

外源 5-氨基乙酰丙酸对设施番茄果实发育及糖酸品质的影响

袁 鸿¹, 武 玥^{1*}, 王俊文¹, 豆建华¹, 唐中琪¹, 郁继华^{1,2}

(1 甘肃农业大学 园艺学院, 兰州 730070; 2 甘肃省干旱生境作物学重点实验室, 兰州 730070)

摘 要: 番茄果实糖酸类物质的含量及比例直接影响其风味品质, 前期研究表明, 适宜浓度的外源 5-氨基乙酰丙酸 (ALA) 能够促进果实的成熟并提高其芳香品质。该试验为探究外源 ALA 对番茄果实发育及其糖酸品质的影响, 以番茄‘原味 1 号’ (*Solanum lycopersicum* cv. Yuanwei No. 1) 品种为试材, 于第 4 穗果授粉后 10 d 果实表面喷施 0、100 和 200 mg · L⁻¹ 的 ALA 溶液, 分析 ALA 对番茄果实形态、果皮色泽及果实不同部位组织中糖、酸类物质组分及含量的影响。结果表明: (1) 外源 ALA 溶液能显著促进番茄果实横径、纵径的增加, 提高果实单果重, 还显著降低果实硬度, 促进果实软化, 提升果实口感, 并提高了果实 V_C 和可溶性固形物含量。 (2) 果实不同部位组织 (包括果肉、小柱和隔膜) 糖类物质组分含量测定结果显示, 外源 ALA 处理能够显著提高果实可溶性总糖含量 (包括果糖、葡萄糖和蔗糖), 并有利于糖类物质向果肉中积累。 (3) 在有机酸类物质中, 除酒石酸含量增加外, 外源 ALA 处理均能不同程度地降低果实各部位组织中酸类物质含量, 从而显著提高番茄果实果肉部位糖酸比, 提升果实糖酸品质。研究发现, 在番茄果实发育过程中外源施用 200 mg · L⁻¹ ALA 不仅能够促进果实发育及着色, 提高单果重, 提升果实的外观品质, 还有利于果实糖酸品质的形成。

关键词: 番茄; 5-氨基乙酰丙酸 (ALA); 糖酸组分; 果实发育

中图分类号: Q945.6; S641.2; S482.8

文献标志码: A

Effects of Exogenous 5-Aminolevulinic Acid (ALA) on Fruit Development and Sugar and Acid Quality of Tomato in Greenhouse

YUAN Hong¹, WU Yue^{1*}, WANG Junwen¹, DOU Jianhua¹, TANG Zhongqi¹, YU Jihua^{1,2*}

(1 College of Horticulture, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; 2 Gansu Provincial Key Laboratory of Aridland Crop Science, Lanzhou 730070, China)

Abstract: The content and proportion of sugar and acid substances in tomato fruits directly affect its flavor quality. Previous studies have shown that appropriate concentration of exogenous 5-aminolevulinic acid (ALA) can promote the ripening of fruits and improve their aroma quality. We conducted this experiment to explore the effects of different concentrations of exogenous ALA (0, 100, 200 mg · L⁻¹) on the development of tomato fruits and their sugar and acid qualities. Tomato fruits (*Solanum lycopersicum* cv.

收稿日期: 2021-08-06; **修改稿收到日期:** 2021-12-06

基金项目: 甘肃省教育厅“双一流”科研重点项目 (GSSYLXM-02); 中央引导地方科技发展专项 (ZCYD-2021-06); 甘肃省教育厅高等学校创新基金项目 (2021B-124)

作者简介: 袁 鸿 (1997—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事设施蔬菜栽培生长与生理调控研究。E-mail: 2314525102@qq.com

* 通信作者: 武 玥, 讲师, 博士, 主要从事蔬菜栽培生理与品质调控研究。E-mail: wuyue@gsau.edu.cn

Yuanwei No. 1) grown in greenhouse were used as test material, ALA solution was sprayed on the surface of the fourth ear fruit at the fruit setting stage. 10 d after pollination and the fruit morphology, peel color, sugar and acid contents in different fruit tissues were determined. The results showed that: (1) the exogenous ALA solution significantly promoted the increase of tomato fruit transverse and longitudinal diameters and the increase of fruit weight per fruit; the exogenous ALA treatment also significantly reduced fruit hardness, promoted fruit softening and improved fruit taste; the exogenous ALA treatment also increased fruit V_c and soluble solids content. (2) The results of sugar fractions in different parts of fruit tissues (including flesh, columella and septum) showed that exogenous ALA treatment significantly increased the total soluble sugar content (including fructose, glucose and sucrose) and facilitated the accumulation of sugar into the fruit flesh. (3) Among the organic acids, except for the increase of tartaric acid content, exogenous ALA could reduce the contents of other acid components in the tissues of various parts of the fruit. Therefore, the ratio of sugar to acid could be significantly improved in the pulp parts of tomato fruits, and the fruit flavor quality was promoted. It was found that exogenous application of $200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ALA during the development process of tomato fruits can not only promote fruit development, fruit weight and coloration, but also improve the formation of fruit sugar and acid quality, which enhance the appearance quality.

Key words: tomato; 5-aminolevulinic acid (ALA); sugar and acid components; fruit development

番茄果实中的糖酸类物质的组分、含量及比例是番茄果实风味品质的关键影响因素^[1]。研究表明不同类型的糖、酸物质对果实味道、口感的贡献不同,番茄果实中主要积累的糖类是果糖和葡萄糖,而果糖甜度高于葡萄糖^[2],积累的有机酸类物质中以有柠檬酸和苹果酸为主,同时还含有少量草酸、莽草酸、琥珀酸、酒石酸等^[3]。已有大量研究表明,外源植物生长调节物质对果实品质有着显著的促进作用。例如,花期施用防落素(PCPA)能够提高番茄果实发育过程中果糖和葡萄糖含量^[4],对花后 10 d 的果实喷施 0.05% ASA(乙酰水杨酸)能够提高番茄成熟果实中可溶性糖含量、有机酸含量及糖酸比^[5]。另外,对柑橘果实施用外源 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA 可有效促进有机酸的降解,同时显著提高可溶性固形物、总糖含量,促进柑橘果实着色成熟^[6]。

5-氨基乙酸丙酸(ALA),是生物体内四吡咯化合物合成的必要前体物质,并且被认为是一种天然且无害的植物生长调节剂^[7]。研究表明,外源施用 ALA 可以提高植物叶绿素含量,促进光合作用^[8],提高作物产量^[9]。另外,叶面施用 ALA 可以增强植物对多种非生物胁迫的抗性,如低温^[10]、高温^[11]、盐碱^[12]、干旱^[13]、弱光^[10]和重金属^[14]等胁迫环境。除此之外,ALA 能够促进果实产量和品质的形成。例如,向着色期‘富士’苹果根施 $20 \sim 160 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 外源 ALA,其果实中可溶性糖含量显著提高 25%~59%,可滴定酸含量降低 41%~49%^[15];施用 $0.06 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 外源 ALA 溶液能够提高两叶龄菠菜中可溶性蛋白、 V_c 以及可溶性糖含量,提升了菠菜

的品质^[16];通过 ALA 根施、叶施以及与高氮肥溶液相配合施用均可不同程度提高日光温室栽培油麦菜的 V_c 、可溶性糖含量^[17];采前 20 d 用 $300 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ALA 溶液处理芒果果实,能够显著降低果实硬度以及可滴定酸含量,增加可溶性固形物和可溶性糖含量^[18]。董荣荣^[19]对日光温室栽培的‘中农 26 号’两叶一心定植缓苗后的黄瓜根施 $1 \text{ mg}/(\text{株} \cdot \text{次})$ ALA 溶液后发现,能够使黄瓜单产增加 9.33%,但对果实的可溶性糖、 V_c 等品质指标没有显著影响。可见,外源 ALA 对果实的作用效果可能受栽培作物品种、处理浓度及果实发育时期等的影响。

本课题组前期研究发现,采用 $200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 外源 ALA 处理绿熟期番茄果实,能够显著增强番茄果实风味品质及芳香品质,并促进番茄红素的合成和积累^[20-21],而对果实发育及单果质量没有显著影响,这是否与绿熟期果实形态发育稳定有关,需要进一步验证;同时,施加外源 ALA 提高了番茄果实总糖含量,但其对果实不同组织部位中糖、酸组分分布的影响鲜有研究。本试验以日光温室栽培‘原味一号’番茄(*Solanum lycopersicum* cv. Yuanwei No. 1)果实为试材,于第 4 穗果授粉后 10 d 对果实喷施不同浓度 ALA 溶液,通过测定番茄果实成熟期果实形态,明确外源 ALA 对果实发育及单果质量的影响,并测定不同部位组织中可溶性糖、有机酸组分含量,分析外源 ALA 对番茄果实糖、酸品质的调控作用,为完善高品质番茄栽培相关技术及 ALA 应用技术提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料 with 处理

本试验于 2020 年 7 月至 2021 年 2 月进行,设施番茄栽培于甘肃省兰州市榆中县栖云山国家田园综合体日光温室内。供试番茄品种为‘原味 1 号’(*Solanum lycopersicum* cv. Yuanwei No. 1)。日光温室内采用槽式基质栽培,膜下滴灌。槽长 9 m、宽 0.4 m、深 0.3 m,槽间距 1 m,每槽定植 40 株(20 株×2 行),株距 0.4 m、行距 0.25 m。2020 年 7 月 31 日育苗,于 2020 年 9 月 11 日番茄幼苗生长至 4 叶 1 心时进行定植。

待番茄植株第 4 穗花开放后,记录授粉日期,于第 4 穗果授粉后 10 d 选取大小一致的坐果期果实(果径≈1 cm),进行不同浓度外源 ALA 处理,每 10 d 处理 1 次,直到坐果后 40 d(成熟期)为止。试验共设置 3 个处理:1)CK,果实表面喷施蒸馏水;2)T₁₀₀,果实表面喷施 100 mg·L⁻¹ALA 溶液;3)T₂₀₀,果实表面喷施 200 mg·L⁻¹ALA 溶液。各处理溶液中添加 0.01%吐温-20 作为展着剂,每次处理时以果实表面均匀布满液滴为度。ALA 处理浓度为前期试验筛选得到的适宜浓度。每个处理 3 次重复,每个重复随机标记 15 个番茄果实,共 135 个。为稳定 ALA 处理效果,于傍晚温室盖帘后开始处理,处理后避光 12 h。各处理日常管理一致。果实成熟期进行取样,取样时各处理随机取 5 个番茄果实并重复 3 次。取样后立即带回实验室进行相关指标的检测。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 果实形态 果实硬度使用 GY-4 数显式水果硬度计(浙江托普云农科技股份有限公司,中国)测定。果实横径、纵径使用游标卡尺测量,并计算果形指数。果形指数为纵径与横径之比^[22]。

1.2.2 果实品质相关指标 番茄色泽指标采用 CR-10 Plus 色度计(Konina Minolta Inc., 日本)测定,色泽参数 L*、a*、b*、c*、h 分别代表亮暗程度、红绿色差、黄蓝色差、色彩饱和度、色度角。其中, L* 数值取 0 时为黑,取 100 时为白;a* 正值时为红,负值时为绿;b* 正值时为黄,负值时为蓝;c* 值越大颜色越鲜艳;h 值表示颜色变化的综合指标。另外,使用 PAL-1 手持式折射计(ATAGO,日本)测定果实果汁可溶性固形物含量;果实 V_C 含量采用钼蓝比色法^[23]测定。

1.2.3 果实可溶性糖组分含量 果实可溶性糖各

组分含量的检测使用 HPLC 法。糖组分的提取参考魏鑫^[24]的方法,并稍加改动。将待测定番茄果实去除果蒂后用超纯水洗净,根据番茄果实解剖结构将果实分为果肉、小柱、隔膜,准确称取各部位组织 5 g,充分研磨后转移至 50 mL 离心管中并用超纯水定容至 25 mL。匀浆超声震荡 60 min(温度为 30 ℃)后在 4 ℃、10 000 r·min⁻¹ 离心 10 min,过滤。抽取 2 mL 滤液通过 0.45 μm 微孔水膜过滤至 1 mL 离心管中待测。

色谱条件参考柳帆红的方法^[25]。检测器:安捷伦示差遮光检测器(Aglient series 1100, USA);色谱柱:LC-NH2(460 mm×250 mm);柱温:30 ℃;流动相:乙腈:水=3:1(v/v);流速:1.0 mL·min⁻¹;进样体积:25 μL。测定各部位各组织果糖、葡萄糖和蔗糖含量,每处理、部位进行 3 次重复,并计算可溶性总糖含量(可溶性总糖=果糖+葡萄糖+蔗糖)。

1.2.4 果实酸组分含量 果实有机酸各组分含量的检测使用 HPLC 法。测定方法参考 Coelho^[26]的方法并稍加改动。将待测定番茄果实去除果蒂后用超纯水洗净,根据番茄果实解剖结构将果实分为果肉、小柱、隔膜,准确称取各部位组织 5 g,充分研磨后转移至 50 mL 离心管中并用超纯水定容至 25 mL。匀浆在 4 ℃、10 000 r·min⁻¹ 下离心 10 min 后,过滤。抽取 2 mL 滤液通过 0.45 μm 微孔水膜过滤至 2 mL 棕色进样瓶中待测。

使用四元梯度超快速液相色谱仪(EMpower3 2998 AcQuITY Arc, USA)进行样品上机测定。色谱条件为:色谱柱:Hi-PiexH (300 mm×7.7 mm);检测器:紫外检测器;检测波长:210 nm;流动相:0.2 mmol·L⁻¹ 磷酸二氢钠;流速:0.5 mL·min⁻¹;柱温:25 ℃;进样体积:10 μL。测定各果实部位中草酸、莽草酸、乙酸、苹果酸、柠檬酸、奎宁酸、琥珀酸、酒石酸含量。每处理、部位进行 3 次重复,并计算总有机酸含量(总有机酸含量=草酸+莽草酸+乙酸+苹果酸+柠檬酸+奎宁酸+琥珀酸+酒石酸)。

1.3 数据统计分析

使用 Microsoft Excel 2019 软件分析数据和作图,利用 SPSS 26.0 软件 Duncan's 新复极差法进行方差分析后的多重比较,显著性水平设为 0.05。

2 结果与分析

2.1 外源 ALA 对设施栽培番茄果实发育的影响

由表 1 可知,外源 ALA 处理可以提高番茄果实

表 1 外源 ALA 处理下设施栽培番茄果实发育的变化

Table 1 The fruit development of tomato in greenhouse with exogenous ALA treatment

处理 Treatment	单果重 Weight of single fruit/g	纵径 Vertical diameter /mm	横径 Transverse diameter /mm	果形指数 Fruit shape index	硬度 Hardness /(kg·cm ⁻²)
CK	81.47±0.67b	42.81±0.26b	57.47±0.18b	0.745±0.006a	2.84±0.03a
T ₁₀₀	83.34±0.81ab	45.01±0.61a	58.82±0.11a	0.765±0.010a	2.09±0.04b
T ₂₀₀	85.92±0.93a	44.96±0.39a	59.14±0.48a	0.760±0.01a	1.88±0.04c

注:CK 为果面喷施蒸馏水,T₁₀₀ 和 T₂₀₀ 分别表示果面喷施 100 和 200 mg·L⁻¹ALA 溶液;每个值表示 3 次独立重复的平均值±SE,同列不同字母表示各处理之间在 0.05 显著水平上存在显著性差异。下同

Note: CK indicates the fruit surface sprayed with distilled water, T₁₀₀ and T₂₀₀ represent the fruit surface sprayed with 100 and 200 mg·L⁻¹ ALA solution; Each value represents the mean ± SE of three independent replicates. The different normal letters indicate significant difference between treatments at the 0.05 level. The same as below

单果重,显著增加果实纵径、横径,却显著降低了番茄果的硬度,而对于果形指数没有显著影响。其中,与对照相比,T₂₀₀ 处理单果重显著提高 5.4%,果实纵径、横径分别显著增加 5.1%和 2.9%,而番茄果的硬度在 T₁₀₀ 和 T₂₀₀ 处理下分别显著降低了 26.4%和 33.8%(*P*<0.05)。

2.2 外源 ALA 对设施栽培番茄果皮色差参数的影响

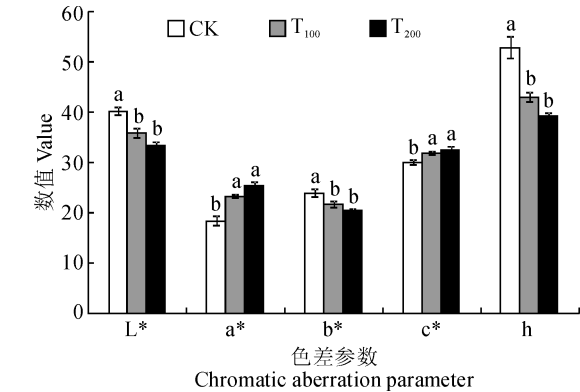
色泽参数 L^{*}、a^{*}、b^{*}、c^{*}、h 分别代表亮暗程度、红绿色差、黄蓝色差、色彩饱和度、色度角。c^{*} 值越大,表示番茄果实颜色越鲜艳,着色效果越好;h 值越小说明番茄果实颜色更加偏向纯红色。由图 1 可知,外源 ALA 可以降低成熟期番茄果实色差 L^{*}、b^{*} 值,其中 T₁₀₀ 处理的 L^{*} 与 b^{*} 较对照分别显著降低 10.5%、10.0%,T₂₀₀ 处理则比对照分别显著降低 16.7%、14.3%;同时,外源 ALA 处理也能够提高番茄果皮 a^{*} 值,T₁₀₀ 与 T₂₀₀ 处理较对照分别显著提高了 37.0%、48.7%;另外,外源喷施外源 ALA 能够显著提高 c^{*} 值。而外源 ALA 处理显著降低了果皮 h 值,T₁₀₀ 与 T₂₀₀ 处理较对照果实分别显著降低了 16.9%和 25.7%。以上结果说明外源 ALA 溶液能够促进番茄果实着色。

2.3 外源 ALA 对设施栽培番茄果实可溶性固形物与 Vc 含量的影响

图 2 显示,外源 ALA 处理能够显著提高成熟期番茄果实中可溶性固形物含量,T₁₀₀、T₂₀₀ 处理分别比对照显著提高 6.8%和 17.6%。同时,而对于果实 V_C 含量,T₁₀₀ 处理果实与对照没有显著差异,而 T₂₀₀ 处理能够显著增加果实 V_C 含量。

2.4 外源 ALA 对设施栽培番茄果实不同部位可溶性糖组分的影响

设施栽培番茄果实果糖、葡萄糖和蔗糖含量在



柱状图短竖线表示平均值±标准误(n=3),不同小写字母表示各处理之间在 0.05 显著水平上存在显著性差异。下同

图 1 外源 ALA 处理下设施栽培番茄果实色差参数的变化

The short vertical line in the histogram represents the mean ± SE (n=3). The different normal letters indicate significant difference between treatments at the 0.05 level. The same as below

Fig. 1 The chromatic aberration parameters of tomato fruits in greenhouse with exogenous ALA treatment

外源施用 ALA 处理下得到不同程度提高,并大多达到显著水平显著,且各部位和各组分提高的幅度有明显差异(图 3,A—C)。

首先,在番茄果实同一部位,T₁₀₀、T₂₀₀ 处理果肉中果糖含量比对照分别显著提高了 10.0%和 35.1%,其隔膜中果糖含量较对照果实分别显著提高 10.1%和 28.8%,小柱中果糖含量分别较对照果实显著提高 8.14%和 13.3%(图 3,A)。在相同处理条件下,番茄果实各部位的果糖含量均有所差异,但不同处理的表现不同。对照果实中果糖含量各部位之间没有显著性差异;T₁₀₀ 处理果实中果糖含量表现为果肉显著高于小柱和隔膜,而小柱和隔膜间差异不显著;T₂₀₀ 处理果糖含量表现为果肉>隔膜>小柱,且各部分间均差异显著。这说明外源 ALA 不仅能够显著提升果实总果糖含量,并且能够使果

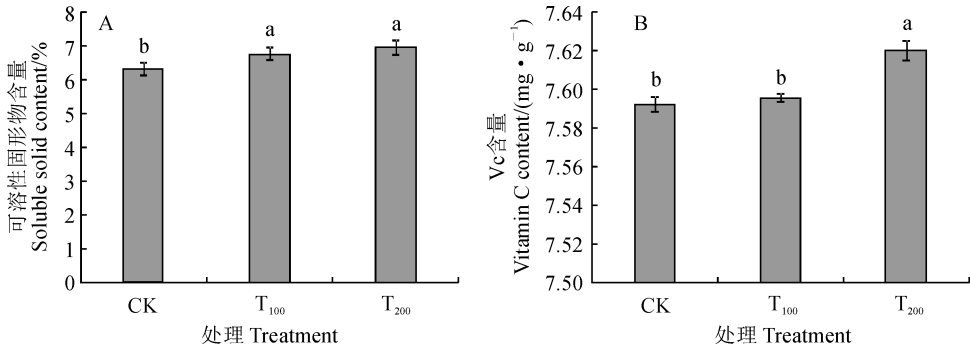


图2 外源 ALA 处理下设施栽培番茄果实可溶性固形物、V_C 含量的变化

Fig. 2 The contents of soluble solids and V_C in tomato fruits in greenhouse with exogenous ALA treatment

糖在果肉中优先积累,其中以 T₂₀₀ 处理效果最佳。

其次,就同一番茄果实部位而言,T₁₀₀、T₂₀₀ 处理果实果肉中葡萄糖含量比对照分别显著提高 31.7% 和 37.0%,两处理果实小柱中的葡萄糖含量比对照分别显著提高 9.9% 和 14.4%,它们隔膜中葡萄糖含量分别比对照果实显著提高 11.9% 和 18.7%(图 3,B)。同时,在同一处理条件下,番茄果实不同部位葡萄糖含量也存在差异。对照果实隔膜、小柱中葡萄糖含量与果肉没有显著差异;T₁₀₀、T₂₀₀ 处理果实中葡萄糖含量表现为果肉>隔膜>小柱,且各部分间均差异显著。说明外源 ALA 处理显著增加了果实发育过程中各部位葡萄糖含量,并能够促进其在果肉中积累。

再次,不同处理之间相比较,外源 ALA 处理番茄果实各部位的蔗糖积累量均有不同增加,但仅 T₁₀₀ 处理果实果肉中蔗糖含量较对照显著提高 21.7%,T₁₀₀ 和 T₂₀₀ 处理隔膜中蔗糖含量较对照分别显著提高了 35.7% 和 45.6%,而其余部位及处理的蔗糖含量与相应对照均没有显著性差异(图 3,C)。同时,在同一处理内,对照果实各部位的蔗糖含量无显著差异,外源 ALA 处理番茄果实中蔗糖表现为果肉、隔膜显著高于小柱,而前两者间无显著差异。所以,成熟期番茄果实中蔗糖主要积累在果肉中,外源 ALA 处理能够有效促进果实果肉和隔膜中蔗糖含量的增加。

此外,番茄果实属于果糖和葡萄糖积累型果实,蔗糖含量较低;外源 ALA 能够同时提高 3 种糖类物质在果实中的含量(图 3,D-F)。其中,T₁₀₀ 处理增加了果糖在果实隔膜中的积累,而对其在果肉和小柱中的占比没有明显影响;T₂₀₀ 处理则降低了果糖在小柱中的积累比例,增加了其在果肉和隔膜中的占比。T₁₀₀ 和 T₂₀₀ 处理均降低了葡萄糖在小柱和隔膜中的积累,而明显增加了其在果肉中的占比。

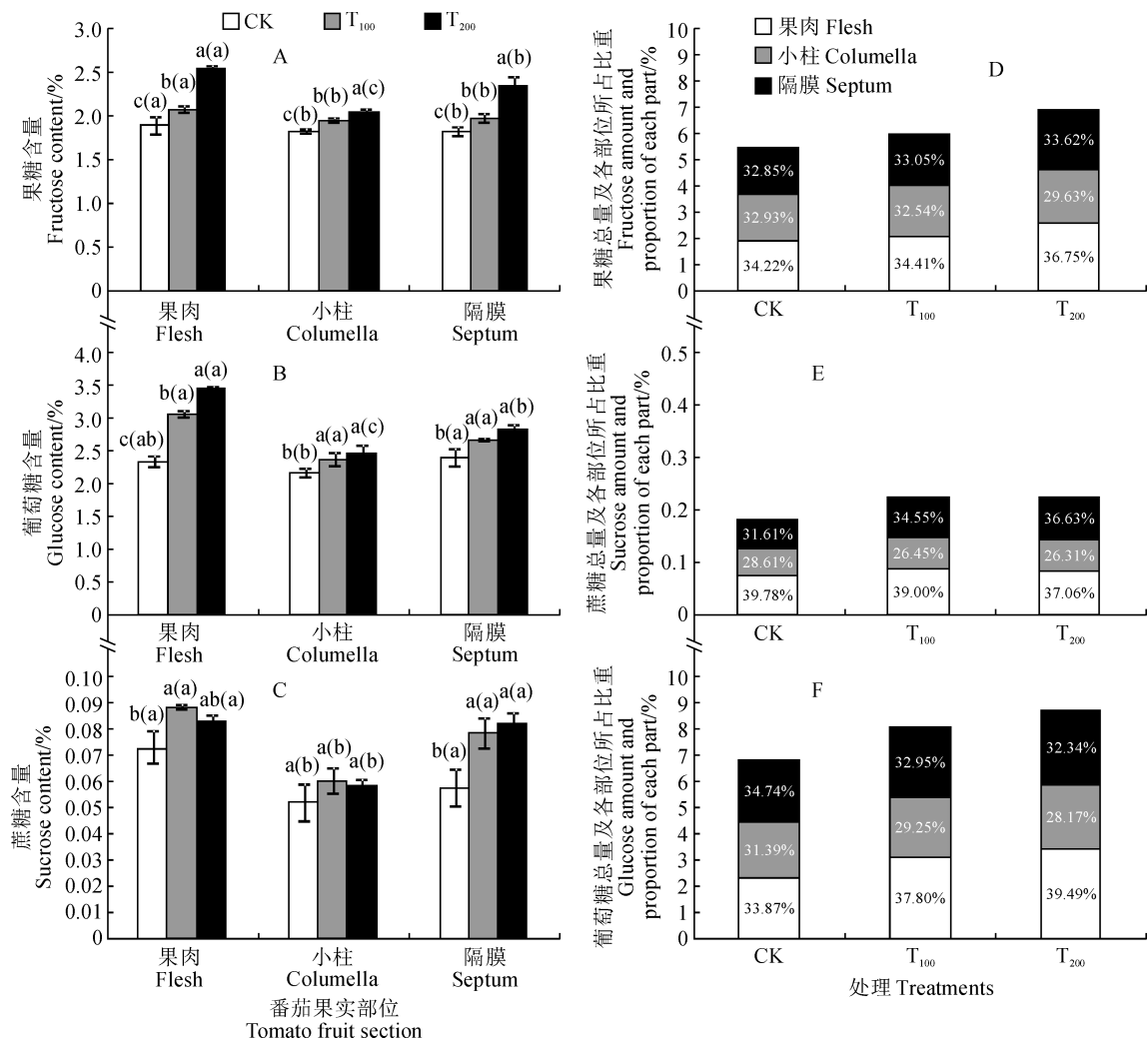
对蔗糖而言,外源 ALA 处理降低了其在小柱中的积累比例,提高了其在隔膜中的占比。

2.5 外源 ALA 对设施栽培番茄果实不同部位有机酸组分的影响

本试验在番茄果实中共检测出 8 种有机酸组分,包括柠檬酸、乙酸、苹果酸、莽草酸、奎宁酸、琥珀酸、酒石酸和草酸(图 4)。其中,在成熟番茄果实各部位中,均以柠檬酸含量最高,其次是乙酸和苹果酸。在成熟番茄果实的不同部位之间,各有机酸组分的含量也存在差异。果肉中积累较多的酸类物质为酒石酸、琥珀酸;小柱中积累较多的为草酸、奎宁酸、苹果酸、乙酸和柠檬酸;隔膜中积累较多的为莽草酸。另外,在果实发育过程中施用外源 ALA,能不同程度降低果实各部位酸类物质的含量,但酒石酸含量却表现出增长趋势。在 T₁₀₀ 处理下,番茄果实柠檬酸含量在小柱中比对照显著降低 10.9%,其乙酸含量在果肉、小柱和隔膜中比对照分别显著降低 13.8%、7.7% 和 10.7%,其苹果酸含量在果肉、小柱和隔膜中比对照分别显著降低 13.0%、19.7% 和 20.1%。相似地,在 T₂₀₀ 处理下,番茄果实柠檬酸含量在果肉、小柱和隔膜中分别比对照显著降低 11.6%、24.5% 和 11.8%,其乙酸含量在果肉、小柱和隔膜中分别比对照显著降低 17.1%、16.5% 和 16.8%,其苹果酸含量在果肉、小柱和隔膜中分别比对照显著降低 38.6%、32.8% 和 35.3%。

2.6 外源 ALA 对番茄果实不同部位可溶性总糖含量、总有机酸含量以及糖酸比的影响

在果实发育过程中外源施用 ALA 能够显著提高番茄果实不同部位的可溶性总糖积累量(图 5,A)。T₁₀₀ 与 T₂₀₀ 处理果实果肉中可溶性总糖含量较对照分别显著提高 22.0% 和 35.8%;其小柱中的可溶性总糖含量较对照分别显著提高 8.3% 和 12.9%,其隔膜中可溶性总糖含量较对照分别显著提高 11.5%



同一处理条件下括号内不同字母表示不同果实部位组织之间在 0.05 水平差异显著,而同一果实部位组织内括号外不同字母表示不同处理之间在 0.05 水平差异显著。下同

图 3 外源 ALA 处理下设施栽培番茄果实糖组分含量的变化

The letters in brackets indicate significant difference between different fruit tissues under the same treatment at the 0.05 level, while the letters outside the brackets indicate significant difference between different treatments in the same fruit tissue at the 0.05 level. The same as below

Fig. 3 The content of sugar components in tomato fruits in greenhouse with exogenous ALA treatment

和 23.3%。在相同处理条件下,对照果实各部位间可溶性糖总量无显著差异,然而外源 ALA 处理果实中可溶性糖含量均表现为果肉>隔膜>小柱,且各部位间均差异显著。说明外源 ALA 不仅能够促进糖类物质的合成和积累,还能够使糖类向果肉中转移,且以 T₂₀₀ 处理效果最佳。

同时,外源 ALA 能够显著降低番茄果实不同部位的有机酸含量(图 5,B)。T₁₀₀ 和 T₂₀₀ 处理果实果肉中有机酸总量分别比对照显著降低了 9.5%和 15.9%,它们小柱中有机酸总量分别显著降低 11.6%和 24.5%,其隔膜中有机酸总量分别显著降

低 10.1%和 15.6%。从果实各个部位比较来看,番茄中的有机酸主要积累在小柱部位,而外源 ALA 处理显著降低了小柱中有机酸总量,其中以 T₂₀₀ 处理效果最为显著。

此外,外源 ALA 处理能够显著提高番茄果实不同部位的糖酸比大小(图 5,C)。T₁₀₀ 和 T₂₀₀ 处理果实果肉中糖酸比较对照分别显著提高 33.8%和 63.4%,其小柱中较对照分别显著提高 22.7%和 50.8%,在隔膜中较对照分别显著提高 24.0%和 47.5%。另外,各处理中各部位糖酸比数值变化规律相似,均以果肉中为最大,隔膜次之,小柱中最小。

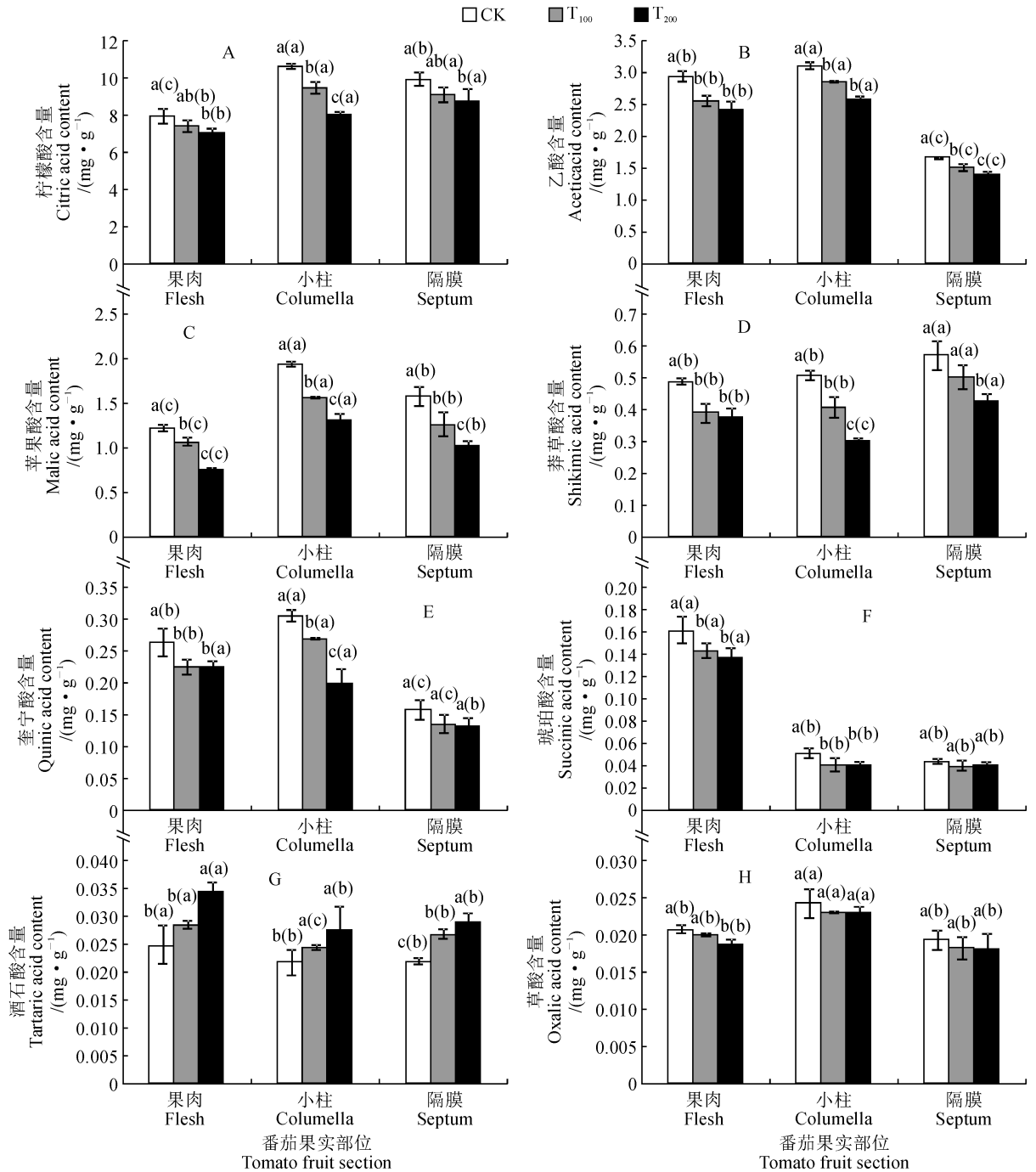


图 4 外源 ALA 处理下设施栽培番茄果实有机酸组分含量的变化

Fig. 4 The content of organic acid components in tomato fruits in greenhouse with exogenous ALA treatment

3 讨 论

5-氨基乙酰丙酸(ALA)是植物内所有卟啉化合物的合成前体,涉及光合与呼吸作用^[27-28]。本研究表明外源 ALA 可以促进番茄果实横径、纵径的显著增加,其中 T₂₀₀ 处理(200 mg · L⁻¹ ALA)使果实单果重增加 5.4%,同时对于果实外观形态没有显著影响,这说明在坐果期施用 ALA 有助于番茄

产量的形成,且单果重增加的同时不会影响品种的外观特性这与前人在荔枝果实中^[29]施用不同浓度外源 5-ALA 使荔枝果实重增加 9%~17%,果实直径和长度显著增加,但对于果实形状指数没有影响的研究结果相似。另外,果实硬度作为果实成熟的重要特征指标之一,其变化速率受细胞壁代谢作用与促成激素的影响^[30]。在本试验中,外源 ALA 处理显著降低了成熟期番茄果实硬度,T₂₀₀ 处理与对照

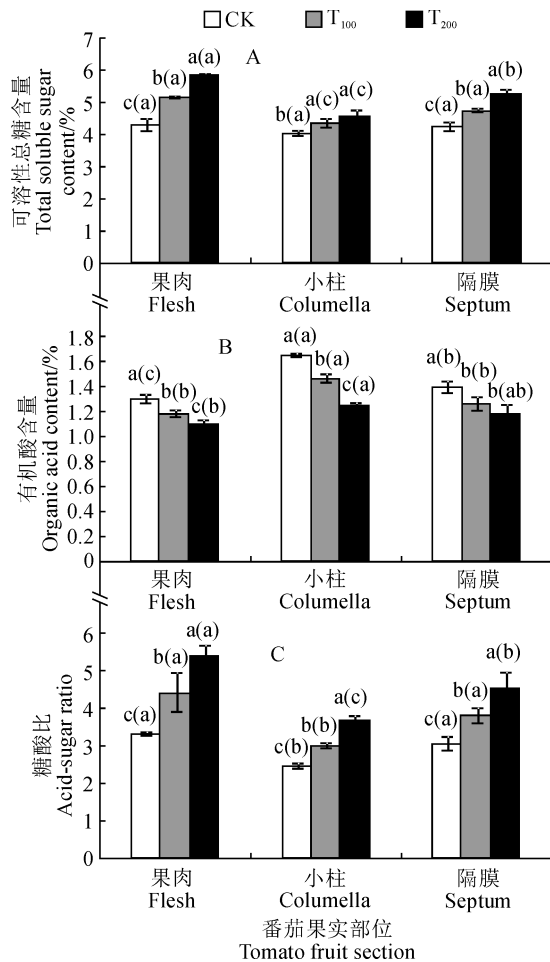


图5 外源ALA处理下设施栽培番茄果实可溶性总糖、总有机酸含量及糖酸比的变化

Fig. 5 The contents of total soluble sugar, total organic acid and sugar-acid ratio in tomato fruits in greenhouse with exogenous ALA treatment

果实相比显著降低 33.8%，这说明外源ALA能够增加果实软化程度，果实成熟度高，使食用口感提升。相似地，在‘早白花’桃果实着色前向叶面和果实同时喷施低浓度ALA溶液，能够提高成熟桃果实单果重，促进果实软化^[31]。另外，番茄成熟过程中果皮外部颜色的变化，反映了类胡萝卜素和类黄酮色素的积累，而红果型番茄中主要的类胡萝卜素为番茄红素，其在果实成熟期含量的高低决定了果实的外观色泽品质，而外观色泽又能体现其含量随着果实成熟的积累^[32]。前期研究表明ALA能够促进番茄红素合成和代谢相关的基因(包括GGPS、PSY1、PDS和LCY-B)的表达，使番茄红素积累，改善果实着色^[20]。本试验中，ALA处理使番茄果皮亮度值L*、黄蓝色差值b*以及色度角h值显著降低，并显著提高成熟期番茄果实果皮红绿色差值a*和色彩饱和度值c*，从一定程度上说明其番茄红

素含量在施加外源ALA后得到了提升，同时对于番茄果实发育期间施用ALA对其果皮颜色形成也有着积极正向调控作用，这与前期研究结果相似。

抗坏血酸(V_C)作为一种抗氧化物质，在植物对生物和非生物逆境的响应中发挥重要的作用，同时V_C还是番茄果实中一种重要的营养物质，可以帮助人们抵抗多种疾病的发生^[33-34]，是衡量番茄品质的一个重要指标。本研究中施加外源ALA(200 mg·L⁻¹)能够显著提高果实V_C含量。这与前人研究结果相似，如向6年生桃树喷施200和400 mg·L⁻¹ALA溶液显著提高了果肉中V_C含量^[35]。可溶性固形物也是衡量番茄品质的一个重要指标，主要由可溶性糖、有机酸等营养成分组成，而糖类物质和有机酸含量以糖酸比来影响消费者的感官^[33,2,36]。本试验中施加外源ALA后显著提高番茄果实中可溶性固形物含量，这与前人^[37]在辣椒上施用ALA后，其可溶性固形物含量提高8.6%的研究结果相似。同时，本研究番茄果实各部位组织中，200 mg·L⁻¹ALA处理果肉中可溶性总糖含量最大，总有机酸含量最小，使得其糖酸比达到5，说明ALA处理主要影响番茄果实品质的是果肉中糖酸比。

成熟期番茄果实不同部位组织中，糖、酸类物质含量是不同的，番茄果实中糖类物质主要积累于果肉部位，并以葡萄糖和果糖为主^[38]。相似地，在本研究中葡萄糖、果糖、蔗糖在果肉中含量居多，隔膜次之，小柱组织中最少；番茄果实3个部位组织均以葡萄糖、果糖含量最多，蔗糖最少，且葡萄糖高于果糖。这与前人的研究报道的一致^[39]。本研究施加外源ALA后，能够显著提高番茄果实各组织部位中糖组分含量，主要以果肉与隔膜组织中糖组分为主。在番茄品种‘辽园多丽’果实发育期间通过ASA处理能够促进果肉和心室隔膜中酸性转化酶(AI)和中性转化酶(IN)活性，抑制蔗糖合成酶(SS)和蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性，使得果糖和葡萄糖含量增加，进而来提高番茄果实中可溶性总糖含量^[40]。这表明ALA作用于番茄果实可能具有相似的调控机理，但需进一步深入研究。相关研究表明在番茄不同部位组织有机酸组分含量不同，大部分有机酸类物质在房室组织中居多，而果肉中少^[41]。本试验中，除琥珀酸之外，其余酸类物质在果肉组织中积累最少，小柱组织中最少。陈素艳^[42]的研究也同样表明，番茄果实不同部位组织有机酸组分的含量不同与品种和生育时期关系较大。番茄果实为柠檬酸、苹果酸积累型的果实，主要受柠檬酸代谢和苹

果酸代谢的调控,磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC)可以催化磷酸烯醇式丙酮酸(PEP)羧化产生草酰乙酸;草酰乙酸在苹果酸脱氢酶(MDH)的作用下形成了苹果酸^[32];另外草酰乙酸也可以在柠檬酸合酶(CS)的作用下与丙酮酸的氧化脱羧产物乙酰-CoA 反应生成柠檬酸,同时苹果酸又被苹果酸酶(ME)分解,柠檬酸在顺乌头酸酶(ACO)的作用下形成异柠檬酸,接着在异柠檬酸脱氢酶(IDH)的作用下形成 α -酮戊二酸和二氧化碳^[42]。番茄果实成熟开始时,ME 的活性增强,将 L-苹果酸脱羧为丙酮酸,苹果酸含量会剧烈下降,MDH 和 CS 的持续作用会导致 L-苹果酸水平下降,柠檬酸得到优先积累,因而在果实转色期柠檬酸含量达到最大,之后其含量随着成熟进程会表现出不同的变化趋势(增加、减少或持平),其他酸类物质会在这一过程中持续减少,而酒石酸因为抗坏血酸的减少而得到积累^[43-44]。本研究中,番茄果实中有机酸总量最多的主要是柠檬酸,其次为苹果酸与乙酸。这与前人在

‘ZJ4’番茄品种中测得的有机酸主要成分及含量结果一致^[45]。同时,在本试验中,坐果期施加外源 ALA 使成熟期番茄果实中柠檬酸、琥珀酸、奎宁酸、莽草酸及乙酸含量均显著降低,这与王俊文等^[21]通过外源 ALA 溶液处理绿熟期番茄果实的研究结果相一致。说明外源 ALA 在番茄果实成熟过程中,不论在坐果期或绿熟期进行处理,均有利于果实有机酸的代谢。

4 结 论

在番茄坐果期对果实施用适宜浓度的 ALA 溶液($200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$)能够有效促进果实发育,加快果实成熟和软化,改善果实着色;增加果实可溶性固形物,同时显著提高果实果肉、隔膜组织中糖类物质的积累,降低各部位组织有机酸类物质含量,提高果实糖酸比,提升番茄果实的外观品质和糖酸品质。另外,外源 ALA 能够在不改变果型的同时提高果实质量,具有增产的潜在效果。

参考文献:

- [1] 程 远,万建红,刘超超,等. 十六个樱桃番茄品种果实风味品质相关指标比较分析[J]. 浙江农业学报, 2018, **30**(11): 1 859-1 869.
CHENG Y, WAN H J, LIU C C, *et al.* Comparative analysis of flavor/nutrient determination parameters in 16 different cherry tomato varieties[J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2018, **30**(11): 1 859-1 869.
- [2] 冯 岩,李朝平,朱龙英,等. 番茄果实可溶性固形物研究进展[J/OL]. 分子植物育种:1-6[2021-12-06]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210122.1747.022.html>.
FENG Y, LI C P, ZHU L Y, *et al.* Research progress of soluble solids content in tomato[J/OL]. *Molecular Plant Breeding*: 1-6[2021-12-06]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210122.1747.022.html>.
- [3] CARRARI F, BAXTER C, USADEL B, *et al.* Integrated analysis of metabolite and transcript levels reveals the metabolic shifts that underlie tomato fruit development and high-light regulatory aspects of metabolic network behavior [J]. *Plant Physiology*, 2006, **142**(4): 1 380-1 396.
- [4] 崔 娜,李天来,赵聚勇,等. 外源生长素对番茄果实蔗糖代谢关键酶活性及基因表达的影响[J]. 华北农学报, 2009, **24**(3): 99-101.
CUI N, LI T L, ZHAO J Y, *et al.* Effects of exogenous auxin on related enzymes activities of sucrose metabolism and gene expression in tomato fruits[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2009, **24**(3): 99-101.
- [5] 姜 晶,李天来,李 伟,等. 乙酰水杨酸对番茄果实内各部位糖分含量的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 2006, **37**(3): 467-469.
JIANG J, LI T L, LI W, *et al.* Effects of acetylic salicylic acid on carbohydrate content in the different tissues of tomato fruit [J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2006, **37**(3): 467-469.
- [6] WANG X H, YIN W, WU J X, *et al.* Effects of exogenous abscisic acid on the expression of *Citrus fruit* ripening-related genes and fruit ripening [J]. *Scientia Horticulturae*, 2016, 201: 175-183.
- [7] WU Y, LIAO W B, DAWUDA M M, *et al.* Correction to: 5-Aminolevulinic acid (ALA) biosynthetic and metabolic pathways and its role in higher plants: A review[J]. *Plant Growth Regulation*, 2019, **88**(3): 327.
- [8] 刘连玲,孙军利,赵宝龙. 不同 pH 的 ALA 处理对葡萄叶片光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. 北方园艺, 2019, (15): 30-36.
LIU L L, SUN J L, ZHAO B L. Effects of different pH of ALA treatments on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of grape leaves[J]. *Northern Horticulture*, 2019, (15): 30-36.
- [9] 徐 铭,徐福利. 5-氨基乙酰丙酸对日光温室番茄生长发育和产量品质的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2008, **36**(9): 128-132.
XU M, XU F L. Effects of exogenous 5-aminolevulinic acid on the growth and the yield of the tomato in sunlight greenhouse

- [J]. *Journal of Northwest A & F University* (Natural Science Edition), 2008, **36**(9): 128-132.
- [10] ANWAR A, WANG J, YU X C, *et al.* Substrate application of 5-aminolevulinic acid enhanced low-temperature and weak-light stress tolerance in cucumber (*Cucumis sativus* L.)[J]. *Agronomy*, 2020, **10**(4): 472.
- [11] 马娜, 齐琳, 高晶晶, 等. 5-ALA 对高温下无花果扦插幼苗的生长及叶片叶绿素荧光特性的影响[J]. 南京农业大学学报, 2015, **38**(4): 546-553.
- MA N, QI L, GAO J J, *et al.* Effects of 5-aminolevulinic acid on cutting growth under high temperature condition and leaf chlorophyll fast fluorescence characteristics of *Ficus carica* L[J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2015, **38**(4): 546-553.
- [12] YE J, CHEN Q, TAO T, *et al.* Promotive effects of 5-Aminolevulinic acid on growth, photosynthetic gas exchange, chlorophyll, and antioxidative enzymes under salinity stress in *Prunus persica* (L.) Batseh seedling[J]. *Emirates Journal of Food and Agriculture*, 2016, **28**(11): 786.
- [13] LIU D, HU L Y, ALI B, *et al.* Influence of 5-aminolevulinic acid on photosynthetically related parameters and gene expression in *Brassica napus* L. under drought stress[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2016, **62**(3): 254-262.
- [14] FARID M, ALI S, SAEED R, *et al.* Combined application of citric acid and 5-aminolevulinic acid improved biomass, photosynthesis and gas exchange attributes of sunflower (*Helianthus annuus* L.) grown on chromium contaminated soil[J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2019, **21**(8): 760-767.
- [15] ZHENG J, AN Y Y, FENG X X, *et al.* Rhizospheric application with 5-aminolevulinic acid improves coloration and quality in 'Fuji' apples[J]. *Scientia Horticulturae*, 2017, 224: 74-83.
- [16] 宋永令, 饶景萍, 王婷, 等. 采前 5-氨基乙酰丙酸(ALA) 处理对菠菜品质及耐贮性的影响[J]. 西北农业学报, 2008, **17**(3): 258-262.
- SONG Y L, RAO J P, WANG T, *et al.* Effects of ALA on post-harvest quality and storability of spinach[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2008, **17**(3): 258-262.
- [17] 徐铭, 徐福利. 5-氨基乙酰丙酸对日光温室油麦菜产量及品质的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2008, **26**(3): 133-137.
- XU M, XU F L. Effects of exogenous 5-aminolevulinic acid on the yield and quality of Leaf-used lettuce at sunlight greenhouse[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2008, **26**(3): 133-137.
- [18] 孟富宣, 段元杰, 杨玉皎, 等. 采前 5-氨基乙酰丙酸处理对杧果果实理化特性和颜色发育的影响[J]. 中国南方果树, 2019, **48**(3): 57-62.
- MENG F X, DUAN Y J, YANG Y J, *et al.* Effect of 5-aminolevulinic acid on physiochemical properties and color development of mango fruit[J]. *South China Fruits*, 2019, **48**(3): 57-62.
- [19] 董荣荣, 刘玉梅, 李树珍, 等. 根施 5-氨基乙酰丙酸对早春茬日光温室黄瓜生长、产量及品质的影响[J]. 中国农业大学学报, 2019, **24**(8): 41-47.
- DONG R R, LIU Y M, LI S Z, *et al.* Effects of root application of 5-aminolevulinic acid on the growth, yield and quality of early spring cucumber in solar greenhouses[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2019, **24**(8): 41-47.
- [20] WANG J W, ZHANG J, LI J, *et al.* Exogenous application of 5-aminolevulinic acid promotes coloration and improves the quality of tomato fruit by regulating carotenoid metabolism[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 683 868.
- [21] 王俊文, 武玥, 郁继华, 等. 外源 ALA 促进番茄糖酸品质及挥发性物质含量的作用研究[J]. 园艺学报, 2021, **48**(5): 973-986.
- WANG J W, WU Y, YU J H, *et al.* Soluble sugar, organic acid quality and volatile compounds contents in tomato fruits can be promoted by exogenous ALA[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2021, **48**(5): 973-986.
- [22] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 2 版. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [23] 张洋, 郁继华, 唐中祺, 等. 不同时段株间补光对日光温室番茄产量及品质的影响[J]. 江苏农业学报, 2020, **36**(2): 430-437.
- ZHANG Y, YU J H, TANG Z Q, *et al.* Effects of inter-lighting supplementation at different times on tomato yield and quality in solar greenhouse[J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2020, **36**(2): 430-437.
- [24] 魏鑫, 魏永祥, 刘成, 等. 高效液相色谱法测定 4 个蓝莓品种果实中糖酸组分及含量[J]. 中国果树, 2013, (3): 64-67.
- WEI X, WEI Y X, LIU C, *et al.* Determination of sugar and acid components and contents in four blueberry varieties by HPLC[J]. *China Fruits*, 2013, (3): 64-67.
- [25] 柳帆红, 肖雪梅, 郁继华, 等. 不同时段补光对日光温室番茄营养与风味品质的影响[J]. 西北农业学报, 2020, **29**(4): 570-578.
- LIU F H, XIAO X M, YU J H, *et al.* Effect of light supplementation in different periods on nutrition and flavor quality of tomato in solar greenhouse[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2020, **29**(4): 570-578.
- [26] COELHO E M, DA SILVA PADILHA C V, MISKINIS G A, *et al.* Simultaneous analysis of sugars and organic acids in wine and grape juices by HPLC: Method validation and characterization of products from northeast Brazil[J]. *Journal of Food Composition and Analysis*, 2018, 66: 160-167.
- [27] 汪良驹, 姜卫兵, 章镇, 等. 5-氨基乙酰丙酸的生物合成和生理活性及其在农业中的潜在应用[J]. 植物生理学通讯, 2003, **39**(3): 185-192.
- WANG L J, JIANG W B, ZHANG Z, *et al.* Biosynthesis and physiological activities of 5-aminolevulinic acid (ALA) and its potential application in agriculture[J]. *Plant Physiol-*

- ogy Communications, 2003, **39**(3): 185-192.
- [28] HOTTA Y, TANAKA T, TAKAOKA H, *et al.* New physiological effects of 5-aminolevulinic acid in plants: The increase of photosynthesis, chlorophyll content, and plant growth[J]. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 1997, **61**(12): 2 025-2 028.
- [29] FENG S, LI M F, WU F, *et al.* 5-Aminolevulinic acid affects fruit coloration, growth, and nutrition quality of *Litchi chinensis* Sonn. cv. Feizixiao in Hainan, tropical China[J]. *Scientia Horticulturae*, 2015, 193: 188-194.
- [30] 曾文静, 杨 军, 陈世美杰, 等. 番茄成熟过程中细胞壁代谢相关基因的表达及外源乙烯和 ABA 处理对其表达的影响[J]. 农业生物技术学报, 2021, **29**(6): 1 040-1 049.
- ZENG W J, YANG J, CHEN S M J, *et al.* Expression of cell wall metabolism genes during tomato (*Solanum lycopersicum*) maturation and the effects of treatment with exogenous C₂H₄ and ABA on their expression[J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2021, **29**(6): 1 040-1 049.
- [31] 郭 磊, 张斌斌, 马瑞娟, 等. 5-氨基乙酰丙酸处理对桃果实品质及营养生长的影响[J]. 江苏农业科学, 2015, **43**(12): 194-196.
- GUO L, ZHANG B B, MA R J, *et al.* Effect of 5-aminolevulinic acid treatment on peach fruit quality and nutritional growth[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2015, **43**(12): 194-196.
- [32] QUINET M, ANGOSTO T, YUSTE-LISBONA F J, *et al.* Tomato fruit development and metabolism[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 1 554.
- [33] GALLIE D R. L-ascorbic Acid: A multifunctional molecule supporting plant growth and development[J]. *Scientifica (Cairo)*, 2013, 2 013: 795 964.
- [34] 尚乐乐, 宋建文, 王嘉颖, 等. 番茄果实品质形成及其分子机理研究进展[J]. 中国蔬菜, 2019, (4): 21-28.
- SHANG L L, SONG J W, WANG J Y, *et al.* Research progress on quality formation and molecular mechanism of tomato fruit[J]. *China Vegetables*, 2019, (4): 21-28.
- [35] YE J B, YANG X H, CHEN Q W, *et al.* Promotive effects of 5-aminolevulinic acid on fruit quality and coloration of *Prunus persica* (L.) Batsch[J]. *Scientia Horticulturae*, 2017, 217: 266-275.
- [36] 王同林, 叶红霞, 郑积荣, 等. 番茄果实中主要风味物质研究进展[J]. 浙江农业学报, 2020, **32**(8): 1 513-1 522.
- WANG T L, YE H X, ZHENG J R, *et al.* Research progress of main flavor compounds in tomato fruits[J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2020, **32**(8): 1 513-1 522.
- [37] 鄢 岩, 贺会强, 陈振东, 等. 5-氨基乙酰丙酸和叶面肥对荒漠区设施番茄和辣椒生长发育、产量和品质的影响[J]. 西北农业学报, 2016, **25**(10): 1 515-1 521.
- YAN Y, HE H Q, CHEN Z D, *et al.* Effects of exogenous 5-aminolevulinic acid and foliar fertilizer on growth, yield and quality of tomato and pepper of protected horticulture in the desert[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2016, **25**(10): 1 515-1 521.
- [38] 齐红岩, 李天来, 刘海涛, 等. 番茄不同部位中糖含量和相关酶活性的研究[J]. 园艺学报, 2005, **32**(2): 239-243.
- QI H Y, LI T L, LIU H T, *et al.* Studies on carbohydrate content and sucrose-metabolizing enzymes activities in different parts of tomato[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2005, **32**(2): 239-243.
- [39] 李 娟, 田 萍, 李建设, 等. 微咸水灌溉对设施番茄果实糖积累及蔗糖代谢相关酶活性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2018, **46**(3): 101-110.
- LI J, TIAN P, LI J S, *et al.* Effects of saline water irrigation on sugar accumulation and activities of sucrose-metabolizing enzymes of greenhouse tomato[J]. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 2018, **46**(3): 101-110.
- [40] 姜 晶, 李天来, 鲁少尉, 等. 乙酰水杨酸在番茄果实发育期间对蔗糖代谢相关酶活性的影响[J]. 植物生理学通讯, 2007, **43**(4): 649-652.
- JIANG J, LI T L, LU S W, *et al.* Effects of acetylic salicylic acid on the activities of sucrose metabolism related enzymes during fruit development of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) [J]. *Plant Physiology Communications*, 2007, **43**(4): 649-652.
- [41] MOUNET F, MOING A, GARCIA V, *et al.* Gene and metabolite regulatory network analysis of early developing fruit tissues highlights new candidate genes for the control of tomato fruit composition and development[J]. *Plant Physiology*, 2009, **149**(3): 1 505-1 528.
- [42] 韦婷婷. 高温下提高空气湿度对设施番茄果实有机酸代谢和内在品质的影响[D]. 南京: 南京信息工程大学, 2020.
- [43] DAVIES J N, MAW G A. Metabolism of citric and malic acids during ripening of tomato fruit[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1972, **23**(8): 969-976.
- [44] OMS-OLIU G, HERTOOG M L A T M, VAN DE POEL B, *et al.* Metabolic characterization of tomato fruit during preharvest development, ripening, and postharvest shelf-life[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2011, **62**(1): 7-16.
- [45] 陈素艳. 不同番茄品种糖酸代谢及‘浙粉 702’种子纯度的 SSR 鉴定[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2014.

(编辑:裴阿卫)