果 树 学 报 2026,43(3):649-660
Journal of Fruit Science

DOI:10.13925/j.cnki.gsxb.20250244

苹果果实香气合成机制和关键基因研究进展

韩 杨,黄金凤,吕天星,王冬梅,闫忠业,
杨 锋,王颖达,孔晓红,姜孝军,刘 志*

(辽宁省果树科学研究所,辽宁营口 115009)

摘 要:香气是苹果品质的核心评价指标之一,香气和果实糖酸等性状相互作用,共同决定了苹果的风味。我国现育成的苹果新品种众多,但仍面临育种目标单一、香气等特色性状关注不够、分子辅助辅选及基因工程等高效育种技术严重滞后等问题。本文就目前关于苹果果实香气组成、生物合成途径、遗传特性及关键基因的相关研究进展进行综述,以期为分子标记辅助选择富有特色香气的苹果新品种提供理论依据。

关键词:苹果;香气;合成机制;遗传特性;基因定位

中图分类号:S661.1 **文献标志码:**A **文章编号:**1009-9980(2026)03-0649-12

Research progress on the mechanism of apple aroma formation and the mapping of key genes

HAN Yang, HUANG Jinfeng, LÜ Tianxing, WANG Dongmei, YAN Zhongye, YANG Feng, WANG Yingda, KONG Xiaohong, JIANG Xiaojun, LIU Zhi*

(Liaoning Institute of Pomology, Yingkou 115009, Liaoning, China)

Abstract: As China's most significant fruit crop, apple leads the world in both cultivation area and production, and have long been the country's top fruit export. Aroma serves as a crucial indicator for sensory evaluation and a key determinant of intrinsic fruit quality. The interplay between aromatic components and fruit characteristics including sugar contents and acidity collectively determines apple flavor profiles. Currently, China has developed numerous apple cultivars, yet few exhibit comprehensive excellent traits and are widely cultivated. The field still faces challenges such as monotonous breeding objectives, and severe lag in high-efficiency breeding technologies like molecular marker-assisted selection and genetic engineering. This paper systematically elaborates on the composition of volatile compounds in apple fruit, their biosynthetic pathways, genetic characteristics, and localization of key genes, aiming to provide a theoretical foundation for molecular marker-assisted selection of new apple cultivars with distinctive aromas and superior comprehensive traits. Since the mid-20th century, Chinese scientists have systematically explored apple aroma. Early studies primarily focused on identifying volatile compounds produced during apple ripening. After the 1990s, advancements in analytical instruments and scientific technologies enabled investigations into the biosynthesis and regulatory mechanisms of apple aroma compounds. Over 300 volatile compounds have been identified in apples, with 20−30 key compounds primarily contributing to the characteristic fragrance, predominantly consisting of esters, alcohols, aldehydes, ketones, and terpenes. Characteristic aroma compounds are defined by their significant contribution to fragrance, which is determined by their specific composition, concentration, detection thresholds, and synergistic interactions. The predominant characteristic aroma compounds in apples in-

收稿日期:2025-05-28 **接受日期:**2025-09-15

基金项目:2024年度沈阳市科学技术计划种业创新专项(24-215-2-03);辽宁省科技重大专项(2024021209-JH1/117)

作者简介:韩杨,女,助理研究员,硕士,研究方向为苹果品质育种。E-mail:hanyanglgs@163.com

***通信作者** Author for correspondence. E-mail:lnliuzhi@163.com

clude butyl acetate, hexyl acetate, butyl butyrate, 2-methylbutyl butyrate, hexyl butyrate, 1-butanol, 1-hexanol, hexanal, α-farnesene, etc. Distinct molecular structures confer unique aromatic properties. Esters typically exhibit "sweet and fruity" notes, while aldehydes, alkenes, and alcohols predominantly contribute "green and grassy" aromas characteristics. Apple aroma biosynthesis primarily occurs through three metabolic pathways, such as fatty acid metabolism pathway, amino acid metabolism pathway, and terpenoid metabolism pathway. The major unsaturated fatty acids involved in the synthesis of volatile substances via fatty acid pathway include stearic acid, oleic acid (OA), linoleic acid (LA) and α-linolenic acid (ALA). Most aroma compounds in apples are synthesized through fatty acid metabolism, which mainly occurs via two pathways, β-oxidation and the lipoxygenase (LOXs) pathways. The β-oxidation pathway primarily degrades stearic acid, OA, and ALA, at the same time forming substantial amounts of acetyl-CoA, which is a crucial precursor for ester biosynthesis from alcohols. Following β-oxidation, the LOX pathway produces most aroma compounds in fruits, and is closely associated with the formation of ester compounds. In the amino acid metabolic pathway, the amino acids involved in aroma synthesis include valine, leucine, isoleucine, alanine, cysteine, and phenylalanine. These contribute to the characteristic apple flavor by forming branched-chain esters. Terpene compounds are the largest class of floral volatiles in plants. The terpenes contained in apple volatile substances include α-farnesene, trans-β-farnesene and α-acacene. The synthesis of terpenoids in apple mainly occurs through two pathways: the mevalonic acid pathway (MVA pathway) and the methyl-D-erythritol-4-phosphate pathway (MEP pathway). The precursors of the two pathways are isopentenyl pyrophosphate (IPP) and dimethylallyl pyrophosphate (DMAPP), respectively. In MVA pathway, the precursor IPP undergoes enzymatic reaction to produce the intermediate product farnesyl pyrophosphate (FPP), which finally synthesizes sesquiterpenoids or triterpenoids under the action of various terpenoid synthases. The MEP pathway is precursors of pyruvate and glyceraldehyde 3-phosphate. IPP and DMAPP are produced through 7 enzymatic reactions. DMAPP produces hemiterpenes, monopterpenes and multiple polyterpenes through different pathways. Among the volatile substances in the hybrid offspring of Fuji × Pink Lady, the characteristic aroma substances in apple such as hexyl acetate, 2-methylhexyl butyrate, hexyl caproate, hexal, 2-hexenal, and α -farnene have typical quantitative trait genetic characteristics. In the F_1 generation, the mean values of these six aroma substances are all higher than the mid-parent value, dislaying an addtive genetic effect. And more than half of the esters show superherophilic phenomena. In the progeny, hexaldehyde, 2-hexenal and α -farnene showed positive transgressive segregation, displaying obvious heterosis. The mean values of hexyl acetate, butyl butyrate, hexyl butyrate, butyl caproate and n-hexanol in the offspring of F_1 generation of Fuji × Golden Crown are all higher than the parent values, showing a relatively high transgressive inheritance. The mean values of the progeny of 2-methylbutyl-hexanoate, hexal, 2-hexenal and *a* -farnene were higher than the mid-parent value. In F_1 progeny fruit of Honeycrisp × Qinguan, most ester substances such as hexyl acetate, butyl butyrate, hexyl caproate, and hexyl butyrate, as well as e-2-hexenal and *a* -farnene, showed an negative transgressive segregation. Hexaldehyde exhibits a moderately negative transgressive inheritance. The same aroma substance in apple fruit shows different separation pattern in the offspring of different hybrid combinations. It may be affected by environmental factors or have gene interactions or recessive synergistic genes, resulting in the occurrence of positive transgressive segregation in the F_1 generation. Currently, through the construction of QTL genetic mapping, candidate genes of *LOXs, HPL, ADH* and *AAT*, which are key genes for aroma synthesis, have been identified in apples, grapes and jujubes. Notably, *MdLOX1a* and *MdAAT* are functionally linked to the biosynthesis of characteristic aroma esters in apples. Dunemann F.

mapped a candidate gene of *MdLOX* on LG9. HPL has been proved to be involved in the synthesis of aldehydes in fruits, and *ZjHPL* in jujube may be the key gene involved in (E) -2-hexenal synthesis in jujube. The candidate genes of *MdADH* and *MdAAT* have been identified on LG2 and *MdAAT6* on LG6. This review systematically elucidates the composition, biosynthetic pathways, genetic characteristics, and key gene localization of apple volatile compounds, in order to provide insights into precise aroma phenotyping and genotyping, and to provide reference for the marker-assisted selection of new apple varieties with characteristic aroma and excellent comprehensive characteristics.

Key words: Apple; Aroma; Synthesis mechanism; Genetic characteristic; Gene mapping

苹果（*Malus domestica* Borkh.）属于蔷薇科（Rosaceae）苹果属（*Malus* Mill.）[1]，是我国北方第一大水果。我国苹果种植面积和产量均位居世界第一，苹果长期位居我国水果出口第一的位置。2017年，苹果期货在郑州挂牌上市，标志着苹果产业在实体经济发展和乡村振兴战略中发挥着重要作用[2-3]。自20世纪50年代我国逐步开展苹果杂交育种工作以来，共选育出794个苹果品种，近10年育成品种数量458个，呈快速增长趋势[4]，但综合性状优良且广泛栽培的品种少，依然面临育种目标单一以及分子辅助选择、基因工程等高效育种技术严重滞后等问题[5]。阐明苹果挥发性物质的组分和形成机制，探讨苹果香气的遗传特性，并对关键基因的定位进行研究，可为果实香气表型、基因型精准鉴定提供思路，进一步为分子标记辅助选择富有特色香气、综合性状优良的苹果新品种提供理论依据。

香气是苹果感官评价的核心指标之一，是影响苹果果实内在品质的重要因素。香气进入人的鼻腔时，嗅细胞纤毛最先受到气体分子刺激，激活气味受体，嗅细胞产生神经冲动，神经冲动沿嗅神经传入神经中枢，进而传至大脑其他区域，引起嗅觉，嗅觉和味觉信息会进行整合和相互作用[6]，使人产生愉悦感。随着人民物质生活的极大改善，市场水果种类愈加丰富，人们对苹果的选购标准有所提高。近年来，维纳斯黄金、鲁丽、瑞雪、瑞香红以及富士系阿克苏苹果和云南昭通丑苹果、元帅系花牛苹果等特色地方品牌苹果因具有松脆多汁、风味可口、香气浓郁等特点深受消费者和苹果种植者的追捧，具备更高的商品价值。果实风味受味感和嗅感的综合影响，味感主要是甜度、酸度、脆度、硬度和汁液含量，嗅感主要源于挥发性物质组分[7]。在苹果新品种选育过程中，重点集中于外观、味感和抗性上，以嗅感为目标的选育工作比较滞后。

结合前人的研究，笔者对近年来关于苹果香气物质组成、生物合成途径、遗传特性及关键基因定位的相关内容进行综述，以期为苹果香气性状精准鉴定及开发和利用分子标记辅助育种提供帮助。

1　苹果香气物质的组成

20世纪中叶开始，我国科学家开始系统地探索苹果香气，早期研究大多集中于鉴定苹果成熟过程中产生的挥发性物质；90年代后，随着分析仪器和科学技术的进步，开始研究苹果香气物质的合成代谢和调控机制。利用顶空固相微萃取法可提取果实中的挥发性物质，利用气相色谱质谱联用仪（GC-MS）可对果实挥发性物质的组分和含量进行测定。目前已鉴定出的苹果挥发性物质超过300种，但只有20~30种化合物决定了苹果香气[8]，主要是酯类、醇类、醛类、酮类和萜烯类[9]。在果实香气中贡献较大、使果实呈香的主要挥发物质称为特征香气物质。果实内特征香气物质的种类、含量、阈值及各成分之间的相互作用赋予了果实独特的香气[10-11]。不同类型的果实特征香气物质不同，梨的特征香气物质主要是乙酸丁酯、乙酸己酯、乙醇、己醛和α-法尼烯[12]。杏的特征香气物质主要是芳樟醇、内酯类、β-大马酮、苯乙醛、α-萜品醇、乙酸己酯等[13]。苹果的特征香气物质主要是乙酸丁酯、乙酸己酯、丁酸丁酯、2-甲基丁酸丁酯、丁酸己酯、1-丁醇、1-己醇、己醛、α-法尼烯等。苹果的部分特征香气物质及其香气描述见表1[14-16]。

由表1可知，酯类香气描述主要为甜香，而醛类、烯烃类以及醇类香气描述主要为青香、草香。由于不同苹果品种中特征香气物质种类和占比差异较大，使得不同品种呈现多样的香气。元帅、嘎拉和粉红女士果实挥发性物质组分中酯类占比最高，接近或超过80%，烯烃含量较低，醇、酮类物质含量极低，

表1 苹果部分特征香气物质及其香气描述

Table 1 Characteristic aroma compounds of apple and their aroma descriptions

特征香气类型 Characteristic aroma types	特征香气物质 Characteristic aroma compounds	香气描述 Aroma descriptions
酯类 Esters	乙酸丁酯 Butyl acetate	甜的、香蕉、蜜饯 Sweet, Banana, Candied fruit
	乙酸己酯 Hexyl acetate	甜的、苹果、梨 Sweet, Apple, Pear
	2-甲基丁酸丁酯 Butyl 2-methylbutyrate	苹果 Apple
	丁酸丁酯 Butyl butyrate	腐烂果肉 Rotten flesh
	丁酸己酯 Hexyl butyrate	甜的、香蕉、菠萝 Sweet, Banana, Pineapple
	己酸己酯 Hexyl hexanoate	甜的、浆果、热带水果 Sweet, Berries, Tropical fruits
醇类 Alcohols	1-丁醇 1-butanol	香蕉 Banana
	1-己醇 1-hexanol	青香 Delicate fragrance
	2-甲基丁醇 2-methylbutanol	愉悦香气 Faint pleasant aroma
醛类 Aldehydes	己醛 Hexanal	强烈的青香、草香 Strong delicate and grass fragrance
	反-2-己烯醛 Trans-2-hexenal	青香、草香 Delicate and grass fragrance
酮类 Ketones	6-甲-5-庚烯-2-酮 6-methyl-5-hepten-2-ketone	青香、苹果、香蕉、柑橘 Delicate fragrance, Apple, Banana, Citrus fruit
	大马酮 Methionone	玫瑰香 Rose fragrance
萜稀类 Terpenes	α-法尼烯 α-Farnesene	花香、青香 Floral and delicate fragrance

且特征香气物质以酯类为主，属于浓甜香型。但三者酯类物质种类和含量存在差异，如己酸丁酯、异戊酸己酯和2-乙酰氨基丙酸甲酯是元帅的特征香气物质，而在嘎拉中未检测到；乙酸己酯在元帅果实中相对含量达到17.85%，而在嘎拉和粉红女士中分别为2.56%和2.57%，故三者呈现的香气存在差别[17-18]。慈志娟等[19]比较分析了响富、烟富8、烟富10和普通富士4个富士系品种果实的香气成分，发现4个品种香气物质中占比最高的均是酯类和醇类，但种类和含量存在一定的差异。4个富士品种中含量最高的均为2-甲基丁酸乙酸酯，但甲酸己酯、乙酸丙酯、丙酸己酯3种物质只在响富中检测到；丙酸丁酯、2-庚烯醛、(*E*)-2-辛醛只在烟富10中检测到；2-己烯醛在响富和烟富8中检测到。醛类物质的存在可能是响富、烟富10、烟富8与普通富士相比风味独特的原因之一。金冠和王林苹果香气组分中酯类物质含量约占挥发性物质组分的60%，二者属于青香型。然而金冠果实烯烃类挥发性物质含量占比30%，醛类仅占比8%；而王林果实中烯烃类挥发性物质含量占比17.6%，醛类占比20%，醛、烯烃和醇类占比39%；且金冠苹果特征香气物质比王林多出丙酸丁酯和α-法尼烯，使得金冠和王林呈现不同的青香风味。瑞雪果实香气物质中酯类占比38%，醛类和烯烃类占比58%，尤其是特征香气物质α-法尼烯和2-己烯醛的相对含量分别高达27.88%和17.65%，醛类和烯烃类香气组分含量远高于其他品种，且兼具多种酯类物质的特点，形成了瑞雪独特的风味[17]。

苹果挥发性物质的种类和含量与品种、部位、栽培环境等因素有关[20]。高酸型苹果品种醛类物质占比最高，表现出醛类为主、酯类为辅的醛类青香型的香气特征[15]。苹果栽培品种中挥发性物质的种类和含量均高于野生品种。栽培品种中酯类含量较高，野生品种中醇类和醛类含量较高，且醛类香气活性值和贡献率最高；酯类含量极低[21-23]。同一苹果品种不同部位的香气物质含量和种类也存在差异。靳兰等[24]研究发现，元帅和长富2号苹果果皮中香气物质种类比果肉中丰富，但酯类和醛类含量却低于果肉。蜜脆苹果果皮中香气物质种类比果肉中丰富，但果肉中醇类物质含量是果皮的3.6倍[25]。

2 苹果挥发物质的生物合成途径

苹果挥发性物质合成的途径主要包括脂肪酸代谢途径、氨基酸代谢途径和萜烯类代谢途径。其中，脂肪酸代谢途径生成直链酯，氨基酸代谢途径生成支链酯。不饱和脂肪酸和氨基酸是苹果香气合成的重要前体物质。

2.1 脂肪酸代谢途径

脂肪酸代谢是植物体内重要的生化过程，广泛参与种子萌发、信号转导、次生代谢和逆境胁迫响应等多种生理活动。苹果挥发性物质合成过程中脂肪酸代谢途径主要为β-氧化途径和脂氧合酶（lipoxygenase，LOXs）途径。不饱和脂肪酸是脂氧合酶途径中的重要前体物质。

2.1.1 *不饱和脂肪酸的合成* 苹果中参与挥发性物质合成的不饱和脂肪酸主要是亚油酸（linoleic acid，LA）和α-亚麻酸（α-linolenic acid，ALA）[26]。基于前人的研究内容总结如图1，从单糖开始，通过糖酵解

和磷酸戊糖途径生成丙酮酸（pyruvic acid）；丙酮酸进入线粒体，参与三羧酸循环生成乙酰辅酶A（acetyl-CoA）；Acetyl-CoA在乙酰辅酶A羧化酶（acetyl-coa carboxylase，ACC）的作用下，与二氧化碳结合并消耗ATP，生成丙二酰辅酶A（malonyl-CoA）；这是脂肪酸合成的关键步骤[27]。在脂肪酸合成酶（fatty acid synthase，FAS）的作用下，以malonyl-CoA为供体，不断与acetyl-CoA或正在延伸的脂肪酸链进行缩合、还原、脱水、再还原等反应，每次循环使脂肪酸链延长两个碳原子。经过多次循环，逐步合成C_{16}或C_{18}饱和脂肪酸，如棕榈酸（palmitic acid）、硬脂酸（stearic acid）等。硬脂酸在去饱和酶（fatty acid desaturase，FAD）的作用下，在第9位碳上脱氢引入一个双键形成油酸（OA）；OA在脂肪酸去饱和酶的作用下[28]，在第12位碳上脱氢引入双键形成LA；LA进一步在第15位碳上脱氢引入双键形成α-ALA[29]。脂肪酸的合成在叶绿体基质中进行。

2.1.2　β-氧化途径　β-氧化过程发生在苹果细胞

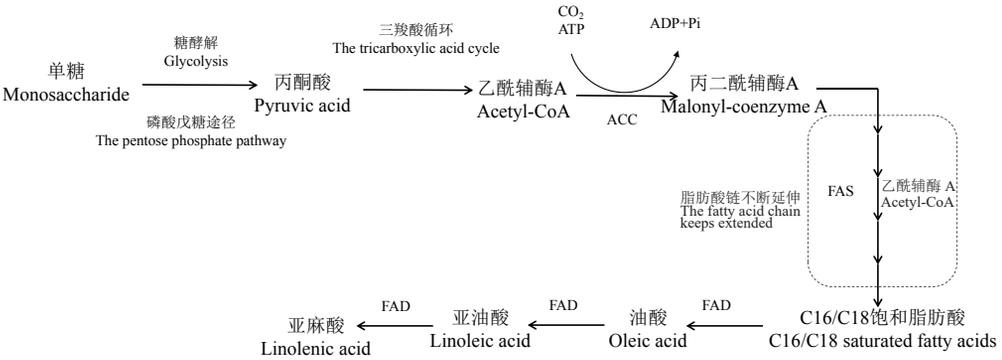

图1　不饱和脂肪酸合成示意图

Fig. 1　Schematic diagram of unsaturated fatty acid biosynthesis

中，并在植物生长的各个阶段发挥重要作用。不仅为种子萌发和幼苗生长提供必要的能量，还参与合成抗逆反应物质以应对胁迫，如干旱、冷害或病虫害等[30]。β-氧化途径分为活化、氧化、水合、氧化和硫解5个步骤，每一步会释放一个二碳单位，如图2。β-氧化主要参与硬脂酸、油酸和亚油酸的降解，降解

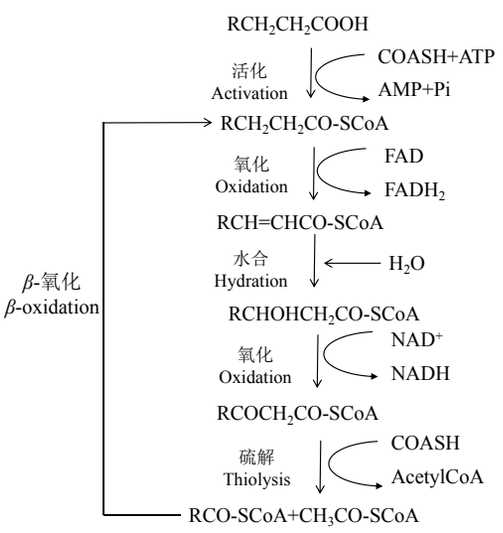

图2　脂肪酸β-氧化途径[31]

Fig. 2　β-oxidation pathway of fatty acid[31]

后形成大量的乙酰辅酶A，乙酰辅酶A是由醇合成酯的重要物质[31]。

2.1.3　脂氧合酶途径　脂氧合酶途径是在β-氧化途径之后，产生果实中大部分的香气物质，与酯类物质的形成密切相关。脂氧合酶作为该过程第一步的关键酶，催化底物不饱和脂肪酸亚油酸和亚麻酸生成氢过氧化物；经过氧化氢裂解酶（hydroperoxidely-ase，HPL）裂解形成醛类或烯醛类化合物，这是苹果成熟早期的主要香气物质[32]；经乙醇脱氢酶催化形成相应的醇类；最后在醇酰基转移酶的作用下，将酰基与醇的羟基连接生成相关的酯类物质[33]。果实成熟早期，醛类含量丰富[34]，醛类在乙醇脱氢酶（alcohol dehydrogenase，ADH）的作用下还原成相应的醇，醇类含量显著提升；果实成熟期，醇类物质在醇酰转移酶（alcohol acyltransferase，AAT）的作用下，将酰基（acyl group）从乙酰辅酶A转移到羟基（OH group）上生成酯，是成熟苹果中主要的挥发性化合物[35-36]，如图3。

2.2　氨基酸代谢途径

一些支链的醇、醛和酯类物质主要来源于氨基酸代谢。苹果富含多种氨基酸，参与香气合成的氨

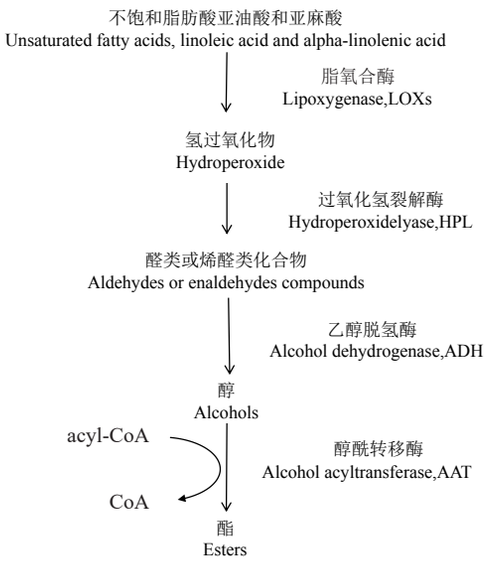

图3 苹果香气物质生物合成示意图

Fig. 3 Schematic diagram of aroma substances biosynthesis in apple

基酸主要有缬氨酸(valine)、亮氨酸(leucine)、异亮氨酸(isoleucine)、丙氨酸(alanine)、半胱氨酸(cysteine)和苯丙氨酸(phenylalanine)等。支链酯赋予苹果特有的风味,缬氨酸、亮氨酸和异亮氨酸经此途径生成缬氨酸乙酯和异亮氨酸甲酯等挥发性物质[37];半胱氨酸的巯基(-SH)在香气形成中通过硫化反应生成硫醇,进一步影响苹果香气[38]。在苹果酒酵母菌中添加异亮氨酸和亮氨酸,经12 h发酵后,相比对照组,发酵菌增加了2-甲基丁醛、2-甲基丁醇、乙酸2-甲基丁酯、3-甲基丁醛、3-甲基丁醇、乙酸3-甲基丁酯等[39]。

2.3 萜烯类代谢途径

萜烯类化合物是植物花香挥发物中最大的一类,是花香的重要组成部分,百合、薰衣草、兰科植物、水仙、茉莉花等草本植物挥发性物质中含有大量萜烯类物质[40-41]。其中,茉莉花中*α*-法尼烯含量较高[42]。半萜和倍半萜类物质是芒果和柑橘类等果实的主要香气物质[42-43]。苹果挥发性物质中萜烯类物质有*α*-法尼烯、反式-*β*-法尼烯和*α*-金合欢烯等[44]。植物萜类合成主要为以下两条途径:甲羟戊酸途径(mevalonic acid pathway,MVA pathway)和甲基-*D*-赤藓醇-4-磷酸途径(methylerythritol phosphate pathway,MEP pathway)[45],其前体物质分别为异戊烯基焦磷酸(isopentenyl pyrophosphate,IPP)和二甲基丙烯基二磷酸(dimethylallyl pyrophosphate,DMAPP)。MVA途径主要发生在细胞质,由2个乙酰辅酶A分子缩合,经过6个酶促反应形成前体物质IPP;IPP又陆续通过异戊烯基二磷酸异构酶(isopentenyl diphosphate isomerase,IDI)与法尼基焦磷酸合酶(farnesyl pyrophosphate synthase,FPPS),最终生成法尼基焦磷酸(famesyl pyrophosphate,FPP),进一步在各种萜类合酶的作用下合成倍半萜或三萜类化合物。MEP途径主要发生在质体,以丙酮酸和甘油醛3-磷酸为前体物质,经过7个酶促反应最终生成IPP和DMAPP,DMAPP通过不同途径生成半萜、单萜和多种多萜[46-47]。

3 苹果香气遗传分析

相较于果树育种重点关注的果实大小、色泽、糖酸和抗性性状,果实香气遗传分析工作较为滞后。苹果是高度杂合体,果实的挥发物质组成多样复杂,挥发性化合物大多是由多基因位点控制,受栽培和环境条件的影响较大[48]。

刘俊灵[49]通过对富士×粉红女士的185个F_1代群体挥发物质遗传特性分析,发现乙酸己酯、2-甲基丁酸己酯、己酸己酯、己醛、2-己烯醛、*α*-法尼烯等苹果特征香气物质具有典型的数量性状遗传特征,F_1代中这6种香气物质的含量均值均高于亲中值,遗传具有加性效应,且所有酯类中超过半数呈超亲遗传现象;己醛、2-己烯醛、*α*-法尼烯子代均值远高于高亲值,表现出超亲现象,具有明显的杂种优势,具有培育香味浓郁,特别是独特清香味品种的潜力。孟智鹏[50]对富士×金冠的F_1代群体香气物质遗传特性进行研究,发现乙酸己酯、丁酸丁酯、丁酸己酯、己酸丁酯和正己醇的子代均值均高于高亲值,有偏高遗传倾向;2-甲基丁基己酸酯、己醛、2-己烯醛和*α*-法尼烯子代均值高于亲中值。蜜脆×秦冠的F_1代果实香气物质中,乙酸己酯、丁酸丁酯、己酸己酯、丁酸己酯等大部分酯类物质和*E*-2-己烯醛、*α*-法尼烯都表现出超低亲现象,己醛呈现趋中偏低遗传[51]。苹果果实同一种香气物质在不同杂交组合后代中呈现不同的分离情况,可能受环境效应影响或者存在基因互作及隐性增效基因,导致F_1代超亲现象的发生。李瑞[51]研究发现,蜜脆×秦冠的F_1代果实香气物质中,2-甲基丁酸戊酯与戊酸戊酯含量连续3年呈显著正相关,2-甲基丁酸丁酯与2-甲基丁酸戊酯含量、己酸己酯与辛酸己酯含量连续2年呈显著正相关。各物质间明确的互作关系还需进一步研究。

乙酸己酯、己酸丁酯和己酸己酯等酯类及正己醇含量的变异系数较大，超过100%；2-己烯醛含量的变异系数较小。变异系数越大，其遗传变异越广泛，携带的遗传信息多样化程度越高，是更为理想的遗传改良材料。朱慧理[52]发现冒迪×蜜脆的F_1代挥发性物质基本与父母本一致，但野生品种挥发物中占主导的青苹果和青草风味物质增加，表明香气性状的遗传具有向野生种的倾斜趋势。

尽管前人研究表明多种挥发性物质在子代出现分离现象，但分离比分布范围广，极少符合孟德尔分离比率。这是因为苹果属遗传背景复杂，群体内个体间存在不同的多修饰基因复合体，造成不规则的显性[53]。

4　苹果挥发性物质合成关键基因及定位

4.1　*LOXs*基因研究进展

脂氧合酶LOXs是一类存在于细胞质或膜边界的非血红素、非硫氧化物还原酶，广泛存在于植物、动物和真菌中[54]。LOXs在哺乳动物和高等植物中催化的底物不同，哺乳动物组织中主要是花生四烯酸和二十碳五烯酸，高等植物中主要是亚油酸和亚麻酸[55-56]。

*LOXs*基因已经在多种高等植物中被成功分离和鉴定，广泛存在于苹果、梨、枣、猕猴桃等果实中，参与挥发类物质的合成[53]。在苹果中，前人已开展*LOXs*候选基因的定位工作。Dunemann等[57]用风味甜酸、微香、有草莓味的品种Discovery为母本，和风味酸且晚熟的回交后代Prima进行杂交，获得150个F_1群体。利用QTL定位，在27种挥发性化合物中定位到50个位点，分布于苹果17条染色体中的12条上，主要集中在LG2、LG3和LG9连锁群。其中，在LG9上定位到一个LOX的候选基因。

研究表明，*ZjLOX3*和*ZjLOX4*基因参与枣果实醛类特征香气物质的生物合成[58]；黄瓜*CsLOX2*参与C9醛类香气的合成[59]；在桃果实后熟过程中，C6醛类和醇类物质含量的下降伴随着*PpLOX2*和*PpLOX3*表达量的降低[60]；*LOX*在猕猴桃中参与香气物质合成的功能也已被证实[61-62]；在苹果中，*MdLOX1a*和*MdLOX5e*被鉴定为参与果实香气挥发物生成的候选基因。其中，*MdLOX1a*与苹果特征香气酯类的生物合成有关[63-65]，且伴随着果实成熟，*MdLOX1a*表达上调[66]。

乙烯间接参与果实香气物质的生物合成，苹果中乙烯响应因子*MdERF1B*与*MdMADS24*存在蛋白互作，与*MdLOX1a*启动子上的CArG-box结合，提高*MdLOX1a*转录水平，促进果实香气合成[67]。

4.2　*HPL*基因研究进展

*HPL*被证实参与果实中醛类物质的合成。枣果实中*ZjHPL*可能是枣中(*E*)-2-己烯醛合成的关键基因[57]。在葡萄果实中分离并克隆得到2个*HPL*基因(*VvHPL1*和*VvHPL2*)，均能催化C6醛的形成，是葡萄特征香气的来源[68]。

4.3　*ADH*基因研究进展

Farneti等[69]在由162份资源形成的QTL遗传图谱中，于LG2上定位到*ADH*候选基因。

糖心苹果与山梨醇在果核部位特异性积累有关。山梨醇积累会诱导果肉素质生成更多的乙酯和甲酯，使其具有菠萝香味[70]。蒙小玉等[71]研究表明，糖心组织中*MdFAD6*、*MdADH2*、*MdADH3*和*MdADH4*的表达量显著高于正常组织，这与酯类物质积累相关。

4.4　*AAT*基因研究进展

*AAT*基因在苹果、草莓、香蕉和甜瓜中的功能已得到验证，与酯类挥发物质的生成有关[72]。在苹果中，该基因被证实与乙酸酯类合成有关[73]。Dunemann等[74]根据已公布的金冠基因组数据，对102个苹果品种中位于LG2上的*MdAAT1*等位基因进行扩增与测序，获得4个SNP位点，关联分析结果表明，这些位点与乙酸己酯、乙酸丁酯和乙酸2-甲基丁酯等4种乙酸酯含量存在极显著相关性。Souleyre等[75]利用高酯型品种Royal Gala(RG)和低酯型品种Granny Smith(GS)进行杂交，共获得F_1代群体137个，并构建QTL遗传图谱，共得到46个酯类和醇类的QTL。酯类有35个化合物定位在LG2的顶部，均来自于母本，其中28个与酯类合成相关，包括RG特征香气物质2-甲基丁酸酯、乙酸丁酯和乙酸己酯。*MdAAT*候选基因也被定位在LG2上，与乙酸戊酯、2-甲基乙酸丁酯、乙酸丁酯和乙酸己酯这4类QTL集群高度关联。进一步鉴定出两个功能性基因*MdAAT1-RGa*和*MdAAT1-GSa*，在转基因RG株系中*AAT1*下调表达，成熟果实总酯类物质含量显著降低，醇类和醛类含量有所提升。Yang等[76]以Fuji × Cripps Pink(高酯)杂交构建F_1群体，对亲本以及F_1

代苹果果实进行GC-MS表型测定，构建QTL遗传图谱，在14个连锁群上共鉴定出15种挥发物质的87个QTL标记。在LG6上定位到候选基因*MdAAT6*，并通过功能验证发现在番茄和苹果果实中过表达*MdAAT6*，酯类物质含量显著高于对照。冀晓昊等[77]在对葡萄果实研究中发现了*VvAAT*的5种结构变异和8个编码区域的SNP位点变异。这8个SNP位点变异可以准确区分酯香型和非酯香型葡萄品种，可以用于开发分子标记。

5 展 望

随着全基因组的公布和分子标记技术的进步，苹果果实大小、糖酸和硬度等性状调控基因已被广泛研究，但香气性状由于其表型鉴定不精准，且受各类因素影响较大，在一定程度上阻碍了分子标记辅助选择在苹果香气性状上的应用。

5.1 香气分子标记辅助育种面临的挑战

5.1.1 *香气表型鉴定的准确性* 苹果香气表型鉴定依赖专业的感官评价人员和高精度的仪器设备，加之果实的挥发性物质受果实成熟度、采样时间、栽培措施和环境条件等因素的影响较大，导致表型数据的准确性和重复性难以保证，影响了分子标记与香气性状关联分析的可靠性。果实中挥发性化合物种类众多，不同化合物的含量和比例使果实呈现不同香型，导致特征呈香物质难以确定，以香型为目标的精准育种较难实现。

5.1.2 *香气形成过程的多基因互作* 苹果香气的形成包含多条通路，各挥发性组分的遗传特性存在差异且尚未明晰，香气遗传调控机制涉及多个基因互作，这增加了分子标记辅助选择在苹果香气性状上的应用难度。

5.2 香气分子标记辅助育种工作展望

5.2.1 *表型精准鉴定* 实现表型精准鉴定是开发香气分子标记的重要前期工作。目前，气相色谱质谱联用仪结合电子鼻和机器算法，已经运用于对现有资源香气性状的表型精准鉴定。同时，建立规范、精准、高效的香气鉴定方法和评价体系，尽量减少其他因素的影响。在精准鉴定香气表型的基础上，建立更加规范、科学的香气分型系统，将复杂庞大的挥发性化合物进行分类与分组分析，以明确具体香气类型的育种目标，可为亲本选配、幼苗初步筛选等后续工作提供清晰的思路。

5.2.2 *香气遗传调控机制深度解析* 目前，苹果香气的合成途径已经明确，但多基因互作和各类因子在代谢通路中的调控机制仍需探索。后续可利用基因组学、转录组学和代谢组学等多组学技术，更全面深入地解析苹果香气的遗传调控机制；构建极端性状的近等基因池并测序，基于遗传连锁图谱定位香气物质相关的QTL，从而对挥发性物质进行精细定位，为香气性状分子标记的开发和辅助选择提供更扎实的理论依据[78]。

在番茄[79]和大豆[80]等作物中，已有研究利用CRISPR/Cas9基因编辑技术对*SlTomLoxC*和*GmLOX1*、*GmLOX2*和*GmLOX3*基因进行编辑，以期提高油酸含量，抑制不饱和脂肪酸氧化，从而消除番茄中的恶臭味和大豆中的豆腥味。前人已完成*MdLOX1a*基因的克隆和生物信息学分析[64]，可借鉴基因编辑思路，针对*MdLOX1a*序列设计靶点，有望培育出香气浓郁或具特色香气的品种。

香气性状是提高苹果品质和市场价值的重要因素之一，香气性状具有多样化特征[81]。因此，开发针对不同香气类型的分子标记，并应用于育种过程，可以实现苹果香气多样化和特征性品种的选育。

参考文献 References：

[1] 陆秋农，贾定贤 . 中国果树志-苹果卷[M]. 北京：中国林业出版社，1999：32.
LU Qiunong，JIA Dingxian. Chinese fruit tree：Apple[M]. Beijing：China Forestry Publishing House，1999：32.

[2] 中国苹果产业协会，中国农业大学农业规划设计院 . 2021年度中国苹果产业发展报告（总篇）精简版[J]. 中国果菜，2023，43(1)：1-9.
China Apple Industry Association，China Agricultural University Agricultural Planning and Design Institute. China apple industry development report in 2021 (general)，condensed version[J]. China Fruit & Vegetable，2023，43(1)：1-9.

[3] 王金政，毛志泉，丛佩华，吕德国，马锋旺，任小林，束怀瑞，李保华，郭玉蓉，郝玉金，姜远茂，张新忠，杨欣，曹克强，赵政阳，韩振海，霍学喜，魏钦平 . 新中国果树科学研究70年：苹果[J]. 果树学报，2019，36(10)：1255-1263.
WANG Jinzheng，MAO Zhiquan，CONG Peihua，LÜ Deguo，MA Fengwang，REN Xiaolin，SHU Huairui，LI Baohua，GUO Yurong，HAO Yujin，JIANG Yuanmao，ZHANG Xinzhong，YANG Xin，CAO Keqiang，ZHAO Zhengyang，HAN Zhenhai，HUO Xuexi，WEI Qinping. Fruit scientific research in New China in the past 70 years：Apple[J]. Journal of Fruit Science，2019，36(10)：1255-1263.

[4] 张玉刚 . 中国苹果品种选育70年[J]. 落叶果树，2025，57(4)：1-6.

ZHANG Yugang. Seventy years of apple variety breeding in China[J]. Deciduous Fruits，2025，57(4)：1-6.

[5] 马锋旺 . 中国苹果产业发展的思考：现状、问题与出路[J]. 落叶果树，2023，55(4)：1-4.
MA Fengwang. Reflections on the development of China's apple industry：Current situation，problems and solutions[J]. Deciduous Fruits，2023，55(4)：1-4.

[6] 向杰，程锴 . 香料香精应用技术基础[M]. 北京：化学工业出版社，2021.
XIANG Jie，CHENG Kai. Technical basis of flavor application[M]. Beijing：Chemical Industry Press，2021.

[7] DAMYAR S，DASTJERDI R，HASSANI D，SOLEIMANI A. Evaluation of local apple germplasm in Iran：Study of sensory and physicochemical characteristics with emphasis on acceptability[J]. Acta Horticulturae，2021(1315)：581-588.

[8] APREA E，COROLLARO M L，BETTA E，ENDRIZZI I，DEMATTÈ M L，BIASIOLI F，GASPERI F. Sensory and instrumental profiling of 18 apple cultivars to investigate the relation between perceived quality and odour and flavour[J]. Food Research International，2012，49(2)：677-686.

[9] SONG J，BANGERTH F. The effect of harvest date on aroma compound production from 'Golden Delicious' apple fruit and relationship to respiration and ethylene production[J]. Postharvest Biology and Technology，1996，8(4)：259-269.

[10] SHIMIZU T，HATTORI Y，OGAMI S，IMAYOSHI Y，MORIYA S，OKADA K，SAWAMURA Y，ABE K. Identification of aroma compounds responsible for apple flavor *via* palatability score prediction in tree-based regression models[J]. LWT-Food Science and Technology，2024，192：115737.

[11] 慈志娟，田利光，刘笑宏，牟红梅，宋来庆，陈海宁，高源，姜法祥 . 富士苹果香气物质的研究进展[J]. 中国果树，2022(3)：1-5.
CI Zhijuan，TIAN Liguang，LIU Xiaohong，MU Hongmei，SONG Laiqing，CHEN Haining，GAO Yuan，JIANG Faxiang. Research progress of aroma compounds in 'Fuji' apple[J]. China Fruits，2022(3)：1-5.

[12] GAO G W，ZHANG X N，YAN Z，CHENG Y，LI H F，XU G F. Monitoring volatile organic compounds in different pear cultivars during storage using HS-SPME with GC-MS[J]. Foods，2022，11(23)：3778.

[13] 卢娟芳，郑惠文，郑巧，张秋云，李文慧，席万鹏 . 新疆杏果实发育过程中香气物质的变化及其特征成分的确定[J]. 园艺学报，2016，43(10)：1878-1890.
LU Juanfang，ZHENG Huiwen，ZHENG Qiao，ZHANG Qiuyun，LI Wenhui，XI Wanpeng. Changes in aroma volatiles of Xinjiang apricot fruit during development and ripening and characterization of key aroma components[J]. Acta Horticulturae Sinica，2016，43(10)：1878-1890.

[14] 路翔，高源，王昆，孙思邈，李连文，李海飞，李青山，冯建荣，王大江 . 苹果栽培品种不同族系香气特征分析[J]. 中国农业科学，2022，55(3)：543-557.
LU Xiang，GAO Yuan，WANG Kun，SUN Simiao，LI Lianwen，LI Haifei，LI Qingshan，FENG Jianrong，WANG Dajiang. Analysis of aroma characteristics in different cultivated apple strains[J]. Scientia Agricultura Sinica，2022，55(3)：543-557.

[15] 段亮亮，田兰兰，郭玉蓉，邓红，李卓，王晓宇 . 采用主成分分析法对六个苹果品种果实香气分析及分类[J]. 食品工业科技，2012，33(3)：85-88.
DUAN Liangliang，TIAN Lanlan，GUO Yurong，DENG Hong，LI Zhuo，WANG Xiaoyu. Principle component analysis and classification of aroma components of six apple cultivars[J]. Science and Technology of Food Industry，2012，33(3)：85-88.

[16] 程焕，陈健乐，周晓舟，陈荣荣，刘东红，叶兴乾 . 水果香气物质分析及合成途径研究进展[J]. 中国食品学报，2016，16(1)：211-218.
CHENG Huan，CHEN Jianle，ZHOU Xiaozhou，CHEN Rongrong，LIU Donghong，YE Xingqian. Advances in identification and biosynthetic pathway of key aroma in fruits[J]. Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology，2016，16(1)：211-218.

[17] 刘俊灵，李红光，党美乐，杨惠娟，赵政阳 . 苹果新品种'瑞雪'及几个常见品种果实香气物质成分差异分析[J]. 果树学报，2019，36(5)：590-602.
LIU Junling，LI Hongguang，DANG Meile，YANG Huijuan，ZHAO Zhengyang. Analysis of aroma components in fruit of the new apple cultivar 'Ruixue' and several common cultivars[J]. Journal of Fruit Science，2019，36(5)：590-602.

[18] 李帼英，王花，赵新红，赵娜 . 不同处理下元帅系苹果果实香气差异分析[J]. 寒旱农业科学，2025，4(3)：266-271.
LI Guoying，WANG Hua，ZHAO Xinhong，ZHAO Na. Analysis of aroma differences in the delicious strain apple fruits under different treatments[J]. Journal of Cold-Arid Agricultural Sciences，2025，4(3)：266-271.

[19] 慈志娟，田利光，张序，张振英，李延菊，姜中武 . 烟台地区不同优系富士品种果实香气成分差异分析[J]. 山东农业科学，2018，50(12)：50-52.
CI Zhijuan，TIAN Liguang，ZHANG Xu，ZHANG Zhenying，LI Yanju，JIANG Zhongwu. Analysis on aroma components of Fuji apple in Yantai[J]. Shandong Agricultural Sciences，2018，50(12)：50-52.

[20] 万鹏，梁国平，马丽娟，陈佰鸿，毛娟 . 19 个苹果品种果实香气成分的 GC-MS 分析[J]. 食品工业科技，2019，40(14)：227-232.
WAN Peng，LIANG Guoping，MA Lijuan，CHEN Baihong，MAO Juan. GC-MS analysis of fruit aroma components in 19 apple varieties[J]. Science and Technology of Food Industry，2019，40(14)：227-232.

[21] 杜薇，陈丽娟，李瑞，田晓宁，刘翠华，任小林 . 5 种苹果野生资源果实香气物质的分析[J]. 西北农业学报，2021，30(10)：1547-1555.
DU Wei，CHEN Lijuan，LI Rui，TIAN Xiaoning，LIU Cuihua，REN Xiaolin. Analysis of aroma components in five wild apple resources[J]. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica，2021，30(10)：1547-1555.

[22] 王怡玢，陈锡龙，张东，范睿深，张昕，韩明玉 . 新疆野苹果与栽培苹果挥发性香气物质分析[J]. 北方园艺，2018(3)：46-54.
WANG Yibin，CHEN Xilong，ZHANG Dong，FAN Ruishen，ZHANG Xin，HAN Mingyu. Comparison study of volatile com-

ponents in *Malus sieversii* and *Malus pumila*[J]. Northern Horticulture，2018(3)：46-54.

[23] 冯涛，陈学森，张艳敏，苑兆和，王昆，曹玉芬，阎国荣，彭立新 . 4 个苹果属野生种果实香气成分 HS-GC-MS 分析[J]. 中国农学通报，2010，26(9)：250-254.
FENG Tao，CHEN Xuesen，ZHANG Yanmin，YUAN Zhaohe，WANG Kun，CAO Yufen，YAN Guorong，PENG Lixin. HS-GC-MS analysis of volatile components in four *Malus* wild species fruits[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin，2010，26(9)：250-254.

[24] 靳兰，陈佰鸿，毛娟，王振华，赵鑫 . 两个品种苹果果皮和果肉中香气成分的比较[J]. 甘肃农业大学学报，2010，45(6)：149-154.
JIN Lan，CHEN Baihong，MAO Juan，WANG Zhenhua，ZHAO Xin. Comparison of aroma components in peel and pulp of two apple cultivars[J]. Journal of Gansu Agricultural University，2010，45(6)：149-154.

[25] 李瑞，刘翠华，石金瑞，闫丹，张琪，刘潇然，任小林 . ‘蜜脆’苹果果皮和果肉香气差异[J]. 西北农业学报，2019，28(10)：1621-1631.
LI Rui，LIU Cuihua，SHI Jinrui，YAN Dan，ZHANG Qi，LIU Xiaoran，REN Xiaolin. Analysis of aroma compounds in peel and flesh of ‘Honeycrisp’ apple[J]. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica，2019，28(10)：1621-1631.

[26] SONG J，BANGERTH F. Fatty acids as precursors for aroma volatile biosynthesis in pre- climacteric and climacteric apple fruit[J]. Postharvest Biology and Technology，2003，30(2)：113-121.

[27] ZU X Y，ZHONG J，LUO D X，TAN J J，ZHANG Q H，WU Y，LIU J H，CAO R X，WEN G B，CAO D L. Chemical genetics of acetyl-CoA carboxylases[J]. Molecules，2013，18(2)：1704-1719.

[28] 蔡璨，白玉，韩艺，郭佳欣，沙伟，张梅娟，彭疑芳，马天意 . 植物多不饱和脂肪酸的研究进展[J]. 高师理科学刊，2023，43(9)：64-69.
CAI Can，BAI Yu，HAN Yi，GUO Jiaxin，SHA Wei，ZHANG Meijuan，PENG Yifang，MA Tianyi. Research progress of plant polyunsaturated fatty acids[J]. Journal of Science of Teachers’ College and University，2023，43(9)：64-69.

[29] 吴琛，史海粟，陈海琴 . Δ12/Δ15 脂肪酸脱饱和酶在多不饱和脂肪酸生产中的应用研究进展[J]. 食品与生物技术学报，2024，43(7)：1-11.
WU Chen，SHI Haisu，CHEN Haiqin. Advances in application ofΔ12/Δ15 fatty acid desaturases in polyunsaturated fatty acid production[J]. Journal of Food Science and Biotechnology，2024，43(7)：1-11.

[30] GOEPFERT S，POIRIER Y. *β*-Oxidation in fatty acid degradation and beyond[J]. Current Opinion in Plant Biology，2007，10(3)：245-251.

[31] 马银银，李莉娜，刘琦，丁倩楠，李珂，刘佩 . 苹果香气物质的组成、影响因素及调控策略[J]. 北方园艺，2023(1)：119-127.
MA Yinyin，LI Lina，LIU Qi，DING Qiannan，LI Ke，LIU Pei. Composition，influencing factors and regulation strategies of aroma substances in apple[J]. Northern Horticulture，2023(1)：119-127.

[32] MASHIMA R，OKUYAMA T. The role of lipoxygenases in pathophysiology；new insights and future perspectives[J]. Redox Biology，2015，6：297-310.

[33] 李国鹏 . 中国梨果实挥发性物质鉴定及酯类物质生物合成相关基因表达的研究[D]. 杭州：浙江大学，2012.
LI Guopeng. Studies on volatiles in fruit of Chinese pear cultivars and expression of ester biosynthesis related genes[D]. Hangzhou：Zhejiang University，2012.

[34] 郝帅棋，郭青云，李霖灏，袁华宁 . 青海地区 6 个甜樱桃品种果实发育过程中香气物质变化规律[J/OL]. 果树学报，2025：1-20(2025-02-28). https://doi.org/10.13925/j.cnki.gsxb.20240444.
HAO Shuaiqi，GUO Qingyun，LI Linhao，YUAN Huaning. Changs of aroma substances during fruit development of six sweet cherry varieties in Qinghai region[J/OL]. Journal of Fruit Science，2025：1-20(2025-02-28). https://doi.org/10.13925/j.cnki.gsxb.20240444.

[35] VILLATORO C，ALTISENT R，ECHEVERRÍA G，GRAELL J，LÓPEZ M L，LARA I. Changes in biosynthesis of aroma volatile compounds during on-tree maturation of ‘Pink Lady®’ apples[J]. Postharvest Biology and Technology，2008，47(3)：286-295.

[36] ESPINO-DÍAZ M，SEPÚLVEDA D R，GONZÁLEZ-AGUILAR G，OLIVAS G I. Biochemistry of apple aroma：A review[J]. Food Technology and Biotechnology，2016，54(4)：375-397.

[37] HU Y J，CHENG H，ZHANG Y，ZHANG J，NIU S Q，WANG X S，LI W J，ZHANG J，YAO Y C. The MdMYB16/MdMYB1-miR7125- MdCCR module regulates the homeostasis between anthocyanin and lignin biosynthesis during light induction in apple[J]. New Phytologist，2021，231(3)：1105-1122.

[38] CURIL L，LAURENT D. Formation of polyfunctional thiols from cysteine during fermentation and their contribution to beer aroma[J]. Journal of the American Society of Brewing Chemists，2015，73(1)：1-8.

[39] 胡仲秋 . 苹果酒酵母 *BAT2* 基因和支链氨基酸代谢对香气形成的影响[D]. 杨凌：西北农林科技大学，2015.
HU Zhongqiu. The effect of *BAT2* gene of cider yeast and the catabolism of branch-chain amino acids on the formation of aroma compounds[D]. Yangling：Northwest A & F University，2015.

[40] KONG Y，BAI J R，LANG L X，BAO F，DOU X Y，WANG H，SHANG H Z. Variation in floral scent compositions of different lily hybrid groups[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science，2017，142(3)：175-183.

[41] WANG Q Q，ZHU M J，YU X，BI Y Y，ZHOU Z，CHEN M K，CHEN J T，ZHANG D Y，AI Y，LIU Z J，LAN S R. Genome-wide identification and expression analysis of terpene synthase genes in *Cymbidium faberi*[J]. Frontiers in Plant Science，2021，12：751853.

[42] ISSA M Y，MOHSEN E，YOUNIS I Y，NOFAL E S，FARAG M A. Volatiles distribution in jasmine flowers taxa grown in Egypt and its commercial products as analyzed *via* solid-phase microextraction (SPME) coupled to chemometrics[J]. Industrial Crops and Products，2020，144：112002.

[43] 罗朝丹，冯春梅，李建强，黎新荣，韦勇，杨李益，刘筱瑾，谭和，任二芳，罗小杰 . 基于 GC-MS 非靶向代谢组学分析不同成熟度‘台农一号’芒果香气物质[J]. 中国农业科学，2025，58(3)：564-581.
LUO Chaodan，FENG Chunmei，LI Jianqiang，LI Xinrong，WEI Yong，YANG Liyi，LIU Xiaojin，TAN He，REN Erfang，LUO Xiaojie. Analysis of differential aroma volatiles of Tainong No. 1 Mango of different ripeness by non-targeted metabolomics based on gas chromatography-mass spectrometry[J]. Scientia Agricultura Sinica，2025，58(3)：564-581.

[44] 田晓宁 . 苹果属果实香气物质的初步研究[D]. 杨凌：西北农林科技大学，2020.
TIAN Xiaoning. A preliminary study on the aroma components of *Malus* Mill.[D]. Yangling：Northwest A & F University，2020.

[45] 冯桂蓉，谢姣，邓丽莉，曾凯芳，姚世响 . 柑橘果实萜烯类挥发性物质研究进展[J]. 食品与机械，2017，33(10)：200-204.
FENG Guirong，XIE Jiao，DENG Lili，ZENG Kaifang，YAO Shixiang. Progress on terpenoid volatiles in citrus fruits[J]. Food and Machinery，2017，33(10)：200-204.

[46] HUANG Y，XIE F J，CAO X，LI M Y. Research progress in biosynthesis and regulation of plant terpenoids[J]. Biotechnology & Biotechnological Equipment，2021，35(1)：1799-1808.

[47] 李海媚，范燕萍 . 花朵萜类花香主要成分、代谢通路和关键功能基因[J/OL]. 分子植物育种，2023：1-17. (2023-07-19). https://kns.cnki.net/kcms2/detail/46.1068.S.20230719.1244.006.html.
LI Haimei，FAN Yanping. Research progress on the main components，metabolic pathways and key functional genes of floral terpenes[J/OL]. Molecular Plant Breeding，2023：1-17. (2023-07-19). https://kns.cnki.net/kcms2/detail/46.1068.S.20230719.1244.006.html.

[48] 宋丽娟，李雄伟，陈琳，柴明良，高中山 . 果实香气合成与遗传控制研究概述[J]. 果树学报，2008，25(5)：708-713.
SONG Lijuan，LI Xiongwei，CHEN Lin，CHAI Mingliang，GAO Zhongshan. A review on fruit aroma synthesis and its genetic control[J]. Journal of Fruit Science，2008，25(5)：708-713.

[49] 刘俊灵 . 苹果新品种‘瑞雪’果实挥发性香气物质分析及其遗传特性初探[D]. 杨凌：西北农林科技大学，2019.
LIU Junling. Analysis of volatile flavor compounds and their genetic characteristics in *Malus domestica* ‘Ruixue’[D]. Yangling：Northwest A & F University，2019.

[50] 孟智鹏 . 苹果果实挥发性物质遗传特性研究[D]. 杨凌：西北农林科技大学，2022.
MENG Zhipeng. Study on genetic characteristics of volatile compounds in apple fruit[D]. Yangling：Northwest A & F University，2022.

[51] 李瑞 . ‘蜜脆’×‘秦冠’苹果 F_1 代果实的香气物质分析及 QTL 定位[D]. 杨凌：西北农林科技大学，2019.
LI Rui. Aroma volatiles analysis and QTL mapping in the F_1 progeny fruits of ‘Honeycrisp’ × ‘Qinguan’ apple cross[D]. Yangling：Northwest A & F University，2019.

[52] 朱慧理 . ‘蜜脆’与‘冒迪’苹果及其杂交后代挥发性成分特征分析[D]. 杨凌：西北农林科技大学，2023.
ZHU Huili. Volatile Profling of ‘Honeyerisp’ and ‘Modi’ and their hybrid offspring[D]. Yangling：Northwest A & F University，2023.

[53] 景士西，吴录平，李宝江 . 果树遗传变异的特点初探[J]. 遗传，1995，17(1)：40-44.
JING Shixi，WU Luping，LI Baojiang. Preliminary study on genetic characteristics of fruit plants[J]. Hereditas (Beijing)，1995，17(1)：40-44.

[54] ZHANG C，JIN Y Z，LIU J Y，TANG Y F，CAO S X，QI H Y. The phylogeny and expression profiles of the lipoxygenase (*LOX*) family genes in the melon (*Cucumis melo* L.) genome[J]. Scientia Horticulturae，2014，170：94-102.

[55] BRASH A R. Lipoxygenases：Occurrence，functions，catalysis，and acquisition of substrate[J]. Journal of Biological Chemistry，1999，274(34)：23679-23682.

[56] CHEDEA V R，JISAKA M. Lipoxygenase and carotenoids：A cooxidation story[J]. African Journal of Biotechnology，2013，12(20)：2786-2791.

[57] DUNEMANN F，ULRICH D，BOUDICHEVSKAIA A，GRAFE C，WEBER W E. QTL mapping of aroma compounds analysed by headspace solid-phase microextraction gas chromatography in the apple progeny ‘Discovery’ × ‘Prima’[J]. Molecular Breeding，2009，23(3)：501-521.

[58] 岳溶溶 . 枣果实香气成分及其合成关键基因研究[D]. 杨凌：西北农林科技大学，2023.
YUE Rongrong. Aroma components and key genes of biosynthesis in jujube fruits[D]. Yangling：Northwest A & F University，2023.

[59] 魏文霞 . 黄瓜脂氧合酶基因 *CsLOX2* 参与 C9 醛类香气合成功能的初步研究[D]. 杨凌：西北农林科技大学，2018.
WEI Wenxia. Preliminary functional analysis of cucumber lipoxygenase *CsLOX2* involved in the synthesis of C9 volatiles[D]. Yangling：Northwest A & F University，2018.

[60] 申济源 . 基于 LOX 途径的果实香气物质形成与调控解析[D]. 杭州：浙江大学，2013.
SHEN Jiyuan. Biosynthesis and regulation of fruit aroma-related volatiles derived from the LOX pathway[D]. Hangzhou：Zhejiang University，2013.

[61] ZHANG B，YIN X R，LI X，YANG S L，FERGUSON I B，CHEN K S. Lipoxygenase gene expression in ripening kiwifruit in relation to ethylene and aroma production[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry，2009，57(7)：2875-2881.

[62] 陶淑华，陈丽，蒋镇烨，宋倩倩，宋亦超，姜天甲，郑小林 . 低温贮藏对美味猕猴桃布鲁诺果实主要挥发性物质和脂肪酸代谢的影响[J]. 核农学报，2020，34(2)：288-297.
TAO Shuhua，CHEN Li，JIANG Zhenye，SONG Qianqian，SONG Yichao，JIANG Tianjia，ZHENG Xiaolin. Effects of lower temperature on flavor components and fatty acid pathway in harvested kiwifruit (*Actinidia deliciosa*. cv. Bruno)[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences，2020，34(2)：288-297.

[63] VOGT J，SCHILLER D，ULRICH D，SCHWAB W，DUNEMANN F. Identification of lipoxygenase (LOX) genes putatively involved in fruit flavour formation in apple (*Malus* × *domestica*)[J]. Tree Genetics & Genomes，2013，9(6)：1493-1511.

[64] 岳璇璇，王庆鹏，房鸿成，胡甲飞，苏梦雨，王楠，张宗营，陈学森 . 苹果脂氧合酶基因 *MdLOX1a* 的同源克隆与功能验证[J]. 植物遗传资源学报，2020，21(3)：734-742.
YUE Xuanxuan，WANG Qingpeng，FANG Hongcheng，HU Jiafei，SU Mengyu，WANG Nan，ZHANG Zongying，CHEN Xuesen. Homologous cloning and expression analysis of apple lipoxygenase gene *MdLOX1a*[J]. Journal of Plant Genetic Resources，2020，21(3)：734-742.

[65] 张静 . MdASG1 介导 *MdLOX1a* 调控苹果挥发性香气物质合成的机理研究[D]. 泰安：山东农业大学，2022.
ZHANG Jing. Mechanism of MdASG1 mediates *Md LOX1a* regulation on volatile aroma compounds biosynthesis in apple[D]. Tai'an：Shandong Agricultural University，2022.

[66] SCHILLER D，CONTRERAS C，VOGT J，DUNEMANN F，DEFILIPPI B G，BEAUDRY R，SCHWAB W. A dual positional specific lipoxygenase functions in the generation of flavor compounds during climacteric ripening of apple[J]. Horticulture Research，2015，2：15003.

[67] 岳璇璇 . 苹果乙烯响应因子 ERF1B 调控 LOX 途径香气合成的机理研究[D]. 泰安：山东农业大学，2020.
YUE Xuanxuan. Study on apple ethylene response factor ERF1B regulating aroma biosynthesis in LOX pathway[D]. Tai'an：Shandong Agricultural University，2020.

[68] ZHU B Q，XU X Q，WU Y W，DUAN C Q，PAN Q H. Isolation and characterization of two hydroperoxide lyase genes from grape berries[J]. Molecular Biology Reports，2012，39(7)：7443-7455.

[69] FARNETI B，DI GUARDO M，KHOMENKO I，CAPPELLIN L，BIASIOLI F，VELASCO R，COSTA F. Genome-wide association study unravels the genetic control of the apple volatilome and its interplay with fruit texture[J]. Journal of Experimental Botany，2017，68(7)：1467-1478.

[70] TANAKA F，HAYAKAWA F，TATSUKI M. Flavor and texture characteristics of 'Fuji' and related apple (*Malus domestica* L.) cultivars，focusing on the rich watercore[J]. Molecules，2020，25(5)：1114.

[71] 蒙小玉，冯建文，黄欣艳，王林，吴亚维 . "糖心"苹果香气物质生物合成的转录代谢联合分析[J]. 核农学报，2025，39(4)：696-706.
MENG Xiaoyu，FENG Jianwen，HUANG Xinyan，WANG Lin，WU Yawei. Combined transcriptional and metabolic analysis of aroma substances in watercore apples[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences，2025，39(4)：696-706.

[72] ZHU Y M，RUDELL D R，MATTHEIS J P. Characterization of cultivar differences in alcohol acyltransferase and 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase gene expression and volatile ester emission during apple fruit maturation and ripening[J]. Postharvest Biology and Technology，2008，49(3)：330-339.

[73] SOULEYRE E J F，GREENWOOD D R，FRIEL E N，KARUNAIRETNAM S，NEWCOMB R D. An alcohol acyl transferase from apple (cv. Royal Gala)，*MpAAT1*，produces esters involved in apple fruit flavor[J]. The FEBS Journal，2005，272(12)：3132-3144.

[74] DUNEMANN F，ULRICH D，MALYSHEVA-OTTO L，WEBER W E，LONGHI S，VELASCO R，COSTA F. Functional allelic diversity of the apple alcohol acyl- transferase gene *MdAAT1* associated with fruit ester volatile contents in apple cultivars[J]. Molecular Breeding，2012，29(3)：609-625.

[75] SOULEYRE E J F，CHAGNÉ D，CHEN X Y，TOMES S，TURNER R M，WANG M Y，MADDUMAGE R，HUNT M B，WINZ R A，WIEDOW C，HAMIAUX C，GARDINER S E，ROWAN D D，ATKINSON R G. The *AAT1* locus is critical for the biosynthesis of esters contributing to 'Ripe apple' flavour in 'Royal Gala' and 'Granny Smith' apples[J]. The Plant Journal，2014，78(6)：903-915.

[76] YANG S B，YU J，YANG H J，ZHAO Z Y. Genetic analysis and QTL mapping of aroma volatile compounds in the apple progeny 'Fuji' × 'Cripps Pink'[J]. Frontiers in Plant Science，2023，14：1048846.

[77] 冀晓昊，刘凤之，王宝亮，刘培培，王海波 . 葡萄醇酰基转移酶编码基因遗传变异研究[J]. 中国农业科学，2022，55(14)：2797-2811.
JI Xiaohao，LIU Fengzhi，WANG Baoliang，LIU Peipei，WANG Haibo. Genetic variation of alcohol acyltransferase encoding gene in grape[J]. Scientia Agricultura Sinica，2022，55(14)：2797-2811.

[78] 常源升，程来亮，王海波，何平，李慧峰，李林光 . 苹果分子标记及辅助育种研究进展[J]. 园艺学报，2017，44(9)：1658-1680.
CHANG Yuansheng，CHENG Lailiang，WANG Haibo，HE Ping，LI Huifeng，LI Linguang. Review of molecular marker and marker assisted breeding of apple[J]. Acta Horticulturae Sinica，2017，44(9)：1658-1680.

[79] 沈衡 . 利用基因编辑技术创建功能型樱桃番茄材料[D]. 武汉：华中农业大学，2024.
SHEN Heng. Creating functional cherry tomato materials by gene editing technology[D]. Wuhan：Huazhong Agricultural University，2024.

[80] 何梓莹，于莉莉，邱红梅，谷勇哲，洪慧龙，高华伟，邱丽娟 . 高油酸低脂氧合酶（FAD-LOX）多基因编辑大豆优异种质创制[J]. 大豆科学，2023，42(5)：513-523.
HE Ziying，YU Lili，QIU Hongmei，GU Yongzhe，HONG Huilong，GAO Huawei，QIU Lijuan. Generation of excellent soybean germplasm with high oleic acid and low Lipoxygenase by multigene editing[J]. Soybean Science，2023，42(5)：513-523.

[81] 张莹莹，郑天一，王慧铃，孙磊，房玉林，张克坤 . 葡萄主要香气物质遗传调控研究进展[J]. 西北植物学报，2024，44(5)：836-844.
ZHANG Yingying，ZHENG Tianyi，WANG Huiling，SUN Lei，FANG Yulin，ZHANG Kekun. Progress on genetic regulation of the major aroma substances in grape[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica，2024，44(5)：836-844.