

杜鹃花属植物花香代谢研究进展

滕新蕾¹, 胡国伟², 邹荣娴¹, 陶楚冰¹, 孟羽¹, 肖政¹, 赵宏波¹

(¹浙江农林大学风景园林与建筑学院/浙江省园林植物种质创新与利用重点实验室/南方园林植物创新与利用国家林业和草原局重点实验室, 杭州 311300; ²物产中大长乐林场有限公司, 杭州 311300)

摘要: 花香是观赏植物重要的观赏性状, 杜鹃花作为世界闻名的木本花卉, 以花色丰富、花型多样闻名于世, 其花香是评价杜鹃花品质的重要指标之一。研究表明萜烯类化合物、醇类、酯类、酮类化合物等是杜鹃花属植物花香化合物的主要成分, 这些化合物的释放受到花发育状态、释放部位以及环境条件的影响。萜烯类化合物是杜鹃花属植物最主要的花香成分, 萜烯类合成酶基因是杜鹃花花香物质代谢途径中的主要调控基因, 利用基因组结合代谢组学研究发现马银花 TPS 家族基因远多于其他无香型杜鹃花属植物。深入研究杜鹃花不同种和品种特征花香成分及其生物合成途径, 对杜鹃花的芳香育种和综合利用有重要意义。本文论述了杜鹃花属植物香气成分的测定与分析方法、不同亚属杜鹃花资源的香气成分、香气合成释放规律以及香气物质生物合成途径和关键基因, 为开展杜鹃花主要花香物质合成代谢的遗传规律研究和芳香品种选育提供参考。

关键词: 杜鹃花; 花香成分; 生物合成; 萜烯类化合物

Research Progress on Floral Metabolism of *Rhododendron*

TENG Xinlei¹, HU Guowei², ZOU Rongxian¹, TAO Chubing¹, MENG Yu¹, XIAO Zheng¹, ZHAO Hongbo¹

(¹College of Landscape Architecture, Zhejiang Agriculture and Forestry University/Zhejiang Provincial Key Laboratory of Germplasm Innovation and Utilization for Garden Plants/Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration on Germplasm Innovation and Utilization for Southern Garden Plants, Hangzhou 311300;

²Wuchan Zhongda Changle Forest Farm Company, Hangzhou 311300)

Abstract: Flower fragrance is a significant ornamental feature of ornamental plants. As a worldwide woody flower, *Rhododendron* is famous because of rich colors and diverse patterns. Its floral fragrance is an important indicator of its quality. Studies have demonstrated that terpenoids, alcohols, esters, and ketones are the main components of *rhododendron* florets, and the release of these compounds is influenced by flower development, release site, and environmental conditions. Terpenoids are the most important floral components of *Rhododendron*, and terpenoid synthase gene is the main regulator in the metabolic pathway of floral substances. Through the genomics and metabolomics study, TPS family genes of *Rhododendron ovatum* were much more than those of other odorless *Rhododendron* plants. It is of great significance to study the floral composition and biosynthesis pathway in different species and varieties of *Rhododendron* for aromatic breeding and comprehensive utilization. This study reviewed the determination and analysis methods of floral composition of *Rhododendron* plants, the aroma components of *Rhododendron* species in subgenera, the synthesis and release law of aroma, and the biosynthetic pathway of aroma and key genes, which provided reference for the study of the genetic law of the synthesis and metabolism of main floral substances and breeding new varieties with

收稿日期: 2023-11-21 网络出版日期: 2024-01-30

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20231121003>

第一作者研究方向为杜鹃花种质资源, E-mail: bjbami@163.com

通信作者: 肖政, 研究方向为杜鹃花遗传育种, E-mail: xzforestry@163.com

赵宏波, 研究方向为观赏植物遗传育种, E-mail: zhaohb@zafu.edu.cn

基金项目: 浙江省农业新品种选育重大科技专项(2021C02071-2); 学校科研发展基金项目(2022LFR079)

Foundation projects: Major Science and Technology Project of New Agricultural Variety Breeding in Zhejiang Province (2021C02071-2); School Research and Development Fund Project (2022LFR079)

obvious characteristic fragrance in *Rhododendron*.

Key words: *Rhododendron*; floral components; biosynthesis; terpene compounds

杜鹃花是杜鹃花科杜鹃花属植物,是中国十大传统名花,极具观赏价值和应用价值,享有“花中西施”的美誉^[1]。全世界杜鹃花约有1000种,我国约有600种,其中特有种有540多种,主要布在西南地区,其中云南、四川和西藏最为丰富^[2]。

植物花香物质是花朵释放的一系列低分子量、易挥发的化合物,已经鉴定出超过20万种特殊的代谢产物,主要包括烷烃类、萜烯类、醇类、醛类、酮类、醚类、酯类和芳香族化合物^[3]。花香是观赏植物的重要性状,在吸引昆虫授粉、防御天敌和病虫害发生方面具有重要作用^[4-5]。花香研究一直是观赏植物的研究热点,杜鹃花香研究自20世纪80年代起就受到广泛关注,但杜鹃花属植物的香气研究还主要集中在挥发油成分分析,由于花香气体成分及生物合成过程复杂,对花香物质的释放规律及其代谢机制和遗传育种研究少见报道^[6]。杜鹃花属植物精油具有许多独特的生理活性,其特殊的气味可用作香料或食品的天然防腐剂,一些精油已经应用于医疗、保健和食品工业领域^[7]。本文综述了国内外杜鹃花属植物花香代谢与调控的研究进展,以期对杜鹃花香调控研究及芳香品种选育提供参考。

1 杜鹃花属植物香气的提取及检测

1.1 杜鹃花香气的采集

植物挥发性香气组分提取技术很早就已经出现,早在中世纪,东南亚人就用水蒸气蒸馏法从椰子浆中提取到了较为纯净的椰子油^[8]。在杜鹃花挥发性物质研究中,最早应用于杜鹃花挥发性物质提取的也是水蒸气蒸馏法,随后是超临界CO₂萃取法、顶空固相微萃取等方法。方洪钜等^[9]首次采用水蒸气蒸馏法萃取腋花杜鹃(*Rhododendron racemosum*)叶挥发油,鉴定发现其主要成分有 α -蒎烯、 β -蒎烯、反-丁香烯等。杨华等^[10]首次采用顶空固相微萃取提取刺毛杜鹃(*Rhododendron championiae*)花挥发性成分。为了更准确收集植物的挥发物,史先慧等^[11]采用动态顶空套袋-吸附采集法收集锦绣杜鹃(*Rhododendron × pulchrum*)叶片挥发物。吴金措姆等^[12]采用提取率为评价指标,利用正交试验优化了西藏白花杜鹃(*Rhododendron mucronatum*)超临界CO₂萃取挥发性成分的条件,初步鉴定挥发性成分主要为烷烃及其氧衍生物、烯和醇、酯等化合物。

1.2 杜鹃花香气的检测

杜鹃花属植物香气的检测目前主要采用气相色谱-质谱联用技术,早期采用水蒸气蒸馏法结合气相色谱-质谱联用来分析鉴定杜鹃花挥发性成分。随着顶空固相微萃取的应用,顶空固相微萃取与气相色谱质谱相结合的方法也应用于鹿角杜鹃(*Rhododendron latoucheae*)和弯蒴杜鹃(*Rhododendron henryi*)等杜鹃花香成分测定^[13-14]。为了准确检测香气成分,Qian等^[15-16]采用二维气相色谱质谱技术与高分辨率四极杆飞行时间质谱联用技术检测马缨杜鹃(*Rhododendron delavayi*)、迷人杜鹃(*Rhododendron agastum*)、桃叶杜鹃(*Rhododendron annae*)和露珠杜鹃(*Rhododendron irroratum*),鉴定并量化了129种挥发性化合物。为了鉴定挥发性物质中的主要致香物质,研究者以香气物质检测为基础,结合气相色谱-嗅觉计法和阈值分析,将香气活性值(OAV, odor activity value) ≥ 1 的化合物归为关键致香物质^[17]。章辰飞等^[18]根据云锦杜鹃(*Rhododendron fortunei*)的香气阈值确定其主要香气物质为苯甲酸甲酯和芳樟醇。此外,电子鼻作为一种新发展的香气鉴定技术,已广泛应用于茶叶品质检测^[19]、环境质量监测^[20]、食品风味研究^[21]和植物花香鉴定^[22]。随着检测技术手段的不断发展,杜鹃花属植物花香成分的研究可以尝试更高效率、更具分辨性能的技术手段,如气相色谱-嗅觉计法^[23]、电子鼻技术、气相色谱质谱法与高分辨率四极杆飞行时间质谱联用技术^[24]等。

2 杜鹃花属植物香气成分

观赏植物的香气成分根据化学结构的不同,可以将它们划分为聚酮类、异戊二烯类、生物碱和黄酮类化合物;根据合成方法的不同,可以将它们划分为萜烯类化合物、苯丙酸类/苯环型化合物和脂肪酸衍生物^[25]。杜鹃花属是杜鹃花科中最大的属,本属植物在园艺学上占有重要的位置,国内学者将杜鹃花种类分为9个亚属:杜鹃亚属、毛枝杜鹃亚属、常绿杜鹃亚属、羊躑躅亚属、映山红亚属、叶状苞亚属、糙叶杜鹃亚属、马银花亚属^[26](图1),其中马银花亚属植物多有香味。杨华等^[27]检测马银花(*Rhododendron ovatum*)的香气成分,发现其主要成分有 α -蒎烯、罗勒烯、芳樟醇、邻甲氧基苯甲酸甲

酯、肉桂酸甲酯、 α -金合欢烯等。同亚属的刺毛杜鹃花有淡香,其香气成分主要有罗勒烯、 α -蒎烯、 β -蒎烯、 α -金合欢烯等^[10];鹿角杜鹃花有清香,其挥发性成分以烯烃类化合物为主,主要有罗勒烯、反式石竹烯、芳樟醇、苯甲酸甲酯等^[13];弯蒴杜鹃花有明显的香味,其香气主要成分有罗勒烯、芳樟醇、苯甲酸

甲酯、苯甲酸乙酯等^[14]。可见罗勒烯、芳樟醇是大多数马银花亚属植物的特征香气成分(表1)。罗勒烯可以由芳樟醇反应转化而来,是具有草香、花香并伴有橙花油气息的萜类化合物,其散发的香气为人们喜爱,樟(*Cinnamomum camphora*)和山荆子(*Malus baccata*)含有同类的香气^[28-29]。



A: 羊躑躅; B: 映山红; C: 马银花; D: 马缨杜鹃

A: *Rhododendron molle*; B: *Rhododendron simsii*; C: *Rhododendron ovatum*; D: *Rhododendron delavayi*

图1 部分中国特有杜鹃花种质资源

Fig. 1 Some *Rhododendron* germplasm resources endemic to China

表1 部分马银花亚属植物花朵主要挥发性成分

Table 1 Main volatile components in Subgenus *Azaleastrum* flower

物种名	测定方法	主要挥发性成分	参考文献
Species name	Method	Main volatile components	Reference
马银花 <i>R. ovatum</i>	顶空固相微萃取-气相色谱质谱	α -蒎烯、罗勒烯、芳樟醇、邻甲氧基苯甲酸甲酯、肉桂酸甲酯、 α -金合欢烯、1S- α -蒎烯、1R- α -蒎烯、6,9-十七碳二烯	[27]
刺毛杜鹃 <i>R. championiae</i>	顶空固相微萃取-气相色谱质谱	α -蒎烯、 β -蒎烯、 α -金合欢烯、1-甲基-5-亚甲基-8(1-甲基乙基)-1,6-环癸二烯-s-(E,E)、罗勒烯	[10]
鹿角杜鹃 <i>R. latoucheae</i>	顶空固相微萃取-气相色谱质谱	罗勒烯、反式石竹烯、4-乙基苯甲酰胺、芳樟醇、 α -萜澄茄油烯、可巴烯、 α -石竹烯、苯甲酸甲酯	[13]
弯蒴杜鹃 <i>R. henryi</i>	顶空固相微萃取-气相色谱质谱	芳樟醇、罗勒烯、苯甲酸甲酯、苯甲酸乙酯、(Z)-罗勒烯、反式石竹烯	[14]

常绿杜鹃亚属植物花形较大,色彩艳丽,花多有香味。田萍等^[30]从美容杜鹃(*Rhododendron calophytum*)花挥发油中鉴定出54种化合物,芳樟醇、N-苯基-1-萘胺、亚麻酸甲酯、棕榈酸、1-辛烯-3-醇、邻苯二甲酸二丁酯、正二十一烷、1-壬烯-3-醇、 α -松油醇是美容杜鹃花挥发油的主要成分,其中芳樟醇首次从杜鹃花属植物中分离。郭肖等^[31]检测发现雪山杜鹃(*Rhododendron aganniphum*)叶片的主要挥发性成分为芳樟醇、白菖烯、 α -松油醇、 α -杜松醇、1-二十二烯、胡椒醇、喇叭茶醇、 τ -依兰油醇、1-二十二醇等。章辰飞等^[18]检测发现云锦杜鹃花挥发油的主要成分有苯甲酸甲酯、丁香酚、桉油精、 γ -依兰油烯、 α -依兰油烯、芳樟醇和 α -松油醇。这些研究表明芳樟醇、 α -松油醇是多数常绿杜鹃亚属植物香味的共有主要成分(表2)。

杜鹃亚属植物樱草杜鹃(*Rhododendron primuliflorum*)香气成分主要有 β -蒎烯、 α -蒎烯、双戊烯、 β -石竹烯、月桂烯^[33];头花杜鹃(*Rhododendron*

capitatum)香气成分主要有 β -蒎烯、 α -蒎烯和柠檬烯^[34];千里香杜鹃(*Rhododendron thymifolium*)香气成分主要有 β -蒎烯、 α -蒎烯、月桂烯^[35];鳞腺杜鹃(*Rhododendron lepidotum*)香气成分主要有 α -蒎烯、柠檬烯、 β -月桂烯等物质^[36];紫丁杜鹃(*Rhododendron violaceum*)、毛蕊杜鹃(*Rhododendron websterianum*)、草原杜鹃(*Rhododendron telmateium*)和雪层杜鹃(*Rhododendron nivale*)香气成分主要有檀香醇、醋酸冰片酯、 β -石竹烯、 β -蒎烯、 α -蒎烯、苈烯^[37];淡黄杜鹃(*Rhododendron flavidum*)香气成分主要有 β -蒎烯、 α -蒎烯、乙酸冰片酯、柠檬烯、 β -榄香烯、香桉烯、香茅醇和月桂烯^[38];而髯花杜鹃(*Rhododendron anthopogon*)香气成分主要有杂环类和烷烃类化合物,与杜鹃花属其他植物的香气成分存在显著差异^[39-40]。这些研究表明 α -蒎烯、 β -蒎烯是大多数杜鹃亚属植物香味的共有主要成分(表3)。在迎红杜鹃亚属植物兴安杜鹃(*Rhododendron dauricum*)的花精油中也检测到大量 α -蒎烯成分^[41]。

表2 部分常绿杜鹃亚属植物花朵主要挥发性成分

Table 2 Main volatile components in Subgenus *Hymenanthes* flower

物种名 Species name	测定方法 Method	主要挥发性成分 Main volatile components	参考文献 Reference
美容杜鹃 <i>R. calophytum</i>	水蒸气蒸馏法-气相色谱质谱	芳樟醇、N-苯基-1-萘胺、亚麻酸甲酯、棕榈酸、1-辛烯-3-醇、邻苯二甲酸二丁酯、正二十一烷、1-壬烯-3-醇、 α -松油醇	[30]
云锦杜鹃 <i>R. fortunei</i>	顶空固相微萃取-气相色谱质谱	苯甲酸甲酯、丁香酚、桉油精、 γ -依兰油烯、 α -依兰油烯、芳樟醇和 α -松油醇	[18]
四川杜鹃 <i>R. sutchuenense</i>	水蒸气蒸馏法-气相色谱质谱	石竹烯、愈创醇、 α -蒎烯、 β -蒎烯、 β -紫罗兰酮	[32]
马缨杜鹃 <i>R. delavayi</i>	二维气相色谱质谱-四极杆飞行时间质谱	己醛、柠檬烯、苯乙醛、2-壬烯-1-醇、苯乙醇、香茅醛、异戊二醇、3,5-二甲氧基甲苯、吡啶	[15]
迷人杜鹃 <i>R. agastum</i>	二维气相色谱质谱-四极杆飞行时间质谱	己醛、柠檬烯、苯乙醛、2-壬烯-1-醇、苯乙醇、香茅醛、异戊二醇、3,5-二甲氧基甲苯、吡啶	[15]
桃叶杜鹃 <i>R. annae</i>	二维气相色谱质谱-四极杆飞行时间质谱	己醛、柠檬烯、苯乙醛、2-壬烯-1-醇、苯乙醇、香茅醛、异戊二醇、3,5-二甲氧基甲苯、吡啶	[15]
露珠杜鹃 <i>R. irroratum</i>	二维气相色谱质谱-四极杆飞行时间质谱	己醛、柠檬烯、苯乙醛、2-壬烯-1-醇、苯乙醇、香茅醛、异戊二醇、3,5-二甲氧基甲苯、吡啶	[15]

表3 部分杜鹃亚属植物花朵主要挥发性成分

Table 3 Main volatile components in Subgenus *Rhododendron* flower

物种名 Species name	测定方法 Method	主要挥发性成分 Main volatile components	参考文献 Reference
鳞腺杜鹃 <i>R. lepidotum</i>	水蒸气蒸馏法-气相色谱质谱	α -蒎烯、柠檬烯、 β -月桂烯	[36]
紫丁杜鹃 <i>R. violaceum</i>	水蒸气蒸馏法-气相色谱质谱	檀香醇、醋酸冰片酯、 β -石竹烯、 β -蒎烯、 α -蒎烯、苾烯	[37]
毛蕊杜鹃 <i>R. websterianum</i>	水蒸气蒸馏法-气相色谱质谱	檀香醇、醋酸冰片酯、 β -石竹烯、 β -蒎烯、 α -蒎烯、苾烯	[37]
草原杜鹃 <i>R. telmateium</i>	水蒸气蒸馏法-气相色谱质谱	檀香醇、醋酸冰片酯、 β -石竹烯、 β -蒎烯、 α -蒎烯、苾烯	[37]
雪层杜鹃 <i>R. nivale</i>	水蒸气蒸馏法-气相色谱质谱	檀香醇、醋酸冰片酯、 β -石竹烯、 β -蒎烯、 α -蒎烯、苾烯	[37]
淡黄杜鹃 <i>R. flavidum</i>	水蒸气蒸馏法-气相色谱质谱	β -蒎烯、 α -蒎烯、乙酸冰片酯、柠檬烯、 β -榄香烯、香桉烯、香茅醇和月桂烯	[38]
髯花杜鹃 <i>R. anthopogon</i>	水蒸气蒸馏法-气相色谱质谱	N-乙酰-1,2,3,4-四氢异喹啉、2-乙氧丙烷、二苯胺、N-乙基-1,2,3,4-四氢萘胺、二十五烷、二十三烷	[39]
青海杜鹃 <i>R. qinghaiense</i>	水蒸气蒸馏法-气相色谱质谱	泪柏醚、贝壳松-15-烯、贝壳松-16-烯、香桉烯、脱氢-香桉烯	[42]
太白杜鹃 <i>R. purdomii</i>	水蒸气蒸馏法-气相色谱质谱	β -蒎烯、 α -蒎烯、3-辛酮、 α -石竹烯、4-杜松二烯	[43]
秀雅杜鹃 <i>R. concinnum</i>	超临界流体萃取法-气相色谱质谱	石竹烯、 α -石竹烯、16-贝壳杉醇、 β -法呢烯	[43]
	水蒸气蒸馏法-气相色谱质谱	绿花白千层醇、 α -杜松醇、苯甲醇、香芹醇	
	超临界流体萃取法-气相色谱质谱	脱羟基白菖二醇、9-大根香叶三烯-6-酮、木栓酮、乙酸-20(29)-羽扇烯-3-醇酯	

西洋杜鹃 (*Rhododendron hybridum*) 多为映山红亚属植物的杂交后代, 大多数品种无香味, 其挥发性成分主要有2,2,3,4-四甲基-戊烷、己烯醛、己醛等^[18]。白花杜鹃同为映山红亚属植物, 其挥发油的主要成分有芳樟醇、 β -桉叶烯、植物醇、苯甲酸苄酯、水杨酸苄酯、壬醛、 α -松油醇等^[44]。芳樟醇有浓烈香味, α -松油醇带有丁香味; 苯甲酸苄酯可用于定香剂, 现已广泛用于食用香料中; 壬醛和 α -松油醇可用于香精和食品调节剂; 水杨酸甲酯可用于消毒剂、香料、防腐剂^[45]。这些研究表明醇类化合物、酯类化合物是映山红亚属杜鹃花资源的主要挥发性成分。

以上研究表明杜鹃花属中, 马银花亚属、常绿

杜鹃亚属、杜鹃亚属植物的香气较浓, 其花香成分多以萜烯类化合物为主; 而映山红亚属植物多无香气, 其花朵中也未检测到萜烯类物质。杜鹃花香物质除了自身所具有的生态、防御和观赏价值外, 还具有广泛的药用价值。萜烯类化合物具有一定的生理活性, 可祛痰、止咳、祛风、发汗、驱虫、镇痛等^[10]。石竹烯具有止咳平喘的作用, 是治疗老年慢性支气管炎的有效成分, 对皮肤炎症及消化系统溃疡也有较好的疗效^[32]; 还具有局麻、抗炎、驱除蚊虫、抗焦虑和抑郁、镇痛和抗炎等特性^[13]。 α -蒎烯具有明显镇咳、祛痰功效, 并具有抗真菌作用, 吸入低浓度的 α -蒎烯可使人发汗减少, 脉搏少而稳定, 抑制交感神经的兴奋, 使人趋于放松, 减轻疲劳感。

肉桂酸甲酯在医药工业方面,对抑制白癜风、美白防晒都有积极的作用^[27]。腋花杜鹃中 α -蒎烯、 β -蒎烯、反-丁香烯等物质具有治疗气管炎的作用^[9]。西藏白花杜鹃花中角鲨烯等活性成分,可以提高机体免疫力,具有抗肿瘤的功效^[12]。芳樟醇可作为催眠和镇静剂使用,邻苯二甲酸二丁酯有驱虫避蚊及抗氧化、抗癌、抑菌活性^[30]。锦绣杜鹃的干燥叶片可以祛痰、止咳^[11]。头花杜鹃的叶和花均可入药,其叶祛寒、解毒;花滋补益肾,治疗寒症、干黄水、喉蛾疗毒等病症^[34]。鳞腺杜鹃地上部分可治疗发热、咳嗽、感冒和扁桃体炎,植物的汁液有净化血液的功效^[36]。总之杜鹃属植物挥发性成分有较强的生理活性,可应用于医药治疗领域。

3 杜鹃花属植物香气的释放规律

3.1 杜鹃花属植物不同发育阶段香气的释放规律

植物香气物质的释放与花的发育阶段密切相关^[46]。研究发现植物花在不同发育时期、同时期花在一天中不同时段所释放香气成分的种类和数量均有不同^[47]。杨华等^[13]检测了鹿角杜鹃花朵在花蕾期、初开期、盛花期及衰败期的香气成分,在4个时期分别检测到18、18、26、25种挥发性成分,这些香气成分随着花发育表现出先升高后降低的趋势,其中盛花期花朵挥发性成分最多。马银花不同花期的香气成分随着花发育,也呈现先上升后下降的趋势,在盛花期开花第1天,花朵挥发性成分种类最多,有28种;其中苯环类、醇类、烷烃类、烯烃类化合物的含量先增加后减少,萜类化合物含量先减少后增加,醚类、酮类化合物含量变化无明显规律^[27]。可见杜鹃花香气成分随花发育阶段的不同,其香气成分先升后降,盛花期香气的成分最多。另外,研究发现头花杜鹃叶片香气物质含量随季节的不同而存在差异,6月份的叶出油率最高,其次为10月份和1月份^[48]。综上,杜鹃花属植物香气成分随着植物器官发育阶段的不同,其相应的香气成分表现出规律变化,研究其杜鹃花香气的代谢规律,可以为杜鹃花香气的开发和利用提供理论支持。

3.2 杜鹃花属植物不同释放部位香气的释放规律

植物的花香主要来自花瓣,雄蕊、雌蕊、花萼等也能散发出少量的香气,一些植物有特异的香腺可以产生香气^[49]。金鱼草(*Antirrhinum majus*)、非洲茉莉(*Stephanotis floribunda*)和烟草(*Nicotiana suaveolens*)的花香主要来源于花冠裂片^[50-51]。而部分杜鹃花属植物不仅花释放香气,叶、茎等器官也能

产生香气。千里香杜鹃的香气主要来源于叶片和嫩枝^[52]。烈香杜鹃(*Rhododendron anthopogonoides*)的香气也集中在叶片和嫩枝^[53]。董钰明等^[54]从烈香杜鹃叶中鉴定出34种挥发性物质,李明珠等^[55]分别从烈香杜鹃叶和花中鉴定出44种和58种的挥发性物质。从囊谦杜鹃(*Rhododendron yushuense*)叶和茎中分别检测到38、20种挥发性物质,叶与茎中的香气成分结构相似,但含量显著不同^[56]。弯蒴杜鹃花瓣与雌雄蕊分别检测到10和18种独特性香气成分,以苯甲酸甲酯占比最高^[14]。以上研究表明杜鹃花属植物香气来源于花瓣、雌雄蕊、叶片、嫩枝等器官,随着物种的不同,不同器官产生的香气成分种类和数量也不相同。

3.3 不同环境条件对杜鹃花属植物香气释放的影响

植物香气物质的释放除了受生长发育阶段、香气释放部位影响以外,也受环境因子的调控。温度和光照是影响植物挥发性成分的主要因素。研究发现大叶蝴蝶兰(*Phalaenopsis violacea*)在光照充足的上午香味最浓,下午香味变淡^[57]。香水文心兰(*Oncidium hybridum*)在30℃高温时检测出43种挥发物,而在10℃时仅能检测出24种物质^[58]。雪层杜鹃分布于西藏东南部、南部、东部及东北部,生于海拔3200~5490 m的灌丛中,其香气主要成分是 δ -杜松烯、 α -杜松醇、顺反-合金欢醇、香芹酚甲醚、 α -杜松醇异构体^[37]。北方雪层杜鹃是雪层杜鹃的亚种,产自青海南部、四川西南至西北部、云南西北部,其香气主要成分为吉玛酮、愈创木醇、异愈创木醇、 γ -杜松烯、 β -桉叶醇^[59]。雪层杜鹃和北方雪层杜鹃的主要花香成分差异较大,两者所处的地理环境不同,温度和光照条件随之变化,推测环境条件可能是影响杜鹃花香气成分的主要因素。

4 杜鹃花属植物花香成分合成及其相关基因

花香的合成途径主要有萜烯类化合物合成途径、苯环型/苯丙烷类化合物合成途径和脂肪酸类生物合成途径,大多数花香化合物的合成受到多个基因和酶调控^[60]。杜鹃花属植物挥发性成分检测结果表明萜烯类化合物是其香气的主要成分^[61]。植物萜烯类物质前体物质主要有异戊烯基焦磷酸(IPP, isopentenyl pyrophosphate)和二甲基丙烯基焦磷酸(DMAPP, dimethylallyl pyrophosphate)。它们主要分别通过质体中的2-甲基-D-赤藓糖醇-4-磷酸

(MEP, 2-methyl-Derythritol-4-phosphate)途径和细胞质中的甲羟戊酸(MVA, mevalonic acid)途径合成异戊烯基焦磷酸和二甲基丙烯基焦磷酸^[62]。1分子IPP和1分子DMAPP在香叶基焦磷酸合酶(GPPS, geranyl pyrophosphate synthase)作用下形成所有单萜化合物的前体物质香叶基焦磷酸(GPP, geranyl pyrophosphate);2分子IPP和1分子DMAPP在法尼基焦磷酸合酶(FPPS, farnesyl pyrophosphate synthase)的作用下形成倍半萜化合物的前体物质法尼基焦磷酸(FPP, farnesyl pyrophosphate)^[50]。前体物质法尼基焦磷酸在萜烯合酶(TPSs, terpene synthases)催化下形成各种单萜、倍半萜和二萜,这些萜类化合物是许多香气化合物的主要成分^[63]。萜烯合酶是萜类化合物合成的关键酶^[64],已经从多种植物中分离获得,如蕙兰(*Cymbidium faberi*)^[65]、葡萄(*Vitis vinifera*)^[66]、菊花(*Chrysanthemum indicum*)^[67]和水芹(*Oenanthe javanica*)^[68]等植物。早期由于杜鹃花属植物基因数据的缺乏,杜鹃花属植物香气合成相关基因的研究进展缓慢。近年来随着马缨杜鹃^[69]、映山红(*R. simsii*)^[70]、羊躑躅(*R. molle*)^[71]、朱红大杜鹃(*Rhododendron griersonianum*)^[72]、圆叶杜鹃(*Rhododendron williamsianum*)^[73]等杜鹃花属植物基因组的陆续发表,杜鹃花属植物香气相关基因的研究有了新的发展。杨国霞等^[74]利用转录组学和代谢组学对云锦杜鹃和高山杜鹃诺娃(*Rhododendron 'Nova Zembla'*)的TPS家族基因表达量与香气成分的相关性进行分析,发现TPSI基因与16种(80%)萜类物质含量呈显著性正相关。马银花具有明显香味,利用基因组学分析其香气代谢基因,发现马银花TPS家族基因远多于其他无香型杜鹃花属植物^[71]。可见萜烯类化合物合成途径的关键基因在杜鹃花属植物香气形成过程中起着重要作用^[75]。

苯环型/苯丙烷类是植物花香成分的第二大物质。这类化合物主要以莽草酸为前体,经过苯丙氨酸裂解酶作用形成反式肉桂酸,再经过甲基转移酶和酰基转移酶进行甲基化或酰基化,最终形成多种醛类和醇类^[76]。杜鹃花属植物花香中主要的苯环型/苯丙烷类化合物包括苯甲酸乙酯、苯甲酸甲酯、肉桂酸甲酯、长叶醛等。脂肪酸衍生物是含量最少的一类,主要包括小分子的醇类、醛类和酯类^[77]。研究表明正构烷烃的嗅觉阈值较高,其在花香形成过程中的贡献较低^[78]。髯花杜鹃香气成分有二十五烷、二十三烷等检测到脂肪酸衍生物^[39]。而在其他杜鹃花属具明显芳香气味的植物中,脂肪

酸衍生物大多含量较低或检测不到。

马银花亚属植物花香成分以萜烯类化合物为主,其次是苯环型/苯丙烷类化合物,脂肪酸衍生物含量最少。萜烯类化合物是大多数杜鹃花属植物香气的主要成分,萜烯类化合物合成途径是杜鹃花属植物主要的花香合成途径,解析萜烯类化合物在杜鹃花属植物中的合成代谢及分子调控机制,将为杜鹃花芳香育种提供理论和技术保障。

5 展望

花香作为观赏植物最重要的观赏性状之一,越来越受育种工作者重视,相较于花色、花型等观赏性状,花香的基因工程研究起步较晚。由于花香物质种类多,代谢途径复杂,关键基因在不同植物中的表达差异较大,植物花香的系统性研究还相对滞后。杜鹃花属是杜鹃花科中最大的属,其嫩枝、叶具有香气,可提取挥发油,挥发油中多种单萜及倍半萜成分有较强的生理活性,对慢性支气管炎、哮喘等疾病有显著的治疗效果,从中筛选和发现新的药理活性物质,不仅在学术上,也在医药领域有较好的前景。杜鹃花属植物香气成分的提取和利用,已经广泛应用于食品、医药、日化、香料等领域,但目前可用于挥发油和香气提取的杜鹃花资源不多,应深入分析更多的杜鹃花资源,尽可能地挖掘杜鹃花的药用价值和经济价值。杜鹃花属植物香气成分复杂,目前杜鹃花属植物香气物质的研究主要集中在花、叶、嫩枝等器官精油提取及香气成分分析,香气相关物质的完整合成途径和转录调控还不清楚。随着人们对杜鹃花香气的药用价值和观赏价值的重视,已经逐步开展对杜鹃花萜烯类化合物的合成途径相关基因研究。多个杜鹃花种质的叶片再生体系已经成功建立^[79-80],在此基础上进一步优化遗传转化体系,后期利用基因工程技术实现杜鹃花芳香品种的定向育种将成为可能。

参考文献

- [1] 严晓素,朱春艳,吴月燕.杜鹃一花中此物是西施.浙江林业,2022,4(4):22-23
Yan X S, Zhu C Y, Wu Y Y. Rhododendron—This plant is a beauty in the flower. Zhejiang Forestry, 2022, 4(4): 22-23
- [2] Liu N, Zhang L, Zhou Y L, Tu M L, Wu Z Z, Gui D P, Ma Y P, Wang J H, Zhang C J. The rhododendron plant genome database (RPGD): A comprehensive online omics database for Rhododendron. BMC Genomics, 2021, 22(1): 376
- [3] Dixon R A, Strack D. Phytochemistry meets genome analysis, and beyond. Phytochemistry, 2003, 62(6): 815-816

- [4] Knudsen J, Eriksson R, Gershenzon J. Diversity and distribution of floral scent. *The Botanical Review*, 2006, 72(1): 1-120
- [5] Carvalho A T, Dötterl S, Schlindwein C. An aromatic volatile attracts oligolectic bee pollinators in an interdependent bee-plant relationship. *Journal of Chemical Ecology*, 2014, 40(10): 1126-1134
- [6] Natalia D, Antje K, Joelle K M, Lan K. Biosynthesis, function and metabolic engineering of plant volatile organic compounds. *The New Phytologist*, 2013, 198(1): 16-32
- [7] Seda F, Nuran K. The chemical composition of volatile oil and biological activity of *Rhododendron caucasicum*. *Chemicals & Chemistry*, 2019, 13(4): 316-323
- [8] 余科义, 岳振超, 薄新党, 张清阔, 李亚龙, 刘相朋. 植物挥发油的提取技术研究进展. *农村经济与科技*, 2019, 30(11): 68-70
Yu K Y, Yue Z C, Bo X D, Zhang Q K, Li Y L, Liu X P. Research progress on extraction technology of plant volatile oil. *Rural Economy and Science-Technology*, 2019, 30(11): 68-70
- [9] 方洪钜, 陈鹭声, 周同惠. 挥发油成分的研究—III. 腋花杜鹃挥发油的化学成分研究和牡荆、荆条挥发油成分的比较. *药学学报*, 1980, 15(5): 284-287
Fang H J, Chen L S, Zhou T H. Studies on the components of essential oils- III. Studies of chemical constituents of the essential oil from *Rhododendron racemosum* Franch. (I) comparison of the constituents of *Vitex negundo* var. *cannabifolia* (Sieb. et Zucc.) Hand. -Mazz. (II) and *Vitex negundo* var. *heterophylla* (Franch.) Rehd. (III). *Acta Pharmaceutica Sinica*, 1980, 15(5): 284-287
- [10] 杨华, 宋绪忠, 韩素芳. 刺毛杜鹃花蕾与花的挥发性成分分析. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2015, 39(5): 179-182
Yang H, Song X Z, Han S F. The volatile components of the buds and flowers of *Rhododendron championae*. *Journal of Nanjing Forestry University: Natural Sciences Edition*, 2015, 39(5): 179-182
- [11] 史先慧, 张国祥, 方依汉, 范凌华, 孙朝辉, 马涛, 温秀军. 锦绣杜鹃叶片挥发物 GC-MS 分析. *河北林业科技*, 2018, 4(1): 11-17
Shi X H, Zhang G X, Fang Y H, Fan L H, Sun Z H, Ma T, Wen X J. Study on volatiles of *Rhododendron pulchrum* sweet leaf by GC-MS analysis. *Journal of Hebei Forestry Science and Technology*, 2018, 4(1): 11-17
- [12] 吴金措姆, 四郎玉珍, 班旦, 格桑卓嘎, 郝宝成, 拉巴次旦. 利用超临界 CO₂ 萃取法提取西藏白花杜鹃花中活性成分及 GC-MS 初步分析. *西藏农业科技*, 2020, 42(4): 34-37
Wu J C M, Si L Y Z, Ban D, Ge S Z G, Hao B C, La B C D. Supercritical carbon dioxide extraction for flowers of *Rhododendron mucronatum* (Blume) G. Don and preliminary analysis of chemical composition by gas chromatography mass spectrometry (GC-MS). *Tibet Journal of Agricultural Sciences*, 2020, 42(4): 34-37
- [13] 杨华, 宋绪忠, 王秀云. 鹿角杜鹃开花过程中挥发性成分的变化. *浙江林业科技*, 2022, 42(1): 56-61
Yang H, Song X Z, Wang X Y. Changes of volatile components from *Rhododendron latoucheae* flower at four phases. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology*, 2022, 42(1): 56-61
- [14] 杨华, 宋绪忠. 弯蒴杜鹃花朵挥发性成分的特点. *东北林业大学学报*, 2023, 51(5): 74-78
Yang H, Song X Z. Volatile components from flowering of *Rhododendron henryi*. *Journal of Northeast Forestry University*, 2023, 51(5): 74-78
- [15] Qian C Y, Quan W X, Xiang Z M, Li C C. Characterization of volatile compounds in four different *Rhododendron* flowers by GCxGC-QTOFMS. *Molecules*, 2019, 24(18): 3327
- [16] Qian C Y, Quan W X, Li C C, Xiang Z M. Analysis of volatile terpenoid compounds in *Rhododendron* species by multidimensional gas chromatography with quadrupole time-of-flight mass spectrometry. *Microchemical Journal*, 2019, 149(9): 104064
- [17] 项攀, 邱建华, 付瑜锋, 王红霞, 李成刚, 杨展. GC-O-MS 结合 OAV 表征番茄提取物关键香气成分. *美食研究*, 2022, 39(3): 81-86
Xiang P, Qiu J H, Fu Y F, Wang H X, Li C G, Yang Z. Characterization of key aroma compounds in tomato extract by GC-O-MS and OAV. *Journal of Researches on Dietetic Science and Culture*, 2022, 39(3): 81-86
- [18] 章辰飞, 鲁昌鑫, 汪庆昊, 王文静, 王锦阳, 龚霖峰, 吴月燕. 两种杜鹃不同花期的挥发性成分分析. *分子植物育种*, 2020, 18(11): 3724-3735
Zhang C F, Lu C X, Wang Q H, Wang W J, Wang J Y, Gong L F, Wu Y Y. Analysis of volatile compounds in different flowering stages of two kinds of *Rhododendron*. *Molecular Plant Breeding*, 2020, 18(11): 3724-3735
- [19] 于慧春, 王俊. 电子鼻技术在茶叶品质检测中的应用研究. *传感技术学报*, 2008, 21(5): 748-752
Yu H C, Wang J. Tea quality detection basic on electronic nose. *Chinese Journal of Sensors and Actuators*, 2008, 21(5): 748-752
- [20] 李爽. 基于电子鼻技术的养殖场环境检测系统的设计与实现. 武汉: 武汉轻工大学, 2021
Li S. Design and realization of the environmental detection system of farm based on electronic nose technology. Wuhan: Wuhan Polytechnic University, 2021
- [21] 王晓宇, 赵军宁, 吴萍, 郭俊霞, 张松林, 李青苗, 华桦. 基于电子鼻技术对川姜黄整体气味与主要化学成分相关性的初步研究. *中药材*, 2019, 42(12): 2850-2855
Wang X Y, Zhao J N, Wu P, Guo J X, Zhang S L, Li Q M, Hua H. Preliminary study on the correlation between overall odor and main chemical compositions of Sichuan *Curcuma longa* based on electronic nose technique. *Journal of Chinese Medicinal Materials*, 2019, 42(12): 2850-2855
- [22] Ray H, Bhattacharyya N, Ghosh A K, Tudu B,

- Bandyopadhyay R, Ghosh A, Parua Biswas S, Majumdar S. Fragrance profiling of *Jasminum Sambac* ait. Flowers using electronic nose. *Journal of Technology & Science*, 2017, 17(1): 160-168
- [23] Xiao Z B, Li J, Niu Y W, Liu J H, Fan B B. Characterization of the key odorants in Rose oil by Gas Chromatography-Olfactometry/Aroma Extract Dilution Analysis (AEDA), aroma recombination (Article). *Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology*, 2018, 18(4): 319-324
- [24] Yang Y Q, Hua J J, Deng Y L, Jiang Y W, Michael C Q, Wang J J, Li J, Zhang M M, Dong C W, Yuan H B. Aroma dynamic characteristics during the process of variable-temperature final firing of Congou black tea by electronic nose and comprehensive two-dimensional gas chromatography coupled to time-of-flight mass spectrometry. *Food Research International*, 2020, 137(11): 109656
- [25] Schade F, Legge R L, Thompson J E. Fragrance volatiles of developing and senescing carnation flowers. *Phytochemistry*, 2001, 56(7): 703-710
- [26] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第五十七卷, 第一分册. 北京: 科学出版社, 1999: 13
Editorial Committee of Flora of China, China Academy of Sciences. *Flora of China: Volume 57, Part1*. Beijing: Science Press, 1999: 13
- [27] 杨华, 韩素芳, 宋绪忠. 马银花开花过程挥发性成分的变化. *森林与环境学报*, 2016, 36(3): 355-359
Yang H, Han S F, Song X Z. Changes of the volatile components from flowering process of *Rhododendron ovatum*. *Journal of Forest and Environment*, 2016, 36(3): 355-359
- [28] 周帅, 马楠, 林富平, 张汝民, 高岩. 樟树花挥发性有机化合物日动态变化分析. *浙江农林大学学报*, 2011, 28(6): 986-991
Zhou S, Ma N, Lin F P, Zhang R M, Gao Y. Diurnal variation of volatile organic compounds emitted from *Cinnamomum camphora* flowers. *Journal of Zhejiang A & F University*, 2011, 28(6): 986-991
- [29] 李伟. 顶空固相微萃取-气相色谱质谱法分析山荆子花和叶中的挥发性成分. *天然产物研究与开发*, 2012, 24(4): 490-493
Li W. HS-SPME-GC-MS analysis of volatile constituents from the flowers and leaves of *Malus baccata* (Linn.) Borkh. *Natural Product Research and Development*, 2012, 24(4): 490-493
- [30] 田萍, 付先龙, 庄平, 白洁, 陈放. 美容杜鹃花挥发油化学成分 GC-MS 分析. *应用与环境生物学报*, 2010, 16(5): 734-737
Tian P, Fu X L, Zhuang P, Bai J, Chen F. Analysis on volatile oil from *Rhododendron calophyllum* Franch by GC-MS. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2010, 16(5): 734-737
- [31] 郭肖, 周绪正, 朱阵, 文豪, 张吉丽, 张继瑜. 藏药雪山杜鹃叶挥发油成分的 GC-MS 分析. *中药材*, 2016, 39(6): 1319-1322
- Guo X, Zhou X Z, Zhu Z, Wen H, Zhang J L, Zhang J Y. Analysis of volatile oil components in the leaves of *Rhododendron Xueshan* by GC-MS. *Journal of Chinese Medicinal Materials*, 2016, 39(6): 1319-1322
- [32] 田光辉, 刘存芳, 王晓. 四川杜鹃花中挥发性成分的研究. *陕西理工学院学报: 自然科学版*, 2007, 23(2): 49-52
Tian G H, Liu C F, Wang X. Study of volatile components of the essential oil from the flower of *Rhododendron Sutchuenense*. *Journal of Shaanxi University of Technology: Natural Science Edition*, 2007, 23(2): 49-52
- [33] 吴奶珠. 藏药樱草杜鹃化学成分的研究. 成都: 西南交通大学, 2011
Wu N Z. Studies on the chemical constituents of Tibetan mediciner *Rhododendron primulaeflorum* Bur. et Franch. Chengdu: Southwest Jiaotong University, 2011
- [34] 姚晶, 杨扬, 林鹏程. 头花杜鹃和千里香杜鹃叶中挥发油的化学成分分析. *湖北农业科学*, 2014, 53(9): 2146-2148
Yao J, Yang Y, Lin P C. Volatile components of leaves of *Rhododendron capitatum* and *Rhododendron thymifolium*. *Hubei Agricultural Sciences*, 2014, 53(9): 2146-2148
- [35] 师治贤. 青海高原四种杜鹃挥发油气-液色谱分析. *中草药*, 1981, 12(4): 15-17
Shi Z X. Analysis of volatile oil from four *Rhododendron* species in Qinghai Plateau by gas-liquid chromatography. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 1981, 12(4): 15-17
- [36] 张钰. 藏产鳞腺杜鹃化学成分的研究. 成都: 西南交通大学, 2012
Zhang Y. Studies on chemical constituents of Tibetan *Rhododendron lepidotum* wall. ex g. don. Chengdu: Southwest Jiaotong University, 2012
- [37] 蒲自连, 赵蕊, 梁健. 高山杜鹃植物挥发油的化学成分. *山地研究*, 1993, 11(4): 267-270
Pu Z L, Zhao E, Liang J. Chemical constituents of the essential oils from *Rhododendron*. *Mountain Research*, 1993, 11(4): 267-270
- [38] 蒲自连, 梁健. 淡黄杜鹃植物挥发油化学成分的研究. *应用与环境生物学报*, 1999, 5(4): 38-40
Pu Z L, Liang J. Chemical constituents of the essential oil from *Rhododendron flavidum*. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 1999, 5(4): 38-40
- [39] 赖永新. 髯花杜鹃花中化学成分的研究. 成都: 西南交通大学, 2009
Lai Y X. Chemical constituents studies on the flowers of *Rhododendron anthopogon* D. don. Chengdu: Southwest Jiaotong University, 2009
- [40] 周先礼, 赖永新, 阿萍, 吴乃珠, 黄帅. 藏药髯花杜鹃花挥发油化学成分研究. *中药材*, 2010, 33(1): 50-53
Zhou X L, Lai Y X, A P, Wu N Z, Huang S. Study on the chemical constituents in the volatile oils of the flowers of Tibetan medicine *Rhododendron anthopogon*. *Journal of Chinese Medicinal Materials*, 2010, 33(1): 50-53

- [41] 辛柏福, 尹贻东, 谭振平. 兴安杜鹃花精油化学成份研究. 黑龙江大学自然科学学报, 1996, 13(3): 93-95
Xin B F, Yin Y D, Tan Z P. Study on chemical composition of essential oil of *Rhododendron dauricum*. Journal of Natural Science of Heilongjiang University, 1996, 13(3): 93-95
- [42] 王维恩. 青海杜鹃花和叶中挥发性成分的GC-MS分析. 中成药, 2018, 40(1): 147-151
Wang W E. Analysis of volatile constituents in flowers and leaves of *Rhododendron qinghaiense* by GC-MS. Chinese Traditional Patent Medicine, 2018, 40(1): 147-151
- [43] 杨书慧. 秀雅杜鹃化学成分研究以及太白杜鹃和秀雅杜鹃挥发性化学成分研究. 兰州: 兰州大学, 2006
Yang S H. Studies on chemical constituents of *Rhododendron concinnum* and on volatile constituents of *Rhododendron purdomii* and *Rhododendron concinnum*. Lanzhou: Lanzhou University, 2006
- [44] 刘童斌, 潘明月, 凌雪峰, 张云, 张畅, 毕淑峰. 毛白杜鹃花挥发油化学成分GC-MS分析. 中药材, 2013, 36(10): 1617-1619
Liu T B, Pan M Y, Ling X F, Zhang Y, Zhang C, Bi S F. GC-MS Analysis of chemical constituents of volatile oil from flowers of *Rhododendron mucronatum*. Journal of Chinese Medicinal Materials, 2013, 36(10): 1617-1619
- [45] 吴国火, 崔林, 王梦馨, 李红亮, 韩宝瑜. 茶树花香气及茶叶气味对中华蜜蜂的引诱效应. 生态学报, 2020, 40(12): 4024-4031
Wu G H, Cui L, Wang M X, Li H L, Han B Y. Attraction of aroma from tea flowers and leaves to the Chinese honeybees (*Apis cerana cerana*). Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(12): 4024-4031
- [46] Fan J J, Zhang W X, Zhang D L, Wang G B, Cao F L. Flowering stage and daytime affect scent emission of *malusoensis* "Prairie Rose". Molecules, 2019, 24(13): 2356
- [47] Farr Armengol G, Fernandez Martinez M, Filella L, Junker R, Penuelas J. Deciphering the biotic and climatic factors that influence floral scents: A systematic review of floral volatile emissions. Frontiers in Plant Science, 2020, 11(31): 1154
- [48] 杨扬. 11种藏药材挥发性成分研究. 西宁: 青海民族大学, 2012
Yang Y. Study on the chemical composition of essential oils from 11 kinds of Tibetan medicine. Xining: Qinghai Minzu University, 2012
- [49] 孔滢, 孙明, 潘会堂, 张启翔. 花香代谢与调控研究进展. 北京林业大学学报, 2012, 34(2): 146-154
Kong Y, Sun M, Pan H T, Zhang Q X. Advances in metabolism and regulation of floral scent. Journal of Beijing Forestry University, 2012, 34(2): 146-154
- [50] Natalia D, Diane M, Christine M K, Natalia K, Nina G, Jenny F I, Barbara M, Bohlmann J R. (E)- β -ocimene and myrcene synthase genes of floral scent biosynthesis in Snapdragon: Function and expression of three terpene synthase genes of a new terpene synthase subfamily. Plant Cell, 2003, 15(5): 1227-1241
- [51] Rohrbeck D, Buss D, Effmert U, Piechulla B. Localization of methyl benzoate synthesis and emission in *Stephanotis floribunda* and *Nicotiana suaveolens* flowers. Plant Biology (Stuttgart, Germany), 2006, 8(5): 615-626
- [52] 张继, 马君义, 黄爱仑, 姚健, 杨永利. 千里香杜鹃挥发性成分的分析研究. 园艺学报, 2002, 29(4): 386-388
Zhang J, Ma J Y, Huang A L, Yao J, Yang Y L. Studies on the essential constituent of *Rhododendron thymifolium* Maxim. Acta Horticulturae Sinica, 2002, 29(4): 386-388
- [53] 张继, 马君义, 杨永利, 姚健, 黄爱仑, 高黎明, 赵文杰. 烈香杜鹃挥发性成分的分析研究. 中草药, 2003, 34(4): 19-20
Zhang J, Ma J Y, Yang Y L, Yao J, Huang A L, Gao L M, Zhao W J. Analysis of volatile components of *Rhododendron anthopogonoides*. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2003, 34(4): 19-20
- [54] 董钰明, 唐兴文, 张树江, 丁生龙, 邱雯, 刘生香. 烈香杜鹃叶挥发油化学成分GC-MS研究. 兰州医学院学报, 2003, 29(3): 15-32
Dong Y M, Tang X W, Zhang S J, Ding S L, Qiu W, Liu S X. Study on the chemical compounds in the volatile oils from leaves of *Rhododendron anthopogonoides* Maxim by GC-MS. Journal of Lanzhou Medical College, 2003, 29(3): 15-32
- [55] 李明珠, 宋平顺, 赵建邦. 藏药烈香杜鹃花和叶中挥发性成分的GC-MS分析. 西部中医药, 2016, 29(1): 36-39
Li M Z, Song P S, Zhao J B. Analysis of volatile components in Tibetan medicine Liexiang Dujuan by GC-MS. Western Journal of Traditional Chinese Medicine, 2016, 29(1): 36-39
- [56] 陈文娟, 姚晶, 林鹏程. GC-MS结合保留指数分析囊谦杜鹃挥发成分. 河南农业科学, 2014, 43(7): 126-129
Chen W J, Yao J, Lin P C. Analysis of volatile compounds by GC-MS combined with Kovats retention indices in *Rhododendron yushuense*. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2014, 43(7): 126-129
- [57] 肖文芳, 李佐, 陈和明, 洪生标, 江秀娜, 吕复兵. 大叶蝴蝶兰花朵挥发性成分测定. 热带农业科学, 2020, 40(4): 82-87
Xiao W F, Li Z, Chen H M, Hong S B, Jiang X N, Lv F B. Determination of volatile components in flowers of *Phalaenopsis violacea*. Chinese Journal of Tropical Agriculture, 2020, 40(4): 82-87
- [58] 张莹, 田敏, 王彩霞, 陈胜. 不同温度条件下香水文心兰花香气的成分分析及感官评定. 植物资源与环境学报, 2015, 24(2): 112-114
Zhang Y, Tian M, Wang C X, Chen S. Component analysis and sensory evaluation of flower aroma of *Oncidium Sharry Baby* 'Sweet Fragrance' under different temperature conditions. Journal of Plant Resources and Environment, 2015, 24(2): 112-114
- [59] 刘灏, 陈晓阳. 西藏雪层杜鹃挥发油化学成分分析. 华南农业大学学报, 2008, 29(4): 117-118
Liu H, Chen X Y. Analysis on the chemical composition of the essential oil in *Rhododendron nivale* from Tibet. Journal of South China Agricultural University, 2008, 29(4): 117-118

- [60] Pichersky E, Noel J P, Dudareva N. Biosynthesis of plant volatiles: Nature's diversity and ingenuity. *Science*, 2006, 311 (5762): 808-811
- [61] 周三云, 李蓉涛. 杜鹃花属植物化学成分及生物活性研究进展. *云南中医中药杂志*, 2008, 29(5):51-53
Zhou S Y, Li R T. Research progress on chemical constituents and biological activities of *Rhododendron*. *Yunnan Journal of Traditional Chinese Medicine and Materia Medica*, 2008, 29 (5):51-53
- [62] 岳跃冲, 范燕萍. 植物萜类合成酶及其代谢调控的研究进展. *园艺学报*, 2011, 38(2): 379-388
Yue Y C, Fan Y P. The terpene synthases and regulation of terpene metabolism in plants. *Acta Horticulturae Sinica*, 2011, 38(2): 379-388
- [63] Leila P, Niinemets L. Multi-substrate Terpene synthases: Their occurrence and physiological significance. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7(12): 1019
- [64] Tholl D. Terpene synthases and the regulation, diversity and biological roles of terpene metabolism. *Current Opinion in Plant Biology*, 2006, 9(3): 297-304
- [65] Feng L F, Lin Y, Cai Y J, Wei W K, Yang J F, Zhan R T, Ma D M. Terpenoid VOC profiles and functional characterization of terpene synthases in diploid and tetraploid cytotypes of *Chrysanthemum indicum* L. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2023, 200(7): 107766
- [66] Feng K, Kan X Y, Yan Y J, Wang Y, Sun N, Yang Z Y, Zhao S P, Wu P, Li L J. Identification and characterization of terpene synthase *OjTPSI* involved in β -caryophyllene biosynthesis in *Oenanthe javanica* (Blume) DC. *Industrial Crops & Products*, 2023, 192(2): 115998
- [67] Kovalenko Y, VanderWeide J, Tindjau R, Zandberg W F, Castellarin S D. Timing and severity of crop load management influences technological maturity, terpene synthase expression and free terpene accumulation in Gewürztraminer grapes (*Vitis vinifera* L.). *Australian Journal of Grape & Wine Research*, 2022, 28(4): 638-650
- [68] 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*. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 25 (12): 751853
- [69] Liu D T, Fu C N, Yin L J, Ma Y P. Complete plastid genome of *Rhododendron griersonianum*, a critically endangered plant with extremely small populations (PSESP) from southwest China. *Mitochondrial DNA Part B*, 2020, 5(3): 3086-3087
- [70] Soza V L, Lindsley D, Waalkes A, Ramage E, Patwardhan R P, Burton J N, Adey A, Kumar A, Qiu R, Shendure J, Hall B. The *Rhododendron* genome and chromosomal organization provide insight into shared whole-genome duplications across the heath family (Ericaceae). *Genome Biology and Evolution*, 2019, 11(12): 3353-3371
- [71] Wang X Y, Gao Y, Wu X P, Wen X H, Li D Q, Zhou H, Li Z, Liu B, Wei J F, Chen F, Chen F, Zhang C J, Zhang L S, Xia Y P. High-quality evergreen azalea genome reveals tandem duplication-facilitated low-altitude adaptability and floral scent evolution. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19(12): 2544-2560
- [72] Xu B L, Li Z L, Liu Y, Zhang W J, Yu J J, Dong H J, Zhang J L, Wang S Z. Complete chloroplast genome sequence and phylogenetic analysis of *Rhododendron molle* G. Don, an endangered Ericaceae species located on Dabie Mountains (central China). *Plant Biotechnology Reports*, 2023, 17(3): 303-314
- [73] Xu J, Luo H, Nie S, Zhang R G, Mao J F. The complete mitochondrial and plastid genomes of *Rhododendron simsii*, an important parent of widely cultivated azaleas. *Mitochondrial DNA Part B Resources*, 2021, 6(3): 1197-1199
- [74] 杨国霞, 蒋宝鑫, 何凡, 吕思佳, 李东宾, 贾永红, 朱平, 谢晓鸿, 吴月燕. 杜鹃花 TPS 基因家族鉴定及与萜类物质代谢的关系分析. *生物工程学报*, 2022, 38(10): 3740-3756
Yang G X, Jiang B X, He F, Lv S J, Li D B, Jia Y H, Zhu P, Xie X H, Wu Y Y. Identification of terpene synthases gene family members in *Rhododendron* and its relationship with terpenoid metabolism. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2022, 38(10): 3740-3756
- [75] Mostafa S, Wang Y, Zeng W, Jin B. Floral scents and fruit aromas: Functions, compositions, biosynthesis, and regulation. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 10(13): 860157
- [76] Dudareva N, Pichersky E. Biochemical and molecular genetic aspects of floral scents. *Plant Physiology*, 2000, 122 (3): 627-633
- [77] 王利民, 张和臣, 符真珠, 冯乃曦, 王慧娟, 李艳敏, 王二强. 牡丹花香育种研究进展. *分子植物育种*, 2023, 21(12): 3998-4005
Wang L M, Zhang H C, Fu Z Z, Feng N X, Wang H J, Li Y M, Wang E Q. Research progress on flower fragrance breeding of peony. *Molecular Plant Breeding*, 2023, 21(12): 3998-4005
- [78] Amore J E, Hautala E. Odor as an aid to chemical safety: Odor thresholds compared with threshold limit values and volatilities for 214 industrial chemicals in air and water dilution. *Journal of Applied Toxicology*, 1983, 3(6): 272-290
- [79] 吕秀立, 魏翔鸢, 尹丽娟, 黄芳, 张春英. 大叶常绿杜鹃叶片离体培养及不定芽再生. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2014, 38(2):165-168
Lv X L, Wei X Y, Yin L J, Huang F, Zhang C Y. In vitro leave culture of broad leaf evergreen rhododendron and its regeneration of adventitious buds. *Journal of Nanjing Forestry University : Natural Science Edition*, 2014, 38(2):165-168
- [80] 孙晓波, 苏家乐, 刘晓青, 邓衍明, 梁丽建, 肖政. 羊躑躅离体叶片再生体系的建立. *中国农学通报*, 2018, 34(10):75-81
Sun X B, Su J L, Liu X Q, Deng Y M, Liang L J, Xiao Z. Establishment of in vitro leaf regeneration system of *rhododendron molle* G. Don. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2018, 34(10):75-81