

DOI: 10.19812/j.cnki.jfsq11-5956/ts.20250303001

引用格式: 赵薇, 焦琳舒, 王依莹, 等. 桃果实香气组分的生物合成途径研究进展[J]. 食品安全质量检测学报, 2025, 16(16): 176–185.

ZHAO W, JIAO LS, WANG YY, *et al.* Research progress on biosynthetic pathways of aroma components of *Prunus persica* [J]. Journal of Food Safety & Quality, 2025, 16(16): 176–185. (in Chinese with English abstract).

桃果实香气组分的生物合成途径研究进展

赵薇^{1,2}, 焦琳舒², 王依莹², 陈小龙², 余向阳², 褚兰玲¹, 宋立晓^{2*}

(1. 南京林业大学森林食品资源挖掘与利用全国重点实验室, 南京 210037;

2. 江苏省农业科学院农产品质量安全与营养研究所, 江苏省食品质量安全重点实验室, 南京 210014)

摘要: 香气是桃果实风味品质的核心特征, 由多种挥发性有机化合物组成, 其形成受遗传背景、栽培管理和采后处理的综合影响。近年来研究主要集中在脂肪酸、氨基酸、萜类化合物和酯类化合物作为主要前体物质在香气合成中的关键作用, 以及乙烯对香气形成的调控机制。本文围绕香气合成的遗传基础, 综述了桃果实香气组分及其生物合成途径的研究进展, 旨在为桃果实品质评价和品质改良提供理论依据。目前对香气合成途径的复杂性以及环境因素对其影响机制尚未完全明确, 未来研究需进一步解析香气合成的分子机制, 优化栽培和采后处理技术, 以提升桃果实的香气品质。

关键词: 桃果实; 香气组分; 生物合成途径

Research progress on biosynthetic pathways of aroma components of *Prunus persica*

ZHAO Wei^{1,2}, JIAO Lin-Shu², WANG Yi-Ying², CHEN Xiao-Long²,
YU Xiang-Yang², CHU Lan-Ling¹, SONG Li-Xiao^{2*}

(1. National Key Laboratory of Forest Food Resources Mining and Utilization, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 2. Institute of Agricultural Product Quality Safety and Nutrition, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Jiangsu Key Laboratory for Food Quality and Safety, Nanjing 210014, China)

ABSTRACT: Aroma is the core characteristic of the flavor quality of *Prunus persica*, composed of various volatile organic compounds, and its formation is comprehensively influenced by genetic background, cultivation management and post-harvest treatment. In recent years, studies have revealed the key roles of fatty acids, amino acids, terpenoids and esters as the main precursor substances in aroma synthesis, as well as the regulatory mechanism of ethylene on aroma formation. This article clarified the genetic basis of aroma synthesis, reviewed the research progress of aroma components and their biosynthetic pathways in *Prunus persica*, aiming to provide a theoretical basis for the quality evaluation and quality improvement of *Prunus persica*. However, at present, the complexity of the aroma synthesis

收稿日期: 2025-03-03

基金项目: 现代农业产业技术体系建设专项(CARS-30-5-03); 国家重点研发计划项目(2024YFD1600500); 江苏省农业科技自主创新基金项目(CX(23)1015)

第一作者: 赵薇(2002—), 女, 硕士研究生, 主要研究方向为食品营养。E-mail: 3241500706@njfu.edu.cn

*通信作者: 宋立晓(1982—), 女, 研究员, 主要研究方向为农产品品质评价与调控。E-mail: songlixiao@jaas.ac.cn

pathway and the influence mechanism of environmental factors on it have not been fully clarified. Future research needs to further analyze the molecular mechanism of aroma synthesis and optimize cultivation and post-harvest processing techniques to enhance the aroma quality of *Prunus persica*.

KEY WORDS: *Prunus persica*; aroma components; biosynthetic pathway

0 引言

桃果实以其独特的风味和香气深受消费者喜爱, 是全球重要的经济水果之一。香气作为桃果实风味品质的核心特征, 不仅直接影响消费者的购买意愿, 还在果实的保鲜、加工和市场价值提升中发挥着重要作用。桃果实的香气主要来源于其挥发性有机化合物 (volatile organic compounds, VOC), 这些化合物在果实成熟过程中逐渐积累, 形成独特的香气特征。目前已鉴定出的桃果实香气成分包括酯类、醛类、醇类、萜类和内酯类等多种化合物, 这些成分共同构成了桃果实的特征香气^[1]。

研究桃果实香气的重要性不仅体现在满足消费者对高品质水果的需求上, 还在于其对果实保鲜和加工的潜在影响^[2]。香气成分的变化可以作为果实成熟度和新鲜度的指标, 有助于优化采后处理和储存条件^[3]。此外, 香气研究也为果实品质的遗传改良提供了理论基础, 有助于培育出更受市场欢迎的桃果实品种。

目前, 桃果实香气的研究已经取得了显著进展。通过气相色谱-质谱法 (gas chromatography-mass spectrometry, GC-MS)^[4] 和气相色谱-嗅觉测量法 (gas chromatography-olfactometry, GC-O)^[5] 等技术, 研究人员已经鉴定出多种挥发性香气成分, 并初步揭示了这些成分的生物合成途径。生物合成途径的研究表明, 脂肪酸、氨基酸、萜类化合物和酯类化合物是桃果实香气的主要合成前体, 而醇脱氢酶 (alcohol dehydrogenase, ADH)、醛脱氢酶 (aldehyde dehydrogenase, ALDH) 和萜类合成酶 (terpenoid synthase, TPS) 等关键酶在香气组分的合成过程中发挥着重要作用^[6]。然而, 尽管取得了这些进展, 桃果实香气研究仍面临诸多挑战。香气合成的调控机制尚未完全清晰, 尤其是在香气成分的动态调控和多基因协同作用方面。此外, 环境因素对香气合成的影响机制也尚未完全明确, 这限制了香气品质的精准调控和改良。未来的研究需要进一步深入解析香气合成的分子机制, 优化栽培和采后处理技术, 以提升桃果实的香气品质。

桃果实香气的生物合成途径涉及多种前体物质和关键酶的协同作用。脂肪酸、氨基酸、萜类化合物和酯类化合物通过一系列酶促反应转化为挥发性香气化合物^[7]。例如, 脂肪酸通过 β -氧化生成醛类和醇类化合物, 这些化合物进一步通过酯化反应生成酯类香气物质。氨基酸通过转氨作用生成 α -酮酸和新的氨基酸。而醛类和醇类可能是通

过氨基酸的脱羧作用或氧化脱氨基等后续反应生成的, 这些化合物也是香气的重要组成部分。萜类化合物是桃果实香气中的重要成分, 其合成主要通过甲戊二羟酸 (mevalonic acid pathway, MVA) 途径和甲基赤藓醇磷酸 (mevalonate pathway, MEP) 途径进行。TPS 在这一过程中起关键作用, 它催化前体物质生成多种萜类化合物。此外, 酯类化合物的合成则主要依赖于 ADH 和 ALDH 的催化作用^[8]。

本综述旨在总结桃果实香气组分的鉴定进展、生物合成途径及其调控机制, 并对未来的研究方向进行展望, 以期对桃果实品质改良提供理论依据。通过对现有研究的梳理, 揭示桃果实香气形成的分子基础和环境影响因素, 为优化栽培和采后处理技术、培育高品质桃果实品种提供科学指导。

1 桃果实香气组分

1.1 桃果实香气组分的分类

桃果实香气组分的分类和含量很大程度上依赖于它们的基因型和种质起源^[9]。例如, 中国野生桃和中国地方品种的总香气物质含量显著高于其他品种。此外, 香气物质的释放与果实的成熟度密切相关, 随着果实的成熟, 某些香气成分的含量会发生变化, 从而影响桃果实的香气特征。目前在桃果实中鉴定出约 100 种不同的芳香物质, 包括醛、醇、酯、萜类化合物、酮、内酯和 C_{13} 去甲异戊二烯类。其中, 醛类、醇类、酯类、内酯类和萜类化合物是构成桃香气的主要成分。表 1^[10] 列出了桃果实典型的香气成分, 从种类、气味成分、气味描述、气味强度、相关桃品种来进行桃果实的香气组分分类。其中, 衍生自六碳 (C_6) 脂肪酸的挥发物, 例如 2-己烯醇, 是具有“新鲜绿色”或“未成熟水果”气味的气味剂。酯类化合物是一类广泛存在于所有具有“果味”或“绿色”香气的水果中的致香物质。内酯以其独特的“桃香”和“甜”香气而闻名, 在形成桃香气特征方面发挥着重要作用。c/d-癸内酯是桃香味的关键贡献者。萜类化合物或 C_{13} 去甲异戊二烯类化合物是主要的“花”芳香成分, 芳樟醇通常在油桃中发现, 而 β -紫罗酮及其衍生物在多数桃子中普遍存在。不同品种桃种中芳香物质成分表现出较高的含量或特征性分布特征。如, 京引黄桃 1 号在己醛含量上表现出较高水平, 而春雪在反-2-己烯醛和顺-3-己烯醇等成分上具有显著的香气特征。

气味强度是通过感官评价和仪器分析相结合的方法

确定的。感官评价采用 1 到 7 级的分级标准, 其中 1 级表示无气味, 7 级表示极强气味。仪器分析通过 GC-MS 测定香气成分的含量, 并结合其感觉阈值计算相对气味活度值 (relative odor activity value, ROAV), ROAV 值越高, 表示该成分对果实总体风味的贡献越大。为了规范化描述, 将气味强度分为以下 3 级: 高(6 级, $ROAV \geq 1$): 特征香气成分, 对

果实总体风味贡献显著; 中(4 级, $0.1 \leq ROAV < 1$): 修饰性香气成分, 对果实总体风味有重要修饰作用; 低(2 级, $ROAV < 0.1$): 对果实总体风味贡献较小。通过这种规范化描述, 能够更准确地反映每种香气成分的感官特征及其在桃果实中的重要性。这不仅有助于不同研究之间的比较, 也为桃果实风味品质评价和遗传规律分析提供了更科学的依据。

表 1 桃果实的典型香气成分及描述
Table 1 Typical aroma components and description of *Prunus persica*

类别	香气成分	气味描述	气味强度	相关桃品种	参考文献
醛类	正己醛	青草味	高	京引黄桃 1 号	[11]
	(E)-2-己烯醛	青草味	高	春雪	[11]
	(E)-2-壬烯醛	青草味	高	白肉桃	[12]
	辛醛	脂肪、柠檬、青草味	高	-	[13]
	戊醛	坚果、巧克力味	-	-	[14]
	苯甲醛	苦杏仁味	高	中油桃 9 号	[14]
	2,4-庚二烯醛	甜、水果、柑橘、哈密瓜味	-	-	[14]
	苯乙醛	青草、花香、风信子味	高	-	[14]
	十二碳烯醛	柑橘皮味	高	-	[14]
	壬醛	蜡质、醛类、柑橘味	高	-	[11]
	(E,E)-2,6-壬二烯醛	青黄瓜、西瓜味	高	-	[15]
	(E,E)-2,4-壬二烯醛	蜡质、鸡脂肪味	高	-	[15]
	(E,E)-2,4-癸二烯醛	脂肪、橙子味	高	-	[15]
	(E)-2-庚烯醛	青菜味	高	-	[11]
	(E,E)-2,4-庚二烯醛	坚果、脂肪味	高	-	[11]
	(E)-2-癸烯醛	蜡质、柑橘皮味	高	-	[11]
	庚醛	脂肪、柑橘、酸败味	高	-	[16]
	醇类	戊醇	醛香	中等	春雪
甲基-1-癸醇		-	-	-	[13]
苯甲醇		甜、芳香、茉莉花香	中等	-	[15]
庚醇		芳香、木质、脂肪味	中等	-	[15]
2-甲基丙醇		乙醚味、酒味	中等	-	[18]
1-戊烯-3-醇		青草、水果味	高	-	[18]
(Z)-2-戊烯-1-醇		水果、樱桃味	中等	-	[11]
1-壬醇		醛类、柑橘、橙皮味	高	-	[11]
1-己醇		青草味	高	瑰宝	[11]
(E)-2-己烯醇		青草味	高	-	[11]
(Z)-3-己烯醇		青草味	高	春雪	[11]
内酯类	γ -癸内酯	桃子味	中等	瑞蟠 14 号	[16]
	δ -癸内酯	水果、桃子味	中等	金童 7 号	[16]
	γ -壬内酯	甜、椰子、桃子味	中等	白肉桃	[16]
	γ -己内酯	甜、椰子味	中等	-	[16]
	γ -戊内酯	甜、干草、烟草味	中等	-	[18]
	γ -辛内酯	椰子、奶油、脂肪、草本味	中等	-	[16]
	δ -辛内酯	椰子、奶油、香草味	中等	-	[16]
	戊基- α -吡喃酮	杏仁、椰子、蘑菇、甜味	中等	-	[16]
	γ -十二内酯	桃子味、奶油味、甜味	中等	-	[16]
	δ -十二内酯	水果、桃子味、黄油味	中等	-	[16]
	γ -丁内酯	奶油味、水果味、桃子味	-	-	[19]
γ -十一内酯	-	-	-	[20]	

表 1(续)

类别	香气成分	气味描述	气味强度	相关桃品种	参考文献
萜类	茴香脑	甜、花香	中等	-	[21]
	(<i>E,E</i>)- α -法呢烯	木质、青草、蔬菜味	中等	-	[21]
	对伞花烷	萜类、刺鼻、松柏味	高	欧美品种	[18]
	热芹醇	新鲜、花香、木质味	中等	-	[18]
	β -月桂烯	芹菜、葡萄、水果味、草本味	高	-	[20]
	<i>D</i> -柠檬烯	柑橘、水果味、橙子味	中等	-	[20]
	(<i>Z</i>)- β -罗勒烯	花香、草本味、甜味	中等	-	[20]
	4-萜品醇	辣椒味、木质味、霉味、甜味	中等	-	[20]
	对薄荷-1-烯-9-醛	-	-	-	[20]
	(<i>E</i>)-香叶酮	新鲜、玫瑰、玉兰花香	中等	-	[20]
	烯醇	甜、花香、玫瑰味	中等	-	[22]
	顺式-芳樟醇氧化物	花香	-	-	[11]
	C_{13} -降异戊二烯类	β -紫罗兰酮	紫罗兰、花香	中等	-
β -大马士革烯酮		花香、玫瑰味、水果味、李子味、烟草味	高	-	[20]
3-羟基- β -紫罗兰酮		-	-	-	[20]
(<i>Z</i>)-6-十二碳烯-4-内酯		脂肪、蜡质、奶油、乳制品味	-	-	[22]
β -大马士革内酯		水果味、花香、黑加仑味	高	-	[22]
(<i>Z</i>)-3-己烯基乙酸酯		水果味、叶香	高	-	[13]
(<i>E</i>)-2-己烯基乙酸酯		水果味、香蕉味	中等	-	[13]
己基乙酸酯		水果味	中等	-	[24]
乙酸乙酯		水果味、葡萄味、甜味、朗姆酒味	高	沪油 018	[24]
乙酸丁酯		水果味、香蕉味	高	春雪	[24]
酯类	辛酸甲酯	水果味、玫瑰味、橙子味	中等	-	[24]
	丁酸戊酯	水果味、甜味、青菜味、白兰地味	-	-	[20]
	乙酸甲酯	水果味、朗姆酒味、威士忌味	-	-	[13]
	丁酸十六烷基酯	-	-	-	[13]
	乙酸十二烷基酯	蜡质、水果味、花香	中等	-	[24]
	十酸乙酯	甜味、蜡质、水果味、青草味	中等	-	[24]
	3-甲基丁酸乙酯	甜味、水果味、香蕉味	高	-	[24]
	辛烯-3-酮	蘑菇味	高	春雪	[15]
	苯乙烯	杏仁味	-	中油桃 9 号	[15]
	萘	刺激性、干树脂味	-	中油桃 9 号	[20]
其他	1-甲基萘	药物味、萘味	-	-	[20]
	呋喃甲醛	杏仁味、木质味、甜味	中等	-	[11]
	苯乙酮	甜味、刺激性、花香味	高	-	[11]
	3-巯基己醇	硫味、洋葱味	-	-	[11]
	8-巯基薄荷酮	硫味、百香果味	-	-	[11]
	2-戊基呋喃	青豆味、黄油味	-	-	[11]
	2-丁酮	化学味、水果味、青草味	-	-	[18]
	2-乙基呋喃	乙醚味、朗姆酒味、可可味	高	-	[22]

注: -表示无此项。

1.2 桃果实香气组分的鉴定

桃果实的香气组分鉴定是理解其香气特性和品质评价的基础。目前,对桃果实香气组分的鉴定方法已经较为成熟,主要分为气味提取和鉴定两个环节^[25]。气味提取常用的方法包括固相微萃取法(solid-phase microextraction, SPME)、同时蒸馏萃取法(simultaneous distillation extraction,

SDE)、顶空法(headspace, HS)和溶剂辅助风味蒸发法(solvent assisted flavor evaporation, SAFE)等。这些方法能够有效地从桃果实中提取出挥发性香气化合物。在鉴定方面,GC-MS 是最常用的技术。GC-MS 能够根据化合物的保留时间和质谱图谱来识别具体的香气化合物。此外,气相色谱-离子迁移谱法(gas chromatography-ion mobility

spectrometry, GC-IMS)、GC-O 以及二维气相色谱-飞行时间质谱法(gas chromatography×gas chromatography-time of flight mass spectrometry, GC×GC-TOFMS)等技术也被应用于桃果实香气成分的鉴定^[26]。这些技术各有优势,能够更全面、准确地鉴定和分析桃果实中的香气组分。

GC-MS 可以对桃果实中的香气化合物进行定量分析,从而了解不同化合物的含量和比例。除了单个香气化合物的鉴定,研究香气化合物之间的相互作用也很重要^[27]。为了评估香气化合物对整体香气的贡献,需要计算香气活性值(odor activity value, OAV),即香气化合物的浓度与其阈值的比值。OAV 大于 1 的化合物被认为是对香气有显著贡献的。通过 S 曲线法、 σ - τ 图法和 U 模型等方法,可以研究不同香气化合物如何共同影响桃果实的总体香气。分析桃果实的香气组分与质地等品质的相关性,可以全面地鉴定和分析桃果实的香气组分,为桃果实的品质评价和香气改良提供科学依据^[28]。

2 影响香气形成的因素

桃果实香气的形成是一个复杂的生物学过程,受到多种因素的综合影响,包括基因表达、栽培条件、采后处理、环境因素等。这些因素相互作用,共同决定了桃果实香气的种类和含量。

2.1 基因表达

桃果实香气的形成受到基因表达的严格调控。研究表明,脂肪酸代谢途径中的关键基因在桃果实香气合成中发挥重要作用^[29]。如 *PpFAD3-1* 基因参与亚麻酸的生物合成,进而影响下游芳香物质的形成。此外,与酯类合成相关的基因(如 *PpAATI*)和酯类水解相关的基因(如 *PpCXE1*)的表达水平也会影响果实的香气成分。乙烯对桃果实香气合成具有显著的调控作用,通过影响相关基因的表达,可促进酯类物质提前释放,促进桃果实成熟过程中香气成分的积累,而 1-甲基环丙烯(1-methylcyclopropene, 1-MCP)(乙烯作用抑制剂)则抑制了果实酯类挥发物的合成^[30]。

2.2 栽培条件

栽培条件对桃果实香气成分及其含量有显著影响。露天栽培和设施栽培条件下,桃果实中香气物质的种类和含量存在较大差异。露天条件下检测到 8 类 26 种香气成分化合物,而设施条件下香气种类及含量略少,检测到 5 类 25 种香气成分化合物。露天栽培的桃果实中“果香型”酯类化合物含量较高,设施栽培条件下,果实中“果香型”酯类化合物含量减少,“青香型”醇类化合物种类及含量减少,且未检测出醛类、酸类和酮类化合物。此外,不同品种的桃果实对栽培条件的响应也存在差异。例如,“21 世纪”和“久脆”及其杂交后代果实的挥发性成分在露天和设施栽培条件下表现出不同的变化规律^[31]。

2.3 采后处理

采后处理对桃果实香气成分的合成和积累也有重要影响。乙烯对采后桃果实香气成分合成具有调节作用^[32]。1-MCP 处理能显著抑制果实中酯类和内酯类香气成分的合成,使果实香气变淡。而外源乙烯处理则可促进果实酯类物质提前释放,但同时会显著减少果实内酯类物质含量。此外,采后低温冷藏对桃果实香气合成也有调控作用。低温冷藏条件下,果实中香气成分的种类和含量会发生变化,乙烯生物合成相关基因的表达也会受到抑制^[33]。

2.4 环境因素

环境因素对桃果实香气合成的影响尤为显著。光照、温度、湿度等环境条件直接影响香气成分的合成和积累。光照强度与香气成分的合成呈正相关,适当的光照条件有利于香气物质的合成。温度对香气成分的合成也有显著影响,较高的温度可能促进某些香气成分的生成,但过高的温度可能导致香气成分的降解。此外,土壤条件、水分管理、施肥等栽培措施也会影响桃果实香气的形成。适量的氮肥可以提高果实中某些香气成分的含量,而缺水则可能限制香气物质的积累。

3 桃果实香气组分的生物合成途径

3.1 主要生物合成途径

香气成分的形成是一个复杂的代谢过程,涉及多个途径和基因的调控。桃果实香气组分的生物合成途径主要有脂肪酸合成途径、氨基酸合成途径、萜类化合物合成途径、酯类化合物合成途径以及乙烯合成途径^[34]。图 1^[10]展示了桃果实中主要香气挥发物的生物合成和调控过程。脂肪酸衍生的香气挥发物主要通过脂氧合酶(lipoxygenase, LOX)途径和 α/β -氧化途径生成。氢过氧化物裂解酶(hydroperoxide lyase, HPL)将氢过氧化物裂解为 C_6 醛,ADH 将醛转化为 C_6 醇,芳香族酰胺酶(arylamide amidase, AAT)则通过酯化反应将醇和酰基 CoA 结合生成酯类。转录因子 *PpNAC1* 通过结合 *PpAATI* 基因的启动子激活酯类合成^[35]。内酯类化合物是重要的香气成分,其生物合成途径尚不完全清楚,但已知它们起源于脂肪酸衍生的醇类内酯,并通过一系列酶促步骤形成内酯,包括脱氢、环氧化、水合、羟基化、 β -氧化和内酯化。脂肪酸脱氢酶(flavin adenine dinucleotide, FAD)、环氧化物水解酶(erythropoietin-producing hepatoma, EPH)和酰基 CoA 氧化酶(acyl-CoA oxidase, ACX)在内酯形成中起关键作用。TPS 利用香叶基焦磷酸(geranyl pyrophosphate, GPP)作为底物合成萜类化合物。如芳樟醇等萜类化合物对果实香气有重要影响^[36]。UDP-糖基转移酶(UDP-glucuronosyltransferases, UGTs)在香气成分的糖基化中起重要作用。乙烯抑制剂(如 1-MCP)处理可增加 C_6 挥发物水平,但降低酯类和内酯类水平^[37]。

乙烯生物合成途径及其相关基因工程的研究进展为桃果实品质改良提供了新的视角。通过基因工程手段, 如基因沉默或过表达, 可以调节桃果实中乙烯的生物合成, 从而影响果实的成熟和香气特性。高活性和高热稳定性的乙烯合成酶的筛选和鉴定为乙烯生物合成提供了新的酶资源。这些酶的特性可能对桃果实乙烯生物合成途径的研究和应用具有重要意义^[51]。乙烯生物合成相关基因在桃果实品质改良中具有重要的应用潜力。通过调节这些基因的表达, 可以影响桃果实的成熟、软化以及香气形成, 从而改良果实的品质^[52]。通过病毒诱导基因沉默(virus-induced gene silencing, VIGS)技术抑制特定乙烯生物合成相关基因的表达, 可以延迟桃果实的成熟和软化过程。例如, 抑制 *PpFUL4* 基因的表达可以导致果实软化延迟, 同时显著抑制 *PpACO1* 和 *PpACS2* 基因的表达, 这些基因与乙烯生物合成密切相关。过表达乙烯生物合成相关基因可以加速桃果实的成熟和软化。过表达 *PpFUL4* 基因可以促进果实软化, 同时 *PpACO1* 基因表达显著上调, 这表明 *PpFUL4* 可能通过调节乙烯生物合成途径来影响桃果实的成熟和软化。利用成簇规律间隔短回文重复序列及其相关蛋白 9 (clustered regularly interspaced short palindromic repeats/CRISPR associated protein 9, CRISPR/Cas9)等基因编辑技术, 可以精确修改乙烯生物合成途径中的关键基因, 从而改良桃果实的品质^[53]。例如, 通过编辑 ACS 或 ACO 基因, 可以调节桃果实中乙烯的生物合成, 影响果实的成熟和软化过程。

转录因子在乙烯生物合成相关基因的表达调控中发挥重要作用。研究发现, *PpWRKY14* 转录因子可以直接激活乙烯合成关键基因 *PpACS1* 和 *PpACO1* 的表达, 促进乙烯的生物合成。这一发现为桃果实成熟期改良提供了新的靶点。在桃果实中, 乙烯生物合成相关基因的表达与果实硬度的变化密切相关^[54]。例如, 硬肉质桃果实中 *PpACS1* 基因的表达水平极低, 导致果实成熟过程中硬度保持较高, 无法正常软化。乙烯的生物合成与桃果实的香气形成密切相关。在桃果实成熟过程中, 乙烯的增加促进了香气化合物的合成, 如酯类和内酯类化合物, 这些化合物对桃果实的香气特性有重要影响。通过这些基因工程手段, 可以为桃果实品质的遗传改良提供新的策略和方法, 实现对桃果实成熟、软化和香气形成的精确调控^[55]。

4 结束语

桃果实香气作为其风味品质的核心特征, 近年来受到广泛关注。桃果实中已鉴定出 100 多种挥发性香气成分, 这些成分主要由酯类、醛类、醇类、萜类和内酯类等化合物组成。香气的形成受到遗传因素和外界环境的双重影响, 涉及多种生物合成途径和关键酶的调控。目前对于桃香气的洋酒取得了一定进展, 但香气合成的调控机制尚未完全清晰, 尤其是在香气成分的动态调控和多基因协同作用方

面。此外, 环境因素对香气合成的影响机制也尚未完全明确, 这限制了香气品质的精准调控和改良。未来的研究需要进一步深入解析桃果实香气合成的分子机制^[56], 优化栽培和采后处理技术, 以提升果实的香气品质。具体方向包括: 利用多组学技术进一步揭示香气合成相关基因的表达调控网络, 明确关键基因和转录因子在香气合成中的作用。通过优化栽培管理措施(如施肥、灌溉、修剪)和采后处理条件(如低温预处理、间歇升温), 提高果实的香气品质^[57]。利用基因编辑技术(如 CRISPR/Cas9)对香气合成相关基因进行精准编辑, 结合分子标记辅助选择技术, 培育香气品质更优的桃果实新品种。研究不同环境胁迫(如温度、光照、土壤条件)对香气合成的影响, 揭示其分子机制, 为精准调控香气品质提供理论依据^[58]。

综上所述, 桃果实香气的研究在基础理论和应用技术方面均取得了显著进展, 但仍面临诸多挑战。未来的研究需要在分子机制解析、栽培技术优化和基因编辑应用等方面取得突破, 以实现桃果实香气品质的精准调控和改良。

参考文献

- [1] ZHANG Y, ZHANG B, ZHANG Y, *et al.* Deciphering aroma complexity between melting flesh and stony hard peach (*Prunus persica* L.) fruit through integrative analysis of volatile contributions [J]. *LWT-Food Science and Technology*, 2024, 209: 116780.
- [2] ZHAO Y, SONG C, BRUMMELL DA, *et al.* Salicylic acid treatment mitigates chilling injury in peach fruit by regulation of sucrose metabolism and soluble sugar content [J]. *Food Chemistry*, 2021, 358: 129867.
- [3] HAYAT U, LI W, BIE H, *et al.* An overview on post-harvest technological advances and ripening techniques for increasing peach fruit quality and shelf life [J]. *Horticulturae*, 2023, 10(1): 4.
- [4] ZHANG M, FANG F, CHEN M, *et al.* Comparison of flavor profiles of honey peach cultivars by gas chromatography-mass spectrometry (GC-MS) with odor activity values (OAVs), e-tongue, and sensory evaluation combined with chemometrics [J]. *Analytical Letters*, 2024: 1-22. DOI: 10.1080/00032719.2024.2360084
- [5] TAN F, WANG P, ZHAN P, *et al.* Characterization of key aroma compounds in flat peach juice based on gas chromatography-mass spectrometry-olfactometry (GC-MS-O), odor activity value (OAV), aroma recombination, and omission experiments [J]. *Food Chemistry*, 2022, 366: 130604.
- [6] 叶楚, 谢炳春, 李涛, 等. 园艺作物香气成分及合成调控机理的研究进展[J]. *广东农业科学*, 2023, 50(11): 98-112.
YE C, XIE BC, LI T, *et al.* Research progress on aroma components and synthetic regulation mechanism of horticultural crops [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2023, 50(11): 98-112.
- [7] 隋海涛, 陈东杰, 王凤丽, 等. 桃果实采后品质变化机制及调控技术研究进展[J]. *中国果菜*, 2024, 44(12): 1-8, 19.
SUI HT, CHEN DJ, WANG FL, *et al.* Taoguo real postharvest quality change mechanism and control technology research progress [J]. *Chinese Fruit*, 2024, 44(12): 1-8, 19.
- [8] 林子静, 陈允亮, 张蔓, 等. CRISPR/Cas9 优化 *E.coli* MG1655 的 L-Arg 合成途径及代谢组学分析[J/OL]. *生物学杂志*, 1-6. [2025-02-03]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/34.1081.Q.20241106.0957.006.html>

- LIN ZJ, CHEN YL, ZHANG M, *et al.* CRISPR/Cas9 optimization of the L-Arg synthesis pathway of *E. Coli* MG1655 and metabolomics analysis [J/OL]. *Journal of Biology*, 1–6. [2025-02-03]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/34.1081.Q.20241106.0957.006.html>
- [9] ZHENG B, ZHAO L, JIANG X, *et al.* Assessment of organic acid accumulation and its related genes in peach [J]. *Food Chemistry*, 2021, 334: 127567.
- [10] YU D, HUANG T, TIAN B, *et al.* Advances in biosynthesis and biological functions of proanthocyanidins in horticultural plants [J]. *Foods*, 2020, 9(12): 1774.
- [11] ZHU J, XIAO Z. Characterization of the key aroma compounds in peach by gas chromatography-olfactometry, quantitative measurements and sensory analysis [J]. *European Food Research and Technology*, 2019, 245: 129–141.
- [12] SANCHEZ G, BESADA C, BADENES ML, *et al.* A non-targeted approach unravels the volatile network in peach fruit [J]. *PLoS One*, 2012, 7: e38992.
- [13] MUTO A, MULLER CT, BRUMO L, *et al.* Fruit volatilome profiling through GC×GC-ToF-MS and gene expression analyses reveal differences amongst peach cultivars in their response to cold storage [J]. *Scientific Reports*, 2020, 10: 18333.
- [14] ABIDI W. Evaluation of agronomical and biochemical traits and mapping QTLs controlling fruit quality traits in peach [*Prunus persica* (L.) Batsch] progenies [Z]. 2012.
- [15] LIU W, ZHANG Y, MA R, *et al.* Comparison of aroma trait of the white-fleshed peach ‘Hu Jing mi Lu’ and the yellow-fleshed peach ‘Jin Yuan’ based on odor activity value and odor characteristics [J]. *Horticulturae*, 2022, 8: 245.
- [16] XI W, YU S, ZHOU Z. Advances in aroma compounds biosynthesis of peach fruit [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2013, 40: 1679–1690.
- [17] SIRANGELO TM, ROGERS HJ, SPADAFORA ND. Molecular investigations of peach post-harvest ripening processes and VOC biosynthesis pathways: A review focused on integrated genomic, transcriptomic, and metabolomic approaches [J]. *Chemistry Proceedings*, 2022, 10: 8.
- [18] BIANCHI T, WEESEPOEL Y, KOOT A, *et al.* Investigation of the aroma of commercial peach (*Prunus persica* L. Batsch) types by proton transfer reaction–mass spectrometry (PTR-MS) and sensory analysis [J]. *Food Research International*, 2017, 99: 133–146.
- [19] XI W, ZHENG Q, LU J, *et al.* Comparative analysis of three types of peaches: Identification of the key individual characteristic flavor compounds by integrating consumers acceptability with flavor quality [J]. *Horticultural Plant Journal*, 2017, 3: 1–12.
- [20] XIN R, LIU X, WEI C, *et al.* E-nose and GC-MS reveal a difference in the volatile profiles of white- and red-fleshed peach fruit [J]. *Sensors*, 2018, 18: 765.
- [21] CAO K, YANG X, LI Y, *et al.* New high-quality peach (*Prunus persica* L. Batsch) genome assembly to analyze the molecular evolutionary mechanism of volatile compounds in peach fruits [J]. *Plant Journal*, 2021, 108: 281–295.
- [22] MONTERO-PRADO P, BENTAYEB K, NERIN C. Pattern recognition of peach cultivars (*Prunus persica* L.) from their volatile components [J]. *Food Chemistry*, 2013, 138: 724–731.
- [23] BRANDI F, BAR E, MOURGEUS F, *et al.* Study of ‘Redhaven’ peach and its white-fleshed mutant suggests a key role of CCD4 carotenoid dioxygenase in carotenoid and norisoprenoid volatile metabolism [J]. *BMC Plant Biology*, 2011, 11: 24.
- [24] ZHANG B, SHEN J, WEI W, *et al.* Changes in aroma-related volatiles and gene expression during low temperature storage and subsequent shelf-life of peach fruit [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2011, 60: 7–16.
- [25] ZHAO R, XU Y, LI C, *et al.* Analysis of physicochemical characteristics, antioxidant activity, and key aroma compounds of five flat peach cultivars grown in Njiang [J]. *LWT-Food Science and Technology*, 2023, 176: 114550.
- [26] 赵海亮, 赵爽, 荣传胜. 设施桃果实品质的影响因素与改善措施[J]. *北方果树*, 2024(5): 55–57.
- ZHAO HL, ZHAO S, RONG CS. Influencing factors and improvement measures of fruit quality of facility peach [J]. *Northern Fruit Tree*, 2024(5): 55–57.
- [27] 李杰, 王雨, 李永红, 等. 套袋对日光温室桃果实品质及香气组分的影响[J]. *中国农业大学学报*, 2024, 29(10): 108–119.
- LI J, WANG Y, LI YH, *et al.* The influence of bagging on the fruit quality and aroma components of peach in solar greenhouses [J]. *Journal of China Agricultural University*, 2024, 29(10): 108–119.
- [28] MOSAFA S, WANG Y, ZENG W, *et al.* Floral scents and fruit aromas: Functions, compositions, biosynthesis, and regulation [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 860157.
- [29] 金正楠. 转录因子 PpNAC1 和表观遗传修饰通过调控 *PpFAD3-1* 表达参与桃果实芳香物质合成[D]. 杭州: 浙江大学, 2022.
- JIN ZN. Transcription factor PpNAC1 and epigenetic modifications participate in the synthesis of aromatic substances in peach fruits by regulating the expression of *PpFAD3-1* [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2022.
- [30] SHI L, HE Q, LI J, *et al.* Polysaccharides in fruits: Biological activities, structures, and structure-activity relationships and influencing factors-A review [J]. *Food Chemistry*, 2024, 451: 139408.
- [31] 邓健鸣. 桃子特征香气成分分析及香气相互作用研究[D]. 上海: 上海应用技术大学, 2021.
- DENG JM. Analysis of characteristic aroma components of peaches and research on aroma interactions [D]. Shanghai: Shanghai Institute of Technology, 2021.
- [32] 蔡洪芳. 1-MCP/NO/MeJA 对采后桃果实脂肪酸途径香气物质的调控研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2020.
- CAI HF. Research on the regulation of 1-MCP/NO/MeJA on aroma substances in postharvest peach fruit fatty acid pathway [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2020.
- [33] XUAN G, GAO C, SHAO Y. Spectral and image analysis of hyperspectral data for internal and external quality assessment of peach fruit [J]. *Spectrochimica Acta Part A: Molecular and Biomolecular Spectroscopy*, 2022, 272: 121016.
- [34] 孙嘉卿, 冯涛, 宋诗清, 等. 果蔬风味物质形成的生物化学基础[J]. *中国果菜*, 2020, 40(6): 10–17.
- SUN JQ, FENG T, SONG SQ, *et al.* Biochemical basis of the formation of flavor substances in fruits and vegetables [J]. *China Fruit and Vegetable*, 2020, 40(6): 10–17.
- [35] 张弛. 转录因子 NAC 和 DNA 甲基化协同调控桃果实成熟过程芳香物质形成[D]. 杭州: 浙江大学, 2023.
- ZHANG C. The transcription factor NAC and DNA methylation synergistically regulate the formation of aromatic substances during the ripening process of peach fruits [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2023.
- [36] 王霞. 桃种质资源果实风味品质评价及香气形成关键基因挖掘[D]. 贵阳: 贵州大学, 2023.
- WANG X. Evaluation of fruit flavor quality and mining of key genes for

- aroma formation in peach germplasm resources [D]. Guiyang: Guizhou University, 2023.
- [37] 苗玉乐. 乙烯调控桃果实内酯类香气形成原因初探[D]. 北京: 中国农业科学院, 2023.
- MIAO YL. A preliminary study on the reasons of ethylene regulating the formation of lactone aroma in peach fruit [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2023.
- [38] 鄂炳森, 刘凌霄, 孙杰, 等. 不同采收成熟度黄金蜜桃果实的品质分析[J]. 食品与发酵工业, 2023, 49(21): 175–182.
- FENG BS, LIU LX, SUN J, *et al.* Quality analysis of golden peach fruits at different harvest maturity levels [J]. Food & Fermentation Industry, 2023, 49(21): 175–182.
- [39] HUI WK, ZHAO FY, WANG JY, *et al.* De novo transcriptome assembly for the five major organs of *Zanthoxylum armatum* and the identification of genes involved in terpenoid compound and fatty acid metabolism [J]. BMC Genomics, 2020, 21: 1–15.
- [40] 谢小燕. 采后处理对蟠桃脂肪酸、关键酶、香气影响及相关性研究[D]. 石河子: 石河子大学, 2022.
- XIE XY. Research on the effects and correlations of post-harvest treatment on fatty acids, key enzymes and aroma of peaches [D]. Shihezi: Shihezi University, 2022.
- [41] 程焕, 陈健乐, 周晓舟, 等. 水果香气物质分析及合成途径研究进展[J]. 中国食品学报, 2016, 16(1): 211–218.
- CHENG H, CHEN JL, ZHOU XZ, *et al.* Research progress on analysis and synthetic pathways of fruit aroma substances [J]. Journal of Chinese Food Science and Technology, 2016, 16(1): 211–218.
- [42] BIBI A, 苏立秋, 戴宗杰, 等. 萜类化合物微生物合成中酶工程的研究进展与展望(英文)[J]. 生物工程学报, 2024, 40(8): 2473–2488.
- BIBI A, SU LQ, DAI ZJ, *et al.* Research progress and prospect of enzyme engineering in microbial synthesis of terpenoids (English) [J]. Journal of Biological Engineering, 2024, 40(8): 2473–2488.
- [43] 王霞, 李雄伟, 苏明申, 等. 基于电子鼻技术对 38 份不同桃种质资源香气表征的研究[J]. 上海农业学报, 2024, 40(3): 29–34.
- WANG X, LI XW, SU MS, *et al.* Research on aroma characterization of 38 different peach germplasm resources based on electronic nose technology [J]. Acta Agriculturae Shanghai, 2024, 40(3): 29–34.
- [44] 李杜, 彭映辉, 张良波, 等. 硬核期施肥对‘金湘玉’黄桃果实品质及香气成分的影响[J/OL]. 分子植物育种, 1–11. [2025-02-16]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230524.1710.030.html>
- LI D, PENG YH, ZHANG LB, *et al.* The influence of fertilization during the hard-core period on the fruit quality and aroma components of ‘Jinxiangyu’ yellow peach [J/OL]. Molecular plant breeding, 1–11. [2025-02-16]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230524.1710.030.html>
- [45] 常震宇, 沈涵雅. 乙烯聚合催化机理研究综述[J]. 广州化工, 2024, 52(5): 21–24.
- CHANG ZY, SHEN HY. Review on the catalytic mechanism of ethylene polymerization [J]. Guangzhou Chemical Industry, 2024, 52(5): 21–24.
- [46] GAO ZH, ZHANG YJ, YAO JL, *et al.* The NAM/ATAF1/2/CUC2 transcription factor PpNAC. A59 enhances PpERF. A16 expression to promote ethylene biosynthesis during peach fruit ripening [J]. Horticulture Research, 2021, 8(1): 209.
- [47] 王塔娜, 陈小龙, 张佳辉, 等. HS-SPME-GC-MS 鉴定不同采收程度霞晖水蜜桃的风味物质变化[J]. 浙江农业科学, 2024, 65(2): 427–435.
- WANG TN, CHEN XL, ZHANG JH, *et al.* HS-SPME-GC-MS was used to identify the changes of flavor substances in Xiahui peaches at different harvest degrees [J]. Zhejiang Agricultural Sciences, 2024, 65(2): 427–435.
- [48] 赵雨桐, 王巍, 穆佳琪, 等. 桃果实成熟过程中激素相关基因表达模式分析[J]. 北京农学院学报, 2022, 37(3): 1–8.
- ZHAO YT, WANG W, MU JQ, *et al.* Analysis of expression patterns of hormone-related genes during the ripening process of peach fruits [J]. Journal of Beijing University of Agriculture, 2022, 37(3): 1–8.
- [49] 杨勇, 马瑞娟, 张斌斌, 等. 不同溶质桃果实的软化与乙烯合成相关基因的差异表达[J]. 园艺学报, 2015, 42(10): 1869–1878.
- YANG Y, MA RJ, ZHANG BB, *et al.* Differential expression of genes related to softening and ethylene synthesis of peach fruits with different solutes [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2015, 42(10): 1869–1878.
- [50] 张叶. 基于 RNA-seq 的桃果实成熟相关基因的挖掘及调控网络分析[D]. 保定: 河北农业大学, 2021.
- ZHANG Y. Mining and regulatory network analysis of genes related to peach fruit ripening based on RNA-seq [D]. Baoding: Hebei Agricultural University, 2021.
- [51] 徐子媛. 73 份桃种质资源果实品质评价研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2021.
- XU ZY. Research on fruit quality evaluation of 73 peach germplasm resources [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2021.
- [52] 张琴. 贮藏温度和紫外光照对采后油桃果实游离态和结合态香气物质的影响研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2021.
- ZHANG Q. Research on the effects of storage temperature and ultraviolet light on free and bound aroma substances in postharvest nectarine fruits [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2021.
- [53] 谢凯丽. 不同种质资源桃果实芳香物质研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2021.
- XIE KL. Research on aromatic substances in peach fruits of different germplasm resources [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2021.
- [54] 张静. 跃变型水果响应采后 1-MCP 处理的 Meta 分析及桃乙烯受体基因鉴定和表达模式分析[D]. 南京: 南京农业大学, 2020.
- ZHANG J. Meta-analysis of post-harvest 1-MCP response in mutant fruits and identification and expression pattern analysis of peach ethylene receptor gene [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2020.
- [55] ZHANG Y, LING J, ZHOU H, *et al.* 1-Methylcyclopropene counteracts ethylene inhibition of anthocyanin accumulation in peach skin after harvest [J]. Postharvest Biology and Technology, 2022, 183: 111737.
- [56] II X, GAO P, ZHANG C, *et al.* Aroma of peach fruit: A review on aroma volatile compounds and underlying regulatory mechanisms [J]. International Journal of Food Science & Technology, 2023, 58(10): 4965–4979.
- [57] 范霞, 崔心平. 基于 HS-SPME-GC-MS 和电子鼻技术研究不同肉质桃子采后贮藏期的香气成分[J]. 食品科学, 2021, 42(20): 222–229.
- FAN X, CUI XP. Study on aroma components of peaches with different flesh qualities during post-harvest storage period based on HS-SPME-GC-MS and electronic nose technology [J]. Food Science, 2021, 42(20): 222–229.
- [58] LEE DB, LEE GJ, YOU YJ, *et al.* Reflective film mulching before harvest promotes coloration and expression of ripening-related genes in peach fruits [J]. Journal of Horticultural Science & Biotechnology, 2021, 96(3): 234–242.

(责任编辑: 安香玉 于梦娇)