

## 梅花花朵香气成分时空动态变化的研究

赵印泉<sup>1,2,3</sup> 潘会堂<sup>1</sup> 张启翔<sup>1</sup> 潘才博<sup>1</sup> 蔡明<sup>1</sup>

(1 北京林业大学园林学院, 国家花卉工程技术研究中心 2 绵阳师范学院城乡建设与规划学院 3 成都理工大学地球科学学院)

摘要: 为了研究梅花香气成分的时空动态变化, 以‘三轮玉蝶’梅花朵为材料, 采用顶空-固相微萃取与气相色谱-质谱联用技术, 对 5 个阶段的花朵及不同花器官释放的香气成分进行了分析。结果表明: 从梅花开花的 5 个阶段共鉴定出 33 种化合物, 乙酸苯甲酯、丁子香酚和乙酸己酯是构成‘三轮玉蝶’梅花朵香气的重要成分。在梅花开花过程中, 花香化合物释放存在 4 种趋势, 乙酸苯甲酯呈现低-高一低的动态趋势, 苯甲醛呈现高一低-高的趋势,  $\alpha$ -蒎烯、蒎烯、柠檬烯和樟脑 4 个单萜类化合物呈现高一低的趋势, 丁子香酚呈现低-高的趋势, 梅花复杂的花香调节模式致使不同开花时期的香气成分和含量产生变化。从梅花不同花器官中检测出 27 种化合物, 不同的部位释放的化合物的种类和相对含量有很大的差异。花瓣主要释放芳香族化合物和脂肪酸衍生物, 雄蕊主要释放芳香族化合物, 花萼、花盘和雌蕊群释放的化合物类型较广, 单萜化合物在此部位检测到。在开花的第 4 阶段, 花萼、花盘和雌蕊群释放低含量的丁子香酚和高含量的乙酸己酯可能是引诱蜜蜂觅食的重要信号。

关键词: 梅花; 花香; 顶空-固相微萃取

中图分类号: S685.17 文献标志码: A 文章编号: 1000-1522(2010)04-0201-06

ZHAO Yin-quan<sup>1,2,3</sup>; PAN Hui-tang<sup>1</sup>; ZHANG Qi-xiang<sup>1</sup>; PAN Cai-bo<sup>1</sup>; CAI Ming<sup>1</sup>. **Dynamics of fragrant compounds from *Prunus mume* flowers.** *Journal of Beijing Forestry University* (2010) 32(4) 201-206 [Ch, 41 ref. ]

1 National Engineering Research Center for Floriculture, College of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, 100083, P. R. China;

2 College of Urban and Rural Construction, Mianyang Normal University, Sichuan, 621000, P. R. China;

3 College of Earth Sciences, Chengdu University of Technology, 610059, P. R. China.

The floral fragrance emitted at five stages of flower development and from different flower parts of *Prunus mume* ‘Sanlun Yudie’ were investigated using headspace solid-phase microextraction (HS-SPME) and gas chromatography-mass spectrometry (GC-MS). Thirty-three volatile compounds were identified, of which three, i. e. benzyl acetate, eugenol and n-hexyl acetate were the major components for floral fragrance of *P. mume* ‘Sanlun Yudie’. Four emission trends of these volatile compounds were observed at five flowering stages. Emission of benzyl acetate was low-high-low, while that of benzaldehyde showed a high-low-high pattern. Concentrations of four monoterpenes, i. e.  $\alpha$ -pinene, camphene, limonene and camphor, showed a high-low trend and that of eugenol was low-high. The complex biosynthesis of fragrant compounds from mei flowers resulted in a wide diversity of volatile chemicals with various levels of concentrations. Twenty-seven volatile compounds from excising floral parts, i. e. petals, stamens and sepals + nectar + gynoecium, were identified. Petals mainly produced fatty acid derivatives and aromatic compounds, while pollen emitted aromatic compounds. Sepals + nectar +

收稿日期: 2009-08-21

基金项目: “十一五”国家科技支撑计划项目(2006BAD13B07)、北京市教委共建项目“梅花远缘杂交新品种选育及核心种质的保存繁殖与示范”、北京城市生态环境建设产学研联合培养研究生基地项目。

第一作者: 赵印泉, 博士, 讲师。主要研究方向: 园林植物。电话: 010-82380563 Email: zhaoyinquan@163.com 地址: 100083 北京市清华东路 35 号北京林业大学园林学院。

责任作者: 张启翔, 教授, 博士生导师。主要研究方向: 园林植物种质资源与育种。电话: 010-62338005 Email: zqx@bjfu.edu.cn 地址: 同上。

本刊网址: <http://www.bjfjournal.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

gynoecium released more volatile compounds than those from petals and pollen. Monoterpenes were only found in sepals + nectar + gynoecium. Emission of low concentrations of eugenol and high concentrations of n-hexyl acetate at fully opened flowers provides signals to nectar-feeding honeybees.

**Key words** *Prunus mume*; floral fragrance; HS-SPME

观赏植物花朵释放的香气是构成观赏植物品质的重要因素<sup>[1]</sup>。长期以来,观赏植物育种普遍关注花型、花色、瓶插寿命和抗性性状改良,花香性状被忽视<sup>[2]</sup>,许多重要的观赏植物如现代月季(*Rosa hybrida*)、香石竹(*Dianthus caryophyllus*)等原有的香气基本丧失<sup>[3-4]</sup>,这种原因还不清楚<sup>[5]</sup>。植物花朵香气成分是植物次生代谢产物<sup>[6]</sup>,主要由芳香族化合物、萜烯类化合物和脂肪酸衍生物等分子量较低(30~300)、易挥发的化合物构成<sup>[7]</sup>,它们在植物传粉过程中担任重要的角色。开花过程中,香气化合物的种类、强度和比例对引诱传粉者觅食非常重要<sup>[8]</sup>,这使得近年来花香化合物的时空变化、昼夜节律等释放生理方面的研究成为关注的重点<sup>[9-11]</sup>,并为花香化合物基因的代谢与调控提供理论依据<sup>[12]</sup>。因此,植物花香化合物的时空变化研究具有园艺学和生物学两方面的意义。

梅花(*Prunus mume* Sieb. et Zucc.)属蔷薇科(Rosaceae)、李属(*Prunus*)早春开花的观赏植物,是我国的传统名花,具有怡人的香气,深受广大人民的喜爱<sup>[13]</sup>,但梅花抗寒性较差,通过与紫叶李(*Prunus cerasifera* 'Pissardii')、杏(*P. armeniaca*)等近缘种杂交,选育出樱李梅系和杏梅系等众多抗寒性强的梅花品种,基本解决了梅花抗寒的问题,但这些杂交种丧失了真梅系品种具有香气的特点<sup>[14]</sup>。国内外梅花香气的研究主要集中在花香成分的鉴定方面<sup>[15-18]</sup>,对梅花香气成分的时空动态变化等方面的研究还未见报道。本研究以‘三轮玉蝶’梅(*P. mume* 'Sanlun Yudie')为材料,通过顶空-固相微萃(SPME)与气相色谱-质谱(GC-MS)联用,研究梅花开花进程中花香成分的时空动态变化,从而确定构成梅花花香的重要化合物,探寻这些化合物时空变化的规律,旨在为梅花重要花香化合物的分子调控机制提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

新鲜的‘三轮玉蝶’梅花朵取自北京林业大学校园,试验在北京林业大学生物中心分析测试实验室完成,时间为2009年3月20—27日开花期。

### 1.2 试验方法

‘三轮玉蝶’梅花朵采后立即放入22 mL的采样瓶,密封平衡10 min,温度为(20±5)℃。将型号

为DVB-CAR-PDMS 50/30 μm的SPME纤维头通过聚四氟乙烯隔垫插入到采样瓶中,置于花朵上方1 cm左右,吸附30 min,然后将纤维头插入GC进样口,解吸5 min,首次使用的SPME纤维头在进样口中270℃活化1 h,以后在每次进样后都活化5 min。采集3次梅花花朵进行平行重复试验,同时吸附采样瓶空气作为空白对照。为了进行定性分析,将C8~C20的正构烷烃作为标准品,加入到有梅花花朵的采样瓶中收集后一同进样分析。手动采样器和采样瓶由美国Supelco公司生产。GC是CE Instruments公司生产的TraceTm2000型仪器,MS是Finnigan Thermo-Quest公司生产的Voyager MS。色谱条件:VF-5 ms (Varian Inc, USA)毛细管色谱柱(5%苯基+95%二甲基聚硅氧烷),长30 m,内径0.25 mm,液膜厚0.25 μm,载气He,不分流,恒流0.8 mL/min,进样口250℃,接口250℃,柱温起始温度40℃保持1 min,以10℃/min升温至280℃,最后以10℃/min保持5 min。质谱条件:源温190℃,电离方式EI,电子能量70 eV,扫描质量范围29~540 amu,扫描每次0.5 s,灯丝发射电流:150 μA。采用Xcalibur 1.2版本软件及Nist 98图谱库对香气成分进行检索,结合保留时间计算化合物的保留指数(Kováts retention indices)<sup>[19]</sup>与资料<sup>[20]</sup>进行定性。依据总离子流各色谱峰平均峰面积,并通过面积归一化法,计算各组分的相对百分含量进行半定量分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 梅花花朵香气构成分析

为了研究梅花开花过程中花香化合物的变化,按照开花进程将‘三轮玉蝶’梅开花分为5个不同发育阶段:1)花瓣、萼片紧紧包裹;2)花瓣、花萼松动,可见雄蕊;3)花萼、花瓣半张开,花药未开裂;4)花萼、花瓣完全张开,花药开裂;5)花萼、花瓣反卷并开始脱落,花药皱缩。从‘三轮玉蝶’梅开花的5个阶段共鉴定出33种化合物,从第1阶段到第5阶段依次是18、23、25、27和21种(见表1)。来源于甲羟戊酸途径(mevalonic acid pathway)和甲基-赤藓糖醇-磷酸途径(methyl-erythritol-phosphat, MEP)的萜烯类化合物9种,包括α-蒎烯、蒎烯、6-甲基-5-庚烯-2-酮、月桂烯、柠檬烯、樟脑、二氢-α-紫罗

兰酮、Trans-香叶基丙酮和  $\beta$ -紫罗兰酮。来源于脂  
氧合酶途径 (lipoxygenase pathway) 的脂肪酸衍生物  
9 种,包括乙酸异戊酯、乙酸戊酯、乙酸叶醇酯、乙酸  
己酯、乙酸-2-己烯酯、壬醛、乙酸庚酯、癸醛和乙酸

辛酯。其他 15 种化合物为来源于莽草酸途径  
(shikimic acid pathway) 的苯基/苯丙烷类芳香族化  
合物。所鉴定的花朵挥发物广泛分布于各种植物  
之中<sup>[21]</sup>。

表 1 ‘三轮玉蝶’梅花朵 5 个发育阶段及不同部位花香成分

Tab. 1 Fragrant compounds from fresh flowers at five developmental stages and different flower parts of *P. mume* ‘Sanlun Yudie’

保留 指数	香气成分	分子量	相对百分含量/%							
			发育阶段					花器官		
			1	2	3	4	5	花瓣	雄蕊	花萼+花 盘+雌蕊
	乙酸异戊酯 Isopentyl acetate	130	-	-	0.05	0.20	0.26	-	-	<0.01
927	乙酸戊酯 n-Amyl acetate	130	0.07	0.03	0.04	0.09	0.10	0.01	-	-
944	$\alpha$ -蒎烯 $\alpha$ -Pinene	136	2.11	0.57	0.27	0.10	-	-	-	1.81
960	蒎烯 Camphene	136	3.01	0.81	0.42	0.19	-	-	-	2.89
974	苯甲醛 Benzaldehyde	106	2.46	1.28	1.13	2.52	3.17	18.87	-	5.32
992	6-甲基-5-庚烯-2-酮 6-Methyl-5-heptene-2-one	128	0.04	-	-	<0.01	-	-	-	0.31
992	月桂烯 Myrcene	136	0.05	0.08	-	-	-	-	-	-
1 010	乙酸叶醇酯 cis-3-Hexenyl acetate	142	0.73	0.59	0.36	0.60	0.58	0.24	-	0.47
1 019	乙酸己酯 n-Hexyl acetate	144	0.30	0.26	0.17	0.60	0.21	0.31	-	4.88
1 022	乙酸-2-己烯酯 2-Hexen-1-ol acetate	142	1.32	0.50	0.28	1.87	1.55	2.32	-	2.72
1 037	柠檬烯 Limonene	136	2.71	0.11	0.04	0.01	-	-	-	0.39
1 046	苯甲醇 Benzyl alcohol	108	4.88	7.50	6.89	8.85	22.48	10.98	-	22.01
1 091	对甲氧基苯酚 Phenol 2-methoxy-	124	-	-	-	0.07	-	0.01	-	-
1 097	苯甲酸甲酯 Methyl benzoate	136	-	-	-	-	0.01	-	-	-
1 110	壬醛 Nonanal	142	0.16	0.05	0.03	0.04	0.02	0.10	-	0.14
1 115	乙酸庚酯 n-Heptyl acetate	158	-	-	<0.01	0.01	0.01	0.01	-	-
1 160	樟脑 Camphor	152	0.24	0.12	0.05	<0.01	<0.01	-	-	0.30
1 176	乙酸苯甲酯 Benzyl acetate	150	81.39	87.04	88.52	82.97	67.03	63.18	94.77	58.20
1 202	水杨酸甲酯 Methyl salicylate	152	-	-	0.01	-	-	0.06	-	0.04
1 203	对-烯丙基茴香醚 Anisole, p-allyl-	148	-	0.03	0.14	0.09	0.69	0.17	0.09	0.05
1 208	癸醛 Decanal	156	0.14	0.03	0.03	0.02	<0.01	0.03	0.07	0.05
1 213	乙酸辛酯 n-Octyl acetate	172	-	0.01	0.02	0.02	0.01	-	-	-
1 263	4-(2-丙烯基)苯酚 Phenol 4-(2-propenyl)-	134	-	-	0.06	0.13	0.81	0.17	0.06	-
1 306	2-甲基萘 Naphthalene 2-methyl-	142	-	-	-	0.03	-	-	-	-
1 359	丁香香酚 Eugenol	164	-	0.79	1.36	1.36	1.96	3.24	4.81	0.44
1 407	甲基丁香酚 Benzene 1,2-dimethoxy-4-(2-propenyl)-	178	-	-	0.02	0.02	0.01	0.02	0.03	-
1 416	{Z}-异丁香酚 Phenol 2-methoxy-4-propenyl-, {Z}	164	0.10	0.02	0.02	0.04	0.02	0.03	0.03	-
1 441	二氢- $\alpha$ -紫罗兰酮 Dihydro- $\alpha$ -ionone	194	0.04	0.04	0.01	-	-	-	0.01	-
1 452	Trans-香叶基丙酮 Trans-geranylacetone	194	0.26	0.01	-	0.01	0.01	-	0.02	-
1 461	乙酸肉桂酯 Cinnamylalcohol acetate	176	-	0.01	-	-	-	-	-	-
1 464	{E}-异丁香酚 Phenol 2-methoxy-4-propenyl-, {E}	164	-	-	-	0.14	1.07	0.26	0.08	-
1 486	$\beta$ -紫罗兰酮 $\beta$ -Ionone	192	-	0.09	0.04	0.02	-	-	0.02	-
1 505	2- $\beta$ -叔丁基对甲酚 Butylated hydroxytoluene	220	-	0.02	0.02	-	-	-	-	-

特征香气是由多种香气挥发物共同作用的结果,某种化合物对香气的作用取决于阈值和它的实际浓度,即香气值 = 实际浓度 / 阈值,只有较高的香气值才是这种香气的特征香气<sup>[22]</sup>。乙酸苯甲酯具有甜的、新鲜的茉莉花香,是‘三轮玉蝶’梅花朵香气成分中含量最高的化合物,较低阈值(2.6 mg/L),具有较高的香气值<sup>[23]</sup>,是梅花香气构成的重要化合物。丁香香酚具有浓郁的丁香香味,较高的相

对含量,阈值为 0.006 ~ 0.030 mg/L<sup>[24]</sup>,也是梅花香气构成的重要成分。尽管乙酸己酯相对含量较低,但乙酸己酯的阈值很低(0.002 mg/L)<sup>[24]</sup>,乙酸己酯香气特点是甜的、令人愉快的水果香气,具有较高的香气值,对梅花的香气构成具有重要的作用。这些化合物是构成梅花花朵香气的重要组分。

## 2.2 不同开花时期花朵香气成分动态变化

‘三轮玉蝶’梅花朵主要的挥发物由芳香族化

合物构成,相对百分含量从开花第1阶段的88.83%到第5阶段的98.17%,不同开花阶段化合物组分及含量存在一定的变化。‘三轮玉蝶’梅花香化合物在开花过程中有4种释放趋势,从表1可以看出,在开花的5个阶段,乙酸苯甲酯贡献总花香的相对百分含量从67.03%至88.52%,随着开花的进程,乙酸苯甲酯的相对百分含量呈现低—高一—低的动态变化。苯甲醛相对百分含量在1.13%~3.17%波动,与乙酸苯甲酯的变化规律相反,随着开花的进程,苯甲醛相对百分含量呈现高一—低—高的动态变化。 $\alpha$ -蒎烯、苜烯、柠檬烯和樟脑4个单萜类化合物的相对百分含量在花朵发育第1阶段达到最高峰,随着开花的进程,其含量逐渐减少,直到未检测到这些化合物的存在。与单萜类化合物释放的趋势相反,丁子香酚相对百分含量随着开花的进程逐渐升高,到第5阶段达到最高。

### 2.3 不同花器官释放的花香成分变化

为了确定梅花花香成分释放的部位,参照Dobson等<sup>[25]</sup>方法,将‘三轮玉蝶’梅花朵分成3个部分,即花瓣、雄蕊和其他部位(包括花萼、花盘和雌蕊群)。从‘三轮玉蝶’梅不同花器官中检测出27种化合物,其中花瓣检测出18种,雄蕊11种,花萼、花盘和雌蕊群检测出17种(见表1)。

总体来讲,乙酸苯甲酯是花器官释放的主要化合物,花瓣相对百分含量为63.18%,雄蕊为94.77%,花萼、花盘和雌蕊群为58.20%。不同的部位释放化合物的种类和相对含量有很大的差异,花瓣主要释放芳香族化合物和脂肪酸衍生物,不释放萜烯类化合物,含量大于1%的化合物有苯甲醛、乙酸-2-己烯酯、苯甲醇、乙酸苯甲酯、丁子香酚和反异丁子香酚。雄蕊主要释放芳香族化合物,相对含量高达99.87%,主要由乙酸苯甲酯(94.77%)和丁子香酚(4.81%)构成,此外还含有微量的二氢- $\alpha$ -紫罗兰酮、 $\beta$ -紫罗兰酮和葵醛。花萼、花盘和雌蕊群释放的化合物类型较广,含量较高的有 $\alpha$ -蒎烯、苜烯、苯甲醛、乙酸己酯、乙酸苯甲酯、乙酸-2-己烯酯、苯甲醇和乙酸苯甲酯。与花朵、花瓣和雄蕊相比,花萼、花盘和雌蕊群释放的乙酸己酯相对百分含量较高,达4.88%。大多数的萜烯类化合物如 $\alpha$ -蒎烯、苜烯、柠檬烯和樟脑等单萜类化合物仅在花萼、花盘和雌蕊中发现。

## 3 结论与讨论

乙酸苯甲酯、丁子香酚和乙酸己酯是构成‘三轮玉蝶’梅花朵香气的重要成分,不同部位释放的香气成分的种类和相对含量有很大的差异:花瓣主

要释放芳香族化合物和脂肪酸衍生物,不释放萜烯类化合物;雄蕊主要释放芳香族化合物;花萼、花盘和雌蕊群释放的化合物分布种类较广,单萜化合物仅在花萼、花盘和雌蕊群发现。梅花开花的不同阶段香气成分的种类和相对含量也有一定差异,主要的化合物释放有4种趋势。

乙酸苯甲酯是许多植物<sup>[7,25]</sup>、成熟的水果和香水的重要香气成分<sup>[26-27]</sup>。在梅花开花的不同阶段,乙酸苯甲酯的相对百分含量从67.03%至88.52%,动态变化呈现低—高一—低的过程。乙酸苯甲酯在完整的花朵中最高相对含量达88.52%,花瓣为63.18%,雄蕊为94.77%,花萼、花盘和雌蕊群为58.20%。在仙女扇(*Clarkia breweri*)中,乙酸苯甲酯释放也是低—高一—低趋势<sup>[28]</sup>,受到苯甲醇乙酰转移酶(benzylalcohol acetyltransferase, BEAT)基因的调控,与BEAT基因的mRNA表达量呈正相关<sup>[29]</sup>。苯甲醛贡献的花香相对百分含量从1.13%至3.17%,与乙酸苯甲酯释放动态变化过程相反,呈现高一—低—高的过程;苯甲醇没有很明显的变化规律,但在开花最后阶段相对百分含量最高。研究表明,在植物体内,苯甲醛、苯甲醇和乙酸苯甲酯三者之间通过两步反应完成,在NADP/NAD依赖的脱氢酶作用下,苯甲醛作为底物通过可逆的脱氢氧化反应形成苯甲醇<sup>[30]</sup>,苯甲醇在苯甲醇乙酰转移酶催化下,通过酰基化作用形成乙酸苯甲酯<sup>[29]</sup>,表示苯甲醛、苯甲醇和乙酸苯甲酯三者的含量存在某种联系。本研究结果也表明:当乙酸苯甲酯相对含量最高时,苯甲醛和苯甲醇相对含量最低或者次低;当乙酸苯甲酯相对含量最低时,两者的含量最高。

$\alpha$ -蒎烯、苜烯、柠檬烯和樟脑4个单萜类化合物在梅花开花进程中的释放动态变化基本同步,随着开花的进程相对百分含量逐渐减少。这种同步的变化可能与单萜类化合物拥有共同的前体物质——牻牛儿基焦磷酸(geranyl pyrophosphate, GPP)有关<sup>[31-32]</sup>,这些单萜化合物的含量与GPP合成酶基因的mRNA和蛋白水平呈正相关<sup>[33]</sup>。本研究同时也发现4种单萜类化合物仅在花萼、花盘和雌蕊群释放,表明调控这些化合物的基因可能具有器官的特异性。

丁子香酚有强烈的丁香气味,是很多植物的香气成分<sup>[25,34-35]</sup>,具有抗虫、杀菌的作用<sup>[36]</sup>。在仙女扇、矮牵牛(*Petunia hybrida*)等植物的花器官中,丁子香酚主要在雄蕊和花瓣产生,丁子香酚合成酶(eugenol synthase, EGS)在雄蕊和花瓣表达<sup>[37]</sup>。在梅花开花过程中,丁子香酚相对百分含量随着开花的进程逐渐升高,到第5阶段达到最高。丁子香酚

在完整的花朵含量为 1.36% ,花瓣为 3.24% ,雄蕊为 4.81% ,而在花萼、花盘和雌蕊群中,相对含量仅为 0.44% ,明显低于花朵、花瓣和雄蕊,表明丁子香酚在花瓣和雄蕊释放强度更高。

乙酸己酯释放香甜的气味,在开花的第 4 阶段含量为 0.60% ,高于其他 4 个开花的阶段。梅花的花萼、花盘和雌蕊群中释放的乙酸己酯相对含量比其他部位高得多,相对含量高达 4.88% ,而完整的花朵为 0.60% ,花瓣为 0.31% ,雄蕊中没有检测到。蜜蜂 (*Apis mellifica*) 通常在梅花开花的第 3~4 阶段,以花盘部位产生的蜜露为食,此部位产生香甜气味的乙酸己酯含量最高,而抗虫作用的丁子香酚含量最低,可能是引诱蜜蜂觅食的重要信号。

总体来说,梅花开花的不同部位和不同阶段,释放香气成分的种类和相对含量有很大的差异。梅花在开花过程中花香化合物具有多样的释放趋势,复杂的花香调节模式致使不同开花时期的香气成分和含量产生变化<sup>[38]</sup>,并能够被传粉的觅食者觉察<sup>[39-40]</sup>。此外,花器官释放化合物的生物合成途径和积累模式的差异可能也是导致这些差异的原因<sup>[41]</sup>。通过分子生物学手段克隆梅花花香相关重要基因,分析其功能和表达模式、解析花香基因的生物合成途径的网络调控,为梅花花香的分子育种提供理论基础是梅花花香育种研究重要的方向之一。

致谢 本文在研究中受到北京林业大学生物中心陈华君实验师、金幼菊教授和美国缅因州立大学张冬林教授的帮助和指导,特此致谢。

#### 参 考 文 献

- [1] CHANDLER S, TANAKA Y. Genetic modification in floriculture [J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2007, 26(4): 169-197.
- [2] VAINSTEIN A, LEWINSOHN E, PICHERSKY E, et al. Floral fragrance: New inroads into an old commodity [J]. *Plant Physiology*, 2001, 127(4): 1383-1389.
- [3] LAVID N, WANG J, SHALIT M, et al. O-Methyltransferases involved in the biosynthesis of volatile phenolic derivatives in rose petals [J]. *Plant Physiology*, 2002, 129(4): 1899-1907.
- [4] LAVY M, ZUKER A, LEWINSOHN E, et al. Linalool and linalool oxide production in transgenic carnation flowers expressing the *Clarkia breweri* linalool synthase gene [J]. *Molecular Breeding*, 2002, 9(2): 103-111.
- [5] GUDIN S. Rose: Genetics and breeding [J]. *Plant Breeding Reviews*, 2000, 17: 159-189.
- [6] PICHERSKY E, GANG D R. Genetics and biochemistry of secondary metabolites in plants: An evolutionary perspective [J]. *Trends Plant Science*, 2000, 5(10): 439-445.
- [7] KNUDSEN J T, TOLLSTEN L, BERGSTROM G. Floral scents a check-list of volatile compounds isolated by head-space technique [J]. *Phytochemistry*, 1993, 33(22): 253-280.
- [8] WRIGHT G A, LUTMERDING A, DUDAREVA N, et al. Intensity and the ratios of compounds in the scent of snapdragon flowers affect scent discrimination by honeybees (*Apis mellifera*) [J]. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 2005, 191(2): 105-114.
- [9] PICHERSKY E, RAGUSO R A, LEWINSOHN E, et al. Floral scent production in *Clarkia* (Onagraceae) (I. Localization and developmental modulation of monoterpene emission and linalool synthase activity) [J]. *Plant Physiology*, 1994, 106(4): 1533-1540.
- [10] PICONE J M, CLERY R A, WATANABE N, et al. Rhythmic emission of floral volatiles from *Rosa damascena semperflorens cv. 'Quatre Saisons'* [J]. *Planta*, 2004, 219(3): 468-478.
- [11] MORINAGA S I, KUMANO Y, OTA A, et al. Day-night fluctuations in floral scent and their effects on reproductive success in *Lilium auratum* [J]. *Population Ecology*, 2009, 51(1): 187-195.
- [12] HOBALLAH M E, STUURMAN J, TURLINGS T C J, et al. The composition and timing of flower odour emission by wild *Petunia axillaris* coincide with the antennal perception and nocturnal activity of the pollinator *Manduca sexta* [J]. *Planta*, 2005, 222(1): 141-150.
- [13] 褚孟媛, 房经贵. 果梅文化 [J]. 北京林业大学学报, 2001, 23(特刊): 47-49.
- [14] 陈瑞丹. 梅花杂交育种及其胚培养的研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2003.
- [15] 王利平, 刘扬岷, 袁身淑. 梅花香气成分初探 [J]. 园艺学报, 2003, 30(1): 42.
- [16] MATSUDA H, TOSHIO M, TOMOKO I, et al. Medicinal flowers VIII Radical scavenging constituents from the flowers of *Prunus mume*: Structure of prunose III [J]. *Chemical & Pharmaceutical Bulletin*, 2003, 51(4): 440-443.
- [17] 金荷仙, 陈俊愉, 金幼菊. 南京不同类型梅花品种香气成分的比较研究 [J]. 园艺学报, 2005, 32(6): 1139.
- [18] 曹慧, 李祖光, 王妍, 等. 两种梅花香气成分的分析及 QSRR 研究 [J]. 分析科学学报, 2009, 25(2): 130-134.
- [19] KOVÁTS E. Gas chromatographic characterization of organic substances in the retention index system [J]. *In Advances in Chromatography*, 1965, 1: 229-247.
- [20] XIE J C, SUN B G, YU M. Constituents of top fragrance from fresh flowers of *Robinia pseudoacacia* L. occurring in China [J]. *Flavour Fragrance Journal*, 2006, 21(5): 798-800.
- [21] KNUDSEN J T. Diversity and distribution of floral scent [J]. *The Botanical Review*, 2006, 72(1): 1-120.
- [22] LARSEN M, POLL L. Odour thresholds of some important aroma compounds in strawberries [J]. *Zeitschrift für Lebensmitteluntersuchung und -Forschung A*, 1992, 195(2): 120-123.
- [23] 李华. 葡萄酒品尝学 [M]. 北京: 科学出版社, 2006: 33-41.
- [24] 孙宝国, 何坚. 香精概论 [M]. 北京: 化学工业出版社, 1996: 448-456.
- [25] DOBSON H E M, BERGSTAOM G, GROTH I. Differences in fragrance chemistry between flower parts of *Rosa rugosa* Thunb (Rosaceae) [J]. *Israel Journal Botany*, 1990, 39(1-2): 143-156.

- [26] CROTEAU R. Biosynthesis of benzaldehyde, benzyl alcohol and benzyl benzoate from benzoic in cranberry (*Vaccinium macrocarpon*) [J]. *Journal of Food Biochemistry*, 1977, 1(4): 317–326.
- [27] WATANABE N, WATANABE S, NAKAJIMA R, et al. Formation of flower fragrance compounds from their precursors by enzymic action during flower opening [J]. *Bioscience Biotechnology and Biochemistry*, 1993, 57(7): 1101–1106.
- [28] DUDAREVA N, RAGUSO R A, WANG J, et al. Floral scent production in *Clarkia breweri*: III. Enzymatic synthesis and emission of benzenoid esters [J]. *Plant Physiology*, 1998, 116(2): 599–604.
- [29] DUDAREVA N, D'AURIA J C, NAM K H, et al. Acetyl CoA: Benzylalcohol acetyltransferase: An enzyme involved in floral scent production in *Clarkia breweri* [J]. *Plant Journal*, 1998, 14(3): 297–304.
- [30] DUDAREVA N, PICHERSKY E, GERSHENZON J. Biochemistry of plant volatiles [J]. *Plant Physiology*, 2004, 135(4): 1893–1902.
- [31] LICHTENTHALER H K, SCHWENDER J, DISCH A, et al. Biosynthesis of isoprenoids in higher plant chloroplasts proceeds via a mevalonate-independent pathway [J]. *FEBS Letters*, 1997, 400(3): 271–274.
- [32] MAHMOUD S S, CROTEAU R B. Strategies for transgenic manipulation of monoterpene biosynthesis in plants [J]. *Trends in Plant Science*, 2002, 7(8): 366–373.
- [33] THOLL D, KISH C M, ORLOVA I, et al. Formation of monoterpenes in *Antirrhinum majus* and *Clarkia breweri* flowers involves heterodimeric geranyl diphosphate synthases [J]. *The Plant Cell*, 2004, 16(4): 977–992.
- [34] BUCHBAUER G, JIROVETZ L, WASICKY M, et al. Headspace and essential oil analysis of apple flowers [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 1993, 41(1): 116–118.
- [35] KIM H J, KIM K, KIM N S. Determination of floral fragrances of *Rosa hybrida* using solid-phase trapping-solvent extraction and gas chromatography-mass spectrometry [J]. *Journal of Chromatography A*, 2000, 902(2): 389–404.
- [36] SANGWAN N, VERMA B, VERMA K, et al. Nematicidal activity of some essential plant oils [J]. *Journal of Pesticide Science*, 1990, 28(3): 331–335.
- [37] KOEDUKA T, LOUIE G V, ORLOVA I, et al. The multiple phenylpropene synthases in both *Clarkia breweri* and *Petunia hybrida* represent two distinct protein lineages [J]. *The Plant Journal*, 2008, 54(3): 362–374.
- [38] SCHADE F, LEGGE R L, THOMPSON J E. Fragrance volatiles of developing and senescing carnation flowers [J]. *Phytochemistry*, 2001, 56(7): 703–710.
- [39] AYASSE M, SCHIESTL F P, PAULUS H F, et al. Evolution of reproductive strategies in the sexually deceptive orchid *Ophrys sphegodes*: How does flower specific variation of odor signals influence reproductive success? [J]. *Evolution*, 2000, 54(6): 1995–2006.
- [40] DÖTTERL S, JÜRGENS A. Spatial fragrance patterns in flowers of *Silene latifolia*: Lilac compounds as olfactory nectar guides? [J]. *Plant System and Evolution*, 2005, 255(1–2): 99–109.
- [41] DUDAREVA N, PICHERSKY E. Biochemical and molecular genetic aspects of floral scents [J]. *Plant Physiology*, 2000, 122(3): 627–633.

(责任编辑 董晓燕)