

## 不同果实发育时段遮光对红阳猕猴桃果实香气的影响<sup>1</sup>

刘若男, 刘翠霞<sup>#</sup>, 叶开玉, 高建有, 李洁维, 龚弘娟, 夏黎明, 朱荣香, 王发明<sup>\*</sup>, 查满荣<sup>\*</sup>  
(吉首大学生物资源与环境科学学院, 湖南吉首 416000; 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所,  
广西植物功能物质研究与利用重点实验室, 广西桂林 541006)

**摘要:** 【目的】探究遮光对猕猴桃发育期间果实香气的影响, 为猕猴桃精细栽培管理提供参考。【方法】以猕猴桃红阳为对象, 从花后 20~140 d, 以 20 d 为一个时段将其分为 6 个时段(时段 I~时段 VI), 每个时段为一组使用套袋进行遮光处理(T1~T6 组), T7 为全时段遮光, 对照(CK)为全时段未遮光。采用顶空固相萃取(HS-SPME)和气相色谱-质谱联用(GC-MS)进行香气测定, 并对 T7 和对照果实进行转录组测序分析。【结果】在不同遮光处理下, 共检测出 38 种香气物质, 包括 15 种酯类、11 种醛类、8 种萜烯类和 3 种醇类。各组香气种类介于 19~37 种之间, 其中 T6 含种类最多, T2 和 T5 最少。总香气含量 T4 最高, 其次为 T2 和 T5。除 T4 外其他实验组果实酯类含量均显著降低; T4、T5 和 T6 组醛类与对照无显著差异, 其他组显著低于对照; T1 和 T2 组萜烯类与对照无显著差异, T4 无累积, 其他处理组显著高于对照。醇类物质在 T6 果实中显著高于对照, T2 和 T5 无累积, 其他处理组低于对照。聚类分析显示 T4 组与对照成分组成最相似。主成分分析显示 T6 综合得分最高, 其次为 T4、T5 和 T2。转录组分析共发现 1248 个差异表达基因, T7 较对照下调 788 个基因, 上调 460 个。从中筛选出了 15 个与香气合成相关的差异表达基因。其中遮光处理降低了 T7 果实中乙醇脱氢酶(ADH)、丙酮酸转氨酶(AGXT)、天冬氨酸转氨酶(COT1)和糖醇-4-磷酸胞苷酰转移酶(IspD)基因的表达量, 升高了焦磷酸脱羧酶(MDV)、醛脱氢酶(ALDH)和苯丙氨酸解氨酶(PAL)基因的表达量。【结论】红阳猕猴桃的各类香气成分具有不同的合成时期, 其中时段 VI 为酯类合成重要时期; 时段 I-时段 III 对醛类物质合成积累有重要意义; 时段 IV 为萜烯类物质合成关键时期。遮光抑制了 ADH、AGXT 和 COT1 基因的表达, 同时上调了 MVD 和 ALDH 基因的表达量, 是导致遮光果实中萜烯类香气物质含量升高和酯类、醛类、醇类含量下降的可能原因。综合分析表明, T2、T4 和 T5 的猕猴桃果实香气含量较高, 受遮光影响较小, 即时段 II(40-60DAA)、时段 IV(80-100DAA)和时段 V(100-120DAA)为适宜遮光时段。结合前人研究, 建议从时段 II 到时段 V(40-120DAA)进行果实遮光, 时段 VI 去除套袋使果实正常接收光照。此结果可以对猕猴桃精细管理提供相应参考。

**关键词:** 红阳猕猴桃; 香气; 遮光; 果实发育

中图分类号: S663.4 文献标志码: A 文章编号: 1009-9980(2024)11-0001-08

## Effects of Shading on Fruit Aroma of 'Hongyang' Kiwifruit at Different Developmental Periods

收稿日期: 2023-09-12 接受日期: 2023-10-21

基金项目: 国家自然科学基金项目(32360729); 广西科技计划项目青年创新人才科研专项(桂科 AD23026228); 国家现代农业产业技术体系广西创新团队落叶果树产业首席专家团队(nycytxgxcxt 2023-13-01); 广西科技重大专项(桂科 AA23023008)

作者简介: 刘若男, 女, 在读硕士研究生, 研究方向为果实香气形成机制。E-mail: 15576931508@163.com; #为共同第一作者。

\*通信作者 Author for correspondence. E-mail: wfm\_rz@163.com; E-mail: zmr0729@163.com

LIU Ruonan, LIU Cuixia<sup>#</sup>, YE Kaiyu, GAO Jianyou, LI Jiewei, GONG Hongjuan, XIA Liming, ZHU Rongxiang, WANG Faming\*, ZHA Manrong\*

*(College of Biology and Environmental Science, Jishou University, Jishou, Hunan, 416000; Guangxi Key Laboratory of Functional Phytochemicals Research and Utilization, Guangxi Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guilin, Guangxi, 541006)*

**Abstract:** **【Objective】** Aroma is an important trait of fruit quality, constituted by a variety of compounds including esters, aldehydes, ketones, alcohols, terpenes and volatile phenols, as well as a range of other aromatics. The compound and content of aroma undergo consistent changes throughout fruit development, and can be affected by various environmental factors. It has been demonstrated that sunlight, as a crucial factor influencing fruit development, has a significantly affect the content and composition of aroma. Bagging is widely practiced in fruit cultivation. Fruit with bagging tend to exhibit a superior external appearance and neater shapes compared to non-bagged, which makes them more popular among consumers. However, the practice of bagging limits the fruit's exposure to sunlight, which in turn affects the formation of fruit aroma. In this study, the effects of shading on fruit aroma types and content at different developmental periods were determined to explore the significance of each period in aroma compounds synthesis, and identify the optimal timing for bagging. Furthermore, a transcriptome analysis was employed to explore the molecular mechanisms underlying the impact of shading on aroma synthesis. The findings of this study will serve as a valuable reference for the refined cultivation of kiwifruit.

**【Methods】** The experimental design spanned from 20 days after anthesis (20 DAA) to 140 DAA, dividing the maturation process into six periods (periods I to VI) with 20-day intervals. Each period underwent light exclusion using double-layer black bags (Groups T1 to T6), with T7 representing total shading and CK representing no shading. The fruits were harvested when the soluble solids content reached 7% and allowed to ripen at room temperature until the soluble solids content reached 20%. Aroma compounds were then analyzed by headspace solid-phase microextraction (HS-SPME) and gas chromatography-mass spectrometry (GC-MS). Data were processed and analyzed using Excel 2016 and SPSS 20.0, and graphs were created using Origin 2021. Samples from T7 and CK fruits were sent for transcriptome sequencing and KEGG and GO enrichment analysis of DEGs were conducted using the company's platform. **【Results】** A total of 38 aroma compounds were detected in Hongyang kiwifruits with different treatments, including 15 esters, 11 aldehydes, 8 terpenes, 3 alcohols, and a single other compound. The number of aroma compounds in each group ranged from 19 to 37, with T6 exhibiting the highest diversity at 37 types. In contrast, T2 and T5 exhibited the lowest diversity, with both groups containing 19 compounds. The highest total aroma content was observed in T4, followed by T2 and T5 among the groups with shading. The proportions of the major aroma constituents in the Hongyang kiwifruit remained largely unchanged by the exclusion of sunlight. Ester compounds consistently accounted for over 90% of the total content in each treatment group, with aldehydes comprising 1% to 7% and terpenes and alcohols each accounting for less than 2%. The ester content was found to be significantly reduced under shading in all groups with the exception of T4, which exhibited the highest ester content, followed by T2 and T5. The aldehyde content of T4, T5, and T6 exhibited no significant difference compared to CK, whereas the other groups displayed a significantly lower content than CK. The terpene levels in T1 and T2 were not significantly different from CK, which exhibited no accumulation in the fruit of T4. In contrast, the other treatment groups displayed significantly higher terpene levels than CK. Furthermore, all groups

except T4, which was bagged, showed an increase in terpene compound diversity, with the highest variety found in T7, followed by T6. The only treatment group in which the alcohol content was significantly higher than CK was T6. No accumulation of alcohol was observed in T2 and T5, while all other treatment groups exhibited lower alcohol levels compared to CK. The results of the cluster analysis indicated that the aroma composition of T4 was most similar to that of CK. T2 and T5 were grouped together, while T1 and T3 were placed in a separate cluster. T6 and T7 were classified into their own distinct categories. The principal component analysis demonstrated that T6 exhibited the highest overall score, followed by T4, T2, and T5. Transcriptome analysis identified 1,248 differentially expressed genes, with 788 downregulated and 460 upregulated in T7 compared to CK. 15 genes related to aroma synthesis were selected, with shading resulting in reduced expression of ethanol dehydrogenases (ADH), alanine aminotransferase (AGXT), aspartate aminotransferase (GOT) genes in T7 fruit, while increasing the expression of pyrophosphate decarboxylase (MDV), aldehyde dehydrogenases (ALDH). 【 Conclusion 】 The impact of shading in different developmental periods results in varying degrees of aroma content and compound constitution, indicating that the synthesis of various aroma components in Hongyang kiwifruit occurs at disparate optimal periods. The results demonstrate that period VI is a critical period for ester synthesis; periods I to III are significant for the accumulation of aldehydes; and period IV is crucial for terpene synthesis. Comprehensive analysis shows that kiwifruits from T4, T5, and T2 have higher aroma content and demonstrated reduced sensitivity to shading showing superior aroma quality. Shading suppressed the expression of ADH, AGXT, and COT1 genes while increasing the expression levels of MVD and ALDH genes, which may account for the increased content of terpene aroma compounds and the decreased levels of ester, aldehyde, and alcohol compounds in shading fruit. Thus, period II (40-60 DAA) and periods IV to V (80-120 DAA) are identified as suitable periods for bagging. Combined with previous research, it is recommended to begin bagging kiwifruits in the late portion of period I and continue from period II to period V (40-120DAA). The bagging process should be discontinued upon the completion of period V to permit the fruits to receive sunlight in a natural manner. These results can serve as a valuable reference for the precise management of kiwifruit cultivation.

**Key words:** Hongyang; aroma; shading; fruit development

猕猴桃作为中国重要的扶贫产业，在全国多地均有种植。多年来，众多学者针对猕猴桃的种植条件、抗病虫害能力和营养成分等多方面进行了研究，旨在促进猕猴桃产业发展<sup>[1-3]</sup>。红阳猕猴桃 (*Actinidia chinensis* cv. Hongyang) 为中华猕猴桃变种，由四川苍溪县野生中华猕猴桃中心培育。其果心带有红色放射状条纹，果实大且果型整齐，口感丰富，富含糖分和维生素 C 等营养物质，深受消费者喜爱。同时它的抗逆性强、果实耐贮藏，是中国重要的经济品种<sup>[1, 4]</sup>。

果实香气是品质的重要指标，由酯、醛、酮、醇、萜烯类等多种挥发性香气物质综合构成。这些香气物质的组成以及含量水平会随着果实的成熟而改变，使得果实不同阶段释放出不同的气味，因此，香气可侧面反映水果成熟度，用作评价果实适宜采收期的标准之一<sup>[5]</sup>。此外，水果的特征香气还可以刺激消费者的嗅觉，引起消费者食欲和购买欲，对于水果产业发展具有重要意义<sup>[6]</sup>。

套袋在水果栽培中被广泛应用。它通过物理防护有效避免果实因雨水、鸟类、昆虫以及阳光照射不均等外界因素导致的落果、水果畸形以及食用口感差等,从而提高商品果率<sup>[7]</sup>。但套袋也会阻碍果实发育过程中接受光照,对果实的内在品质产生影响,这一影响因品种而异。如对番石榴进行套袋,增加了果实质量以及抗坏血酸含量<sup>[7]</sup>;对枇杷进行套袋能够显著增加果实质量和可溶性糖含量,降低可滴定酸含量<sup>[8]</sup>;但对西南冷凉高地红富士苹果进行套袋则会降低其果实品质<sup>[9]</sup>。就猕猴桃而言,有研究表明套袋显著降低海沃德猕猴桃果实中蔗糖以及叶绿素含量,但单果质量、可溶性固形物含量及干物质含量均无明显变化<sup>[10]</sup>;而用适宜颜色的果袋对红阳猕猴桃进行套袋却能提高果实质量、干物质含量、可溶性糖含量、ASA 含量和固酸比,降低可滴定酸含量<sup>[11]</sup>。

遮光对果实香气也具有显著影响。如在果实的各个发育时期对其进行去光处理均会显著抑制玫瑰香葡萄中萜类物质的合成,但在果实成熟阶段进行遮光则会促进京香玉葡萄中醛、醇和酮的积累<sup>[12-13]</sup>。在硬核期前对白凤水蜜桃进行套袋处理能显著提高其果皮中的香气含量,对果肉中的香气含量无影响<sup>[14]</sup>。利用橙色袋子在果实缓慢增长期对玉露水蜜桃进行套袋遮光能显著提升果实中的醛类含量<sup>[15]</sup>。对红富士苹果进行套袋则减少了果实中香气物质种类和含量<sup>[16]</sup>。但目前探究遮光对猕猴桃香气的影响文献还较少,多数研究集中在探讨采后贮藏方式对其的影响上。如  $0.5 \mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$  的 1-甲基环丙烯 (1-MCP) 被证明是改善猕猴桃布鲁诺采后品质并保持其在贮藏期间香气发展的最适浓度<sup>[17]</sup>;低温贮藏后使用脱落酸 (ABA) 处理增加了采后猕猴桃香气成分,并提高了相关合成酶醇酰基转移酶 (AAT)、支链氨基酸转氨酶 (BCAT) 和过氧化氢裂解酶 (HPL) 活性<sup>[18]</sup>; HAN 等<sup>[17]</sup>、Günther 等<sup>[18]</sup>和 HUAN 等<sup>[19]</sup>对华特猕猴桃进行冷藏后乙烯处理,发现相比未处理猕猴桃它们具有更浓郁的果香。此外,关于猕猴桃香气合成关键基因虽然已有研究,如 Zhang 等<sup>[20]</sup>通过转录组分析鉴定出 3 个酯类合成相关基因 AdFAD1、AdALDH2 和 AdAT17;张琳等<sup>[21]</sup>研究表明乙烯抑制剂和外源乙烯处理下猕猴桃果实中的基因 AcAT1、AcAT2、AcAT17 表达量变化与 AAT 活性变化呈正相关;董婧等<sup>[22]</sup>对比 6 种猕猴桃品种发现基因 AcAT16 表达量与丁酸乙酯含量正相关。但关于遮光影响猕猴桃香气合成的机制仍然未知。基于此,本文以红阳猕猴桃为材料,将其从幼果到果实成熟分为六个时段利用套袋分别进行遮光处理,使用顶空-固相微萃取/气相色谱-质谱联用技术探究不同时段去光对红阳猕猴桃果实香气的影响,并对全时段遮光 and 全时段未遮光果实开展转录组测序分析,以期筛选出受光调控的香气形成关键基因,为探究遮光影响猕猴桃果实香气的分子机制提供基础,同时找到猕猴桃套袋的适宜时段,为进一步优化猕猴桃栽培措施、生产高品质猕猴桃提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料

本研究以红阳猕猴桃为材料，采自于广西植物研究所猕猴桃种质资源圃（东经 110°17，北纬 25°4）。试验树为 5~6 年生中华砧红阳猕猴桃，株行距为 3 m×3 m，雌雄比例为 8：1，棚架栽培<sup>[23]</sup>。

## 1.2 试验处理

对猕猴桃果实使用黑色双层果袋进行遮光处理，遮光度 95%。用花后天数（days after anthesis，简称 DAA）标记处理的时间，选取 6 株生长状态一致的果树，每组处理时分别在 6 株果树上各选取 20 颗位置、大小和发育相对一致的果实进行套袋，每两株作为一个生物学重复。整个发育过程曝露于阳光下的果实为对照（CK），从花后 20 d 开始到果实成熟，每 20 d 遮光为一个处理组，具体处理如下：

表 1 试验分组

Table 1 Experimental grouping

分组 group	遮光时段 shading periods
T1	时段I periodI: 20DAA-40DAA
T2	时段II periodII: 40DAA-60DAA
T3	时段III periodIII: 60DAA-80DAA
T4	时段IV periodIV: 80DAA-100DAA
T5	时段VI periodVI: 100DAA-120DAA
T6	时段VII periodVII: 120DAA-140DAA
T7	一直遮光 Constant shading
CK	一直未遮光 Without shading

果实可溶性固形物含量达到 7%后采摘。采摘下来的果实在室温放置直到后熟完成，检测可溶性固形物含量达到 20%，即进行香气成分的提取和检测<sup>[24]</sup>。

## 1.3 香气测定

香气测定方法参考刘翠霞等<sup>[25]</sup>。采用顶空固相萃取（HS-SPME）和气相色谱-质谱联用（GC-MS）检测果实香气成分。每个处理随机取 5~10 个果实，去皮后液氮速冻，加入 10% 的氯化钙，磨样机预冷后打磨成粉末状进行称取，每次称取 5 g，3 次重复，加入 10  $\mu\text{L}$  41  $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$  的 3-辛醇溶液作为内标，于 20 mL 顶空瓶中进行萃取。萃取结束后，将萃取头插入气相色谱的进样口进行解析。萃取头采用 30  $\mu\text{m}$  PDMS/DVB SPME 萃取头（Supelco 公司，美国）。采用气质联用仪对芳香物质进行分析鉴定。气相色谱型号为 7890A，质谱仪型号为 5975C（安捷伦公司，美国）。定性分析通过 AMDS 解卷积软件。解卷积后检索标准化合物的质谱图（NIST08）、广西落叶果树团队已经分析过的标准品的保留时间以及与相关文献报道进行保留指数等信息比对。对挥发物的定量分析采用 3-辛醇作为内标物进行半定量分析。

## 1.4 转录组分析

测序样品为全时段遮光（T7）和全时段未遮光（CK）果实。取用于香气测定的 T7 和对照果实样品液氮速冻后使用磨样机快速研磨成粉末，装入离心管放至 -80 °C 冰箱保存。委托武汉迈维代谢生物科技股份有限公司完成样品 RNA 提取和转录组测序，3 个重复。基于

表达定量结果使用 DESeq2 软件进行样品组间的差异表达分析，筛选阈值为： $|\log_2\text{Fold Change}| \geq 1$ ， $\text{FDR} < 0.05$ ，将筛选出的基因与基因本体 GO (Gene Ontology, GO) 和京都基因与基因组百科全书 (Kyoto encyclopedia of genes and genomes, KEGG) 数据库进行比对，获得不同样品中的功能及相关代谢通路信息。根据 GO 和 KEGG 注释结果，对差异基因进行功能分类与富集分析。

#### 1.4 数据处理

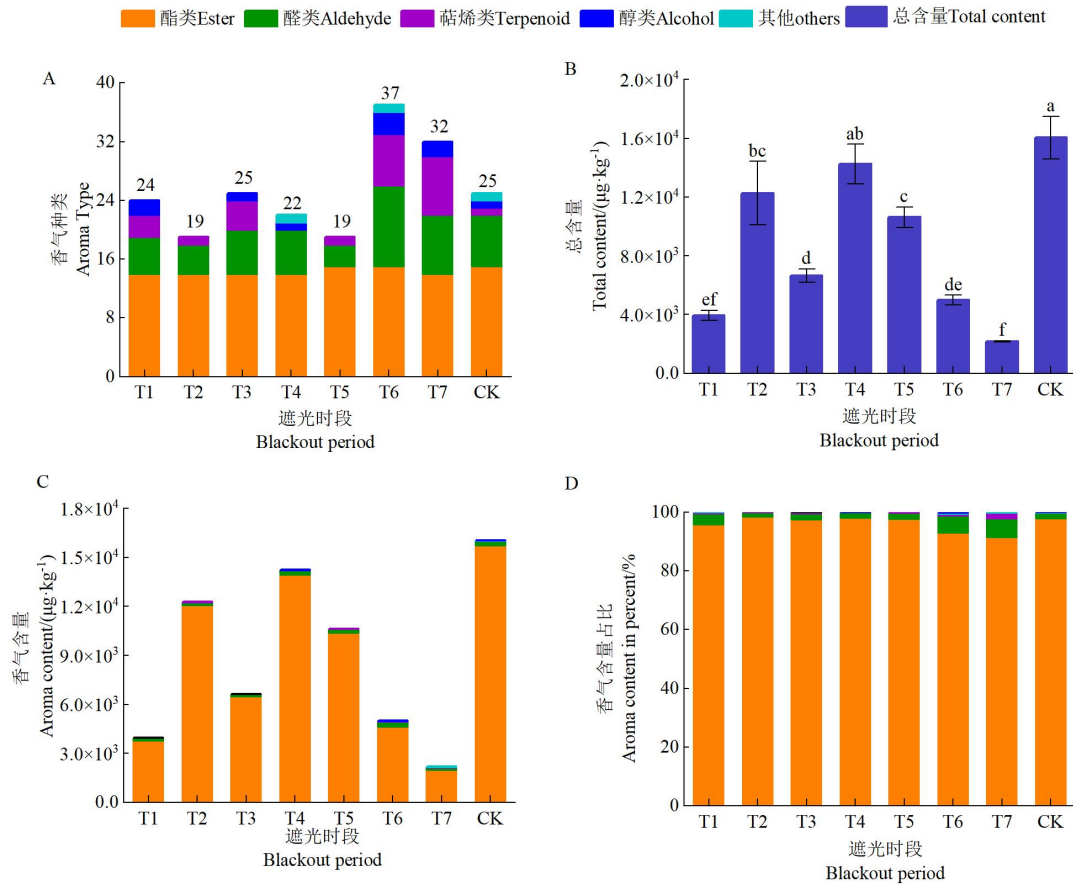
采用 Excel 2016 对数据进行处理，采用 SPSS 20.0 进行显著性分析以及主成分分析并计算综合得分，计算方法参考张文霖<sup>[26]</sup>，使用 Duncan 法对数据进行多重比较，采用 Origin2021 作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同时段遮光处理下香气种类及含量分析

在红阳猕猴桃的处理组和对照组中，共检测到 38 种香气物质，包括 15 种酯类、11 种醛类、8 种萜烯类、3 种醇类、1 种其他类。

红阳猕猴桃果实在不同处理下的香气种类介于 19~37 种 (图 1-A)，其中 T6 和 T7 果实香气种类较多，分别为 37 和 32 种；T2 和 T5 果实香气种类最少，均为 19 种；T1、T3 和 T4 的果实香气种类与对照相近，分别为 24 种、25 种和 22 种。酯类物质种类在每个处理组中较稳定，均在 14~15 种。醛类物质种类在各处理组中的变化较大，介于 3~11 种之间，其中 T6 红阳猕猴桃果实中醛类物质种类最多，为 11 种，T7 其次，为 8 种，T5 果实中醛类物质种类最少，为 3 种。萜烯类物质种类在各处理组中变化也较大，介于 0~8 种之间，T7 红阳猕猴桃果实中萜烯类物质种类最多，为 8 种，T6 其次，为 7 种，T4 果实中萜烯类物质种类最少，T2 和 T5 其次，为 1 种，与 CK 类似。各处理组中醇类物质种类较少，在 0~3 种之间。



A. 不同处理组果实香气种类；B. 不同处理组果实香气总含量；C. 不同处理组果实各类香气组成；D. 不同处理组果实各类香气占比。不同小写字母表示差异显著 ( $p < 0.05$ )。下同。

A. Aroma components of fruit in different treatment groups; B. Total aroma content of fruits in different treatment groups; C. Composition of various types of aroma in fruits in different treatment groups; D. Percentage of various types of aroma in fruits in different treatment groups. Different small letters show significant difference at 0.05 level ( $p < 0.05$ ). The same below.

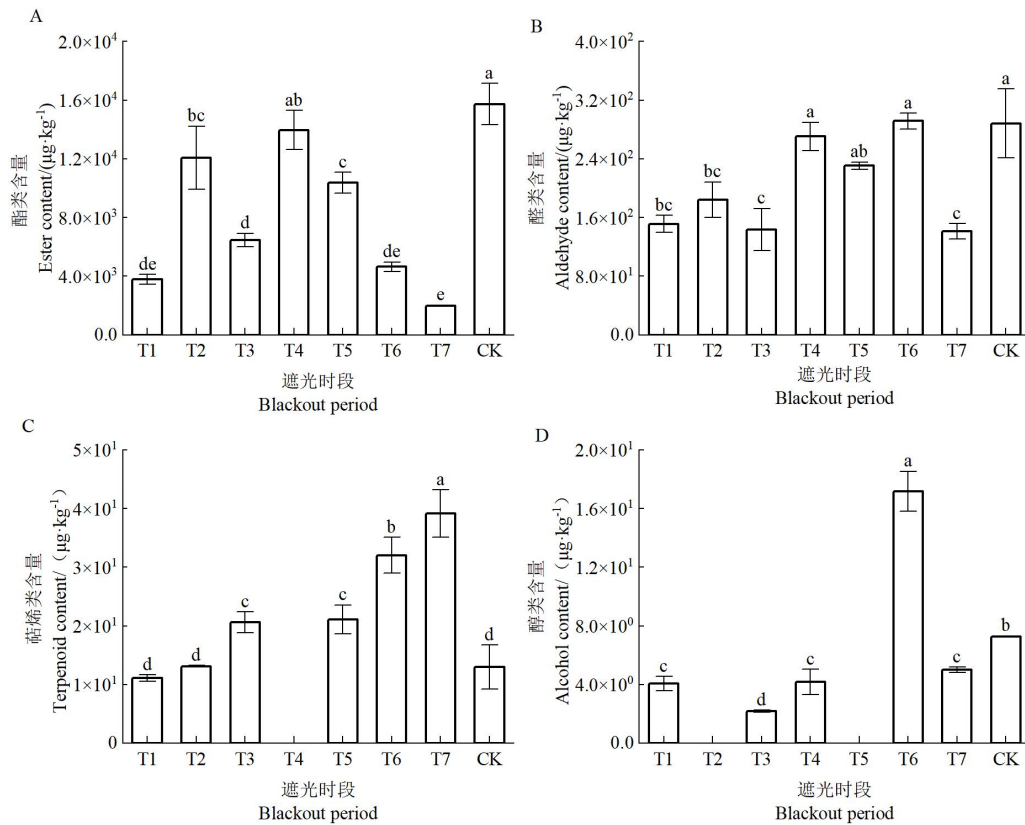
图 1 不同处理组红阳猕猴桃果实香气总含量及各成分占比

**Fig. 1 Aroma content of Hongyang kiwifruit fruits in different treatment groups and the proportion of each type of constituents**

在各时段遮光均抑制了红阳猕猴桃果实总挥发性香气的含量。其中，T4 果实中香气含量最高，T2 和 T5 其次。除 T4 外，其他处理组香气物质总含量均显著低于对照，T2 和 T5 约为对照香气物质总含量的 76% 和 66%，而全遮光处理的 T7 只有对照的 13% (图 1-B)。酯类物质为各处理组中红阳猕猴桃果实中的主要香气成分，在各处理组中含量均占各组香气物质总含量的 90% 以上；醛类物质次之，介于 1%~7% 之间；萜烯类和醇类物质在各处理组中总含量中的占比均在 2% 以下 (图 1-C~D)。

各个时期遮光对各类香气物质的影响程度具有差别。对不同处理组中的酯类、醛类、萜烯类和醇类进行比较发现：T4 红阳猕猴桃果实中酯类含量与对照无显著差异，T1、T2、T3、T5、T6 和 T7 果实中的酯类含量显著低于对照，分别约占对照果实中酯类物质含量的 24%、

77%、41%、66%、30%和 13% (图 2-A)；T4、T6 果实中醛类物质含量与对照无显著差异，T1、T2、T3 和 T7 中红阳猕猴桃醛类含量显著低于对照，分别约占对照果实中醛类物质含量的 53%、64%、50%和 49% (图 2-B)；T1 和 T2 中萜烯类含量与对照无显著差异，T3、T5、T6 和 T7 中萜烯类含量显著高于对照，相比对照果实中萜烯类物质含量约高 59%、63%、147%和 202%，此外，T4 果实中无萜烯类物质累积 (图 2-C)；仅 T6 红阳猕猴桃果实的醇类物质含量显著高于对照，相比于对照果实中的醇类物质含量高约 136%，T2 和 T5 果实中无醇类物质累积，其他处理组果实中醇类物质含量低于对照 (图 2-D)。



A.不同处理组果实香气种类；B. 不同处理组果实醛类含量；C. 不同处理组果实萜烯类含量；D. 不同处理组果实醇类含量。

A. Ester content of fruits in different treatment groups; B. Aldehyde content of fruits in different treatment groups; C. Terpene content of fruits in different treatment groups; D. Alcohol content of fruits in different treatment groups.

图 2 不同处理组红阳猕猴桃果实各类别香气物质含量

Fig. 2 Contents of various types of aroma substances in Hongyang kiwifruit fruits of different treatment groups

## 2.2 不同时段遮光处理下红阳猕猴桃果实香气组分分析





图 3 不同处理组红阳猕猴桃果实香气物质聚类热图

**Fig. 3 Heat map of aroma clustering of Hongyang kiwifruits in different treatment groups**

表 2 不同处理组中红阳猕猴桃果实香气比较

Table 2 Comparison of fruit aroma of Hongyang kiwifruit in different treatment groups

化合物名称 Compound	果实香气含量 Content/ ( $\mu\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ )							
	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	CK
酯类 Ester								
丁酸乙酯 Ethyl butyrate	1 364.44±86.61 c	8 531.52±1334.15 a	3 347.1±330.23 bc	10 101.83±1169.12 a	5 232.92±407.07 b	1 424.23±106.39 c	839.63±40.17 c	8 841.15±881.36 a
丁酸甲酯 Methyl butyrate	1 292.55±109.32 bc	1 933.21±523.29 b	1 799.35±159.99 bc	1 195.65±164.13 c	1 642.32±161.5 bc	524.78±102.17 d	386.73±21.89 d	2 969.18±542.19 a
苯甲酸甲酯 Methyl benzoate	734.79±129.98 cd	747.34±129.4 cd	696.6±73.75 cd	1 217.35±30.70 c	1 927.67±322.68 ab	1 305.57±18.56 bc	431.46±61.74 d	2 343.98±813.78 a
丁酸丁酯 Butyl butyrate	188.85±15.65 de	241.24±41.49 cd	186.45±8.76 de	302.54±1.05 bc	346.7±22.47 ab	387.26±37.74 a	157.86±9.18 e	183.71±71.80 de
己酸乙酯 Ethyl Hexanoate	42.85±4.76 e	124.55±17.95 d	130.6±8.72 d	235.14±1.51 c	477.27±49.54 a	333.41±43.51 b	41.87±1.98 e	242.78±77.90 c
己酸甲酯 Methyl hexanoate	44.02±4.08 bcd	39.05±6.15 cde	58.3±3.49 abc	35.27±0.73 de	65.4±1.20 a	37.92±4.93 cde	20.25±1.41 e	60.24±24.02 ab
乙酸乙酯 Ethyl Acetate	36.98±6.17 e	191.04±51.64 bc	100.33±3.39 de	346.01±52.42 a	254.84±30.37 b	137.81±26.84 cd	45.06±5.07 e	234.08±19.85 b
丙酸甲酯 Methyl propionate	30.63±6.31 c	32.86±9.76 bc	43.5±5.34 bc	—	45.64±1.47 b	30.54±2.57 c	13.6±0.38 d	59.38±10.95 a
苯甲酸乙酯 Ethyl benzoate	21.42±3.67 d	140.43±22.65 cd	36.96±7.69 d	338.9±26.16 b	257.71±2.53 bc	361.83±62.45 b	25.81±3.64 d	614.86±201.92 a
反式巴豆酸甲酯 ( <i>E</i> )-Methyl crotonate	17.59±1.66 cd	32.07±5.38 b	34.24±2.5 b	29.11±2.37 bc	36.18±1.23 b	26±3.01 c	6.95±0.85 d	69.91±15.74 a
巴豆酸乙酯 Ethyl crotonate	7.94±0.64 d	40.64±7.27 bc	25.23±1.84 cd	77.05±5.59 a	32.64±3.17 c	23.84±5.22 cd	—	60.31±23.95 ab
甲酸丙酯 Propyl formate	6.32±0.64 d	11.27±3.14 cd	6.52±0.81 d	54.59±0.46 a	26.06±1.42 b	15.68±6.07 c	15.43±1.02 c	15.13±3.94 c
辛酸乙酯 Ethyl caprylate	1.79±0.46 c	4.38±0.43 bc	8.83±2.69 b	4.76±0.84 bc	17.44±1.1 a	15.95±1.49 a	2.60±0.34 c	15.00±4.87 a
戊酸乙酯 Ethyl valerate	1.98±0.14 c	6.03±0.07 b	4.10±0.16 bc	12.48±0.41 a	10.45±0.43 a	11.07±1.8 a	2.17±0.26 c	10.27±3.55 a
苯甲酸异丁酯 2-methylpropylbenzoate	—	—	—	3.63±0.03 bc	5.23±0.44 b	8.72±2.75 a	1.73±0.26 c	4.30±0.07 b
醛类 Aldehyde								
( <i>E</i> )-2-己烯醛 ( <i>E</i> )-2-Hexenal	80.91±6.31 bc	118.71±19.6 a	67.34±26.08 c	128.17±6.36 a	127.63±2.69 a	106.8±5.51 ab	67.85±3.59 c	81.79±15.2 bc
己醛 Hexanal	47.15±5.41 bc	39.53±3.88 c	45.01±2.58 bc	94.57±8.08 ab	75.02±0.71 bc	95.4±7.35 ab	46.37±5.96 bc	121.38±22.26 a
戊醛 Pentanal	14.99±1.28 cd	21.85±4.35 bc	19.55±2.11 bc	25.97±4.62 b	27.89±1.78 b	26.63±1.27 b	9.6±1.15 d	45.67±7.64 a
( <i>Z</i> )-2-庚烯醛 ( <i>Z</i> )-2-Heptenal	4.89±0.70 b	3.93±0.07 b	5.18±0.04 b	7.36±0.04 b	—	7.22±2.21 b	3.34±0.09 b	11.61±4.47 a
苯甲醛 Benzaldehyde	3.42±0.65 b	—	—	10.24±0.19 a	—	5.65±0.09 b	1.95±0.13 b	13.49±5.45 a

3-己烯醛 3-Hexenal	—	—	—	—	—	34.85±1.71 a	8.67±0.08 b	—
( <i>E,E</i> )-2,4-庚二烯醛 ( <i>E,E</i> )-2,4-Heptadienal	—	—	—	—	—	4.4±0.25 b	—	4.8±0.14 a
3-环己烯-1-甲醛	—	—	—	—	—	0.45±0.01	—	—
3-Cyclohexene-1-carboxaldehy	—	—	—	—	—	0.45±0.01	—	—
庚醛 Heptanal	—	—	3.47±0.19 a	—	—	2.79±0.1 b	—	—
辛醛 Octanal	—	—	—	—	—	2.41±0.07 a	1.26±0.01 b	—
( <i>E</i> )-2-辛烯醛 ( <i>E</i> )-2-Octenal	—	—	3.18±0.10 bc	4.37±0.01 bc	—	4.91±1.03 bc	2.09±0.35 c	9.49±3.01 a
萜烯类 Terpene								
<i>D</i> -柠檬烯 <i>D</i> -Limonen	3.45±0.12 d	—	5.91±0.02 a	—	—	4.34±0.19 c	4.82±0.06 b	—
桉叶油醇 Eucalyptol	—	—	—	—	—	8.02±1.54 a	5.88±0.08 b	—
萜品烯-4-醇 4-methyl-3-Cyclohexen-1-ol	—	—	1.45±0.09 b	—	—	1.51±0.01 b	2.46±0.27 a	—
邻伞花烃 <i>O</i> -cymene	6.72±0.74 c	13.14±0.13 b	11.24±1.94 bc	—	21.1±2.45 a	8.63±0.87 bc	10.86±4.07 bc	12.97±3.76 b
( <i>Z</i> )- $\beta$ -罗勒烯 ( <i>Z</i> )- $\beta$ -ocimene	0.95±0.08 c	—	2.02±0.10 b	—	—	2.5±0.54 a	1.69±0.21 b	—
$\alpha$ -蒎烯 $\alpha$ -Pinene	—	—	—	—	—	6.49±0.21 b	8.68±0.14 a	—
$\beta$ -蒎烯 $\beta$ -Pinene	—	—	—	—	—	—	4.44±0.19	—
$\alpha$ -松油醇 $\alpha$ -Terpineol	—	—	—	—	—	0.56±0.02 a	0.29±0.02 b	—
醇类 Alcohol								
( <i>Z</i> )-2-丁烯-1-醇 ( <i>Z</i> )-2-Buten-1-ol	2.34±0.16 b	—	—	—	—	3.24±0.1 a	—	—
( <i>E</i> )-2-壬烯-1-醇 ( <i>E</i> )-2-Nonen-1-ol	1.73±0.39 c	—	2.18±0.07 de	4.18±0.86 c	—	6.04±0.89 b	2.93±0.18 d	7.28±0.03 a
己醇 Hexanol	—	—	—	—	—	7.9±2.2 a	2.08±0.17 b	—
其他 Others								
2-甲基丁酸 2-methyl-Butanoicacid	—	—	—	10.59±0.85 b	—	9.48±0.2 b	—	18.56±1.55 a

注：表中数据为（平均值±标准差）。“—”代表未检测到。不同小写字母表示差异显著（ $p<0.05$ ）。

Note: The values were (mean ± standard deviation). “—” represents not detected. Different small letters indicate significant difference ( $p<0.05$ ).

### 2.3 不同时段遮光处理下红阳猕猴桃果实香气的主成分分析

利用 SPSS 软件对红阳猕猴桃果实香气物质进行主成分分析，以特征值大于 1 提取主成分。结果显示提取了 5 个主成分，第 1 主成分和第 2 主成分累计解释了总方差的 90.147%，说明这两个主成分可以很好的说明样品中的大部分数据（表 3）。利用主成分 1 和主成分 2 的特征值和贡献率分别计算各组的综合得分，并进行排名。结果显示除对照外，T6 综合得分最高，可能是因为 T6 中醛类和醇类含量较其他组高。其次为 T4、T5 和 T2。结合香气总含量综合分析，T4、T2 和 T5 的果实香气要优于其他（图 4）。

表 3 5 个主成分特征向量及贡献率

Table 3 Five principal component eigenvectors and contribution rates

主成分	特征值	贡献率	累积贡献率
Principal component	Eigenvalue	Contribution Rate%	Cumulative proportion%
1	2.714	54.281	54.281
2	1.793	35.866	90.147
3	0.312	6.245	96.392
4	0.156	3.116	99.508
5	0.025	0.492	100.000

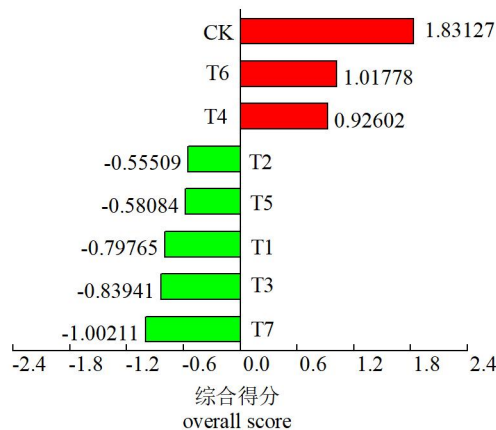


图 4 不同处理组红阳猕猴桃果实香气综合得分

Fig. 4 Overall scores of Hongyang kiwifruits in different treatment groups

### 2.4 全时段遮光（T7）和全时段未遮光（CK）果实挥发性香气物质相关基因的表达

#### 2.4.1 转录组数据整体概况

对 T7 和对照果实进行转录组学分析，各样品 Clean Data 均达到 6.74 GB 以上，Q20 碱基含量最小值为 97.58%，Q30 碱基含量最小值为 93.35%，GC 含量最小值为 49.63%，符合质量要求。PCA 分析显示，主成分 1 和主成分 2 共解释了样品的 52.41%，各组的样品都较好程度的聚集在了一起，说明它们具有较好的重复性，组间差异显著（图 5）。

DEGs 分析结果显示，T7 和对照之间共有 1248 个差异表达基因，其中，T7 相对对照下调基因数为 788 个，上调基因数 460 个（图 6）。

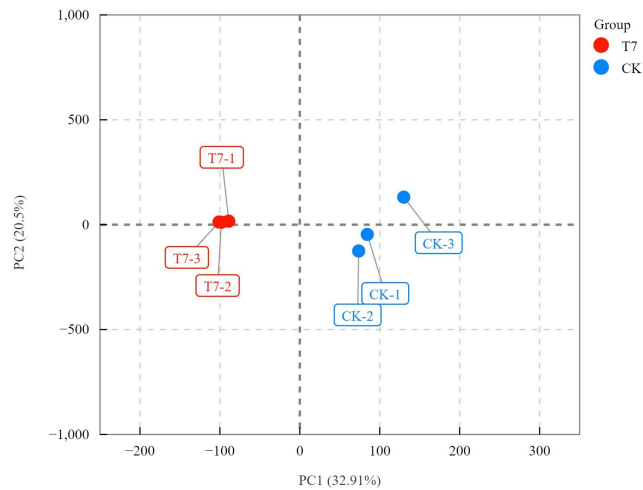


图 5 样品 PCA 图  
Fig. 5 Sample PCA plot

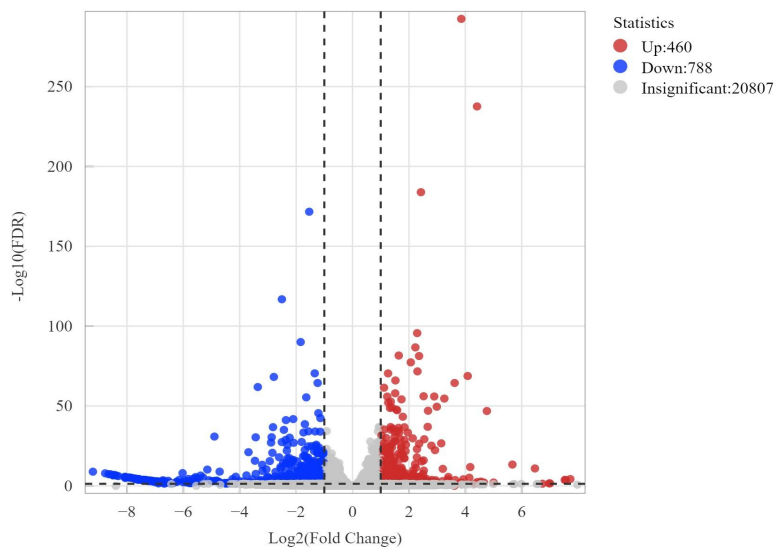


图 6 差异基因火山图对照 vsT7  
Fig. 6 Differential gene volcano map CK vs T7

#### 2.4.2 差异表达基因 GO 和 KEGG 富集分析

基于 GO 数据库,分析差异表达基因在生物过程(Biological process)、细胞组成(Cellular component)和分子功能(Molecular function)的富集情况。这些差异基因注释在了 40 个 GO 条目中,在生物过程主要注释到了细胞脂质代谢过程(Cellular process)、代谢过程(metabolic process)、对刺激响应(response to stimulus)和生物调控(biological regulation)等;在分子功能上,主要富集的条目是结合(binding)、催化活性(catalytic activity)、转录调控活性(transcription regulator activity)和转运载体活性(transporter activity)等;在细胞组成中富集的基因条目为细胞整体结构(cellular anatomical entity)和蛋白复合体(protein-containing complex)(图 7)。

基于 KEGG 数据库将 T7 和对照之间的 DEGs 进行 KEGG 富集分析，差异基因注释在了 130 个 KEGG 条目中，柱状图显示前 50 个富集最显著的条目。结果表明，大部分的差异基因富集在代谢中，其中，差异基因主要富集在代谢途径（metabolic pathways）、次级代谢物的生物合成（biosynthesis of secondary metabolites）、内质网中的蛋白质加工（protein processing in endoplasmic）和氨基酸的生物合成（biosynthesis of amino acid）（图 8）。说明遮光引发了红阳猕猴桃果实显著的生理变化。

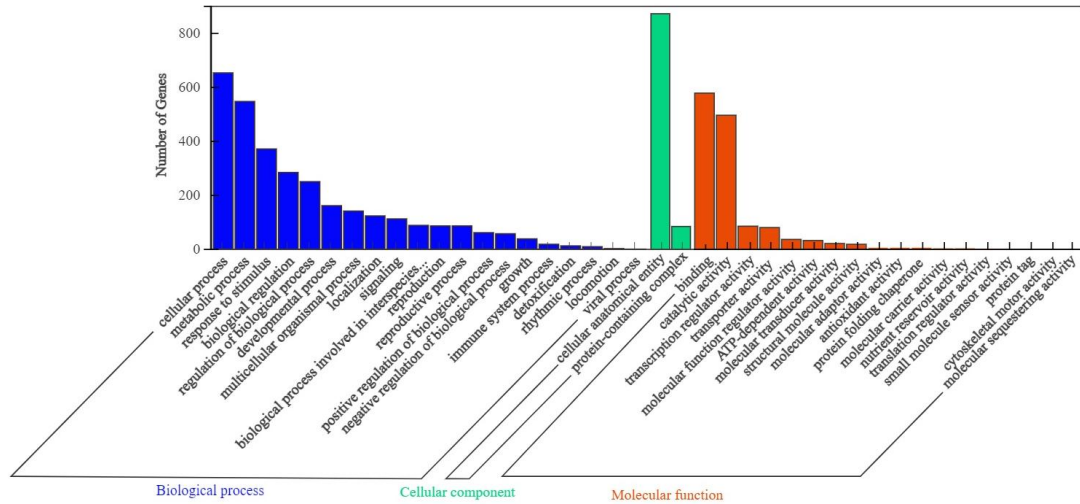


图 7 GO 分类柱状图

Fig. 7 GO Classification barplot

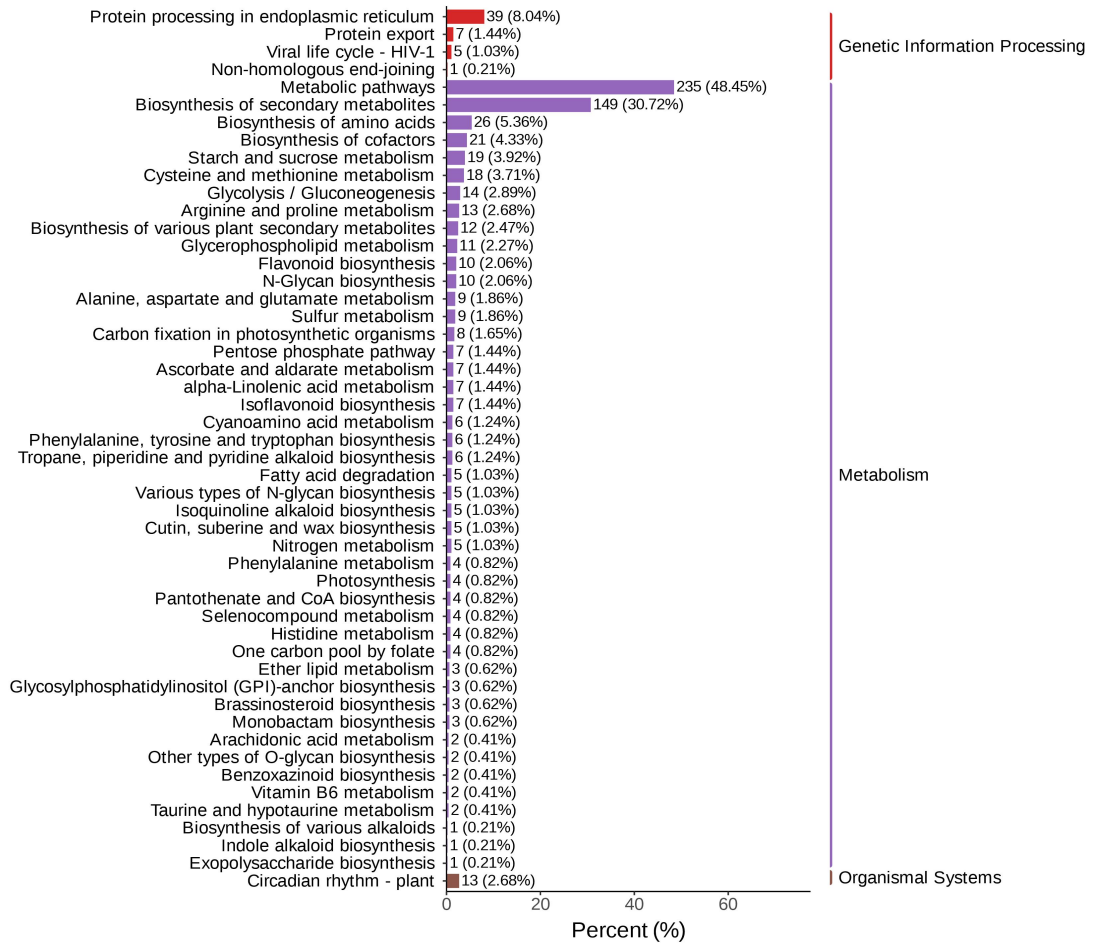


图 8 KEGG 富集柱状图

Fig. 8 KEGG enrichment barplot

### 2.4.3 受光照影响的香气合成基因分析

果实的挥发性香气物质合成途径主要为脂肪酸代谢途径、氨基酸代谢途径和萜类代谢途径<sup>[29]</sup>。对这 3 个代谢途径上的 DEGs 进行分析，共筛选出 15 个与香气合成相关的基因（图 9）。其中包括 2 个乙醇脱氢酶（ADH），1 个脂氧合酶（LOX），1 个羟基肉桂酰基转移酶（HCT），3 个苯丙氨酸解氨酶（PAL），1 个天冬氨酸转氨酶（GOT），1 个丙酮酸转氨酶（AGXT），1 个焦磷酸脱羧酶（MVD），1 个 2-C-甲基-*d*-赤藓糖醇-4-磷酸胞苷酰转移酶（IspD），1 个萜烯合酶（TPS），3 个醛脱氢酶（ALDH）。遮光处理降低了 T7 果实中 ADH1、AGXT、GOT1 和 IspD 基因的表达量，升高了 MVD、ALDH 和 2 个 PAL 基因的表达量，这可能是 T7 果实香气含量显著低于对照的原因。



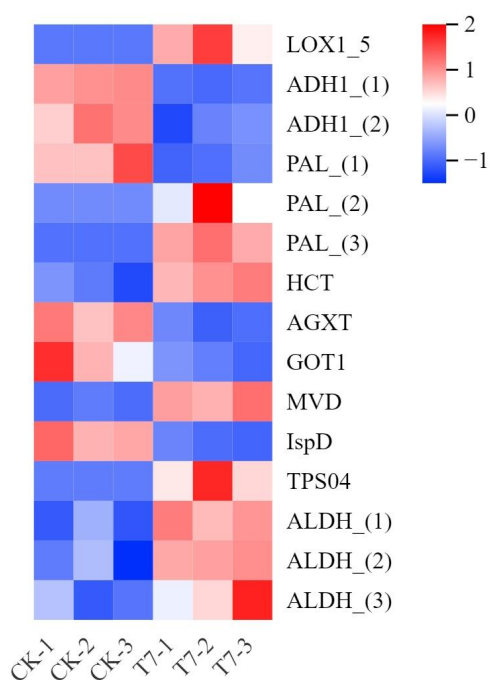


图 9 香气合成途径相关基因热图

Fig. 9 Heatmap of genes involved in the aroma synthesis pathway

### 3 讨论

酯类、醛类和醇类在猕猴桃果实香气中多有研究。其中酯类是猕猴桃特征香气的重要组成部分，为猕猴桃提供浓郁的果香和甜香，醛类和醇类则为猕猴桃提供青草香气<sup>[23-24]</sup>。本实验对对照中的红阳果实进行检测发现，其酯类含量占比超过 90%，丁酸乙酯、丁酸甲酯在红阳果实酯类成分中的占比最大；醛类含量位居第二，(E)-2-己烯醛和己醛在醛类成分中占比最高，与前人研究一致<sup>[25-30]</sup>。赵玉<sup>[28]</sup>等检测了翠香、徐香、秦美和华优猕猴桃的香气成分，将己醇鉴定为猕猴桃关键香气组分之一，但在红阳中己醇含量较低，未达到阈值，可能是因为品种差异。

将遮光处理组的果实香气与对照进行对比，结果显示除时段IV外，其他各时段的遮光处理均会导致果实酯类含量下降，其中 T2 和 T5 果实中酯类含量较其他组高，分别是对照的 77%和 66%，T1、T3 和 T6 组中含量分别为对照的 24%、41%和 30%%，表明时段I、时段III和时段VI为酯类合成的重要时期。在 T4、T5 和 T6 中，果实的醛类物质与对照无显著差异，而在 T1、T2 和 T3 中，醛类含量显著低于对照，说明时段I-III是醛类合成关键时期，已有研究也证明了醛类香气物质在红阳猕猴桃果实发育前期含量最高，而后逐渐降低<sup>[31]</sup>。上述结果说明了红阳猕猴桃中酯类和醛类的合成时期不完全相同，与前人在金艳猕猴桃中得出的结论类似<sup>[32]</sup>。此外持续遮光显著降低了己醛的积累，但对(E)-2-己烯醛的含量无明显影响，与 Liu 等<sup>[33]</sup>、王继源等<sup>[34]</sup>的结果一致。

萜烯类多呈现花果香<sup>[35]</sup>。对照中只有邻伞花烃一种萜类，而王逍遥<sup>[29]</sup>研究发现桉叶油醇是红阳猕猴桃的主要萜类物质，可能是地域不同导致的。萜烯类的合成途径有甲羟戊酸途径（MVA）和 2-C-甲基-D-赤藻糖醇-4-磷酸途径（MEP），其中，单萜通过 MEP 途径产生<sup>[36]</sup>。在除对照和 T4 外的其他组中分别检测到包含邻伞花烃在内的多种萜类物质，且均为单萜，说明红阳猕猴桃的萜烯类化合物合成途径为 MEP 途径，并且各类物质在果实发育的不同时段产生，依赖避光环境进行积累。T4 果实中萜烯类物质的累积被完全抑制，而在其他时段遮光对果实内萜烯类物质含量无影响或显著提高，说明时段IV是萜烯类合成的关键时期。

在脂肪酸代谢途径中，前体物质经脂氧合酶（LOX）和乙醇脱氢酶（ADH）等酶的催化，转化为醛类和醇类，再转化成酯<sup>[37]</sup>。张曾等<sup>[31]</sup>认为 AcLox3、AcLox4 和 AcLox6 是红阳猕猴桃成熟过程中调控醛类合成表达的相关基因，AcLox1 和 AcLox5 是调控酯类香气成分合成的相关基因。本研究转录组分析仅发现 LOX1\_5 基因（novel.3064）在遮光处理下出现表达量升高，认为其受遮光诱导，在猕猴桃酯类香气形成中起负调控作用。ALDH 能够将醛类催化为酸，从而进入倍半萜合成途径<sup>[38]</sup>。在 T7 中 2 个 ADH 基因（Achv4p10g015598，Achv4p11g016521）表达被遮光抑制，而 3 个 ALDH 基因（Achv4p11g0116573，Achv4p06g008766，Achv4p04g006368）显著高表达，可能是 T7 果实醇类、醛类和酯类香气含量降低的原因。

在氨基酸代谢途径中，氨基酸可经过转氨酶催化形成酮酸，再由 ADH 催化形成各类香气成分，也可在 PAL 催化下形成醛，再向醇和酯转化<sup>[37]</sup>。在转录组分析结果中，AGXT 基因（Achv4p28g044216）和 COT1 基因（Achv4p03g003648），以及 PAL 基因（Achv4p24g037630）在 T7 中被抑制表达，而 PAL 基因（Achv4p28g04395，Achv4p26g040956）在 T7 中表达量上调。推测 PAL 基因（Achv4p28g043957，Achv4p26g040956）对香气合成起负调控作用，同时遮光降低 AGXT（Achv4p28g044216）、COT1（Achv4p03g003648）和 PAL 基因（Achv4p24g037630）表达量，抑制 T7 果实醇类、醛类和酯类香气合成。

红阳猕猴桃萜烯类合成途径主要是 MEP 途径，IspD、MVD 和 TPS 是该过程中的关键酶<sup>[39-40]</sup>。转录组分析结果显示，相比于对照，MVD 和 TPS 基因在 T7 中表达上调，IspD 基因表达下调。而 T7 果实中萜烯类含量显著高于对照，推测 MVD 基因（Achv4p22g034538）和 TPS 基因（Achv4p15g023672）是萜烯类合成的关键基因。有研究表明 TPSs 受光照影响，如拟南芥中的 TPS 合成基因 AtTPS03、AtTPS06 和 AtTPS29 受光诱导<sup>[41]</sup>。但在本实验中，TPS 酶基因表达在遮光条件下上调，可能是由于物种不同。

前人研究发现红阳猕猴桃套袋适宜开始在落花后 30~40 d 左右，过早套袋，容易伤害猕猴桃幼果，影响果实正常发育；而过晚套袋，猕猴桃果皮容易变得粗糙，达不到套袋的目的<sup>[42]</sup>。根据实验结果综合分析，对果实香气影响最小的遮光时段为时段IV，其次是时段V和时段II以及时段III。结合已有研究，建议从时段I后期（30~40 DAA）开始对猕猴桃进行套袋，时段V结束（120 DAA 左右）时进行取袋。试验结果显示，时段VI（120~140 DAA）

遮光显著降低果实中酯类物质和总香气含量,已有研究也表明猕猴桃海沃德和红阳中酯类物质会在果实成熟后期大量累积<sup>[21, 31]</sup>,因此建议保持该时期果实充分光照。

## 4 结论

结果表明果实香气含量被遮光处理显著影响,其中,T4、T5、T2果实香气受遮光影响最小,说明在40~60 DAA(时段II)和80~120 DAA(时段IV和时段V)为适宜遮光时段。遮光抑制了ADH、AGXT和COT1基因的表达,提高了MVD和ALDH基因的表达量,是导致遮光果实中萜烯类香气物质含量升高和酯类、醛类、醇类含量下降的可能机制。此外,从实验结果来看,时段I、III、VI和时段IV分别是酯类和萜烯类香气物质合成的重要阶段,时段I至时段III为醛类物质合成的重要阶段,此结果可为猕猴桃精细化管理提供有益参考。

### 参考文献 References:

- [1] 冯立团, 张志强, 贺浩浩, 黄瑞, 李宏武. 陕西秦岭以北猕猴桃抗冻性调查及栽培建议[J]. 北方果树, 2024(3): 56-60.  
FENG Lituan, ZHANG Zhiqiang, HE Haohao, HUANG Rui, LI Hongwu. Investigation and cultivation suggestions on the frost resistance of kiwifruit north of Qinling Mountains in Shaanxi Province[J]. Northern Fruits, 2024(3): 56-60.
- [2] 赵增玲, 向阳, 张卓, 吴健笔, 刘瑞玲, 易图永. 湘西地区猕猴桃溃疡病防治药剂筛选及田间防效评价[J]. 植物检疫, 2024, 38(5): 47-51.  
ZHAO Zengling, XIANG Yang, ZHANG Zhuo, WU Jianbi, LIU Ruiling, YI Tuyong. Screening and field control effectiveness evaluation of fungicides for control of kiwifruit canker in Xiangxi[J]. Plant Quarantine, 2024, 38(5): 47-51.
- [3] 王涛, 张计育, 王刚, 贾展慧, 潘德林, 郭忠仁. 猕猴桃细菌性溃疡病研究进展[J]. 中国农学通报, 2020, 36(3): 123-128.  
WANG Tao, ZHANG Jiyu, WANG Gang, JIA Zhanhui, PAN Delin, GUO Zhongren. Advances in kiwifruit bacterial canker[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2020, 36(3): 123-128.
- [4] 肖春, 李玉琼, 耿礼祥, 张荣全, 龙幔, 罗惠引, 张辉. 红阳猕猴桃的特点及栽培技术要点[J]. 南方农业, 2020, 14(12): 41-42.  
XIAO Chun, LI Yuqiong, GENG Lixiang, ZHANG Rongquan, LONG Man, LUO Huiyin, ZHANG Hui. Characteristics and cultivation techniques of Hongyang kiwifruit[J]. South China Agriculture, 2020, 14(12): 41-42.
- [5] 陈成, 王依, 杨勇, 阎永齐. 采收成熟度对‘金艳’猕猴桃果实品质及香气成分的影响[J]. 中国农学通报, 2020, 36(31): 28-36.  
CHEN Cheng, WANG Yi, YANG Yong, YAN Yongqi. Effects of maturity stage on fruit quality and aroma components of ‘Jinyan’ kiwifruit[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2020, 36(31): 28-36.
- [6] 王成忠, 任慧贤. 食品风味化学进展[J]. 中国调味品, 2011, 36(5): 8-11.  
WANG Chengzhong, REN Huixian. Food flavor chemical progress[J]. China Condiment, 2011, 36(5): 8-11.
- [7] SRIVASTAVA K K, SONI S K, KUMAR D, DWIVEDI S K. Effect of different bagging materials on guava fruit physiology and its quality attributes[J]. Plant Physiology Reports, 2023, 28(2): 238-246.

- [8] ZHI C, ALI M M, ZHANG J Y, SHI M, MA S F, CHEN F X. Effect of paper and aluminum bagging on fruit quality of loquat (*Eriobotrya japonica* Lindl.)[J]. *Plants*, 2021, 10(12): 2704.
- [9] 王志琦. 套袋及保护膜剂处理对富士苹果品质的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2023.  
WANG Zhiqi. Effects of bagged and Protective film treatment on quality of 'Fuji' apple[D]. Yangling: Northwest A & F University, 2023.
- [10] 陈成, 王依, 宋思言, 杨勇, 万春雁, 阎永齐. 套袋对海沃德猕猴桃果实品质及叶绿素代谢的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2022, 50(7): 138-146.  
CHEN Cheng, WANG Yi, SONG Siyan, YANG Yong, WAN Chunyan, YAN Yongqi. Effect of bagging on fruit quality and chlorophyll metabolism of Hayward kiwifruit[J]. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 2022, 50(7): 138-146.
- [11] 王斯妤, 陈东元, 王璠, 吴庭观, 曾明, 邱家洪, 刘伟. 套袋处理对红阳猕猴桃果实品质及贮藏性的影响[J]. 江西农业学报, 2020, 32(6): 41-46.  
WANG Siyu, CHEN Dongyuan, WANG Fan, WU Tingguan, ZENG Ming, QIU Jiahong, LIU Wei. Effects of different bagging treatments on quality and storage properties of 'Hongyang' kiwifruit[J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2020, 32(6): 41-46.
- [12] ZHANG E P, CHAI F M, ZHANG H H, LI S H, LIANG Z C, FAN P G. Effects of sunlight exclusion on the profiles of monoterpene biosynthesis and accumulation in grape exocarp and mesocarp[J]. *Food Chemistry*, 2017, 237: 379-389.
- [13] ZHANG H H, FAN P G, LIU C X, WU B H, LI S H, LIANG Z C. Sunlight exclusion from Muscat grape alters volatile profiles during berry development[J]. *Food Chemistry*, 2014, 164: 242-250.
- [14] JIA H J, ARAKI A, OKAMOTO G. Influence of fruit bagging on aroma volatiles and skin coloration of 'Hakuho' peach (*Prunus persica* Batsch)[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2005, 35(1): 61-68.
- [15] SHEN J Y, WU L, LIU H R, ZHANG B, YIN X R, GE Y Q, CHEN K S. Bagging treatment influences production of C6 aldehydes and biosynthesis-related gene expression in peach fruit skin[J]. *Molecules*, 2014, 19(9): 13461-13472.
- [16] WANG G P, CHEN R, HAN X P, XUE X M. Effects and mechanism analysis of non-bagging and bagging cultivation on the growth and content change of specific substances of Fuji apple fruit[J]. *Plants*, 2023, 12(18): 3309.
- [17] HAN X Y, WANG X Y, SHEN C, MO Y W, TIAN R G, MAO L C, LUO Z S, YANG H Y. Exogenous ABA promotes aroma biosynthesis of postharvest kiwifruit after low-temperature storage[J]. *Planta*, 2022, 255(4): 82.
- [18] GÜNTHER C S, MARSH K B, WINZ R A, HARKER R F, WOHLERS M W, WHITE A, GODDARD M R. The impact of cold storage and ethylene on volatile ester production and aroma perception in 'Hort16A' kiwifruit[J]. *Food Chemistry*, 2015, 169: 5-12.
- [19] HUAN C, ZHANG J, JIA Y, LI S E, JIANG T J, SHEN S L, ZHENG X L. Effect of 1-methylcyclopropene treatment on quality, volatile production and ethanol metabolism in kiwifruit during storage at room temperature[J]. *Scientia Horticulturae*, 2020, 265: 109266.
- [20] ZHANG A D, ZHANG Q Y, LI J Z, GONG H S, FAN X G, YANG Y Q, LIU X F, YIN X R. Transcriptome co-expression network analysis identifies key genes and regulators of ripening kiwifruit ester biosynthesis[J]. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1): 103.
- [21] 张琳. 乙烯对 1-MCP 处理的猕猴桃香气与醇酰基转移酶活性及基因表达的影响[D]. 西安: 陕西师范大

学, 2013.

ZHANG Lin. Effect of ethylene on aroma and alcohol acyltransferase activity and gene expression in 1-MCP-treated kiwifruit[D]. Xi'an: Shaanxi Normal University, 2013.

- [22] 董婧, 刘永胜, 唐维. 中华猕猴桃 (*Actinidia chinensis* Planch) 果实香气成分及相关基因表达[J]. 应用与环境生物学报, 2018, 24(2): 307-314.

DONG Jing, LIU Yongsheng, TANG Wei. Volatile components and their corresponding synthetic gene expression profile in the fruits of *Actinidia chinensis*[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2018, 24(2): 307-314.

- [23] 李洁维, 莫权辉, 王发明, 龚弘娟, 叶开玉, 蒋桥生. “红阳”猕猴桃高效栽培技术[J]. 农村新技术, 2023(3): 59-60.

LI Jiewei, MO Quanhui, WANG Faming, GONG Hongjuan, YE Kaiyu, JIANG Qiaosheng. High efficiency cultivation technology of “Hongyang” kiwifruit[J]. He Nan Nong Ye, 2023(3): 59-60.

- [24] 蒋芯, 颜丽菊, 张海燕. 22个猕猴桃品种的果实品质比较研究[J]. 中国南方果树, 2023, 52(4): 114-117.

JIANG Xin, YAN Liju, ZHANG Haiyan. Comparative study of fruit quality of 22 kiwifruit cultivars[J]. South China Fruits, 2023, 52(4): 114-117.

- [25] 刘翠霞, 李洁维, 高建有, 莫权辉, 王发明, 叶开玉, 刘平平, 齐贝贝, 龚弘娟. 广西不同地区红阳猕猴桃果实香气分析[J]. 果树学报, 2023, 40(10): 2170-2182.

LIU Cuixia, LI Jiewei, GAO Jianyou, MO Quanhui, WANG Faming, YE Kaiyu, LIU Pingping, QI Beibei, GONG Hongjuan. Aromatic constituents analysis of Hongyang kiwifruits from different regions in Guangxi[J]. Journal of Fruit Science, 2023, 40(10): 2170-2182.

- [26] 张文霖. 主成分分析在 SPSS 中的操作应用[J]. 市场研究, 2005(12): 31-34.

ZHANG Wenlin. Operational application of principal component analysis in SPSS[J]. Marketing Research, 2005(12): 31-34.

- [27] 赵玉, 詹萍, 王鹏, 田洪磊. 猕猴桃中关键香气组分分析[J]. 食品科学, 2021, 42(16): 118-124.

ZHAO Yu, ZHAN Ping, WANG Peng, TIAN Honglei. Analysis of key aroma compounds in kiwifruits[J]. Food Science, 2021, 42(16): 118-124.

- [28] FRANK D, O' RIORDAN P, VARELIS P, ZABARAS D, WATKINS P, CECCATO C, WIJESUNDERA C. Deconstruction and recreation of 'Hayward' volatile flavour using a trained sensory panel, olfactometry and a kiwifruit model matrix[J]. Acta Horticulturae, 2007(753): 107-119.

- [29] 王逍遥. 特定低温诱导红阳猕猴桃萜类香气释放及调控机制初探[D]. 武汉: 华中农业大学, 2023.

WANG Xiaoyao. Preliminary study of specific low temperature-induced terpene aroma release and transcriptional regulation in 'Hongyang' kiwifruit[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2023.

- [30] 朱先波, 潘亮, 彭家清, 吴伟, 肖涛, 任小林. “武当1号”猕猴桃芳香物质的研究[J]. 北方园艺, 2015(22): 16-21.

ZHU Xianbo, PAN Liang, PENG Jiaqing, WU Wei, XIAO Tao, REN Xiaolin. Study on aroma components of postharvests 'Wudang-1' kiwifruit[J]. Northern Horticulture, 2015(22): 16-21.

- [31] 张曾, 曾维才, 唐维, 刘永胜. 红阳猕猴桃成熟过程中脂氧合酶基因的表达与香气成分变化关系的研究[J]. 四川大学学报(自然科学版), 2017, 54(4): 857-862.

ZHANG Zeng, ZENG Weicai, TANG Wei, LIU Yongsheng. The relationship between the expression of lipoxygenase and flavor components at different Brix levels of Hongyang kiwifruit[J]. Journal of Sichuan University (Natural Science Edition), 2017, 54(4): 857-862.

- [32] 谭皓. 猕猴桃发育过程中香气成分变化规律研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2006.

- TAN Hao. Study on change regularities of aroma components of kiwifruit during fruit development[D]. Urumqi: Xinjiang Agricultural University, 2006.
- [33] LIU Q, LI Y Q, LIAO G L, XU X B, JIA D F, ZHONG M, WANG H L, YE B. Transcriptome and Metabolome reveal AsA regulatory network between metabolites and genes after fruit shading by bagging in kiwifruit (*Actinidia eriantha*)[J]. *Scientia Horticulturae*, 2022, 302: 111184.
- [34] 王继源, 冯娇, 侯旭东, 陶建敏. 不同果袋对‘阳光玫瑰’葡萄香气组分及合成相关基因表达的影响[J]. *果树学报*, 2017, 34(1): 1-11.  
WANG Jiyuan, FENG Jiao, HOU Xudong, TAO Jianmin. Effects of bagging treatments with different materials on aroma components and their biosynthetic gene expression in ‘Shine Muscat’ grape berry[J]. *Journal of Fruit Science*, 2017, 34(1): 1-11.
- [35] LIU M Y, JI H L, JIANG Q Q, LIU T Y, CAO H, ZHANG Z W. Effects of full shading of clusters from véraison to ripeness on fruit quality and volatile compounds in Cabernet Sauvignon grapes[J]. *Food Chemistry*, 2024, 21: 101232.
- [36] LICHTENTHALER H K, ROHMER M, SCHWENDER J. Two independent biochemical pathways for isopentenyl diphosphate and isoprenoid biosynthesis in higher plants[J]. *Physiologia Plantarum*, 1997, 101(3): 643-652.
- [37] FEUSSNER I, WASTERACK C. The lipoxygenase pathway[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2002, 53(1): 275-297.
- [38] 张乐, 张亚红, 乔振羽, 王亚楠, 陈璐, 周娟, 黄嘉俊. 不同昼夜温差对赤霞珠葡萄果实香气的影响及转录组分析[J]. *核农学报*, 2023, 37(4): 865-878.  
ZHANG Le, ZHANG Yahong, QIAO Zhenyu, WANG Yanan, CHEN Lu, ZHOU Juan, HUANG Jiajun. Effect of diurnal amplitude on fruit aroma of cabernet sauvignon and transcriptome analysis[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2023, 37(4): 865-878.
- [39] MARSHALL B, AMRITKAR K, WOLFE M, KAÇAR B, LANDICK R. Evolutionary flexibility and rigidity in the bacterial methylerythritol phosphate (MEP) pathway[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2023, 14: 1286626.
- [40] 高雪倩, 贾云彭, 李昕悦, 岳跃冲, 范燕萍, 玉云祎. 建兰不同花器官花香代谢差异的转录组分析[J/OL]. *分子植物育种*, 2024 : 1-11. (2024-04-23).  
<https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20240423.1334.007.html>.  
GAO Xueqian, JIA Yunpeng, LI Xinyue, YUE Yuechong, FAN Yanping, YU Yunyi. Transcriptome analysis and gene mining reveal floral scent metabolic pathways in cymbidium ensifolium[J/OL]. *Molecular Plant Breeding*, 2024 : 1-11. (2024-04-23).  
<https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20240423.1334.007.html>.
- [41] MICHAEL R, RANJAN A, KUMAR R S, PATHAK P K, TRIVEDI P K. Light-regulated expression of terpene synthase gene, AtTPS03, is controlled by the bZIP transcription factor, HY5 in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2020, 529(2): 437-443.
- [42] 汪洋, 郑金成, 周晓峰, 李雪, 贾淑娟, 李俊德. 猕猴桃果实套袋技术[J]. *落叶果树*, 2024, 56(1): 86-87.  
WANG Yang, ZHENG Jincheng, ZHOU Xiaofeng, LI Xue, JIA Shujuan, LI Junde. Kiwifruit fruit bagging technology[J]. *Deciduous Fruits*, 2024, 56(1): 86-87.