

番茄果实降异戊二烯类香气物质 合成与代谢调控研究进展

高媛¹, 何昭颖¹, 崔广禄², 代艳侠², 平华¹, 马智宏^{1*}

(1. 北京市农林科学院质量标准与检测技术研究所, 北京 100097)

(2. 北京市大兴区种植业技术推广站, 北京 102600)

摘要: 番茄中的类胡萝卜素及其由类胡萝卜素降解产生的降异戊二烯类芳香物质是果实风味的重要组成部分。其中, 降异戊二烯类香气物质阈值极低, 是番茄果实花香、果香的主要贡献者。近年来, 番茄果实类胡萝卜素合成途径已经形成较为清晰的通路, 但对其降解产物降异戊二烯类香气物质的研究多在产物分析的层面。该研究综述了番茄中降异戊二烯类芳香物质的组成和生物合成途径, 以及影响降异戊二烯积累的因素及转录调控因子, 以期番茄风味品质的提升提供参考。

关键词: 番茄; 降异戊二烯类香气物质; 类胡萝卜素; 合成途径; 影响因素

文章编号: 1673-9078(2023)11-362-370

DOI: 10.13982/j.mfst.1673-9078.2023.11.1491

Advancements in the Synthesis and Metabolic Regulation of Norisoprenoid Aroma Compounds in Tomato Fruits

GAO Yuan¹, HE Zhaoying¹, CUI Guanglu², DAI Yanxia², PING Hua¹, MA Zhihong^{1*}

(1. Institute of Quality Standard and Testing Technology, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097, China) (2. Beijing Daxing District Planting Technology Promotion Station, Beijing 102600, China)

Abstract: Carotenoids in tomatoes and their degradation products, norisoprenoid aroma compounds, are crucial determinants of tomato flavor. Notably, norisoprenoid aroma compounds have an exceptionally low olfactory threshold and are primary contributors to the floral and fruity aromas of tomatoes. While the carotenoid biosynthesis pathway in tomato fruits has been extensively elucidated in recent years, studies on its degradation products, primarily norisoprenoid aroma compounds, have predominantly centered on product analysis. This review delineates the composition and biosynthetic pathways of norisoprenoid aroma compounds in tomato fruits. Factors influencing norisoprenoid accumulation and their transcriptional regulators are also discussed, offering insights into efforts to enhance the flavor quality of tomatoes.

Key words: tomato; norisoprenoids; carotenoids; biosynthetic pathway; influencing factors

引文格式:

高媛, 何昭颖, 崔广禄, 等. 番茄果实降异戊二烯类香气物质合成与代谢调控研究进展[J]. 现代食品科技, 2023, 39(11): 362-370

GAO Yuan, HE Zhaoying, CUI Guanglu, et al. Advancements in the synthesis and metabolic regulation of norisoprenoid aroma compounds in tomato fruits [J]. Modern Food Science and Technology, 2023, 39(11): 362-370

番茄果实含有丰富的糖类、Vc、类胡萝卜素、酚酸、矿物质等多种营养素, 其独特的风味也受到广大消费者的青睐。其中挥发性香气物质是番茄风味品质

收稿日期: 2022-11-23

基金项目: 北京市农林科学院创新能力建设专项 (KJCX20220413); 北京市农林科学院创新能力建设专项 (KJCX20200302); 北京市农林科学院财政追加专项 (CZZJ202102); 北京市农林科学院质标所开放课题 (ZBZX202101)

作者简介: 高媛 (1987-), 女, 博士, 助理研究员, 研究方向: 农产品风味成分分析, E-mail: gaoyuan060117@163.com

通讯作者: 马智宏 (1970-), 女, 博士, 研究员, 研究方向: 农产品质量与安全, E-mail: mazh@iqstt.cn

的重要组成部分, 与糖、酸一起, 共同影响着消费者对番茄产品的感官选择及喜爱程度^[1-3]。

目前, 番茄中已经有 400 多种挥发性组分被分离鉴定, 根据其前体物质不同主要分为三类, 包括源于脂肪酸降解产生的 C6/C9 类化合物, 源于氨基酸代谢生成的芳香族类, 以及源于类胡萝卜素代谢的降异戊二烯类。其中, 降异戊二烯类芳香物质虽然在番茄果实中含量不高, 但由于其极低的嗅觉阈值, 少量存在即可产生较大的感官影响, 从而对番茄风味起着举足轻重的作用。

降异戊二烯类物质种类较多, 合成路径也比较复

杂。目前对番茄果实中降异戊二烯类物质的合成及调控机理的分析还较少。本文介绍了番茄果实中类胡萝卜素降解产生的降异戊二烯类香气物质组成及其生物合成途径,并对其代谢相关酶和调控机制进行概述,以期开展番茄风味研究工作提供参考。

1 番茄中的降异戊二烯组分

番茄果实中的香气物质主要来源于三条合成路径,分别是:1)脂氧合路径:以脂肪酸为前体物,通过一系列氧化降解生成直链脂肪醇、醛、酸、酯;2)氨基酸代谢路径:即以支链氨基酸和芳香族氨基酸为前体,产生支链脂肪族和芳香族类化合物;3)异戊二烯代谢路径:以类胡萝卜素为前体,生成降异戊二烯(Norisoprenoids)及其衍生物^[4]。这些挥发性组分相互作用,共同决定了番茄果实的风味品质。香气成分对果实风味所产生的感官贡献,一般以香味活力值(香气物质含量与其阈值的比率, Odor Activity Value, OAV)来表征。目前,人们普遍认为番茄中的16种化学物质,具有最积极的香气活力系数(OAV>1)^[2,5-6],包括顺式-3-己烯醛、己醛、1-戊烯-3-酮、反式-2-己烯醛、反式-2-庚烯醛、顺式-3-己烯醇,来源于脂氧合路径,主要提供青草香气;2,3-甲基丁醛、2-异丁基噻唑,1-硝基-2-乙基苯、2-苯乙醛、2-苯乙醇、3-甲基丁醇、水杨酸甲酯均来自于氨基酸代谢路径,赋予番茄果实花香/泥土味; β -紫罗兰酮, β -大马士酮,6-甲基-5-庚烯-2-酮,则来源于类胡萝卜素代谢路径,呈现花果香气。从中可发现,番茄中的花香、果香大多来自于类胡萝卜素降解生成的降异戊二烯类物质及其衍生物,特别是 β -紫罗兰酮和 β -大马士酮,分别位于16种香气组分OAV排序中的第3和第5位^[2,5]。降异戊二烯类芳香物质在多种蔬菜、水果的风味品质中均起到了举足轻重的作用。

类胡萝卜素中因其大量共轭双键的存在,导致其性能很不稳定,可以经过降解反应形成大量带有羰基结构的如C8、C9、C10、C11、C13、C14等衍生物,其中一些有着很重要的香气功能,如降异戊二烯类化合物。在番茄果实中,C8降异戊二烯类有6-甲基-5-庚烯-2-酮,C10降异戊二烯类物质有 β -环柠檬醛、香叶醛,而C13降异戊二烯类较多,包括 β -大马士酮、 β -紫罗兰酮、 α -紫罗兰酮、香叶基丙酮、5,6-环氧-3-羟基- β -紫罗兰酮、假紫罗兰酮等。Jeyaprakash等^[7]从番茄中检测到了5种降异戊二烯类的芳香化合物,Simkin等^[8]还检测到了多种 β -紫罗兰酮的衍生物。在这些降解产物中,C13型对番茄果实的风味品质贡献最大。

番茄果实中降异戊二烯类物质的含量虽然低于C6醛类,但由于其具有极低的阈值和怡人的香味特性,对番茄果实香气尤为重要。其中,最受关注的是 β -大马士酮和 β -紫罗兰酮。 β -大马士酮在水果中存在很普遍,表现出复杂的花香、热带水果或“熟苹果”的香气。在水溶液中阈值极低,仅为2 ng/L,在乙醇溶液中的阈值为50 ng/L^[9]。 β -紫罗兰酮和 α -紫罗兰酮都带有紫罗兰/覆盆子的香味,其中 β -紫罗兰酮在水溶液和酒中的阈值分别为7 ng/L和90 ng/L^[10]。 β -大马士酮和 β -紫罗兰酮在番茄中的浓度大多都超过了其阈值。此外,也有一部分香气物质OAV<1,但仍可通过协同作用或者改变其它化合物的阈值而加强果香,如香叶基丙酮、香叶醛等。这也表示了香气物质被感知不仅是因为它自身的浓度和阈值,还取决于不同组分之间的相互作用^[11,12]。

2 降异戊二烯类芳香物质的生物合成路径

类胡萝卜素既是重要维他命和抗氧化剂的合成前体,也是降异戊二烯类芳香物质的合成前体^[13,14]。科学研究已经证实,在富含 β -类胡萝卜素的番茄果实中,其 β -紫罗兰酮、 β -环柠檬醛的含量也较高,而 α -紫罗兰酮却只在积累 δ -胡萝卜素的红橙色果肉的番茄突变体中被检测到;且具有柠檬味道的香叶醛也来源于果蔬中的番茄红素^[15]。目前报道的与香气直接有关的类胡萝卜素一般有 β -胡萝卜素、玉米黄质、 α -胡萝卜素、番茄红素等,它们能够通过化学降解或酶促降解产生降异戊二烯类化合物,其生物合成途径已基本得到探明(图1)。

类胡萝卜素是由8个异戊二烯单体缩合而成的C40的四萜类色素,而异戊二烯来源于质体中的赤藓糖路径(Methyl-Erythritol-Phosphate, MEP Pathway)和细胞质中的甲羟戊酸路径(Mevalonate, MVA Pathway),由于类胡萝卜素在质体中产生,MEP途径被认为是类胡萝卜素所需异戊二烯的主要来源。但也有证据表明,两条途径的中间体可在质体和细胞质溶液中互相转移。通过MEP和MVA路径,得到的异戊二烯焦磷酸(Isopentenyl Diphosphate, IPP)和二甲基烯丙基焦磷酸(Dimethylallyl Diphosphate, DMAPP)在香叶基香叶基焦磷酸合酶(Geranyl-Geranyl Diphosphate Synthase, GGPPS)的相互作用下产生香叶基香叶基焦磷酸(Granylgranyl Pyrophosphates, GGPP);之后二分子GGPP在八氢番茄红素合成酶(Phytoene Synthase, PSY)催化下生成C40的类胡萝卜素-八氢番茄红素(Phytoene),而这也是生成的第一个无色的类胡萝卜素,此反应即为类胡萝卜素代

谢合成途径的第一步,也是限速步骤。八氢番茄红素经脱氢、异构等酶催化反应后生成番茄红素,而番茄红素则是类胡萝卜素向后进一步合成与代谢过程的主要分支产物。随后再在番茄红素环化酶的作用下生成 β -胡萝卜素和 α -胡萝卜素两条分支,进而再经环化、羟化等作用生成叶黄质、玉米黄质、紫黄质、新黄质等化合物^[16]。最后这些类胡萝卜素在类胡萝卜素裂解

双加氧酶（Carotenoid Cleavage Dioxygenase, CCD）的催化下生成降异戊二烯类物质。另外，类胡萝卜素又是脱落酸（Absciscic Acid, ABA）的前体物，可以在 9-顺式环氧类胡萝卜素双加氧酶（9-Cis-Epoxy-carotenoid Dioxygenase, NCED）等催化酶的作用下选择性断裂不同位点上的双键，生成 ABA。

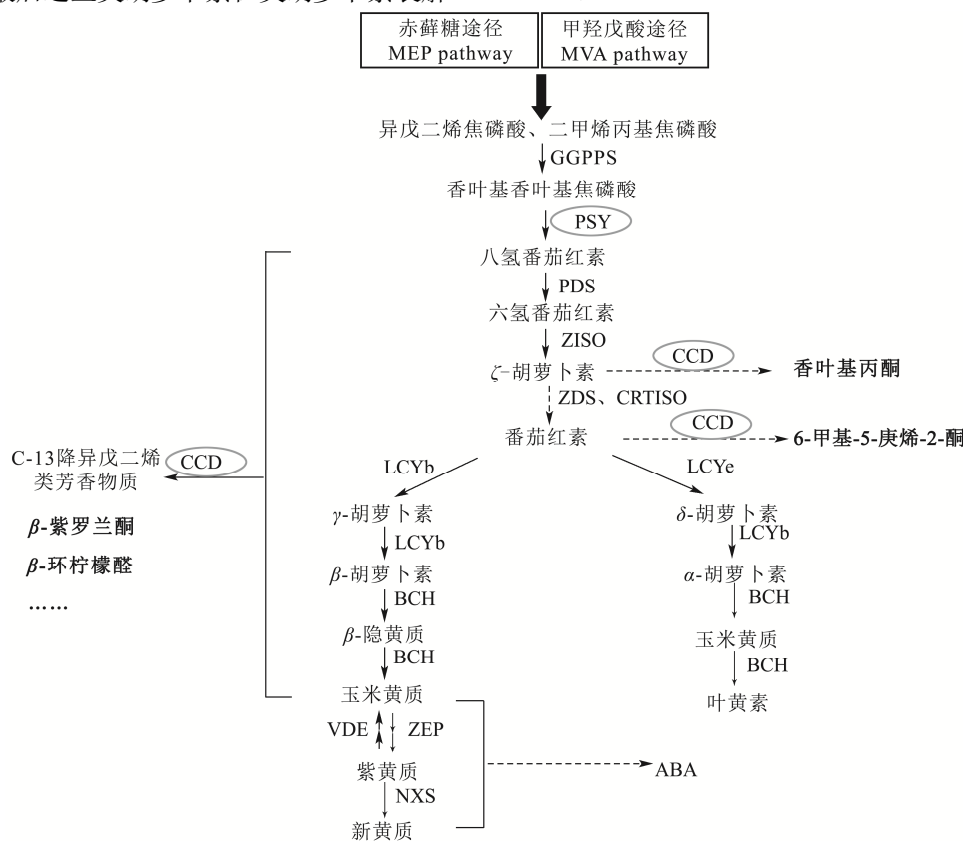


图1 类胡萝卜素及降异戊二烯生物合成途径

Fig.1 Biosynthesis pathway of carotenoids and norisoprenoids.

注: GGPPS, Geranyl-Geranyl Diphosphate Synthase, 香叶基香叶基焦磷酸合酶; PSY, Phytoene Synthase, 八氢番茄红素合成酶; PDS, Phytoene Dehydrogenase, 八氢番茄红素脱氢酶; ZISO, ζ -Carotene Isomerase, ζ -胡萝卜素异构酶; ZDS, ζ -Carotene Dehydrogenase, ζ -胡萝卜素脱氢酶; CRTISO, Carotenoid Isomerase, 胡萝卜素异构酶; CCD, Carotenoid Cleavage Dioxygenase, 类胡萝卜素裂解双加氧酶; LCYb, Lycopene- β -Cyclase, 番茄红素 β -环化酶; LCYe, Lycopene- ϵ -Cyclase, 番茄红素 ϵ -环化酶; BCH, β -Carotene Hydroxylase, β -胡萝卜素羟化酶; ECH, ϵ -Carotene Hydroxylase, ϵ -胡萝卜素羟化酶; VDE, Violaxanthin De-Epoxidase, 紫黄质脱环氧化酶; ZEP, Zeaxanthin Epoxidase, 玉米黄质环氧化酶; NXS, Neoxanthin Synthase, 新黄质合成酶。

3 降异戊二烯类物质合成的关键酶基因

3.1 八氢番茄红素合成酶 (PSY)

降异戊二烯类芳香物质来源于植物类胡萝卜素代谢。PSY 催化二分子 GGPP 形成八氢番茄红素, 此过程也是进入类胡萝卜素生成路径的第一步。PSY 是植物类胡萝卜素生物合成的限速酶, 最先从番茄中克隆并得到验证^[17,18]。随后也在多种植物如玉米、水稻、小麦、胡萝卜、葡萄等中分离获得^[19-22]。在番茄中已

证实有 3 条 *PSY* 基因存在^[23], 其中 *PSY1* 在番茄成熟过程中上调表达, 与果实中番茄红素的积累密切相关^[24]; *PSY2* 主要在叶片细胞内表达, 参与叶绿体内类胡萝卜素的生成^[25]; *PSY3* 则被推测在胁迫条件下在番茄根部表达, 参与植物建立共生关系以及适应营养缺乏^[26-28]。

PSY 作为类胡萝卜素合成途径的关键酶, 其基因转录变化趋势与番茄红素含量具有一致性^[29], 它的缺失会阻碍番茄果实成熟过程中类胡萝卜素的合成, 而它的过表达则会增加包括番茄和马铃薯在内的多种作

物器官中类胡萝卜素的生成^[30,31]。果实的颜色主要取决于 *PSY1* 的表达^[32,33]。在玉米中, *PSY1* 仅在黄色胚乳中有表达, 而在类胡萝卜素缺乏的白色胚乳中无表达^[34]; 而在稻米中, *PSY1* 的过表达会导致 β -胡萝卜素积累, 从而使得白色胚乳变成黄色^[35]。Efremov 等^[36]对 4 个野生番茄品种和 1 个栽培品种的 *PSY1* 进行克隆及生物信息学分析结果表明, *PSY1* 具有品种和组织特异性, 与成熟果实中的类胡萝卜素含量直接相关; 且 *PSY1* 在红色栽培品种中的表达显著高于绿果野生番茄。此外, 红果番茄与黄果番茄的差别主要体现在番茄红素和 β -胡萝卜素的合成积累上, 成熟期红果番茄的含量是黄果番茄的 4~5 倍, 这也主要源于 *PSY1* 的表达差异^[37]。Chen 等^[31]发现了一个反式剪接的 *PSY1* 可以改变番茄果实的颜色, 该 *PSY1* 的过表达增加了黄果樱桃番茄中类胡萝卜素的含量并导致其果实呈现红色。

3.2 类胡萝卜素裂解双加氧酶 (CCD)

类胡萝卜素裂解双加氧酶 (Carotenoid Cleavage Dioxxygenase, CCD) 是类胡萝卜素裂解氧合酶 (Carotenoid Cleavage Oxygenases, CCO) 中重要的一支, 参与植物中多种类胡萝卜素的降解, 是控制类胡萝卜素降解速率和降异戊二烯类物质合成的关键酶。在拟南芥中, CCO 家族共有 9 条, 其中 4 条属于 CCD 亚家族 (*AtCCD1*、*AtCCD4*、*AtCCD7*、*AtCCD8*), 5 条属于 NCED 亚家族 (*AtNCED2*、*AtNCED3*、*AtNCED5*、*AtNCED6*、*AtNCED9*)。NCED 家族主要参与植物 ABA 的合成, CCD 主要催化类胡萝卜素在 9-10 和 9'-10' 位裂解产生降异戊二烯及其衍生物。CCD 在一些模式植物 (拟南芥^[38])、经济作物 (如玉米^[39]、水稻^[40]等)、花卉 (如菊花^[41]、兰花^[42]等) 和水果 (如西瓜^[43]、柑橘^[44]) 中已有过研究报道。拟南芥 *AtCCD1* 和 *AtCCD4* 均可裂解类胡萝卜素生成降异戊二烯类化合物。在欧亚种葡萄、柑橘和菊花花瓣等的研究中也证实了类胡萝卜素的降解速率是由 CCD 决定的^[38,41,44,45]。目前已报道的番茄中的 CCD 基因包括 *SICCD1a*、*SICCD1b*、*SICCD4a*、*SICCD4b*、*SICCD7* 和 *SICCD8*。其中 *SICCD7* 和 *SICCD8* 在番茄果实/植株的所有器官和组织中均有表达, 但在根中表达量最高, 主要参与独脚金内酯的合成^[46]。研究表明, 植物中的 CCD1 和 CCD4 通过降解类胡萝卜素调控植物颜色及风味, 与降异戊二烯类香气物质的合成密切相关。

番茄中的 *CCD1* 含有 2 条家族成员, 串联在同一条染色体上。*SICCD1a* 和 *SICCD1b* 序列长度分别为 10 635 bp 和 12 921 bp, 均含有 14 个外显子, 翻译的

氨基酸序列长度为 545 aa。研究表明, *SICCD1a* 在番茄的根部和老叶中表达量最高, 而 *SICCD1b* 则在成熟的红色果实中表达量最高。在不同植物中, CCD1 的主要裂解位点是 9,10 (9'-10') 碳双键。番茄的 *SICCD1*^[47]、月桂 (*Laurus nobilis*) 的 *LnCCD1*^[48]能裂解各种不同结构的顺式和全反式的类胡萝卜素以及各种形式的阿朴类胡萝卜素形成 α -紫罗酮、 β -紫罗酮等各种芳香型化合物以及 6-甲基-5-庚烯-2-酮和香叶醛^[49]。在番茄中, *LeCCD1b* 还能够催化紫黄质和新黄质在 9,10/9',10' 位断裂形成 5,6-环氧-3-羟基- β -紫罗酮。在葡萄果实中, *VvCCD1* 也能够催化玉米黄质的降解, 从而生成 3-羟基- β -紫罗兰酮。在番茄果实中, *SICCD1* 研究较多, 被认为与降异戊二烯类香气物质合成密切相关。Simkin 等^[50]的研究表明, *LeCCD1A* 和 *LeCCD1B* 的沉默则会导致 β -紫罗兰酮含量的降低。

番茄中有两条 *CCD4*, 为 *SICCD4a* 和 *SICCD4b*, 分别在雌蕊和老叶中表达量最高。研究结果表明, CCD1 主要定位在细胞质中, 而 *CCD4* 主要定位于类胡萝卜素大量合成的质体中, 比 CCD1 更能够催化裂解类胡萝卜素。同时, 由于 *CCD4* 功能的正常行使与功能缺失均会造成果实、花等器官颜色的变化, 其基因表达差异也是导致不同桂花品种颜色变化的关键因素^[51]。*CCD4* 已经被报道能够在藏红花^[52]、苹果^[53]、柑橘^[54]中分别降解番茄红素、 β -胡萝卜素、 ϵ -胡萝卜素, 并产生 6-甲基-5-庚烯-2-酮、 β -紫罗兰酮和 α -紫罗兰酮。有研究表明, 在葡萄果实中, 较高水平的降异戊二烯含量与 *VvCCD4b* 的上调表达密切相关^[55]。在番茄果实中, 普遍认为 *SICCD1* 与降异戊二烯类香气物质的合成相关, *SICCD4a* 和 *SICCD4b* 由于分别在花和叶片中表达量最高, 而在番茄果实中报道较少。Wei 等^[56]的研究表明 *SICCD4* 在番茄果实中同样有表达, 表达量低于 *SICCD1*, 但未进一步研究与降异戊二烯类香气物质合成的关系。因此, *SICCD4s* 在番茄果实降异戊二烯积累中的作用如何, 还需进一步探明。

4 番茄果实降异戊二烯的生物合成调控

4.1 品种因素

基因对果实挥发性香气物质组成起决定性作用。不同番茄品种降异戊二烯组成和含量有明显差异。常培培等^[57]对 5 种不同果色的樱桃番茄中的挥发性香气物质进行研究后表明, 品种因素对香气成分的种类和浓度影响差异较大, 特别是对以类胡萝卜素为主要合成前体而生成降异戊二烯及其衍生物的影响最为显著。降异戊二烯, 如香叶基丙酮、 β -紫罗兰酮和 β -环

柠檬醛,在红色、粉色果实品种中的含量要显著高于黄果和绿果樱桃番茄^[57]。Scott等^[58]对38个不同基因型的番茄果实挥发性物质进行测定,结果发现香气物质种类和含量差异显著,其中,6-甲基-5-庚烯-2-酮、 β -大马士酮、香叶基丙酮、 β -紫罗兰酮因受基因型影响含量差异很大。

4.2 环境因素

番茄香气物质的合成受到果实发育过程中温湿度、光照、栽培方式等环境因素的影响^[2]。有研究表明,温度可能在关键呈香物质合成中起到了重要作用。杨明惠等发现,不同栽培季节番茄果实芳香物质含量存在差异,春季栽培番茄由于相关酶活性较高,果实风味明显高于秋冬季节栽培的番茄^[59]。在20℃下转色的紫色番茄,风味指标较好^[60]。也有研究认为低温和高温均不利于番茄红素的合成,番茄红素在30℃以上停止合成,以25℃左右为宜^[61]。此外,番茄作为后熟型果实,采后低温贮藏也会抑制番茄果实挥发性芳香物质生物合成相关基因表达,Zou等^[62]的研究表明,相比于25℃,在10℃储藏的樱桃番茄中,有包含CCDI在内的33条基因表达显著降低,并导致了其代谢相关产物如假紫罗兰酮、 β -紫罗兰酮等含量的降低。低温暴露会导致风味物质包括6-甲基-5-庚烯-2-酮、 β -紫罗兰酮等含量的降低^[63,64];而过高的温度处理(如52℃处理5 min)同样会降低风味物质的积累^[65,66]。

光是调节色素和风味等次生代谢产物的重要环境因素。光照会影响番茄果实中类胡萝卜素的积累和香气物质含量的变化。番茄属中日性植物,对日照时间长短要求比较宽泛,最适宜的光照时间为12~16 h,适当增加光照时间,在一定程度上能促进植株生长,有助于番茄有机物的积累。而光照不足会引起番茄类胡萝卜素及风味物质含量的降低^[67]。Bertin等^[68]的实验表明,充足的日照环境可以提高采收期番茄果实中芳香物质合成的前体产物,包括脂肪酸及其衍生物、苯丙氨酸衍生物以及类胡萝卜素及衍生物的合成。所以,在适当时间段进行补光处理可以提高番茄果实番茄红素的浓度和相应芳香化合物的生成积累^[69]。补光5 h后对番茄红素含量影响较大,比对照组增高了69.5%的番茄红素含量^[70],这可能是由于补光处理可以诱导番茄果实中的光敏色素积累^[71],同时加剧番茄类胡萝卜素裂解双加氧酶(LeCCDs)对类胡萝卜素化学键的断裂作用^[72],从而引起了6-甲基-5-庚烯-2-酮和 β -紫罗兰酮含量的增加。

不同光质对番茄营养与风味品质影响也不同。在其他植物(如罗勒、甜菜)中,适当增加蓝光比例,

其类胡萝卜素的含量有所上升^[73,74],然而在番茄中,蓝光处理有利于提高番茄Vc及可溶性蛋白含量,红光则能极大的促进番茄红素的合成。研究表明,红色光质能促进番茄果实风味物质种类和含量的增加,其中,6-甲基-5-庚烯-2-酮的含量较白光增加了20.2%^[75]。Wang等^[76]的研究则认为夜间补充红蓝光(7:2)3 h,可显著提高番茄的风味品质。

此外,外源激素处理也会影响降异戊二烯的积累,如外源ABA处理可以促进樱桃番茄果实成熟过程中颜色的发育以及类胡萝卜素的积累。外源ABA还增加了 β -大马士酮(1.64倍)等挥发性化合物的积累,同时诱导了与挥发性香气物质生物合成途径有关的关键基因的表达^[77]。而外源生长素2,4-二氯苯氧乙酸则会通过抑制乙烯的生成和类胡萝卜素的积累来延缓樱桃番茄的成熟过程,同时影响降异戊二烯类物质(包括 β -大马士酮、 β -紫罗兰酮等)的含量^[78]。

4.3 分子水平调控

番茄类胡萝卜素代谢路径和挥发性芳香物质的生物合成均受光照、发育阶段、环境温度等诸多因素调控,由多种转录因子分别或共同调节特定的下游靶基因完成。番茄PSY活性受各种环境因素影响,如光强、气温、盐分、水份、光周期等。其中,受光照作用更为明显,如红光就可引起PSY的转录丰度上调,进而引起类胡萝卜素水平的增加。而高温会抑制PSY的表达,导致类胡萝卜素含量降低^[79,80]。目前,人们已经发现了许多干扰和控制类胡萝卜素生成的转录因子,如MADS-box家族、AP2/ERF家族、MYB家族等^[81]。其中,MADS-box家族是目前发现的能够影响类胡萝卜素代谢途径的转录因子中数量最大的一类。研究人员证实,MADS-RIN可以有效整合PSY1的启动子,进而调节类胡萝卜素的生物合成;但在其rin突变体的果实中基本检测不到PSY1的表达,果实中也基本缺乏番茄红素的合成^[82],所以,MADS-RIN对番茄果实类胡萝卜素代谢过程起到了促进作用^[83]。

在类胡萝卜素代谢路径中,与降异戊二烯类香气物质合成直接相关的就是CCD基因,但关于其在转录水平上的报道较少。植物顺式和反式作用元件主要负责基因的转录调控。启动子区域的顺式作用元件决定了时间和空间的基因表达模式,以及这些模式对胁迫的反应方式。在海棠中,干旱、涝渍和茉莉酸甲酯处理均会降低CCD7启动子的活性^[84]。而反式作用元件,尤其是转录因子,与顺式作用调控区域结合并影响基因表达。目前,对调控CCD表达的转录因子还知之甚少,仅在桂花、柑橘以及葡萄中有报道,这些

转录因子分别属于 WRKY 家族、ERF 家族和 MADS 家族。*OjWRKY3* 和 *OjERF61* 可以通过与桂花 *OjCCD4* 的启动子结合, 增强 *OjCCD4* 的表达, 导致类胡萝卜素的降解以及桂花花瓣中 β -紫罗兰酮的生成; 而 *CsMADS6* 可以与柑橘 *CsCCD1* 的启动子结合, 促进 *CsCCD1* 的表达^[85-87]。近期研究表明, 在葡萄果实中, 转录因子 *VvMADS4* 可以下调 *VvCCD4b* 的基因表达^[88], 从而抑制降异戊二烯的生物合成。然而, 目前还没有关于番茄中 *SICCDs* 转录调控的报道。此外, 以往的研究已报道了多种调控番茄类胡萝卜素合成的转录因子, 这些转录因子对类胡萝卜素降解生成降异戊二烯路径的代谢关键酶基因 (CCDs) 是否同样发挥作用尚无报道。

5 总结与展望

近年来, 对降异戊二烯类香气物质的研究不断深入, 涉及类胡萝卜素合成与降解代谢关键酶基因的克隆、表达和调控在多种植物中已有研究, 并证明了降异戊二烯类芳香物质是类胡萝卜素在 CCD 的作用下降解得到的产物, 其中起主要作用的是 CCD1 和 CCD4。尽管 CCD4 在多种植物中均被报道具有降解类胡萝卜素生成降异戊二烯的功能, 但在番茄中关于 *SICCD4* 鲜有研究。*SICCD4* 在番茄果实中的表达特性及在降异戊二烯类香气物质合成中的作用如何, 尚不明确。此外, 关于番茄中降异戊二烯类香气物质的研究尚需进一步深入, 对其合成关键基因 CCD 的启动子、转录因子研究仍然较少。系统分析番茄果实类胡萝卜素降解产物的积累变化规律以及转录调控过程, 将为番茄及其他园艺作物在改善果实风味品质等方面提供更为丰富的理论依据。

参考文献

- [1] Baldwin E A, Goodner K, Plotto A. Interaction of volatiles, sugars, and acids on perception of tomato aroma and flavor descriptors [J]. Journal of Food Science, 2008, 73(6): S294-307.
- [2] 张莉, 胡志峰, 邵景成, 等. 番茄果实风味的组成及其影响因素研究综述[J]. 甘肃农业科技, 2020, 539(12): 89-96.
- [3] LI J, DI T J, BAI J H. Distribution of volatile compounds in different fruit structures in four tomato cultivars [J]. Molecules, 2019, 24(14): 2594.
- [4] Rambla J L, Tikunov Y M, Monforte A J, et al. The expanded tomato fruit volatile landscape [J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65: 4613-4623.
- [5] Buttery R G, Seifert R M, Guadagni D G, et al. Characterization of additional volatile components of tomato [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 1971, 19(3): 524-529.
- [6] 王欢欢, 马越, 白冰, 等. 番茄果实呈香组分及其代谢途径研究进展[J]. 中国瓜菜, 2018, 31(12): 6-9.
- [7] Jeyaprakash S, Heffernan J E, Driscoll R H, et al. Impact of drying technologies on tomato flavor composition and sensory quality [J]. LWT - Food Science and Technology, 2020, 120: 108888.
- [8] Simkin A J, Schwartz S H, Auldrige M, et al. The tomato carotenoid cleavage dioxygenase 1 genes contribute to the formation of the flavor volatiles beta-ionone, pseudoionone, and geranylacetone [J]. Plant Journal, 2004, 40: 882-892.
- [9] Longo R, Carew A, Sawyer S, et al. A review on the aroma composition of *Vitis vinifera* L. Pinot noir wines: origins and influencing factors [J]. Critical Reviews in Food Science and Nutrition, 2020, 61(10): 1589-1604.
- [10] Ferrero-Del-Teso S, Arias I, Escudero A, et al. Effect of grape maturity on wine sensory and chemical features: the case of Moristel wines [J]. LWT - Food Science and Technology, 2019, 118: 108848.
- [11] Almaroai Y A, Eissa M A. Effect of biochar on yield and quality of tomato grown on a metal-contaminated soil [J]. Scientia Horticulture, 2020, 265: 109210-109216.
- [12] Alem H, Rigou P, Schneider R, et al. Impact of agronomic practices on grape aroma composition: a review [J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2019, 99(3): 975-985.
- [13] Parker M, Capone D L, Francis I L, et al. Aroma Precursors in grapes and wine: Flavor release during wine production and consumption [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2018, 66(10): 2281-2286.
- [14] Jia X, Dan Y, Yue Y, et al. Carotenoid-derived flavor precursors from avarrhoa carambola fresh fruit [J]. Molecules, 2019, 24(2): 256.
- [15] Lewinsohn E, Sitrit Y, Bar E, et al. Carotenoid pigmentation affects the volatile composition of tomato and watermelon fruits, as revealed by comparative genetic analyses [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2005, 53(8): 3142-3148.
- [16] Leng X, Wang P, Wang C, et al. Genome-wide identification and characterization of genes involved in carotenoid metabolic in three stages of grapevine fruit development [J]. Scientific Reports, 2017, 7(1): 4216.
- [17] Bramley P, Teulier C, Blain I, et al. Biochemical

- characterization of transgenic tomato plants in which carotenoid synthesis has been inhibited through the expression of antisense RNA topTOM5 [J]. *The Plant Journal*, 1992, 2(3): 343-349.
- [18] Ray J, Bird C, Maunders M, et al. Sequence of pTOM5, a ripening related cDNA from tomato [J]. *Nucleic Acids Research*, 1987, 15(24): 10587.
- [19] Li F, Vallabhaneni R, Yu J, et al. The maize phytoene synthase gene family: Overlapping roles for carotenogenesis in endosperm, photomorphogenesis, and thermal stress tolerance [J]. *Plant Physiology*, 2008, 147(3): 1334-1346.
- [20] Welsch R, Wüst F, Bär C, et al. A third phytoene synthase is devoted to abiotic stress-induced abscisic acid formation in rice and defines functional diversification of phytoene synthase genes [J]. *Plant Physiology*, 2008, 147(1): 367-380.
- [21] Just B J, Santos C A F, Fonseca M E N, et al. Carotenoid biosynthesis structural genes in carrot (*Daucus carota*): Isolation, sequence-characterization, single nucleotide polymorphism (SNP) markers and genome mapping [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 114(4): 693-704.
- [22] Young P R, Lashbrooke J G, Alexandersson E, et al. The genes and enzymes of the carotenoid metabolic pathway in *Vitis vinifera* L [J]. *BMC Genomics*, 2012, 13: 243.
- [23] Fantini E, Falcone G, Frusciante S, et al. Dissection of tomato lycopene biosynthesis through virus-induced gene silencing [J]. *Plant Physiology*, 2013, 163: 986-998.
- [24] Giuliano G. Plant carotenoids: Genomics meets multi-gene engineering [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2014, 19: 111-117.
- [25] Fraser P D, Kiano J W, Truesdale M R, et al. Phytoene synthase-2 enzyme activity in tomato does not contribute to carotenoid synthesis in ripening fruit [J]. *Plant Molecular Biology*, 1999, 48: 687-698.
- [26] Kachanovsky D E, Filler S, Isaacson T, et al. Epistasis in tomato color mutations involves regulation of phytoene synthase 1 expression by cis-carotenoids [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(46): 19021-19026.
- [27] Fantini E, Falcone G, Frusciante S, et al. Dissection of tomato lycopene biosynthesis through virus-induced gene silencing [J]. *Plant Physiology*, 2013, 163(2): 986-998.
- [28] Stauder R, Welsch R, Camagna M, et al. Strigolactone levels in dicot roots are determined by an ancestral symbiosis-regulated clade of the phytoene synthase gene family [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9.
- [29] Llorente B, D'Andrea L, Ruiz-Sola M A, et al. Tomato fruit carotenoid biosynthesis is adjusted to actual ripening progression by a light-dependent mechanism [J]. *The plant Journal*, 2016, 85(1): 107-119.
- [30] Ducreux L J M, Morris W L, Hedley P E, et al. Metabolic engineering of high carotenoid potato tubers containing enhanced levels of β -carotene and lutein [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56: 81-89.
- [31] Chen L, Li W, Li Y, et al. Identified trans-splicing of yellow-fruited tomato 2 encoding the phytoene synthase 1 protein alters fruit color by map-based cloning, functional complementation and RACE [J]. *Plant Molecular Biology*, 2019, 100: 647-658.
- [32] Kilambi H V, Manda K, Rai A, et al. Green-fruited *Solanum habrochaites* lacks fruit-specific carotenogenesis due to metabolic and structural blocks [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68: 4803-4819.
- [33] Osorio C E. The role of orange gene in carotenoid accumulation: Manipulating chromoplasts toward a colored future [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10.
- [34] Li F, Vallabhaneni R, Yu J, et al. The maize phytoene synthase gene family: Overlapping roles for carotenogenesis in endosperm, photomorphogenesis, and thermal stress tolerance [J]. *Plant Physiology*, 2008, 147(3): 1334-1346.
- [35] Paine J A, Shipton C A, Chaggar S, et al. Improving the nutritional value of golden rice through increased pro-vitamin A content [J]. *Nature Biotechnology*, 2005, 23(4): 482-487.
- [36] Efremov G I, Slugina M A, Shchennikova A V, et al. Differential regulation of phytoene synthase PSY1 during fruit carotenogenesis in cultivated and wild tomato species (*Solanum section Lycopersicon*) [J]. *Plants*, 2020, 9(9).
- [37] 陈云云. 番茄黄果突变体果实的基因差异表达研究[D]. 海口: 海南大学, 2013.
- [38] Antia R V, Elisabet E, Manuel R C. Phytoene synthase activity controls the biosynthesis of carotenoids and the supply of their metabolic precursors in dark-grown *Arabidopsis* seedlings [J]. *Plant Journal*, 2009, 60(3): 424-435.
- [39] Wong J C, Lambert R J, Wurtzel E T, et al. QTL and candidate genes phytoene synthase and ζ -carotene desaturase associated with the accumulation of carotenoids in maize [J]. *Tag Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 108(2): 349-359.
- [40] Welsch R, Wüst F, Bär C, et al. A third phytoene synthase is devoted to abiotic stress- induced abscisic acid formation in

- rice and defines functional diversification of phytoene synthase genes [J]. *Plant Physiology*, 2008, 147: 367-380.
- [41] Kishimoto S, Ohmiya A. Regulation of carotenoid biosynthesis in petals and leaves of chrysanthemum (*Chrysanthemum morifolium*) [J]. *Physiologia Plantarum*, 2006, 128(3): 436-447.
- [42] Chiou C Y, Pan H A, Chuang Y N, et al. Differential expression of carotenoid-related genes determines diversified carotenoid coloration in floral tissues of *Oncidium cultivars* [J]. *Planta*, 2012, 232(4): 937-948.
- [43] Bang H, Kim H, Leskovar D I, et al. Duplication of the phytoene synthase gene in the carotenoid biosynthetic pathway of watermelon [J]. *Hort Science*, 2006, 41(4): 967-1012.
- [44] Ikoma Y, Komatsu A, Kita M, et al. Expression of a phytoene synthase gene and characteristic carotenoid accumulation during citrus fruit development [J]. *Physiologia Plantarum*, 2001, 111(2): 232-238.
- [45] Mathieu S, Terrier N, Procureur J, et al. A carotenoid cleavage dioxygenase from *Vitis vinifera* L.: Functional characterization and expression during grape berry development in relation to C13-norisoprenoid accumulation [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56(420): 2721-2731.
- [46] Dun E A, Brewer P B, Beveridge C A. Strigolactones: Discovery of the elusive shoot branching hormone [J]. *Trends in Plant Science*, 2009, 14(7): 364-372.
- [47] Ilg A, Bruno M, Beyer P, et al. Tomato carotenoid cleavage dioxygenases 1A and 1B: Relaxed double bond specificity leads to a plenitude of dialdehydes, mono-apocarotenoids and isoprenoid volatiles [J]. *FEBS Open Bio*, 2014, 4: 584-593.
- [48] Yahyaa M, Berim A, Isaacson T, et al. Isolation and functional characterization of carotenoid cleavage dioxygenase-1 from *Laurus nobilis* L. (Bay Laurel) fruits [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2015, 63: 8275-8282.
- [49] Ilg A, Beter P, Al-Babili S. Characterization of the rice carotenoid cleavage dioxygenase 1 reveals a novel route for geranial biosynthesis [J]. *FEBS Journal*, 2009, 276: 736-747.
- [50] Simkin A J, Underwood B A, Auldridge M, et al. Circadian regulation of the *phccd1* carotenoid cleavage dioxygenase controls emission of β -ionone, a fragrance volatile of petunia flowers [J]. *Plant Physiology*, 2004, 136: 3504-3514.
- [51] Wang Y, Zhang C, Dong B, et al. Carotenoid accumulation and its contribution to flower coloration of *Osmanthus fragrans* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1499.
- [52] Rubio-Moraga A, Rambla J L, Fernández-De-Carmen A, et al. New target carotenoids for CCD4 enzymes are revealed with the characterization of a novel stress-induced carotenoid cleavage dioxygenase gene from *Crocus sativus* [J]. *Plant Molecular Biology*, 2014, 86(4-5): 555-569.
- [53] Huang F C, Molnar P, Schwab W et al. Cloning and functional characterization of carotenoid cleavage dioxygenase 4 genes [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60: 3011-3022.
- [54] Zheng X, Zhu K, Sun Q, et al. Natural variation in CCD4 promoter underpins species-specific evolution of red coloration in Citrus pee [J]. *Molecular Plant*, 2019, 12(9): 1294-1307.
- [55] Chen W K, Yu K J, Liu B, et al. Comparison of transcriptional expression patterns of carotenoid metabolism in 'Cabernet Sauvignon' grapes from two regions with distinct climate [J]. *J. Plant Physiol.* 2017, 213: 75-86.
- [56] Wei Y, Wan H, Wu Z, et al. A comprehensive analysis of carotenoid cleavage dioxygenases genes in *Solanum lycopersicum* [J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2016, 34(2): 512-523.
- [57] 常培培,梁燕,张静,等.5种不同果色樱桃番茄品种果实挥发性物质及品质特性分析[J].食品科学,2014,35(22):215-221.
- [58] Baldwin E A, Scott J W, Bai J. Sensory and chemical flavor analyses of tomato genotypes grown in Florida during three different growing seasons in multiple years [J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2015, 140(5): 490-503.
- [59] 杨明惠,陈海丽,唐晓伟,等.不同栽培季节番茄果实芳香物质的比较[J].中国蔬菜,2009,18:8-13.
- [60] 田守波,张艳辉,朱为民,等.不同转色温度对紫色番茄果实品质的影响[J].上海农业学报,2022,38(2):42-46.
- [61] Schreiner M, Huyskens-Keil S. Phytochemicals in fruit and vegetables: health promotion and postharvest elicitors [J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2006, 25(3): 267-278.
- [62] Zou J, Chen J, Tang N, et al. Transcriptome analysis of aroma volatile metabolism change in tomato (*Solanum lycopersicum*) fruit under different storage temperatures and 1-MCP treatment [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2018, 135: 57-67.
- [63] Wang L, Baldwin E A, Zhao W, et al. Suppression of volatile production in tomato fruit exposed to chilling temperature and alleviation of chilling injury by a pre-chilling heat treatment [J]. *LWT Food Science and Technology*, 2015,

- 62(1): 115-121.
- [64] Maul F, Sargent S, Sims C, et al. Tomato flavor and aroma quality as affected by storage temperature [J]. Journal of Food Science, 2000, 65(7): 1228-1237.
- [65] Bai J, Baldwin E A, Imahori Y, et al. Chilling and heating may regulate C6 volatile aroma production by different mechanisms in tomato (*Solanum lycopersicum*) fruit [J]. Postharvest Biology and Technology, 2011, 60(2): 111-120.
- [66] Wang L, Baldwin E A, Bai J. Recent advance in aromatic volatile research in tomato fruit: The metabolisms and regulations [J]. Food and Bioprocess Technology, 2016, 9(2): 203-216.
- [67] Yoo H J, Kim J H, Park K S, et al. Light-controlled fruit pigmentation and flavor volatiles in tomato and bell pepper [J]. Antioxidants, 2020, 9(14).
- [68] Bertin N, M Génard. Tomato quality as influenced by preharvest factors [J]. Scientia Horticulturae, 2018, 233: 264-276.
- [69] 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.
- [70] 刘露.不同留果穗数和不同补光时间对番茄品质及产量的影响[D].杨凌:西北农林科技大学,2018.
- [71] George B, Kaur C, Khurdiya D S, et al. Antioxidants in tomato (*Lycopersium esculentum*) as a function of genotype [J]. Food Chemistry, 2004, 84(1): 45-51.
- [72] Socaci S A, Socaci C, Murean C, et al. Chemometric discrimination of different tomato cultivars based on their volatile fingerprint in relation to lycopene and total phenolics content [J]. Phytochemical Analysis, 2014, 25(2): 161-169.
- [73] Lin K H, Huang M Y, Hsu M H. Morphological and physiological response in green and purple basil plants (*Ocimum basilicum*) under different proportions of red, green, and blue LED lightings [J]. Scientia Horticulturae, 2021, 275: 109677.
- [74] Samuolienė G, Viršilė A, Brazaitytė A, et al. Blue light dosage affects carotenoids and tocopherols in microgreens [J]. Food Chemistry, 2017, 28: 50-56.
- [75] 杨忠武,刘翼,金卓君,等.光质对番茄营养与风味品质的影响[J].中国农学通报,2020,36(34):140-147.
- [76] Wang S, Jin N, Jin L, et al. Response of tomato fruit quality depends on period of LED supplementary light [J]. Frontiers in Nutrition, 2022, 9: 833723.
- [77] Wu Q, Tao X, Ai X, et al. Contribution of abscisic acid to aromatic volatiles in cherry tomato (*Solanum lycopersicum* L.) fruit during postharvest ripening [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2018, 130: 205-214.
- [78] Wu Q, Tao X, Ai X, et al. Effect of exogenous auxin on aroma volatiles of cherry tomato (*Solanum lycopersicum* L.) fruit during postharvest ripening [J]. Postharvest Biology and Technology, 2018, 146: 108-116.
- [79] Welsch R, Beyer P, Huguency P, et al. Regulation and activation of phytoene synthase, a key enzyme in carotenoid biosynthesis, during photomorphogenesis [J]. Planta, 2000, 211(6): 846-854.
- [80] Cazzonelli C I, Pogson B J. Source to sink: regulation of carotenoid biosynthesis in plants [J]. Trends in Plant Science, 2010, 15(5): 266-274.
- [81] 于菁文,张奕,胡鑫,等.番茄果实中类胡萝卜素合成与调控的研究进展[J].中国蔬菜,2019,7:23-35.
- [82] Li L, Wang X, Zhang X, et al. Unraveling the target genes of RIN transcription factor during tomato fruit ripening and softening [J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2017, 97(3): 991-1000.
- [83] Dong T, Hu Z, Deng L, et al. A tomato MADS-box transcription factor, SIMADS1, acts as a negative regulator of fruit ripening [J]. Plant Physiology, 2013, 163: 1026-1036.
- [84] Yue Z, Liu H, Ma F. The Malus carotenoid cleavage dioxygenase 7 is involved in stress response and regulated by basic pentacysteine 1 [J]. Scientia Horticulturae, 2015, 192: 264-270.
- [85] Han Y, Wang H, Wang X, et al. Mechanism of floral scent production in *Osmanthus fragrans* and the production and regulation of its key floral constituents, β -ionone and linalool [J]. Horticulture Research, 2019, 6: 106.
- [86] Han Y, Wu M, Cao L, et al. Characterization of OfWRKY3, a transcription factor that positively regulates the carotenoid cleavage dioxygenase gene OfCCD4 in *Osmanthus fragrans* [J]. Plant Molecular Biology, 2016, 91(4-5): 485-496.
- [87] Lu S, Zhang Y, Zhu K, et al. The citrus transcription factor CsMADS6 modulates carotenoid metabolism by directly regulating carotenogenic genes [J]. Plant Physiology, 2018, 176: 2657-2676.
- [88] Meng N, Wei Y, Gao Y, et al. Characterization of transcriptional expression and regulation of carotenoid cleavage dioxygenase 4b in grapes [J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 483.