

百合花香物质合成与调控机制研究进展

杨云尧, 张永春, 陈敏敏, 韩炘, 杨柳燕

(上海市农业科学院林木果树研究所, 上海 201403)

摘要: 百合 (*Lilium* spp.) 原产于我国, 在我国花卉产业中有着重要而特殊的地位, 花香为其观赏性状的显著标签。但由于对百合花香合成及调控机制的解析不够全面且深入, 难以支撑花香的精准改造, 导致百合花香育种进程缓慢。已有研究表明, 不同香型主要花香成分差异较大, 浓香型与淡香型百合差异主要集中在萜烯类物质, 而采样时期、部位、环境、激素等均会导致花香成分变化。目前主要针对萜烯类物质合成通路关键基因功能及上游调控因子展开了研究, 而其他花香成分代谢途径基因的功能解析及分子调控机制的研究仍存在许多未解之谜。深入挖掘与利用百合花香基因、完善相关代谢途径及调控网络可能会是百合花香的下一步研究重点。本文对百合花香的前期研究进行了回顾和总结, 并对后期的研究方向提出展望, 以期后续百合花香分子调控机制研究提供参考, 对定向培育香气怡人的百合新品种提供借鉴。

关键词: 百合; 花香; 环境因子和激素; 生物合成; 转录调控

Research Progress on the Synthesis and Regulation Mechanism of *Lilium* Fragrance Substances¹

YANG Yunyao, ZHANG Yongchun, CHEN Minmin, HAN Xin, YANG Liuyan

(Forest & Fruit Tree Institute, Shanghai Academy of Agricultural Sciences, Shanghai 201403)

Abstract: *Lilium* spp. originates in China and holds an important and special position in China's flower industry. Floral fragrance is a significant label of its ornamental traits. However, due to the lack of comprehensive and in-depth analysis of synthesis and regulatory mechanisms in floral fragrance, it is difficult to support precise modification of floral fragrance, ultimately resulting in a slow process of floral fragrance breeding. Previous studies have shown that the main floral components of different fragrance types vary greatly. The differences between strongly scented lilies and lightly scented lilies are mainly concentrated in terpenoids, while the sampling period, location, environment, hormones and so on might lead to changes in floral components. The key genes involved in terpenoid synthesis pathway and their upstream regulators have been investigated to date, while there are still many unanswered

第一作者研究方向为观赏植物次生代谢研究, E-mail: yunyao_yang@outlook.com

通信作者: 杨柳燕, 研究方向为花卉资源评价、育种和栽培生理, E-mail: yangliuyan61@163.com

基金项目: 上海市中央引导地方科技发展资金项目 (YDZX20223100003004); 上海市植物种苗组培专业技术服务平台 (21DZ2292300); 上海市现代农业产业技术体系项目 (沪农科产字 (2023) 第 8-07 号)

Foundation projects: Shanghai Central Government Guide Local Science and Technology Development Fund Project (YDZX20223100003004); Shanghai Plant Seedling Tissue Culture Professional and Technical Service Platform, China (21DZ2292300); Project of Shanghai Modern Agricultural Industrial Technology System ([2023]8-07)

questions about the functional analysis of the genes of the metabolic pathway of other floral components and the molecular regulatory mechanism. In-depth exploration and utilization of lily floral fragrance genes and improvement of related metabolic pathways and regulatory networks may be the following focus of lily floral fragrance. In this paper, we review and summarize the previous research on lily floral fragrance, and prospect the future research direction, in order to provide a reference for the subsequent research on the molecular regulatory mechanism of lily floral fragrance, and provide a reference for the directional cultivation of new lily varieties with pleasant fragrance.

Key words: *Lilium*; floral fragrance; environmental factors and hormones; biosynthesis; transcriptional regulation

百合 (*Lilium* spp.), 百合科 (Liliaceae) 百合属 (*Lilium*) 所有种的总称, 为多年生单子叶草本植物。因其花大色艳, 花型优雅, 并附有‘百年好合’、‘百事合意’等美好寓意而深受我国消费者的喜爱。在全球花卉贸易, 尤其是种球生产和鲜切花贸易中, 百合都占据重要地位, 被称为“球根花卉之王”^[1]。百合原产于我国, 目前全世界范围内约有 115 种百合属植物, 主要分布于温带^[2]。经过多年的育种, 目前已得到众多性状优良的品种, 约有 10,000 个。但主要流通占据大规模市场商业化的仍以麝香百合系、亚洲百合系和东方百合系为主。其中亚洲百合花色丰富, 但基本无香或淡香。麝香百合和东方百合花朵硕大、花型优美、以白色为主, 但香味浓郁, 容易造成身体不适。因此增强淡香型百合香气, 减弱浓香型百合香气, 培育气味适当, 香气宜人的百合是百合花香育种的一个重要目标。

植物花香化合物是植物花朵释放的次生代谢产物, 它由许多低分子量、低沸点且易挥发的化合物组成^[3], 具有吸引昆虫传粉、抵御天敌、防止病虫害以及动物取食等重要的生理生态功能^[4-6], 在植物生长发育及适应环境中起着重要作用^[7]。花香作为衡量花卉观赏价值的一个重要指标, 影响着消费者的选择, 同时在化妆品和香水生产^[8], 食品和药物开发^[9]等方面体现出重要的经济价值。目前百合以花型花色和抗逆等为育种目标已培育了大量的优良品种, 但花香育种起步较晚, 进程缓慢。由于对花香合成及其转录调控机制解析较为浅显, 相关工作处于刚刚起步阶段, 难以实现对花香定向分子育种。因此本文回顾了百合花香释放规律及影响因素, 生物合成和转录调控等方面, 以期对百合花香研究提供参考。

1 百合花香成分与释放规律

1.1 百合花香主要成分

植物花香挥发物根据其生物合成来源主要包括三大类: 萜烯类 (terpenoids), 苯环/苯丙素类 (phenylpropanoids/benzenoids) 和脂肪酸类衍生物 (fatty acid derivatives) ^[10]。已有研究表明, 百合不同种及品种间花香释放差异较大。对亚洲百合、LA 百合、东方百合和麝香百合挥发物进行测定发现, 不同香型百合花香成分种类及释放量差异显著, 浓香型百合 (东方百合和麝香百合) 以萜烯类挥发物为主, 主要为罗勒烯、芳樟醇、 β -月桂烯等单萜类物质, 淡香型百合 (亚洲和 LA 百合) 以烷烃类为主, 主要物质为

2-乙基-1-己醇、乙苯、邻二甲苯等^[11]。章毅颖^[12]收集四个杂交系（LA 系、麝香百合、亚洲百合和 OT 系百合）5 个品种挥发物发现，萜烯类挥发物释放规律与香气程度一致，麝香百合与 OT 系百合挥发物种类多于其他两类，芳樟醇为麝香百合‘白天堂’（‘White heaven’）主要挥发物，罗勒烯为 OT 百合‘萨尔塔列洛’（‘Saltarello’）主要挥发物，亚洲百合‘穿梭’（‘Tresort’）挥发物释放量较低，主要为脂肪酸衍生物，而在 LA 百合‘爱神’（‘Freya’）和‘耀眼’（‘Aladdin’）中，倍半萜物质为主。刘芝芝^[13]检测到‘索邦’（‘Sorbonne’）中主要挥发物为罗勒烯，占据释放量的 32.65%-65.71%，其次是苯甲酸甲酯和苯甲酸乙酯，‘红生命’（‘Red Life’）中相对含量最高的是柠檬烯（29.16%）；其次是 2-甲基丁酸甲酯（22.17%）。日本最受欢迎的东方百合‘卡萨布兰卡’（‘Casa Blanca’）主要挥发物为苯甲醇，异丁香酚，芳樟醇和罗勒烯^[14]。对中国原产百合挥发物测定发现，岷江百合（*L. regale*）、细叶百合（*L. sulphureum*）及通江百合（*L. sargentiae*）主要挥发物为 1,8-桉叶素和苯甲酸甲酯，黄绿花滇百合（*L. bakerianum* var. *delavayi*）和川滇百合（*L. primulinum* var. *ochraceum*）主要挥发物为芳樟醇及少量的苯甲酸甲酯^[15-16]。药用百合卷丹（*Lilium brownii*）花中富含丰富的酸类和烷烃类，以亚油酸、n-棕榈酸、顺-1，3-二甲基环戊烷及 1，2-二甲基环戊烷为主^[17]。

表 1 不同百合主要花香挥发物

Table 1 Main floral volatiles of different lilies

系列 Species	物种名 Name	主要挥发物 Main volatiles	参考文献 Reference
东方百合 Oriental	‘阳光博尔岛’	罗勒烯	[11]
	‘粉冠军’	罗勒烯	[11]
	‘爱情故事’	芳樟醇	[11]
	‘索邦’	罗勒烯	[13]
	‘卡萨布兰卡’	苯甲醇	[14]
	‘西伯利亚’	芳樟醇、罗勒烯	[18]
麝香百合 Longiflorum	‘白天堂’	罗勒烯、芳樟醇	[11-12]
亚洲百合 Asiatic	‘白色精灵’	2,2,6-三甲基癸烷、2,6,10-三甲基十二烷	[11]
	‘红色精灵’	2,3,3-三甲基辛烷、2,2,4,6,6-五甲基庚烷	[11]
	‘穿梭’	甘醇酸	[12]
	‘红生命’	柠檬烯	[13]
LA Longiflorum× Asiatic	‘音乐’	2,2,4,6,6-五甲基庚烷、2,2-二甲基十一烷	[11]
	‘爱神’	石竹烯	[12]
	‘耀眼’	橙花叔醇	[12]
OT Oriental x Trumpet	‘萨尔塔列洛’	罗勒烯	[12]
原生 lily	岷江百合	1,8-桉叶素	[15]
	细叶百合	1,8-桉叶素	[15]
	通江百合	1,8-桉叶素	[15]
	黄绿花滇百合	芳樟醇	[16]
	川滇百合	芳樟醇	[16]
	卷丹	亚油酸	[17]

根据百合花香主效挥发物可将百合香型分为六类，分别为：无香型（faint-scented），冰凉型（cool），果香型（fruity），麝香型（musky），水果蜂蜜香型（fruity-honey）和百合香型（lily），每个香型主效挥发物差异较大。无香型类型百合虽然仪器可检测到少量挥发物，但其释放量不足以被人们所闻到，冰凉型主要释放出高比例的桉树醇，果香型主要释放苯甲酸甲酯，麝香型释放高浓度的桉树醇和苯甲酸甲酯，水果蜂蜜香型百合挥发物以芳樟醇，罗勒烯及月桂烯等单萜类物质综合为主，而百合香型主要以罗勒烯和苯甲酸甲酯为主^[18]。

1.2 百合花香释放规律

百合花香释放部位主要为花瓣，三大类挥发物均可检测到，而其他花部组织（花药、花丝、心皮）中挥发物主要以脂肪酸衍生物为主，萜烯类挥发物仅可检测到倍半萜石竹烯^[12]。将百合花瓣分为四部分（顶部、中部、底部和基部）检测挥发物，结果发现释放部位主要为花瓣中部^[19]。不同花期百合花香释放表现出明显规律性，‘西伯利亚’百合挥发物释放量随着百合花的发育而不断增加，在盛开期达到最高，随后衰败期降低。同时百合花香日释放规律呈现明显节律变化，在一天中早上和晚上释放量较低，而在下午 15:00-16:00 总释放量最大，萜烯类挥发物释放量节律同总释放量呈现一致的趋势^[20]。除萜烯类化合物以外，苯甲酸甲酯的释放同样表现出规律性，在花蕾期几乎检测不到，随着开花进程逐渐呈现先升高，在盛开期达到最高，随后降低直至花朵完全衰败。但苯甲酸甲酯的昼夜动态变化同萜烯类物质有所不同，研究表明苯甲酸甲酯在 15:00 到 21:00 释放量较高，在 21:00 达到最高，其余释放量均处于较低水平。花瓣同样是苯甲酸甲酯的主要释放部位，远高于其他组织^[21]。

花香释放是植物对外界环境变化的应激策略，受到多种因素影响，光照作为重要的环境信号，被报道参与植物生长发育与次生代谢调控。目前已有大量报道阐明光质影响萜烯类挥发物的作用机制^[22-24]，但在百合中仅报道光质可影响百合组培苗的生长，光合特性和内源激素^[25]，对花香释放影响尚无任何报道。相比光质对花卉植物挥发物的影响，光强的研究大多集中在非花卉植物^[26-28]。当用不同光强处理‘西伯利亚’时发现，随着光强的增加，‘西伯利亚’萜烯类释放量逐渐增加，在 $600\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 下释放量达到最高，再增加光照强度则对萜烯类释放产生抑制作用，同时单萜合酶 *Lim-TPS2* 表达和 Ca^{2+} 流速也受到光强的诱导^[29]。‘西伯利亚’花香释放呈现明显光周期性，持续黑暗打破了苯甲酸甲酯的节律性，同时花香总释放显著降低，持续光照处理虽然未完全打破萜烯类物质释放的节律性，但大大缩小了其昼夜释放量差异，同时通过光暗转换发现光强处理 4h 内就能造成萜烯类物质释放量迅速增加^[30]。

植物激素是一类小分子有机物，是植物调节自身生长发育和抵御外界伤害及应答环境变化过程中合成的防御物质。目前已有研究表明激素可显著影响植物挥发物合成释放。茉莉素（Jasmonates, JAs）是一类新型植物激素，在植物体内广泛存在，具有广泛的生理作用。用 $200\ \mu\text{mol/L}$ 和 $600\ \mu\text{mol/L}$ 的 MeJA 溶液处

理‘西伯利亚’百合花瓣后，其花香挥发物释放量得到显著提升^[31]。同时对茉莉酸作用时间检测分析推测 0.5-4 h 为最佳处理时间，24 h 后有明显下降，48 h 恢复到正常水平^[32]。茉莉酸甲酯喷施‘索邦’百合不同发育时期，均能显著提高其挥发物释放量，其中盛开期处理效果最为显著^[33]。ABA 作为一种重要的植物激素，参与应对各种生物和非生物胁迫。在花蕾期、初开期时，300 mg/L ABA 处理可显著提高‘索邦’百合花朵挥发物的总释放量，但在盛开期、衰败期处理后，花朵挥发物的总释放量降低，相对含量呈现下降趋势^[34]。苯并噻二唑（2,1,3-Benzothiadiazole, BTH）是一种较为常见的植物激活剂，为应用广泛的 SA 功能类似物。BTH 处理可显著抑制百合单萜类化合物的释放量，对主要挥发物芳樟醇抑制效果最为明显，同时也显著下调了单萜合酶基因的表达^[35]。2-(氨基氧基)乙酸（aminooxy acetic acid, AOA）作为苯丙氨酸解氨酶（phenylalanine ammonia-lyase, PAL）的抑制剂，在花蕾期连续喷施可显著降低挥发物的排放且不影响花朵开放^[14]。利用外源激素调控挥发物释放及其调控网络已在多种植物中做了深入研究，但目前百合进展缓慢，仍有许多空白领域待进一步深入探索。

2 百合挥发物生物合成途径的研究进展

百合花香挥发物合成途径主要为萜类途径，由甲戊酸（Mevalonate pathway, MVA）途径和甲基赤藓糖醇磷酸（Methylerythritol 4-phosphate pathway, MEP）途径以物种或器官特定的方式促进萜类生物合成^[36]。它们来源于两种常见的互转化五碳（C5）前体：异戊烯基二磷酸（Isopentenyl pyrophosphate, IPP）及其烯丙基异构体二甲基烯丙基二磷酸（Dimethylallyl pyrophosphate, DMAPP）^[37]。MEP 通路在质体中起作用^[38]，主要负责挥发性物质形成单萜和二萜^[39]，而 MVA 途径分布于胞质溶胶、内质网和过氧化物酶体^[40]，并产生挥发性倍半萜的前体。

作为编码 MEP 上游途径的酶，百合中 *LiDXS* 和 *LiDXR* 已被成功克隆，并发现其在‘西伯利亚’与‘罗马广场’表达量差异显著，同时其表达水平同单萜释放一致^[41-42]。将百合中 *LiDXS* 与 *LiDXR* 分别成功转入烟草中，导致烟草单萜释放量显著升高^[43]。*LiGPPS*，*LiMCT* 和 *LiMCS* 也已从‘西伯利亚’中成功克隆，并发现其表达与单萜释放呈正相关，但尚未得到试验验证^[41,44-45]。最近，闫文欣等^[46]，刘思佳等^[47]和刘旭平等^[48]从‘西伯利亚’中分别克隆了 MEP 途径的 *LiHDS*，*LiCMK* 和 *LiGGPPS* 基因，并利用病毒诱导的基因沉默（Virus Induced Gene Silencing, VIGS）技术在百合中分别成功沉默 *LiHDS*，*LiCMK* 和 *LiGGPPS* 基因，结果导致百合单萜释放量减少。萜烯合酶（TPS）作为最后一步关键酶也得到了广泛关注。李天骄等^[49]以‘西伯利亚’为材料，成功克隆一个单萜合酶基因 *Lim-TPS2*，发现其可能与单萜合成有关。唐彪^[41]通过浓香型百合‘西伯利亚’与淡香型百合‘罗马广场’转录组分析差异基因得到三个关键萜烯合酶，分别为罗勒烯合酶（*LiOeS*），芳樟醇合酶（*LiLiS*）和月桂烯合酶（*LiMyS*）。以‘西伯利亚’为模板，已成功克隆得到 5 个萜烯合酶，命名为 *LoTPS1-5* ^[50-52]。其中 *LoTPS1* 定位于质体，可催化 GPP 生

产罗勒烯与芳樟醇及少量其他单萜，LoTPS3 定位于线粒体，可分别催化 GPP 生成芳樟醇和催化 FPP 生成顺式橙花叔醇^[50]。LoTPS2 定位于细胞质，可催化 FPP 生成 (E, E)- α -法尼烯，LoTPS4 定位于质体，为多产物酶，既可催化 GPP 也可催化 FPP^[51]。LoTPS5 定位于质体，仅可催化 FPP 生成角鲨烯^[52]。同时其他团队也从‘西伯利亚’中成功分离得到一个 LiTPS2，该萜烯合酶定位于叶绿体，并可催化 GPP 和 FPP 分别生成单萜与倍半萜，将 LiTPS2 转入过表达烟草后，烟草中芳樟醇的释放显著升高^[53]。其中，LiOcS，LoTPS1 与 LiTPS2 三个基因序列一致。章毅颖^[12]从 LA 百合‘爱神’中分离得到 MVA 途径 *LlaMVD*，*LlaFPPS* 与 *LlaTPS* 基因。樊俊苗^[54]以 66 个百合品种为模板成功获得 32 个萜烯合酶，主要归类为 TPS-a，TPS-b 和 TPS-c，具体功能仍有待探究。目前百合鉴定到的 TPS 数量远远低于有基因组背景的其他材料鉴定到的 TPS（图 1），限制了解析百合花香合成机制的进度。因此下一步对百合萜烯合酶功能的深入研究对于了解百合花香和花香资源的利用至关重要。

红色表示该基因已在百合中成功克隆，蓝色表示尚无报道

图 1 百合萜烯类挥发物生物合成结构基因研究现状

苯丙素类化合物合成途径以苯丙氨酸（phenylalanine）为起始，经苯丙氨酸裂解酶（PAL）催化后生成反式肉桂酸，然后经过进一步修饰后生成一系列的次生代谢产物。百合花香挥发物中同样含有较高含量的苯甲酸甲酯，其合成是以苯甲酸为底物，以 S-腺苷-甲硫氨酸作为甲基供体，在苯环型幾基甲基转移酶的催化下完成的。百合中以‘黄色风暴’为模板，成功克隆得到 *LiBSMT* 基因，其表达模式同苯甲酸甲酯释放规律一致，同时其具有在体外催化底物产生苯甲酸甲酯和水杨酸甲酯的酶活性^[21]。以‘西伯利亚’为

模板，成功克隆苯丙氨酸裂解酶基因 Lo-PAL 和乙醇苯甲酰基转移酶基因（benzoyl-CoA:ethanol benzoyltransferase, BEBT）Lo-BEBT，Lo-BEBT 体外具有编码产物催化乙醇与苯甲酰 CoA 反应生成苯甲酸乙酯的生物活性，体内可显著提高苯甲酸乙酯合成释放^[55]。

百合中仅存在少量的挥发性脂肪酸类衍生物，针对其生物合成途径尚无报道。

3 百合挥发物转录调控机制研究

转录调控研究已被广泛应用到探究植物性状机制中，但复杂且巨大的基因组严重限制百合机制研究的脚步，其研究大多集中在转录因子与性状相关性的基础上，而转录调控网络的构建远远落后于其他植物。针对百合最主要挥发物萜烯类的研究多集中在合成途径的各种限速或催化酶，其转录调控研究还刚刚起步。王红^[56]在‘西伯利亚’中分离得到 LoMYC2，沉默或过表达 *LoMYC2*，百合主要挥发物均发生显著变化。通过 WGCNA 分析得到与‘西伯利亚’萜烯类挥发物相关的转录因子，指出转录因子可能参与了萜烯类代谢物的转录调控，但并未有相关试验报道^[57]。近两年百合花香代谢物的转录调控机制研究成为热点。LiMYB305 被报道可直接靶向萜烯合酶基因 *LiOcS* 的启动子从而影响百合单萜合成释放^[58]。LiMYB1 和 LiMYB330 可直接激活萜烯合酶基因 *LiTPS2* 的启动子活性从而促进百合单萜的生成^[59]。LibHLH22 和 LibHLH63 正调控‘西伯利亚’百合挥发性萜类化合物的生物合成，但其下游靶基因尚不明确^[60]。除萜烯类挥发物的调控外，Yoshida^[61]从东方百合‘Casa Blanca’中克隆得到 *LhODOI* 并指出其影响苯丙酸途径基因表达。这些研究为后期百合花香育种改良提供了基因储备。相较于其他植物，百合花香转录调控的研究仍较为浅显，有许多空白之处待进一步深入挖掘与研究。

5 总结与展望

花香释放规律和影响因子需进一步完善。近年来，人们在百合花香挥发物的类型和释放规律等方面取得了巨大的进步，花香挥发物的合成释放是一个极其复杂的过程，各种环境因子对花香合成释放均存在影响，例如光质影响金鱼草花香挥发物的释放^[62]，而百合中仅在温度和光强影响花香挥发物释放量作了初步探索，对于其调控网络或其他因子的影响尚无报道。

花香合成通路和转录调控研究有待进一步拓展。前期关于百合花香生物合成的研究多聚焦在结构基因的分离与克隆，且大多围绕萜烯通路最后一步关键合成酶 TPS 展开研究，萜烯合成通路上游仍存在大量关键基因的功能尚未解析。苯甲酸甲酯等苯丙烷类挥发物为百合第二大类占比挥发物，但其合成通路的关注度远低于萜烯合成通路。而转录调控网络的构建也尚处于起步阶段，前期已解析了部分转录因子对萜烯合酶的调控作用，但对于其他生物合成通路结构基因的调控仍不清晰，需要我们进一步一起努力解析。

翻译后修饰在百合花香中的空白需要弥补。有研究发现，microRNAs（miRNAs）和 long noncoding RNAs（lncRNAs）通过靶向结构基因和转录因子参与银杏（*Ginkgo biloba*）萜内酯的生物合成^[63]。而百合

中虽有报道 miRNAs 参与新铁炮百合 (*Lilium × formolongi*) 开花调控^[64], 但是否参与挥发物调控网络尚无开展相关研究, 有待进一步探索。翻译后修饰也被报道参与多个次生代谢物的合成调控中, DNA 甲基化参与牡丹 (*Paeonia*) 花瓣色斑的形成^[65-66]。矮牵牛 (*Petunia hybrida*) 中组蛋白乙酰化在调节挥发物合成中发挥重要作用^[67]。百合相较于其他材料这部分研究仍属于空白领域, 我们需要多方面多角度多层次解析百合花香合成释放, 填补这部分空白。

借助分子辅助育种需提上日程。目前以花香为育种目标尚无展开系统研究, 仅有日本学者通过传统杂交手段成功将香气引入亚洲百合, 但育种周期冗长^[68]。分子辅助育种可大大缩短育种时间, 提高育种精度。虽然庞大的基因组和杂合度限制了解析百合基因组的脚步, 但现已有多家单位联合攻关百合基因组项目, 随着高通量测序的发展和普及, 基因组的解析指日可待, 将为百合分子定向育种提供坚实的基础。同时, 随着转基因技术的飞速发展, 以其为育种技术已应用到多种作物上, 百合也已开展遗传转化体系建立等相关工作并已经得初步成效^[69]。上述研究为后期百合分子辅助花香育种提供良好的基因资源, 而进一步的建立和完善百合的转基因和基因编辑技术体系将为后期开展百合花香定向育种提供保障。

花香不仅具有重要的生理生态功能, 也是衡量花卉观赏价值和经济价值的核心指标。近年来, 从香花植物中提取精油和香料也成为发展趋势。深入探索花香合成的遗传调控机制, 人工定向改良, 培育花香新品种, 成为当今花卉分子育种领域的前沿热点, 具有重要的科学与生产应用价值。

参考文献

- [1] 龙雅宜, 张金政. 百合属植物资源的保护与利用. 植物资源与环境, 1998, 7(1):5.
Long Y Y, Zhang J Z. The conservation and utilization of lily plant resources. Journal of Plant Resources and Environment, 1998, 7(1):5.
- [2] 傅立国. 中国高等植物. 青岛: 青岛出版社, 2002, 118-133.
Fu L G. Higher plants of China. Qingdao: Qingdao Publishing House, 2002, 118-133.
- [3] Pichersky E, Gang D R. Genetics and biochemistry of secondary metabolites in plants: an evolutionary perspective. Trends in Plant Science, 2000, 5: 439-445.
- [4] Dudareva N, Murfitt L M, Mann C J, Gorenstein N, Kolosova N, Kish C M, Bonham C, Wood K. Developmental regulation of methyl benzoate biosynthesis and emission in snapdragon flowers. Plant Cell, 2000, 12: 949-961.
- [5] Majetic C J, Raguso R A, Ashman T L. The sweet smell of success: floral scent affects pollinator attraction and seed fitness in *Hesperis matronalis*. Functional Ecology, 2009, 23: 480-487.
- [6] Katte T, Tan K H, Su Z H, Ono H, Nishida R. Floral fragrances in two closely related fruit fly orchids, *Bulbophyllum hortorum* and *B. macranthoides* (Orchidaceae): assortments of phenylbutanoids to attract tephritid fruit fly males. Applied Entomology and Zoology, 2020, 55: 55-64.
- [7] Unsicker S, Kunert G, Gershenzon J. Protective perfumes: the role of vegetative volatiles in plant defense against herbivores. Current opinion in plant biology, 2009, 12: 479-485.
- [8] Dudareva N, Pichersky E. Biochemical and molecular genetic aspects of floral scents. Plant Physiology, 2000, 122: 627-633.
- [9] 黄雪群, 彭政, 骆玉华. 产程中应用芳香疗法的效果观察. 护理学报, 2014, 21(3):4.
Huang X Q, Peng Z, Luo Y H. Effect of aromatherapy in stage of labor on delivery. Journal of Nursing, 2014, 21(3):4.
- [10] Abbas F, Ke Y G, Yu R C, Yue Y C, Amanullah S, Muzammil M J, Fan Y P. Volatile terpenoids: multiple functions, biosynthesis, modulation and manipulation by genetic engineering. Planta, 2017, 246:803-816.
- [11] 张辉秀, 胡增辉, 冷平生, 王文和, 徐芳, 赵静. 不同品种百合花挥发性成分定性与定量分析. 中国农业科学, 2013, 46(04): 790-799.

- Zhang H X, Hu Z H, Leng P S, Wang W H, Xu F, Zhao J. Qualitative and quantitative analysis of floral volatile components from different varieties of *Lilium* spp. *Scientia agricultura sinica*, 2013, 46(04): 790-799.
- [12] 章毅颖,李雯琪,吕英民. LA 百合杂交系特征性花香释放规律及关键基因研究. *园艺学报*, 2018, 45(4):702-716.
- Zhang Y Y, Li W Q, Lv Y M. Characterization of emitted volatiles and key genes in *Lilium longiflorum* × Asiatic. *Acta Horticulturae Sinica*, 2018, 45(4):702-716.
- [13] 刘芝芝. 基于花香差异对百合‘Sorbonne’和‘Red Life’单萜合成酶功能的初步研究. 2021, 山西农业大学, 硕士毕业论文.
- Liu Z Z. Functions of monoterpene synthase in *Lilium* ‘Sorbonne’ and ‘Red Life’ based on the differences of floral fragrance. 2021, Shanxi Agricultural University, Master's thesis.
- [14] Oyama-Okubo N, Nakayama M, Ichimura K. Control of floral scent emission by inhibitors of phenylalanine ammonia-lyase in cut flower of *Lilium* cv. ‘Casa Blanca’. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 2011, 80(2):190-199.
- [15] Ying K, Bai J R, Kong X D, Dou X Y, Wang N Y. Floral scent composition of *Lilium regale* wilson. *Acta Horticulturae*, 2014, 1027(1027), 81-86.
- [16] Kong Y, Bai J R, Lang L X, Bao F, Dou X Y, Wang H, Shang H Z. Floral scents produced by *Lilium* and *Cardiocrinum* species native to China. *Biochemical Systematics & Ecology*, 2017, 70:222-229.
- [17] 王鹏禹,焦瑶歌,张京华,王迎利,Adel Fahmi Ahmed,康文艺,马常阳. 百合花脂溶性成分分析. *河南大学学报 (医学版)*, 2018, 37(2).
- Wang P Y, Jiao Y G, Zhang J H, Wang Y L, Adel F A, Kang W Y, Ma C Y. Analysis of fat-soluble constituents from flowers of *Lilium brownie*. *Journal of Henan University(Medical Science)*, 2018, 37(2).
- [18] Du F, Wang T, Fan J, Liu Z, Zong J, Fan W, Han Y, Grierson D. Volatile composition and classification of *Lilium* flower aroma types and identification, polymorphisms, and alternative splicing of their monoterpene synthase genes. *Horticulture Research*, 2019, 6.
- [19] 王浩楠. ‘西伯利亚’百合 *LiCMK*、*LiGPPS11* 及 *LiGPPS12* 的基因克隆及功能分析. 2021, 北京农学院, 硕士毕业论文.
- Wang H N. Cloning and functional analysis of *LiCMK*, *LiGPPS11* and *LiGPPS12* genes in *Lilium* ‘Siberia’. *Beijing University of Agriculture*, Master's thesis.
- [20] 张辉秀. 百合花香成分及释放规律研究. 2012, 北京农学院, 硕士毕业论文.
- Zhang H X. Study on aroma composition and release rule of *Lilium* spp. 2012, Beijing University of Agriculture, Master's thesis.
- [21] 王欢. 百合苯甲酸甲酯代谢相关 *LiBSMT* 基因的克隆与分析. 2015, 北京林业大学, 硕士毕业论文.
- Wang H. Cloning and characterization of an *LiBSMT* gene involved in methyl benzoate production in *Lilium*. 2015, Beijing Forestry University, Master's thesis.
- [22] Hong G J, Xue X Y, Mao Y B, Wang L J, Chen X Y. Arabidopsis MYC2 interacts with DELLA proteins in regulating sesquiterpene synthase gene expression. *Plant Cell*, 2012, 24: 2635-2648.
- [23] Chuang Y C, Lee M C, Chang Y L, Chen W H, Chen H H. Diurnal regulation of the floral scent emission by light and circadian rhythm in the phalaenopsis orchids. *Botanical Studies*, 2017, 58(1), 50.
- [24] Han J N, Li T, Wang X, Zhang X, Bai X N, Shao H H, Wang S J, Hu Z H, Wu J, Leng P S. 2022. AmMYB24 regulates floral terpenoid biosynthesis induced by blue light in snapdragon flowers. *Frontier in Plant Science*, 2022, 13: 885168.
- [25] Shang W Q, Song Y L, Zhang C L, Shi L Y, Shen Y X, Li X J, He S L. Effects of light quality on growth, photosynthetic characteristics, and endogenous hormones in vitro-cultured *Lilium* plantlets. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 2022, 64(1): 65-81.
- [26] Hu Z H, Shen Y B, Su X H. Saturated aldehydes C6-C10 emitted from *Ashleaf Maple* (*Acer negundo* L.) leaves at different levels of light intensity, O₂, and CO₂. *Journal of Plant Biology*, 2009, 52: 289-297.
- [27] Loreto F, Barta C, Brillì F, Noguez I. On the induction of volatile organic compound emissions by plants as consequence of wounding or fluctuations of light and temperature. *Plant, Cell & Environment*, 2006, 29.
- [28] Kawoosa T, Singh H, Kumar A, Sharma S K, Devi K, Dutt S, Vats S K, Sharma M, Ahuja P S, Kumar S. Light and temperature regulated terpene biosynthesis: hepatoprotective monoterpene picroside accumulation in *Picrorhiza kurroa*. *Functional & Integrative Genomics*, 2010, 10: 393-404.
- [29] Hu Z H, Li T J, Zheng J, Yang K, He X F, Leng P S. Ca²⁺ signal contributing to the synthesis and emission of monoterpenes regulated by light intensity in *Lilium* ‘siberia’. *Plant Physiology Biochemistry*, 2015, 91: 1-9.
- [30] 刘洋. 百合 COP1 和 SPA 对光的响应及在花香形成中的作用. 2016, 华南农业大学, 硕士毕业论文.
- Liu Y. The light response of COP1 and SPA and their roles in fragrance biosynthesis of *Lilium* ‘Siberia’. 2016, South China Agricultural University,

Master's thesis.

- [31] 吴琦,付宇辰,闫子飞,王少杰,冷平生,胡增辉. 喷施茉莉酸甲酯对百合花香的影响. 江苏农业科学, 2018, 46(6):100-104.
Wu Q, Fu Y C, Yan Z F, Wang S J, Leng P S, Hu Z H. The effect of spraying methyl jasmonate on the fragrance of lily flowers. Jiangsu Agricultural Sciences, 2018, 46(6):100-104.
- [32] 吴琦,付宇辰,冷平生,胡增辉. 茉莉酸甲酯 (MeJA) 处理时长对‘西伯利亚’百合花香的影响. 中国观赏园艺研究进展. 2017, 306-311.
Wu Q, Fu Y C, Leng P S, Hu Z H. Effect of different time of methyl jasmonate on the floral scent of *Lilium* ‘Siberia’. Advances in Ornamental Horticulture of China, 2017, 306-311.
- [33] 杨玲. 茉莉酸甲酯和脱落酸在诱导‘索邦’百合花香合成中的调控作用. 2022, 上海应用技术大学, 硕士毕业论文.
Yang L. Regulation of the synthesis of ‘Sorbonne’ flowers induced by MeJA and ABA. 2022, Shanghai Institute of Technology, Master's thesis.
- [34] 杨玲,田佑,黄清俊. 脱落酸处理对‘索邦’百合花香的影响. 分子植物育种. 2023, 网络首发.
Yang L, Tian J, Huang Q J. Effects of ABA treatment on floral fragrance of lily ‘Sorbonne’. Molecular Plant Breeding, 2023, online.
- [35] 石雪珺. BTH 通过调控 H₂O₂ 含量调节百合‘西伯利亚’单萜类挥发物释放. 2020, 北京林业大学, 硕士毕业论文.
Shi X J. BTH regulates monoterpenes volatile in *Lilium* ‘Siberia’ by regulating the content of H₂O₂. 2020, Beijing Forestry University, Master's thesis.
- [36] Vranová E, Coman D, Gruissem W. Network analysis of the MVA and MEP pathways for isoprenoid synthesis. Annual Review of Plant Biology, 2013, 64: 665.
- [37] McGarvey D J, Croteau R. Terpenoid metabolism. The Plant Cell, 1995, 7: 1015-1026.
- [38] Hsieh M H, Chang C Y, Hsu S J, Chen J J. Chloroplast localization of methylerythritol 4-phosphate pathway enzymes and regulation of mitochondrial genes in *ispD* and *ispE* albino mutants in *Arabidopsis*. Plant Molecular Biology, 2008, 66: 663-673.
- [39] Knudsen, J.T., Gershenzon, J. Biology of floral scent. CRC Press Taylor & Francis Group, 2006.
- [40] Pulido P, Perello C, Rodriguez-Concepcion M. New insights into plant isoprenoid metabolism. Molecular Plant, 2012, 5(5): 964-967.
- [41] 唐彪. 2016. 基于转录组测序的两种百合花香单萜合酶及代谢途径差异分析. 北京农学院, 硕士毕业论文.
Tang B. Based on RNA-Seq analysing the fragrance difference of monoterpene synthase gene and gap of terpenoid metabolic pathway between two *Lilium*. 2016, Beijing university of agriculture, Master's thesis.
- [42] Hu Z, Tang B, Wu Q, Zheng J, Leng P S, Zhang K Z. Transcriptome sequencing analysis reveals a difference in monoterpene biosynthesis between scented *Lilium* ‘Siberia’ and unscented *Lilium* ‘Novano’. Frontier in Plant Science, 2017, 8: 1351.
- [43] Zhang T X, Sun M, Guo Y, Shi X, Yang Y, Chen J, Zheng T, Han Y, Bao F, Ahmad S. Overexpression of *LiDXS* and *LiDXR* from lily (*Lilium* ‘Siberia’) enhances the terpenoid content in tobacco flowers. Frontier in Plant Science, 2018, 9: 909.
- [44] 马波,杨珺,李迎迎,王浩楠,胡增辉,冷平生. ‘西伯利亚’百合 *LiMCT* 基因的克隆及表达特性分析. 分子植物育种, 2020, 18(18): 5933-5942.
Ma B, Yang J, Li Y Y, Wang H N, Hu Z H, Leng P S. Cloning and expression characteristic analysis of *LiMCT* gene in *Lilium* ‘Siberia’. Molecular Plant Breeding, 2020, 18(18): 5933-5942.
- [45] 张茜,罗景琳,王浩楠,李迎迎,冷平生,胡增辉. 百合花香合成相关基因 *LiMCS* 的克隆、定位和表达特性研究. 西北农业学报, 2022, 31(08): 981-989.
Zhang X, Luo J L, Wang H N, Li Y Y, Leng P S, Hu Z H. Cloning, localization and expression characteristics of flower fragrance synthesis related gene *LiMCS* in *Lilium*. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica, 2022, 31(08): 981-989.
- [46] 闫文欣,张茜,刘思佳,冷平生,胡增辉. ‘西伯利亚’百合 *LiHDS* 基因克隆及表达分析. 植物生理学报, 2023, 59(2): 362-372.
Yan W X, Zhang X, Liu S J, Leng P S, Hu Z H. Cloning and expression analysis of *LiHDS* gene from *Lilium* ‘Siberia’. Plant Physiology Journal, 2023, 59(2): 362-372.
- [47] 刘思佳,王浩楠,付宇辰,闫文欣,胡增辉,冷平生. ‘西伯利亚’百合 *LiCMK* 基因克隆及功能分析. 生物技术通报, 2023, 39(3):196-205.
Liu S J, Wang H N, Fu Y C, Yan W X, Hu Z H, Leng P S. Cloning and functional analysis of *LiCMK* gene in *Lilium* ‘Siberia’. Biotechnology bulletin, 2023, 39(3):196-205.
- [48] 刘旭平,王浩楠,张茜,冷平生,胡增辉. 百合萜烯合成相关基因 *LiGGPPS* 大小亚基基因的克隆、表达及功能分析. 西北农业学报, 2023, 网络首发.
Liu X P, Wang H N, Zhang X, Leng P S, Hu Z H. Cloning, expression and functional analysis of *LiGGPPS.LSU* and *LiGGPPS.SSU* involved in flower fragrance synthesis in *Lilium*. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica, 2023, online.
- [49] 李天娇,冷平生,杨凯,郑健,胡增辉. 百合单萜合成酶基因的克隆与序列分析. 北京农学院学报, 2014, 29(03):6-10.
Li T J, Leng P S, Yang K, Zhang J, Hu Z H. Molecular cloning and characterization of monoterpene synthase gene in *Lilium* flowers. Journal of Beijing

University of Agriculture, 2014, 29(03):6-10.

- [50] Abbas F, Ke Y, Yu R, Fan Y. Functional characterization and expression analysis of two terpene synthases involved in floral scent formation in *Lilium* 'Siberia'. *Planta*, 2019, 249: 71-93.
- [51] Abbas F, Ke Y, Zhou Y, Ashraf U, Li X, Yu Y, Yue Y, Ahmad K W, Yu R, Fan Y. Molecular cloning, characterization and expression analysis of *LoTPS2* and *LoTPS4* involved in floral scent formation in oriental hybrid *Lilium* variety 'Siberia'. *Phytochemistry*, 2020, 173: 112294.
- [52] Abbas F, Ke Y, Zhou Y, Waseem M, Yu Y, Ashraf U, Li X, Wang C, Yue Y, Yu R. Cloning, functional characterization and expression analysis of *LoTPS5* from *Lilium* 'Siberia'. *Gene*, 2020, 756: 144921.
- [53] Zhang T, Guo Y, Shi X, Yang Y, Chen J, Zhang Q, Sun M. Overexpression of *LiTPS2* from a cultivar of lily (*Lilium* 'Siberia') enhances the monoterpenoids content in tobacco flowers. *Plant Physiology Biochemistry*, 2020, 151: 391-399.
- [54] 樊俊苗. 百合单萜合成酶基因多态性研究和功能验证. 2018, 山西农业大学, 硕士毕业论文.
Fan J M. Polymorphism and functional analysis of monoterpene synthase gene from *Lilium*. 2018, Shanxi Agricultural University, Master's thesis.
- [55] 刘芳. 百合乙醇苯甲酰基转移酶基因(Lo-BEBT)的克隆和功能分析. 2010, 华南农业大学, 硕士毕业论文.
Liu F. Cloning and functional analysis of lily ethanol benzoyl transferase gene (Lo-BEBT). 2010, South China Agricultural University, Master's thesis.
- [56] 王红. 百合 MYC2 转录因子在花香形成中的作用研究. 2017, 华南农业大学, 硕士毕业论文.
Wang H. The Roles of MYC2 transcription factor in the fragrance biosynthesis of *Lilium* 'Siberia'. 2017, South China Agricultural University, Master's thesis.
- [57] Shi S, Duan G, Li D, Wu J, Liu X, Hong B, Yi M, Zhang Z. Two-dimensional analysis provides molecular insight into flower scent of *Lilium* 'Siberia'. *Scientific Reports*, 2018, 8: 5352.
- [58] Yang Y Y, Ma B, Li Y Y, Han M Z, Wu J, Zhou X F, Tian J, Wang W H, Leng P S, Hu Z H. Transcriptome analysis identifies key gene LiMYB305 involved in monoterpene biosynthesis in *Lilium* 'Siberia'. *Frontier in Plant Science*, 2022, 13:1021576
- [59] Guo Y H, Guo Z Y, Zhong J, Liang Y L, Feng Y, Zhang P, Zhang Q X, Sun M. Positive regulatory role of R2R3 MYBs in terpene biosynthesis in *Lilium* 'Siberia'. *Horticultural Plant Journal*, 2023, 9(5): 1024-1038
- [60] Feng Y, Guo Z Y, Zhong J, Liang Y L, Zhang P, Sun M. The LibHLH22 and LibHLH63 from *Lilium* 'Siberia' can positively regulate volatile terpenoid biosynthesis. *Horticulturae*, 2023, 9:4.
- [61] Yoshida N, Yamagishi M. An R2R3-MYB transcription factor ODORANT1 regulates fragrance biosynthesis in lilies (*Lilium* spp.). *Molecular Breeding*, 2018, 38:12.
- [62] Han J N, Li T, Wang X L, et al. AmMYB24 regulates floral terpenoid biosynthesis induced by blue light in snapdragon flowers. *Frontier in Plant Science*, 2022, 13:885168.
- [63] Ye J, Zhang X, Tan J, Xu F, Cheng S, Chen Z, Zhang W, Liao Y. Global identification of *Ginkgo biloba* microRNAs and insight into their role in metabolism regulatory network of terpene trilactones by high-throughput sequencing and degradome analysis. *Ind. Crops Prod.* 2020, 148, 112289.
- [64] Zhang Q, Zhao Y Q, Gao X, Jia G X. Analysis of miRNA-mediated regulation of flowering induction in *Lilium* $\times$ *formolongi*. *BMC Plant biology*, 2021, 21:190.
- [65] Du H, Ji K X, Zeng Q Y, Bhuiya M W, Su S, Shu Q Y, Ren H X, Liu Z A, Wang L S. Methylation mediated by an anthocyanin, O-methyltransferase, is involved in purple flower coloration in *Paeonia*. *Journal of experimental botany*, 2015, 66(21): 6563-6577.
- [66] Zhu J, Wang Y Z, Wang Q Y, Li B, Wang X H, Zhou X, Zhang H C, Xu W Z, Li S S, Wang L S. The combination of DNA methylation and positive regulation of anthocyanin biosynthesis by MYB and bHLH transcription factors contributes to the petal blotch formation in Xibei tree peony, *Horticulture Research*, 2023, 10(7):100.
- [67] Patrick R M, Huang X Q, Dudareva N, Li Y. Dynamic histone acetylation in floral volatile synthesis and emission in petunia flowers. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(10): 3704-3722.
- [68] Yuka I, Naomi O O, Masumi Y. Introduction of floral scent traits into asiatic hybrid lilies (unscented) by crossbreeding with *Lilium cernuum* (Scented). *The Horticulture Journal*, 2023, Online
- [69] Yan R, Wang Z P, Ren Y M, et al. Establishment of efficient genetic transformation systems and application of CRISPR/Cas9 genome editing technology in *Lilium pumilum* DC. Fisch. and *Lilium longiflorum* White Heaven. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(12): 2920.