致，他们对有机酸含量不同的番茄材料进行了评价，也发现了酸的含量与口感呈现正相关。游离氨基酸深度参与了番茄滋味和风味的调控，在对其的检测方法上，与前人使用的氨基酸自动分析仪不同，本研究使用液相质谱对游离氨基酸进行了定量分析^[33]。结果发现谷氨酸是番茄中含量最高的氨基酸，为番茄鲜味的主要原因；且口感番茄的 γ -氨基丁酸含量显著高于菜用番茄，因此其具有更高的营养价值。同样，程远等^[34]依据番茄氨基酸的组成和含量对不同番茄品种进行了综合评价，筛选出优势番茄品种浙樱粉 1 号，为高品质番茄的品种选育提供了理论指导。上述可溶性糖、有机酸、游离氨基酸都说明了口感番茄的优势，同时也证明了口感番茄是番茄品质未来的提升的方向，符合人们对高品质番茄的要求。

随着转录组学技术的发展，番茄风味品质的分子机制研究取得了显著进展^[35-37]。本研究通过对比口感番茄与菜用番茄的转录组差异，筛选出 16 个差异表达基因，解析了糖代谢（如淀粉蔗糖代谢、果糖甘露糖代谢）、有机酸合成（如柠檬酸、苹果酸代谢）以及游离氨基酸调控中的关键基因。这些发现与近年研究趋势一致，SISPS 作为蔗糖合成通路的限速酶，在番茄中，SISPS 通过催化 UDP-葡萄糖与果糖-6-磷酸合成蔗糖，直接决定果实糖分积累水平。同样 *SITST* 表达量与果实蔗糖含量呈显著正相关，如 Sauvage 等^[38]通过多组学分析发现 *SITST* 基因在番茄糖分积累中具有核心作用，而本研究中 *SISPS* 和 *SITST* 的高表达进一步验证了糖类合成的分子机制。缪迪季等^[39]同样通过转录组学分析发现 *SISPS* 的表达水平对番茄糖分积累的影响。张文昊等^[40]通过对 2 份含糖量不同的番茄进行转录组学分析，筛选出 30 个差异基因，其中包括上述基因。基于本研究，未来工作可从以下方面展开：（1）提高口感番茄和菜用番茄的样本数量，扩充番茄类型提高说服力，如加入加工番茄、樱桃番茄等进行对比评估，进一步阐述口感番茄的优势（2）样本采集区域可以从不同地区入手，如加入北方地区的口感番茄样本进行评估，更加具有说服力（3）在大量样本的基础上，针对可溶性糖、有机酸和游离氨基酸以及其他品质指标建立口感番茄品质评价系统。（4）基因功能的验证：差异基因的表达模式需通过基因编辑或转基因技术验证其功能。通过上述工作，为培育出兼具优异口感与抗逆性的番茄新品种提供理论依据，同时满足消费者对“儿时番茄味”的期待，为番茄品质研究提供范式参考。

参考文献

- [1] 岳冬, 刘娜, 朱为民, 郭世荣. 樱桃番茄与普通番茄部分品质指标及氨基酸组成比较. 食品科学, 2015, 36(4): 92-96
Yue D, Liu N, Zhu W M, Guo S R. Analysis of amino acid composition and several quality indicators of cherry tomato and common tomato. Food Science, 2015, 36(4): 92-96
- [2] Tang Y, Ren J, Liu C, Jiang J, Yang H, Li J. Genetic characteristics and QTL analysis of the soluble sugar content in ripe tomato fruits. Scientia Horticulturae, 2021, 276: 109785
- [3] Velterop J S, Vos F. A rapid and inexpensive microplate assay for the enzymatic determination of glucose, fructose, sucrose, L-malate and citrate in tomato (*Lycopersicon esculentum*) extracts and in orange juice. Phytochemical Analysis, 2001, 12(5): 299-304

- [4] 刘宇, 姬晓晨, 张光, 李书红, 李晓亮. 中原地区口感型番茄品种筛选试验. 农业科技通讯, 2021(5): 166-168
Liu Y, Ji X C, Zhang G, Li S H, Li X L. Selection experiment of flavor-type tomato varieties in the central plains region. Agricultural Science and Technology Communications, 2021(5): 166-168
- [5] Ma X, Chang Y, Li F, Yang J, Ye L, Zhou T, Jin Y, Sheng L, Lu X. CsABF3-activated CsSUT1 pathway is implicated in pre-harvest water deficit inducing sucrose accumulation in citrus fruit. Horticultural Plant Journal, 2024, 10(1): 103-114
- [6] Zhao J, Xu Y, Ding Q, Huang X, Zhang Y, Zou Z, Li M, Cui L, Zhang J. Association mapping of main tomato fruit sugars and organic acids. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1286
- [7] Xu S, Li J, Baldwin E A, Plotto A, Rosskopf E, Hong J C, Bai J. Electronic tongue discrimination of four tomato cultivars harvested at six maturities and exposed to blanching and refrigeration treatments. Postharvest Biology and Technology, 2018, 136: 42-49
- [8] 陈佳倩, 杨嵩涵, 梁欣, 吴晓蕾, 高洪波, 吕桂云. 口感番茄与普通番茄果实品质特性分析. 中国蔬菜, 2023(4): 87-94
Chen J Q, Yang S H, Liang X, Wu X L, Gao H B, Lv G Y. Analysis of fruit quality characters between taste tomato and common tomato. China Vegetables, 2023(4): 87-94
- [9] 俞雪美, 韩双, 许士芳, 杨康, 沈熠苗. 口感番茄品种比较试验. 上海蔬菜, 2024(4): 1-3,6
Yu X M, Han X S, Xu S F, Yang K, Shen Y M. Comparison of tomato varieties in taste. Shanghai Vegetables, 2024(4): 1-3,6
- [10] 齐红岩, 李天来, 张洁, 刘海涛. 番茄果实发育过程中糖的变化与相关酶活性的关系. 园艺学报, 2006, 33(2): 294-299
Qi H Y, Li T L, Zhang J, Liu H T. Relationship between carbohydrate change and related enzymes activities during tomato fruit development. Acta Horticulturae Sinica, 2006, 33(2): 294-299
- [11] 沈衡, 王琳, 李骞, 袁守娟, 郑伟, 王涛涛, 叶志彪, 杨长宪. 番茄风味和功能性成分研究进展. 园艺学报, 2024, 51(2): 423-438
Shen H, Wang L, Li Q, Yuan S J, Zheng W, Wang T T, Ye Z B, Yang C X. Analyzing flavor and functional components in tomatoes: A review. Acta Horticulturae Sinica, 2024, 51(2): 423-438
- [12] 郭莹, 王仁杰, 徐蓓蓓, 张忠义, 蔡红明, 张红艳, 高珏晓, 夏海波, 陈嘉景. 3种果型番茄主要风味物质分析. 中国农学通报, 2025, 41(4): 149-155
Guo Y, Wang R J, Xu B B, Zhang Z Y, Cai H M, Zhang H Y, Gao J X, Xia H B, Chen J J. Analysis of the main flavor substances of 3 kinds of fruity tomato. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2025, 41(4): 149-155
- [13] Li R, Wang J, Yuan H, Niu Y, Sun J, Tian Q, Wu Y, Yu J, Tang Z, Xiao X. Exogenous application of ALA enhanced sugar, acid and aroma qualities in tomato fruit. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1323048
- [14] Kanayama Y. Sugar metabolism and fruit development in the tomato. The Horticulture Journal, 2017, 86(4): 417-425
- [15] Gao H, Wu F. Physiological and transcriptomic analysis of tomato in response to sub-optimal temperature stress. Plant Signaling & Behavior, 2024, 19(1): 2332018
- [16] Zheng Y, Yang Z, Luo J, Zhang Y, Jiang N, Khattak W A. Transcriptome analysis of sugar and acid metabolism in young tomato fruits under high temperature and nitrogen fertilizer influence. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1197553
- [17] Bai C, Wu C, Ma L, Fu A, Zheng Y, Han J, Li C, Yuan S, Zheng S, Gao L, Zhang X, Wang Q, Meng D, Zuo J. Transcriptomics and metabolomics analyses provide insights into postharvest ripening and senescence of tomato fruit under low temperature. Horticultural Plant Journal, 2023, 9(1): 109-121
- [18] Zhang W F, Gong Z H, Wu M B, Chan H, Yuan Y J, Tang N, Zhang Q, Miao M J, Chang W, Li Z, Li Z G, Jin L, Deng W. Integrative comparative analyses of metabolite and transcript profiles uncovers complex regulatory network in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) fruit undergoing chilling injury. Scientific Reports, 2019, 9(1): 4470
- [19] Dong F, Wang C, Sun X, Bao Z, Dong C, Sun C, Ren Y, Liu S. Sugar metabolic changes in protein expression associated with different light quality combinations in tomato fruit. Plant Growth Regulation, 2019, 88: 267-282
- [20] Jia H, Xu Y, Deng Y, Xie Y, Gao Z, Lang Z, Niu Q. Key transcription factors regulate fruit ripening and metabolite accumulation in tomato. Plant Physiology, 2024, 195(3): 2256-2273
- [21] Li N, Wang J, Wang B, Huang S, Hu J, Yang T, Asmutola P, Lan H, Yu Q. Identification of the carbohydrate and organic acid metabolism genes responsible for brix in tomato fruit by transcriptome and metabolome analysis. Frontiers in Genetics, 2021, 12: 714942
- [22] Zhang X, Su M, Zhou H, Leng F, Du J, Li X, Zhang M, Hu Y, Gao Y, Ye Z. Effect of 1-methylcyclopropene on flat peach fruit quality based on electronic senses, LC-MS, and HS-SPME-GC-MS during shelf storage. Lwt-Food Science and Technology, 2023, 173: 114388

- [23] Sun L, Wang J, Lian L, Song J, Du X, Liu W, Zhao W, Yang L, Li C, Qin Y, Yang R. Systematic analysis of the sugar accumulation mechanism in sucrose-and hexose-accumulating cherry tomato fruits. *BMC Plant Biology*, 2022, 22(1): 303
- [24] Reuscher S, Akiyama M, Yasuda T, Makino H, Aoki K, Shibata D, Shiratake K. The sugar transporter inventory of tomato: genome-wide identification and expression analysis. *Plant and Cell Physiology*, 2014, 55(6): 1123-1141
- [25] Sun J, Feng C, Liu X, Jiang J. The Sl SWEET12c sugar transporter promotes sucrose unloading and metabolism in ripening tomato fruits. *Horticulturae*, 2022, 8(10): 935
- [26] Andelini M, Major N, Išić N, Kovačević T K, Ban D, Palčić I, Radunić M, Ban S G. Sugar and organic acid content is dependent on tomato (*Solanum Lycopersicum* L.) peel color. *Horticulturae*, 2023, 9(3): 313
- [27] 蔡润. 口感型番茄品种筛选与评价. 杨凌: 西北农林科技大学, 2024
Cai R. Selection and evaluation of texture tomato varieties. Yangling: Northwest Agriculture and Forestry University, 2024
- [28] 王磊, 高方胜, 张志焕, 李炜蕾, 曹逼力, 徐坤. 嫁接番茄果实糖分变化及其与氮磷含量相关性分析. *园艺学报*, 2024, 51(2): 361-371
Wang L, Gao F S, Zhang Z H, Li W Q, Cao B L, Xu K. Change of sugar in grafted tomato fruit and correlation analysis with nitrogen and phosphorus content. *Acta Horticulturae Sinica*, 2024, 51(2): 361-371
- [29] 刘雨婷. 番茄果实糖度调查及积累机理研究. 淮安: 淮安大学, 2022
Liu Y T. Investigation and accumulation mechanism of sugar content in tomato fruit. Huai'an: Huai'an University, 2022
- [30] 王飞, 周为彤, 张铨锋, 杨小慧, 张毅, 侯雷平, 石玉. 钙锌配施对番茄果实品质的影响. *食品科学*, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.2206.TS.20250305.1541.066.html>
Wang F, Zhou W T, Zhang C F, Yang X H, Zhang Y, Hou L P, Shi Y. Effects of combined application of calcium and zinc on the fruit quality of tomatoes. *Food Science*, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.2206.TS.20250305.1541.066.html>
- [31] 孙利萍, 高敏丽, 张永民, 靳颖玲, 韩蓉. 口感型番茄品质指标分析及综合评价. *北方农业学报*, 2023, 51(5): 67-74
Sun L P, Gao M L, Zhang Y M, Jin Y L, Han R. Taste type tomato quality indexes analysis and comprehensive evaluation. *Inner Mongolia Agricultural Science and Technology*, 2023, 51(5): 67-74
- [32] 崔盼, 陈一卓, 范幸超, 霍瑞肖, 汪亚娟, 宫彬彬, 王万寿, 高洪波, 吴晓蕾. 椰糠复合基质对口感番茄果实品质的影响及评价. *江苏农业科学*, 2023, 51(18): 128-133
Cui P, Chen Y Z, Fan X C, Huo R X, Wang Y J, Gong B B, Wang W S, Gao H B, Wu X L. Effect and evaluation of coir bran composite matrix on fruit quality of tomato with taste. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2023, 51(18): 128-133
- [33] 杨宇, 崔璨, 张喜春, 郭仰东. 不同番茄品种果实中氨基酸含量分析. *湖北农业科学*, 2022, 61(24): 136-139
Yang Y, Cui C, Zhang X C, Guo Y D. Analysis of amino acid content in fruits of different tomato varieties. *Hubei Agricultural Sciences*, 2022, 61(24): 136-139
- [34] 程远, 万红建, 姚祝平, 叶青静, 王荣青, 杨悦俭, 周国治, 阮美颖. 不同品种樱桃番茄氨基酸组成及风味分析. *核农学报*, 2019, 33(11): 2177-2185
Cheng Y, Wan H J, Yao Z P, Ye Q J, Wang R Q, Yang Y J, Zhou G Z, Ruan M Y. Comparative analysis of the amino acid constitution and flavor quality in different cherry tomato varieties. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2019, 33(11): 2177-2185
- [35] Velez-Ramirez A I, Carreño-Quintero N, Vreugdenhil D, Millenaar F F, Van Ieperen W. Sucrose and starch content negatively correlates with PSII maximum quantum efficiency in tomato (*Solanum lycopersicum*) exposed to abnormal light/dark cycles and continuous light. *Plant and Cell Physiology*, 2017, 58(8): 1339-1349
- [36] 刘冠, 赵婷婷, 杨欢欢, 张冬野, 姜景彬, 李景富, 许向阳. 番茄转录组学研究进展. *基因组学与应用生物学*, 2016, 35(10): 2802-2807
Liu G, Zhao T T, Yang H H, Zhang D Y, Jiang J B, Li J F, Xu X Y. Research progress on transcriptomics in tomato. *Genomics and Applied Biology*, 2016, 35(10): 2802-2807
- [37] Cui J, Zhang Y, Men J, Wu L. Utilizing wasserstein generative adversarial networks for enhanced hyperspectral imaging: a novel approach to predict soluble sugar content in cherry tomatoes. *LWT*, 2024, 206: 116585
- [38] Sauvage C, Segura V, Bauchet G, Stevens R, Do P T, Nikoloski Z, Fernie A R, Causse M. Genome-wide association in tomato reveals 44 candidate loci for fruit metabolic traits. *Plant Physiology*, 2014, 165(3): 1120-1132
- [39] 缪迪季, 徐龙水, 徐卫红. 硼诱导下番茄红素代谢关键基因表达特征. *西南大学学报(自然科学版)*, 2024, 46(01): 31-46

Liao D J, Xv L S, Xv W H, Characteristics of Key Gene Expression in Lycopene Metabolism Induced by Boron. *Journal of Southwest University(Natural Science Edition)*, 2024,46(01):31-46

[40] 张文昊, 张辉, 刘雨婷, 王艳, 张迎迎, 王馨曼, 王全华, 朱为民, 杨学东. 番茄含糖量不同的两个材料果实转录组初步分析. *园艺学报*, 2024,51(02):281-294

Zhang W H, Zhang H, Liu Y T, Wang Y, Zhang Y Y, Wang X M, Wang Q H, Zhu W M, Yang X D, Preliminary Transcriptome Analysis in Two Tomato Fruits Materials with Different Sugar Content. *Acta Horticulturae Sinica*, 2024,51(02):281-294

