

引用格式: 丛蓉, 赵冰, 姜黎. 罗布麻属 4 个品种花香成分鉴定及转录组分析[J]. 浙江农林大学学报, 2026, 43(X): 1–12.
CONG Rong, ZHAO Bing, JIANG Li. Identification of floral scent components and transcriptome analysis of 4 cultivars of *Apocynum*[J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2026, 43(X): 1–12.

罗布麻属 4 个品种花香成分鉴定及转录组分析

丛蓉¹, 赵冰¹, 姜黎²

(1. 西北农林科技大学 风景园林艺术学院, 陕西 杨凌 712100; 2. 中国科学院 新疆生态与地理研究所, 新疆 乌鲁木齐 830011)

摘要: 【目的】探究罗布麻属 *Apocynum* 4 个品种间花香差异物质及分子调控机制, 明确花香合成关键通路及核心基因, 为罗布麻花香品质改良及遗传育种提供理论支撑。【方法】以白麻 *A. pictum* ‘火羽白日生’ ‘Huoyubairisheng’ 和 ‘星灯’ ‘Xingdeng’, 红麻 *A. venetum* ‘玉叠’ ‘Yudie’ 和 ‘反卷云边’ ‘Fanjuan Yunbian’ 盛花期花朵为试材, 采用顶空固相微萃取结合气相色谱-质谱联用 (HS-SPME-GC-MS) 技术鉴定花香挥发性成分, 结合高通量 RNA 测序分析转录组差异。【结果】共检测到 76 种挥发性物质, 萜类化合物为种类最多的组分, 其中花香物质 63 种, 红麻与白麻在花香成分的种类和相对含量上存在明显差异; 萜类骨架生物合成通路为花香合成关键通路, 甲羟戊酸 (MVA) 和甲基赤藓糖醇-4-磷酸 (MEP) 途径中 14 个基因差异表达, *ACAT*、*HMGCS*、*HMGCR*、*DXS* 等为调控花香差异的核心基因; 类胡萝卜素合成、苯丙氨酸代谢等通路被富集, 参与花香差异物质合成; 实时荧光定量 PCR (RT-qPCR) 验证结果 RNA 测序 (RNA-seq) 表达趋势一致。【结论】罗布麻属 4 个品种的花香物质种类最多组分为萜类化合物, 红麻和白麻间花香的物质成分种类和相对含量存在明显差异。MVA/MEP 途径中的关键差异基因是调控花香差异的核心, 为解析罗布麻花香形成机制提供了重要依据。图 8 表 2 参 31

关键词: 罗布麻; 花香; 挥发性化合物; 转录组

中图分类号: S718.43 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2026)00-0001-12

Identification of floral scent components and transcriptome analysis of 4 cultivars of *Apocynum*

CONG Rong¹, ZHAO Bing¹, JIANG Li²

(1. College of Landscape Architecture and Art, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China;
2. Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, Xinjiang, China)

Abstract: [Objective] To explore the differential volatile components and molecular regulatory mechanisms underlying the floral scent differences among 4 *Apocynum* cultivars, identify the key pathways and core genes involved in floral scent biosynthesis, and provide theoretical support for the improvement of floral scent quality and genetic breeding of *Apocynum*. [Method] Taking the flowers of *A. pictum* (‘Huoyubairisheng’, ‘Xingdeng’) and *A. venetum* (‘Yudie’ ‘Fanjuan Yunbian’) at full blooming stage as test materials, the headspace solid-phase microextraction combined with gas chromatography-mass spectrometry (HS-SPME-GC-MS) was used to identify the volatile floral scent components, and high-throughput RNA sequencing was performed to analyze the transcriptomic differences. RT-qPCR was used to verify the expression trends of key genes. [Result] A total of 76 volatile compounds were detected, with terpenoids as the most abundant. Among them,

收稿日期: 2025-12-11; 修回日期: 2026-05-18

基金项目: 新疆维吾尔自治区重点研发项目 (2023B02045)

作者简介: 丛蓉 (ORCID: 0009-0002-8440-3677), 从事观赏植物研究。E-mail: cryx12345@nwafu.edu.cn。通信作者: 姜黎 (ORCID: 0000-0002-8340-2843), 副研究员, 博士, 从事罗布麻相关研究。E-mail: jiangli1015@126.com

63 compounds were identified as characteristic aroma substances. Significant differences in the types and contents of floral scent components existed between *A. pictum* and *A. venetum*. The terpenoid backbone biosynthesis pathway was key for floral scent synthesis, with 14 differentially expressed genes in the MVA and MEP pathways. Core DEGs (e.g., *ACAT*, *HMGCS*, *HMGCR*, *DXS*) regulated floral scent differences by modulating terpenoid synthesis. Additionally, enriched pathways (carotenoid biosynthesis, limonene/pinene degradation, phenylalanine metabolism, etc.) participated in synthesizing differential floral scent substances among cultivars. RT-qPCR results were consistent with RNA-seq expression trends. [Conclusion] Floral scent differences among *Apocynum* cultivars are jointly determined by the types and contents of volatile components, especially terpenoids. The key differentially expressed genes in the MVA/MEP pathways are core regulators of these differences, laying an important foundation for deciphering *Apocynum* floral scent formation mechanisms. [Ch, 8 fig. 2 tab. 31 ref.]

Key words: *Apocynum*; floral scent; volatile compounds; transcriptome

花香是开花植物的核心表型性状,既是植物授粉的关键化学信号,也是决定花观赏品质的重要因素^[1]。萜类化合物是植物花香挥发物中种类最丰富的一类^[2],其合成主要依赖甲羟戊酸(MVA)和甲基赤藓糖醇-4-磷酸(MEP)途径^[3]。罗布麻为夹竹桃科 Apocynaceae 罗布麻属 *Apocynum* 植物,该属植物花香浓郁、生态适应性强^[4],是集观赏、生态、纺织^[5]、药用、食用^[6]于一体的优良经济植物^[7]。罗布麻花精油研究开展较早,不同地区、不同品种的罗布麻花精油成分不同。研究发现:新疆 2 种红麻 *Apocynum venetum* 和白麻 *A. pictum* 花精油成分不同,红麻花精油主要成分为鲨烯,白麻花精油主要成分为羽扇豆醇^[8],宁夏罗布麻精油中的主要成分则为乙酸乙酯^[9]。但罗布麻鲜花挥发性花香成分的研究相对匮乏。

RNA 测序(RNA Sequencing, RNA-Seq)是研究花香代谢基因的可靠方法,已在多种观赏植物中成功应用^[10-11],而针对极端荒漠生境下野生芳香植物的系统性探究仍较为薄弱。罗布麻兼具极强抗旱耐盐碱能力与独特花香特征,是研究逆境芳香植物适应性演化的理想材料。本研究以 4 个罗布麻品种为材料,结合顶空固相微萃取结合气相色谱-质谱联用(HS-SPME-GCMS)和 RNA-Seq 技术,解析花香组分及差异表达基因,既可为荒漠芳香资源开发利用提供参考,也为罗布麻花品质改良与定向育种奠定理论基础。

1 材料与方法

1.1 材料

供试罗布麻品种包括白麻‘火羽白日生’‘Huoyubairisheng’(BB)、“星灯”‘Xingdeng’(BX)及红麻‘玉叠’‘Yudie’(HB)、“反卷云边”‘Fanjuan Yunbian’(HX)(图 1),种植于新疆尉犁县罗布麻资源圃(41°21'30.18"N, 86°17'1.63"E),统一采用露地栽培管理。2025 年 6 月上旬采集各品种盛花期花朵,每个品种随机选取 3 株长势一致的独立植株,单株小花作为 1 个生物学重复(共 3 个重复),样品经液氮速冻后于-80℃保存,用于后续挥发性化合物测定、转录组测序及实时荧光定量 PCR(RT-qPCR)分析。



A. ‘火羽白日生’; B. ‘星灯’; C. ‘玉叠’; D. ‘反卷云边’

图 1 罗布麻盛花期的花

Figure 1 Flowers of 4 cultivars of *Apocynum* at full blooming stage

1.2 花香挥发性化合物的提取

罗布麻花挥发性化合物采用 HS-SPME 提取:取 0.5 g 样品经液氮研磨成细粉,立即转入 20 mL 顶空瓶,加入 5 mL 饱和 NaCl 溶液抑制酶促反应;经四氟乙烯橡胶垫密封后,50℃平衡 15 min,再插入 DVB/CAR/PDMS 萃取头于 50℃吸附 30 min。随后将萃取头插入 GCMS-QP2010 SE(SHIMADZU)进行气相色谱-质谱联用仪(GC-MS)分析,进样口 250℃解吸 3 min。所有品种均设 3 次生物学重复。

1.3 GC-MS 分析

GC-MS 分析采用 DB-5MS 毛细管柱(30 m × 0.25 mm, 0.25 μm, J&W)分离挥发性化合物,参考赵

前^[12]的方法设置仪器条件。色谱条件：载气为氦气(He)，流速为 1 mL·min⁻¹，不分流进样；柱温程序：40 ℃ 保持 2.5 min，以 5 ℃·min⁻¹ 升至 230 ℃，维持 5 min。质谱条件：EI 电离源，轰击能量为 70 eV，离子源与接口温度均为 240 ℃；2.5 min 开始采集，质量扫描范围为 35~450 m/z。

1.4 挥发性化合物的定性与相对定量分析

根据 NIST-17 数据库鉴定化合物。采用面积归一法确定各挥发性化合物的相对含量。相对含量=目标物质峰面积/所有物质峰面积和×100%。本研究中含量为相对含量，后续可通过添加内标物实现半定量或绝对定量。利用在线数据库 (<https://www.chemicalbook.com/ProductIndex.aspx>) 结合文献报道的香气描述、气味特征进行花香化合物判定。

1.5 转录组测序分析

转录组测序委托百迈客(青岛)生物科技有限公司完成。提取总 RNA 后检测其浓度、纯度及完整性；采用 Hieff NGS Ultima Dual-mode mRNA Library Prep Kit for Illumina(Yeasen) 构建测序文库，在 Illumina NovaSeq 平台测序。原始数据经 BMKCloud 平台处理获得有效数据(clean reads)，通过 HISAT2 软件^[13]与白麻参考基因组(该参考基因组的组装注释信息由通信作者团队提供)比对，利用 StringTie^[14] 组装转录组。以 FPKM(fragments per kilobase of exon model per million mapped fragments) 为基因表达水平指标，采用 DESeq2 软件(筛选条件：差异倍数≥1.5 且 $P<0.05$ ^[15]) 鉴定差异表达基因(DEGs)，并通过京都基因与基因组数据库(KEGG)进行功能注释。

1.6 实时荧光定量 PCR 分析

重新提取 4 个罗布麻品种花的 RNA 并反转录为 cDNA，选取 8 个鉴定出的 DEGs，采用 2×Sybr Green qPCR Mix(High ROX) 试剂盒(Aidlab)，在 StepOnePlus 荧光定量基因扩增仪(Thermo Fisher)上进行 RT-qPCR 验证。基因特异性引物由北京擎科生物科技股份有限公司合成(表 1)；参考张婷婷^[16]的研究，选用 *TUA* 作为内参基因，采用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法计算基因相对表达量^[17]。

表 1 实时荧光定量 PCR 引物序列

Table 1 Primer sequences for RT-qPCR

基因名称	正引物序列(5'→3')	反引物序列(5'→3')	基因编号
<i>TUA</i>	CTTCTTCAGCGAAACTGGGTC	TGTTAGCGGCGTCTTCCTTT	—
<i>ACAT</i>	ACGACTCCAGCTCTTGTGATAC	TGGTTTGCAAGAGCCACAACC	Api02G000320
<i>AOC3</i>	TGAATAGGACTGGGCAACTGAC	CTCCACGTGCATATTGTGTGACC	Api07G004390
<i>DXS</i>	ACTTTTGCTGCAGGATTGGC	TGCACTACCTGGTCATAAGCTCC	Api04G009250
<i>GOT1</i>	AAGTGAAGGGTATGGCTGATCG	CAACTTGTTTCAGGAGTCAAGCCC	Api05G011640
<i>HMGR</i>	TGCTGGACCTTTGTGCTTG	TTTCAACAGCACGCTGGTTGC	Api07G009240
<i>MIF</i>	TGCCTTGCTGAATCTCTCTAC	ATGAGTTTGCAACGGTGGAGC	Api05G001190
<i>MVD</i>	AAGGTTTCAGGAAGTGCTTGC	TGACAAGCTCATCCCAATGCC	Api02G022100
<i>MVK</i>	AGACAACGGCACTCAATTGC	TCAATTGCAGCCGCTATAGCC	Api05G008060

1.7 数据分析

采用 Excel 2016 进行数据处理，使用 GraphPad Prism 9.5 进行分析图绘制，使用 Adobe Illustrator CC 2018 进行通路图绘制，使用 Chiplot (<https://www.chiplot.online/>) 在线工具进行主成分分析(PCA)，使用 SIMCA 14.1 进行正交偏最小二乘判别分析(OPLS-DA)。

2 结果与分析

2.1 不同罗布麻品种花的挥发性化合物分析

2.1.1 花的挥发性化合物成分分析 经 HS-SPME-GC-MS 分析，从 4 个罗布麻品种花中共鉴定 76 种挥发性组分，其中萜类数量最多，共 22 种，占比 28.94%(图 2)。红麻化合物种类整体多于白麻，且萜类数量(如‘玉叠’17 种)高于白麻(如‘星灯’3 种)(图 3)，萜类可能是花香差异的核心物质。相对含量上，白麻以酯类为主，醛类次之；红麻则富集酮类与醛类且品种差异明显(图 3)。虽萜类相对含量较低(‘玉叠’为 3.39%、‘星灯’为 9.03%)，但该类物质具有气味阈值低、嗅觉辨识度高的特点，可能在花

香中发挥“微量高效”作用。综上,罗布麻属不同品种花的香气特异性由挥发性化合物的种类组成及相对含量共同决定。

2.1.2 花的挥发性化合物差异分析 4个罗布麻品种花的挥发性物质 PCA(图 4A) 累计解释率近 98%, 可有效反映品种间核心差异。红麻‘玉叠’‘反卷云边’集中于 PC1 负方向, 白麻‘火羽白日生’‘星灯’集中于 PC1 正方向, 二者差异显著; 红麻 2 个品种在 PC2 轴分离明显, 可通过 PC2 区分, 白麻 2 个品种重叠度高、差异较小。进一步进行 OPLS-DA 分析, 自变量拟合指数 (R^2X) 为 0.981, 因变量拟合指数 (R^2Y) 为 0.998, 模型预测指数 (Q^2) 为 0.932, 该模型为出色的模型 (图 4B)。同时, OPLS-DA 也与 PCA 得到了相似的结果 (图 4C)。

通过 Chemical Book 数据库检索注释, 共明确 63 种挥发性物质的香气特征 (表 2)。白麻‘火羽白日生’与‘星灯’以水杨酸甲酯为主导香气组分, 相对含量均高于 50%, 整体呈冬绿薄荷香型。红麻‘玉叠’特征成分为苯乙醛 (相对含量为 34.84%), 具有风信子香气, 同时富含各类萜类物质, 赋予其层次丰富的木质香调; 红麻‘反卷云边’优势香气物质为苯乙酮 (相对含量为 41.57%), 散发清甜坚果与果香, 且整体香型多元, 涵盖果香、蔬菜香、木香及草香等。白麻 2 个品种挥发性组分相似度较高, 但也存在正戊醇、叶醇等 14 种物质存在差异。红麻‘玉叠’和‘反卷云边’中同时独特含有的 β -榄香烯、苯甲醇、苯乙酮、 β -古巴烯等 12 种花香物质, 可能是红麻和白麻花香差异的原因之一。‘玉叠’与‘反卷云边’之间共有 24 种差异组分, 其中 γ -榄香烯、 β -蒎烯、香柠檬烯等萜类物质占 12 种, 表明萜类代谢差异可能是 2 个红麻品种花香香型区分的关键因素。

2.2 不同罗布麻品种花转录组分析

2.2.1 转录组数据分析 测序质控后获 75.75 Gb 干净数据 (clean data), 各样品 clean data ≥ 5.86 Gb、 $Q_{30} \geq 94.76\%$, clean data 与参考基因组比对率 90.92%~94.99%。种内品种间差异基因数量偏少, 其中红麻品种间仅 1 854 个; 而白麻‘火羽白日生’与红麻‘反卷云边’跨种对比 DEGs 数量最高, 上调 3 349 个、下调 2 447 个 (图 5A), 印证种内遗传表达更为保守。维恩 (Venn) 分析 (图 5B) 显示: 各组共含

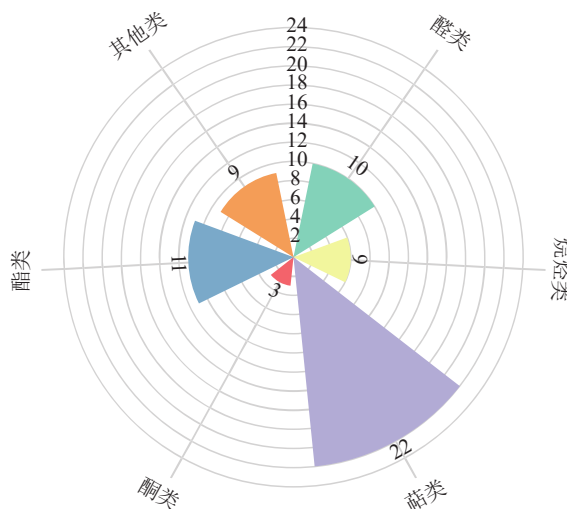


图 2 4 个罗布麻品种中化合物的种类
Figure 2 Quantity of compound types among 4 cultivars of *Apocynum*

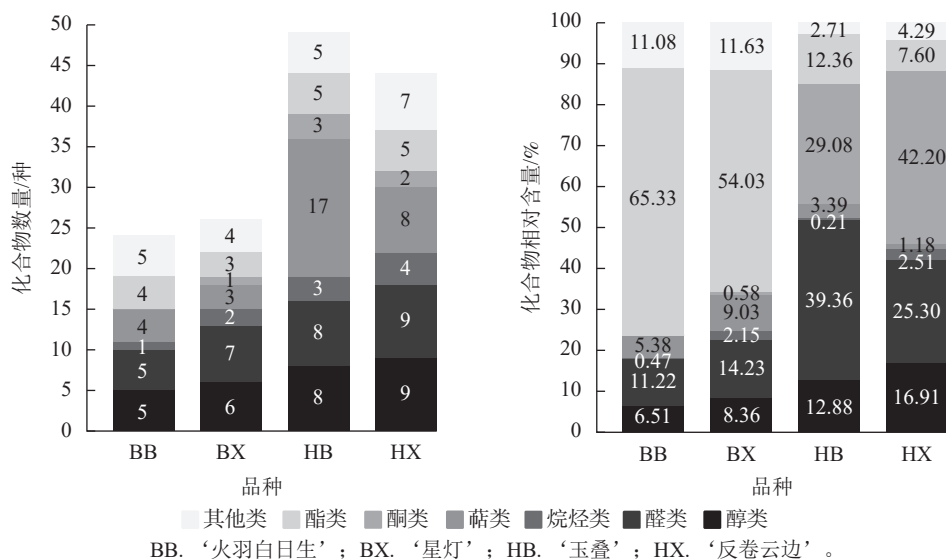
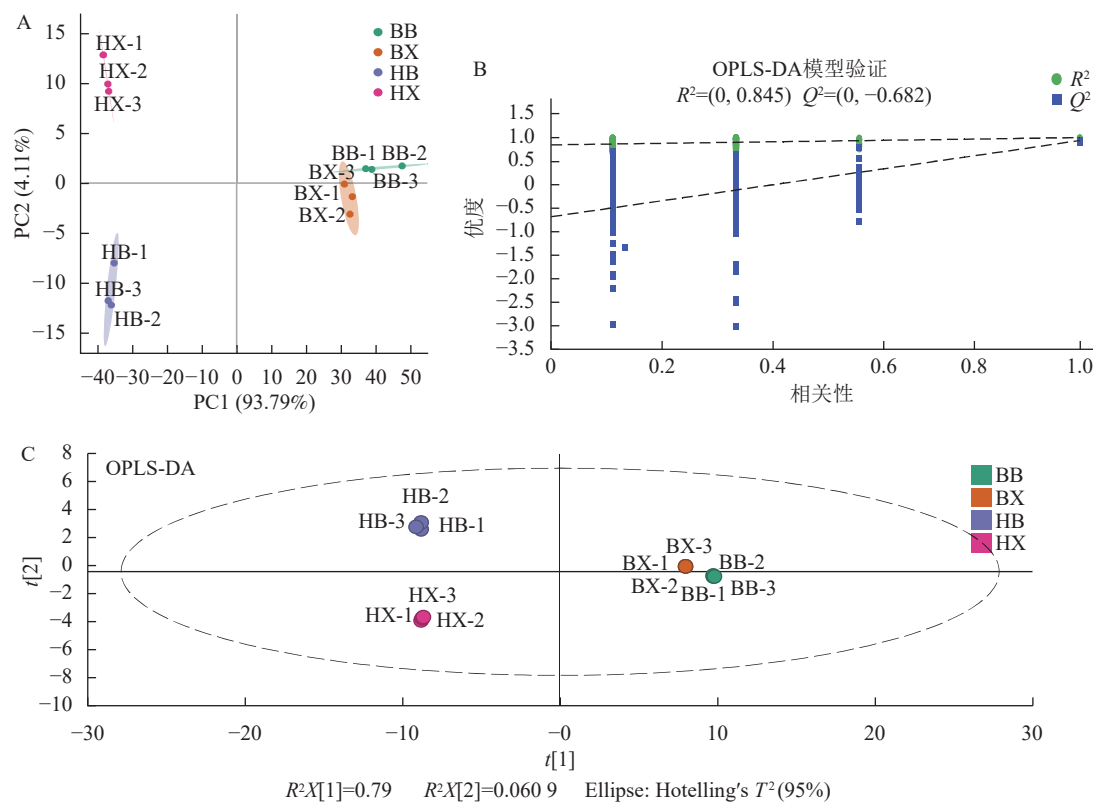


图 3 4 个罗布麻品种花的挥发性化合物种类及其相对含量对比

Figure 3 Comparison of flower volatile compounds quantity and relative content in 4 cultivars of *Apocynum*



A. PCA图；B. OPLS-DA模型验证；C. OPLS-DA图。
BB. ‘火羽白日生’；BX. ‘星灯’；HB. ‘玉叠’；HX. ‘反卷云边’。

图 4 4 个罗布麻品种花的挥发性化合物的主成分分析和正交偏最小二乘判别分析

Figure 4 Principal component analysis and orthogonal projections to latent structures-discriminant analysis of volatile compounds in flowers of 4 cultivars of *Apocynum*

表 2 4 个罗布麻品种花的挥发性物质香气特征

Table 2 Aroma characteristics of volatile component in flowers of 4 cultivars of *Apocynum*

挥发性香气物质	CAS	相对含量/%				香气特征
		‘火羽白日生’ (BB)	‘星灯’ (BX)	‘玉叠’ (HB)	‘反卷云边’ (HX)	
醇类alcohols						
1-戊烯-3-醇1-penten-3-ol	616-25-1	0.30±0.17	—	—	—	果香，蔬菜香气
异戊醇1-butanol, 3-methyl-	123-51-3	0.99±0.30	0.47±0.06	0.04±0.03	0.23±0.05	清新的果香和花香
正戊醇1-pentanol	71-41-0	0.14±0.03	—	—	—	醇香气味
2-乙基己醇1-hexanol, 2-ethyl-	104-76-7	1.96±0.56	3.66±1.64	0.27±0.03	0.20±0.04	玫瑰的花香
叶醇3hexen-1-ol, (Z)-	928-96-1	—	0.86±0.51	—	—	青草味
苯乙醇phenylethyl Alcohol	60-12-8	—	1.60±0.76	11.15±1.31	14.23±1.66	玫瑰的花香
1-辛烯-3-醇1-octen-3-ol	3391-86-4	—	—	0.03±0.01	—	蘑菇、薰衣草、玫瑰和干草香气
苯甲醇benzyl alcohol	100-51-6	—	—	1.01±0.05	1.48±0.12	甜草和杏仁香味
反式-2-癸烯醇2-decen-1-ol, (E)-	18409-18-2	—	—	0.16±0.04	—	黄瓜清香
6-甲基-5-庚烯-2-醇5-hepten-2-ol, 6-methyl-	1569-60-4	—	—	—	0.06±0.00	草本柑橘气味
(R)-(+)-1-苯基乙醇benzenemethanol, .alpha.-methyl-, (R)-	1517-69-7	—	—	—	0.30±0.07	柔和花香
醛类aldehydes						
丁醛butanal	123-72-8	0.46±0.24	—	—	—	水果和香蕉香气
异戊醛butanal, 3-methyl-	590-86-3	2.29±0.65	2.60±1.15	0.14±0.06	0.43±0.29	桃子香气
戊醛pentanal	110-62-3	4.82±0.65	1.51±0.49	0.50±0.11	0.68±0.41	果香，面包香气
正己醛hexanal	66-25-1	2.75±1.29	2.01±1.13	0.25±0.14	0.21±0.12	橙子香气
壬醛nonanal	124-19-6	0.90±0.21	1.72±0.99	0.36±0.12	0.37±0.05	甜橙香气
苯甲醛benzaldehyde	100-52-7	—	2.42±1.43	2.98±0.99	3.47±0.08	杏仁气味
正辛醛octanal	124-13-0	—	0.46±0.23	0.08±0.03	0.07±0.01	脂肪橙气味

表2 (续)

Table 2 Continued

挥发性香气物质	CAS	相对含量/%				香气特征
		‘火羽白日生’ (BB)	‘星灯’ (BX)	‘玉叠’ (HB)	‘反卷云边’ (HX)	
苯乙醛benzeneacetaldehyde	122-78-1	—	3.51±1.70	34.84±3.15	18.93±1.54	风信子气味
紫罗兰叶醛2,6-nonadienal, (<i>E,Z</i>)-	557-48-2	—	—	0.23±0.03	0.59±0.24	蔬菜香气
反式-2-壬烯醛2-nonenal, (<i>E</i>)-	18829-56-6	—	—	—	0.55±0.20	黄瓜香气
萜类terpenes						
4-甲基-1-己烯1-hexene, 4-methyl-	3769-23-1	0.41±0.05	—	—	—	草药香气
罗勒烯 异构体混合物1,3,6-octatriene, 3,7-dimethyl-, (<i>Z</i>)-	3338-55-4	1.67±0.21	3.77±1.60	0.14±0.10	0.11±0.05	花香和青草香
α -法呢烯 α -farnesene	502-61-4	3.06±0.40	4.67±0.46	—	—	柑橘草药和薰衣草香
反式- β -罗勒烯trans- β -ocimene	3779-61-1	0.24±0.13	0.59±0.31	—	—	甜草药味
α -蒎烯 α -pinene	80-56-8	—	—	0.06±0.01	—	清新木香
β -蒎烯 β -pinene	18172-67-3	—	—	0.03±0.01	—	松树香味
δ -榄香烯 δ -elemene	20307-84-0	—	—	0.25±0.11	0.17±0.12	木质柑橘香
(-)- <i>A</i> -荜澄茄油烯 α -cubebene	17699-14-8	—	—	0.03±0.02	—	木质辛香
<i>A</i> -古巴烯copaene	3856-25-5	—	—	0.05±0.02	—	醇厚木香
β -榄香烯 β -elemene	515-13-9	—	—	0.18±0.07	0.11±0.07	清新木香
<i>A</i> -香柠檬烯bicyclo[3.1.1]hept-2-ene, 2,6-dimethyl-6-(4-methyl-3-pentenyl)-	17699-05-7	—	—	0.03±0.00	—	柑橘清香
石竹烯caryophyllene	87-44-5	—	—	0.43±0.27	0.13±0.03	胡椒木香
大根香叶烯B germacrene B	15423-57-1	—	—	0.12±0.05	—	草本青香
马兜铃烯(-)-aristolene	6831-16-9	—	—	0.08±0.04	—	柔和木香
蛇麻烯humulene	6753-98-6	—	—	0.55±0.28	—	木质香
γ -茂伦烯 γ -muurolene	30021-74-0	—	—	0.11±0.02	—	清淡木香
β -古巴烯 β -copaene	18612-33-4	—	—	0.51±0.10	0.20±0.14	厚重木香
β -红没药烯 β -bisabolene	495-61-4	—	—	0.39±0.07	0.25±0.17	甜润木香
Δ -杜松烯naphthalene, 1,2,3,5,6,8a-hexahydro-4,7-dimethyl-1-(1-methylethyl)-, (1 <i>S</i> -cis)-	483-76-1	—	—	0.14±0.07	—	杜松清香
(-)-异喇叭烯(-)-isolekene	95910-36-4	—	—	—	0.05±0.03	檀香
γ -榄香烯 γ -elemene	29873-99-2	—	—	—	0.17±0.12	清淡木香
酮类ketones						
甲基庚烯酮5-hepten-2-one, 6-methyl-	110-93-0	—	0.58±0.31	0.47±0.13	0.63±0.05	柑橘味
1-戊烯-3-酮1-penten-3-one	1629-58-9	—	—	0.05±0.02	—	辛辣的胡椒味
苯乙酮acetophenone	98-86-2	—	—	28.56±0.95	41.57±2.70	甜美的坚果和水果香气
烷烃类alkanes						
正十五烷pentadecane	629-62-9	—	1.24±0.75	—	1.77±1.43	蜡味
酯类esters						
苯甲酸乙酯benzoic acid, ethyl ester	93-89-0	0.63±0.28	0.95±0.07	—	—	果味
水杨酸甲酯methyl salicylate	119-36-8	62.09±7.46	52.53±2.15	0.73±0.17	0.10±0.07	冬绿薄荷味
邻甲氧基苯甲酸甲酯benzoic acid, 2-methoxy-, methyl ester	606-45-1	1.81±0.34	—	—	—	草本花香
乙酸顺-3,3,5-三甲基环己酯cyclohexanol, 3,3,5-trimethyl-, acetate, cis	24691-16-5	0.79±0.17	—	—	—	甜美的薄荷味
水杨酸异辛酯2-ethylhexyl salicylate	118-60-5	—	0.55±0.39	—	—	温和的兰花甜香
乙酸苄酯acetic acid, phenylmethyl ester	140-11-4	—	—	0.63±0.04	0.45±0.13	茉莉花香
乙酸苯乙酯acetic acid, 2-phenylethyl ester	103-45-7	—	—	10.65±1.09	6.39±0.87	玫瑰甜香
苯甲酸苄酯benzyl benzoate	120-51-4	—	—	0.28±0.07	—	淡甜草本香
乙酸己酯acetic acid, hexyl ester	142-92-	—	—	0.07±0.01	—	苹果清香
乙酸异戊酯1-butanol, 3-methyl-, acetate	123-92-2	—	—	—	0.29±0.14	香蕉果香
丙烯酸正丁酯2-propenoic acid, butyl ester	141-32-	—	—	—	0.37±0.21	果香味
其他类						
苯benzene	71-43-2	1.14±0.16	2.07±0.43	—	—	苦杏仁香气
苯乙腈benzyl nitrile	140-29-4	—	—	0.08±0.02	0.26±0.10	苦杏仁气味
3-甲基丁醛butanal, 3-methyl-, oxime	626-90-4	2.78±1.05	2.15±1.25	0.24±0.16	0.91±0.12	桃子香气
吲哚indole	120-72-9	2.68±0.74	4.57±2.53	0.38±0.04	—	花香气

说明：“—”表示未检出。

50 个核心共有 DEGs, 或参与关键生物学调控; 其中跨种比较组合“BB vs HX”组特异 DEGs 最多 (542 个), 转录特征差异独特。KEGG 富集 (图 5C) 表明: DEGs 显著富集于 20 条通路, 并集中于萜类骨架合成、类胡萝卜素合成等花香代谢关键途径。

2.2.2 花香相关通路 DEGs 表达量差异分析 基于功能注释筛选花香合成相关 DEGs, 热图显示各品种间基因表达存在差异 (图 6)。萜类骨架生物合成通路富集 DEGs 最多 (45 个), 其余依次为苯丙氨酸-酪氨酸-色氨酸生物合成 (33 个)、苯丙氨酸代谢 (27 个)、类胡萝卜素合成 (24 个)、单萜类合成 (11 个) 及柠檬烯和蒎烯降解通路 (8 个)。白麻与红麻种间表达分化明显, 种内品种表达模式相近。白麻富集大量苯丙氨酸通路 DEGs, 可能主要依托莽草酸途径合成芳香族前体进而积累香气组分; 红麻偏好单萜合成与柠檬烯、蒎烯降解通路, 这可能是其萜类物质丰富的主因。所有品种均高度富集萜类骨架合成通路且品种间差异突出, 该通路为花香物质合成的核心供给基础, 其基因表达差异是不同品种花香分化的重要分子根源。

2.2.3 MVA 和 MEP 途径分析 萜类骨架生物合成通路是罗布麻花香合成的核心基础, 共富集 45 个 DEGs (涉及 33 种酶), 其中 MVA 和 MEP 途径是萜类前体合成的关键途径, 涉及 15 种酶及 14 个 DEGs (图 7)。白麻在两途径中的基因表达整体强于红麻: ‘火羽白日生’以 MVA 途径的 *ACAT*、*HMGCS*、*HMGCR* 酶基因表达为主, ‘星灯’则 MEP 途径的 *DXS*、*ispF* (Api03G017090) 酶基因表达更高。红麻多数基因表达量低于白麻, 但 ‘反卷云边’的 *HMGCR* 酶基因 (Api07G009240, FPKM=373.69) 为该通路最高, 推测其对该品种花香合成至关重要; ‘玉叠’的关键基因为 *ACAT* (Api02G000320, FPKM=62.33) 和 *DXS* (Api04G009250, FPKM=63.89)。4 个品种通过差异表达关键基因调控酶活性, 生成萜类通用前体

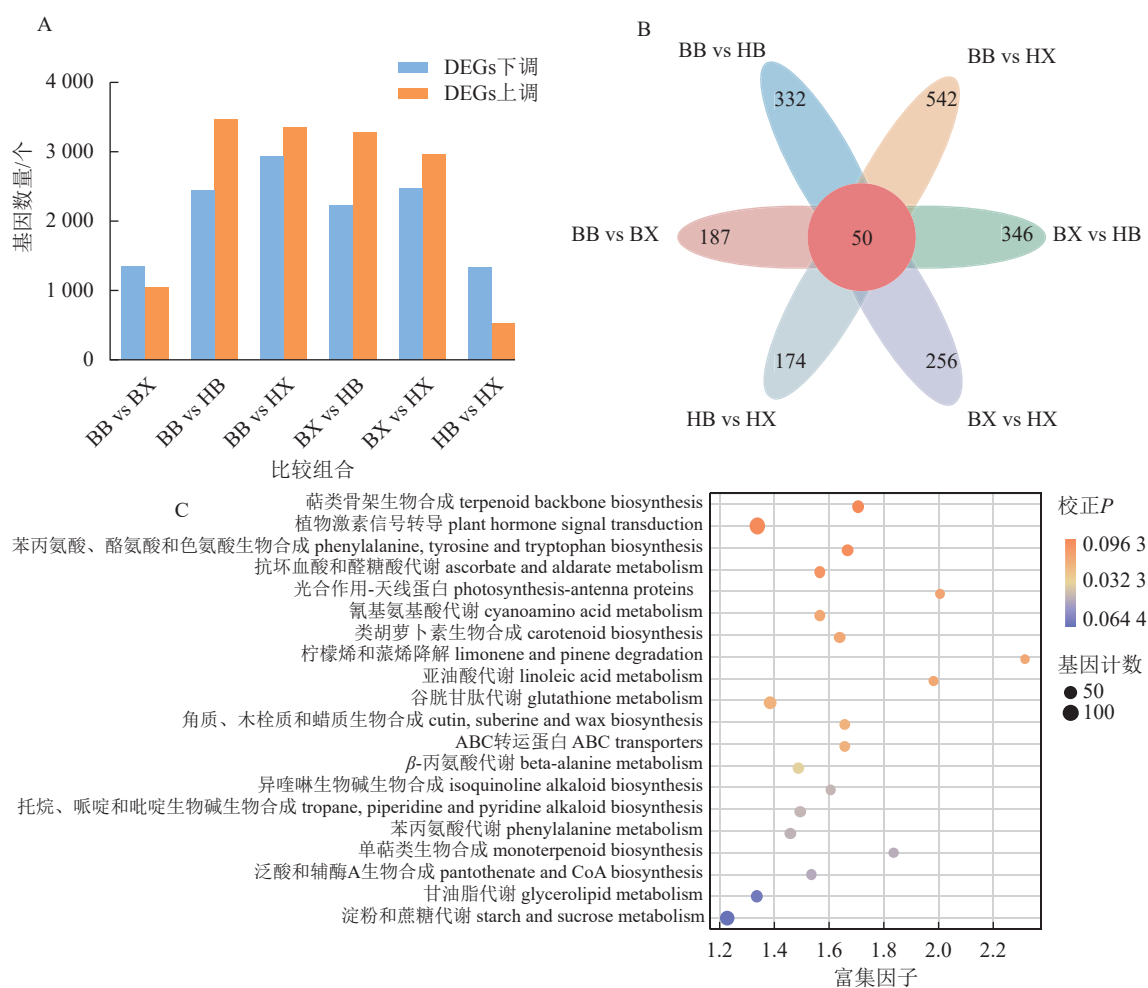


图 5 转录组 DEGs 分析
BB. ‘火羽白日生’; BX. ‘星灯’; HB. ‘玉叠’; HX. ‘反卷云边’。

图 5 转录组 DEGs 分析
Figure 5 Analysis of differentially expressed genes in transcriptome



图中基因编号对应白麻参考基因组注释编号。

BB. ‘火羽白日生’；BX. ‘星灯’；HB. ‘玉叠’；HX. ‘反卷云边’。

图 6 6 个花香相关通路差异表达基因热图

Figure 6 Heatmap of differentially expressed genes in 6 flower fragrance-related pathways

IPP 和 DMAPP，后者进一步合成单萜、倍半萜等物质，为花香成分形成提供基础；基因表达差异影响通路效率，进而调控花香成分组成与释放。

2.2.4 实时荧光定量 PCR 验证 选取 8 个花香合成相关 DEGs 进行 qRT-PCR 验证，结果 (图 8) 显示：其表达趋势与转录组数据一致，证实转录组结果可信。

3 讨论

不同植物的花香组分在种类与含量上存在明显差异^[18]。本研究通过 HS-SPME-GC-MS 鉴定出 76 种挥发性化合物，萜类数量最多，与荷花 *Nelumbo spp.*^[19]、牡丹 *Paeonia lactiflora*^[20] 等一致。PCA 和 OPLS-DA 分析证实，罗布麻种间花香差异显著，且白麻品种间差异小于红麻。63 种花香物质中，白麻以水杨酸甲酯等酯类为主，该成分可抑制烷烃合成、提升低阈值香气化合物占比，与百合 *Lilium spp.*^[21]、郁金香 *Tulipa spp.*^[22] 研究一致，也解释了白麻烷烃类物质较少的现象；红麻则富集苯乙酮、苯

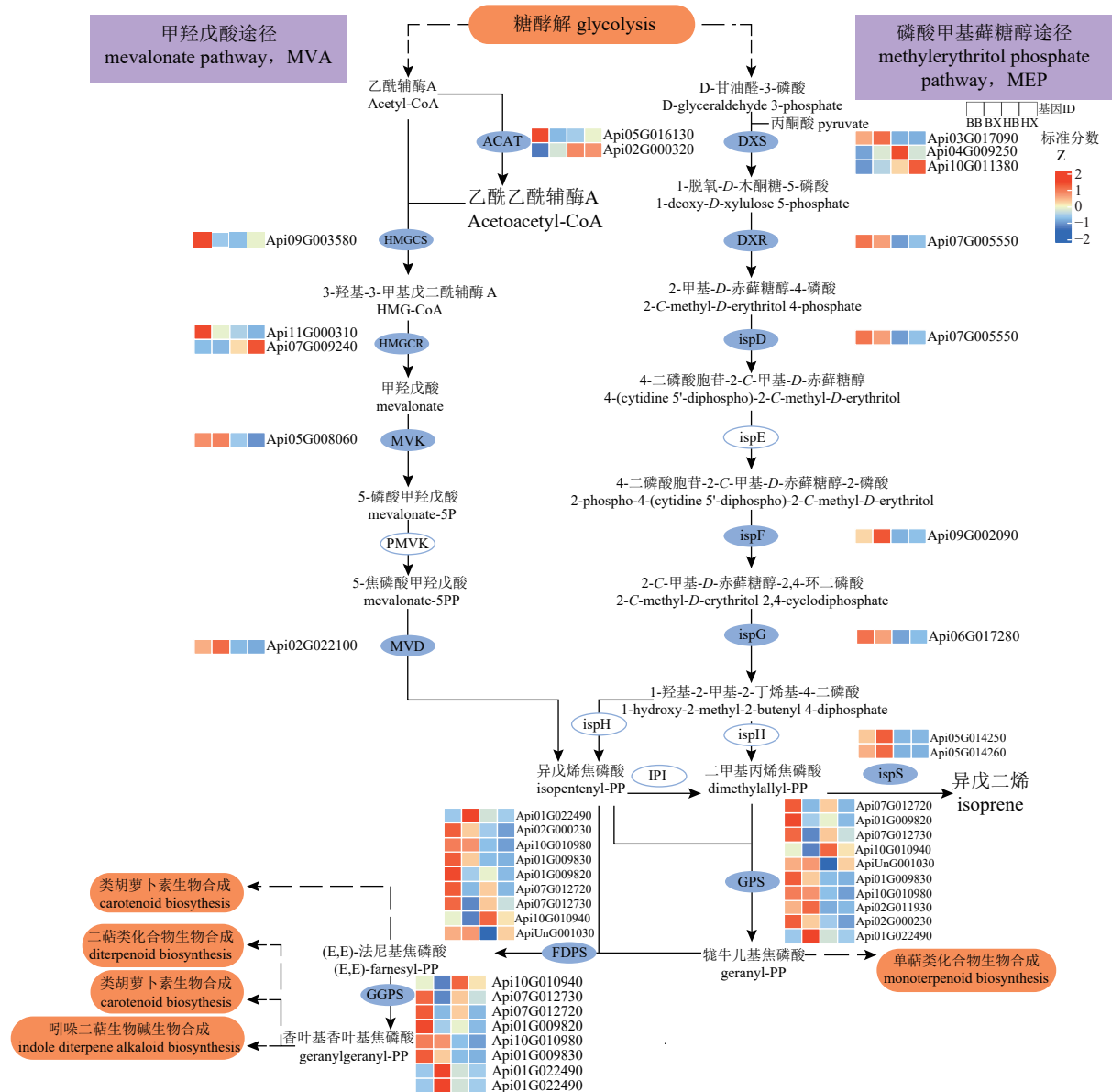
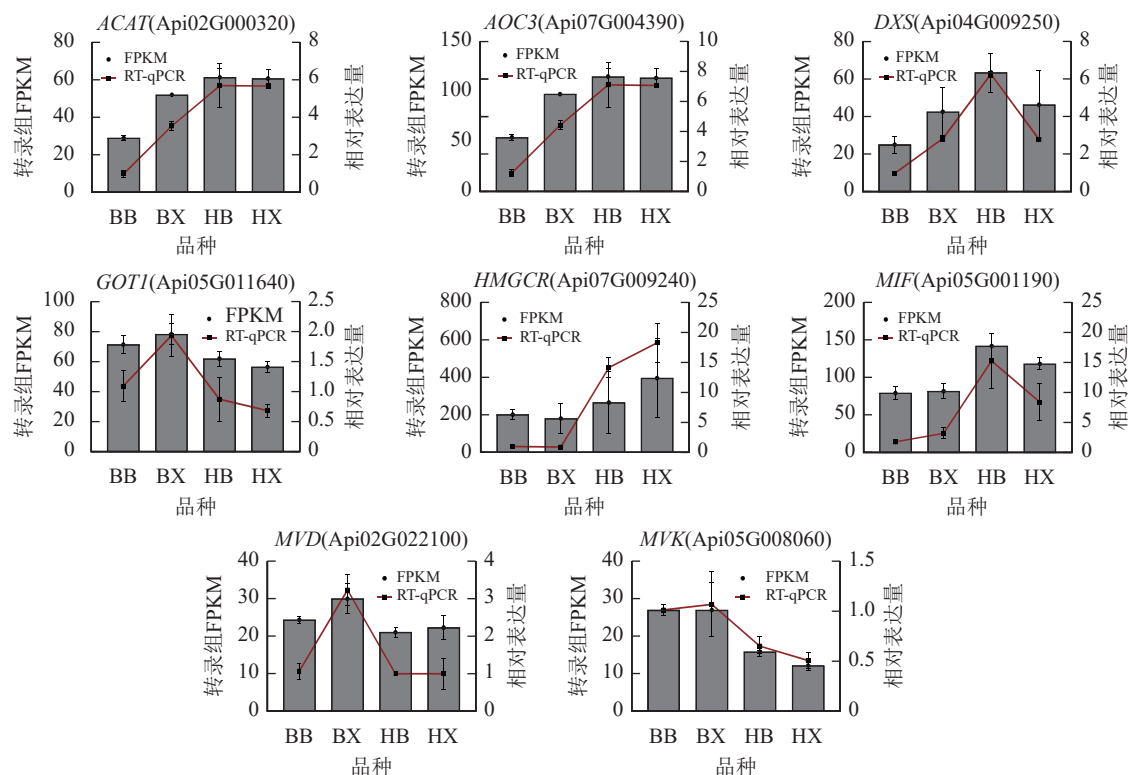


图 7 甲羟戊酸途径和甲基赤藓醇磷酸途径通路分析

Figure 7 Analysis of mevalonic acid pathway and methylerythritol phosphate pathway

乙醛等酮醛类物质，既往报道红麻干燥花挥发油以脂肪酸为主^[23]，推测与干燥、蒸馏处理导致易挥发酮醛类大量散失有关。红麻中 β -榄香烯、石竹烯等萜类虽挥发量低，但气味阈值低，可构成花香“基调”与“层次感”，这与茉莉 *Jasminum sambac*^[24] 中萜类的作用一致，其组成差异是红白麻及红麻品种间香型分化的关键诱因。综上，罗布麻不同类型与品种凭借挥发性组分组成丰度差异形成鲜明香型特征，可为特色芳香资源挖掘、深加工利用及优质种质选育提供理论支撑。本研究因未添加内标，暂未计算香气活度值(OAV)。后续研究可通过引入内标实现花香物质的半定量或绝对定量，进而计算 OAV，从感官贡献度的角度并对各花香物质进行排序，为深入探究其花香物质特征及形成机制提供理论参考。

萜类骨架生物合成通路 DEGs 显著富集，而萜类化合物是植物花香重要组成^[25]。该通路通过 MVA 和 MEP 途径提供萜类合成前体，二者的代谢流量是花香合成强度的关键限速步骤，其酶活性受基因表达的精密调控^[26]。比如，在玫瑰 *Rose rugosa*、薰衣草 *Lavandula angustifolia* 等花卉中萜类骨架生物



图中基因编号对应白麻参考基因组注释编号。

BB. ‘火羽白日生’；BX. ‘星灯’；HB. ‘玉叠’；HX. ‘反卷云边’。

图 8 8 个花香相关基因的 RT-qPCR 分析

Figure 8 RT-qPCR analysis of 8 floral-related genes

合成通路为花香主要物质香叶醇(单萜类)和 β -石竹烯(倍半萜类)等提供了前体物质^[10,26]。在罗布麻中, ‘火羽白日生’显著上调 MVA 途径结构基因 *ACAT*、*HMGR*、*HMGR*(Api11G000310)的表达水平, ‘星灯’则显著上调 MEP 途径中 *DXS*(Api03G017090)、*ispF* 等基因的表达,牡丹^[27]相关研究也证实此类基因差异表达与单萜、倍半萜积累密切相关,也解释了‘星灯’中反式- β -罗勒烯、罗勒烯异构体等物质含量高于‘火羽白日生’的原因。王振昱^[28]已在薰衣草中证明 *DXS* 是花香合成的关键基因,它能促进单萜类化合物的生物合成,这解释了‘玉叠’中柠檬烯、蒎烯等单萜类花香化合物的特殊存在。‘反卷云边’表现出 *HMGR*(Api07G009240)的高表达,SHANG 等^[29]在紫枝玫瑰 *R. rugosa* ‘Zizhi’和无刺蔷薇 *R. multiflora* ‘Wuci’中发现了这一基因家族的扩张促进 MVA 途径化合物合成,因此该基因的高表达可能是‘反卷云边’中 γ -榄香烯存在的原因。MVA 途径在细胞质中产生 IPP,作为底物生成石竹烯、榄香烯、红没药烯、古巴烯、大根香叶烯等低挥发、低气味阈值的倍半萜化合物,它们构成沉稳持久的花香基调;MEP 途径则发生在质体中,生成的 IPP 和 DMAPP 作为底物最终合成罗勒烯、柠檬烯、蒎烯等单萜类花香化合物。综上,MVA/MEP 途径关键基因的表达差异最终塑造了不同罗布麻品种独特的萜类香型特征。

除萜类骨架生物合成通路外,类胡萝卜素生物合成和单萜类生物合成也是罗布麻花香合成的重要通路,已被证明参与了金银花 *Lonicera japonica* 花香的合成^[30]。此外,苯丙氨酸代谢及苯丙氨酸-酪氨酸和色氨酸生物合成通路也在罗布麻中被显著富集,ZHOU 等^[31]在研究巨花蔷薇时发现相同的结果,并证明这 2 个通路的富集促进以苯丙氨酸为前体的苯丙烷类花香物质(如苯乙醇、苯甲醛等)的合成。多种花香通路的共同作用使得罗布麻拥有丰富的香气资源。

4 结论

本研究在 4 个罗布麻品种中共鉴定出 76 种挥发性成分,其中 63 种成分具有花香活性。2 个白麻品种香气组成相近,以水杨酸甲酯为主;红麻“玉叠”与“反卷云边”则分别富集苯乙醛与苯乙酮。萜类为红白麻差异组分中最丰富的类别,其香气分化与 MVA/MEP 途径基因表达差异密切相关。白麻酯类香

气清新柔和, 适宜作为茶饮香型改良原料; 红麻萜类物质丰富, 在芳香精油选育中具备良好应用潜力。

5 参考文献

- [1] 王文静, 吕思佳, 汪庆昊, 等. 植物花香物质代谢与调控研究进展[J]. *分子植物育种*, 2021, **19**(22): 7612–7617. WANG Wenjing, LÜ Sijia, WANG Qinghao, *et al.* Research advance on the metabolism and regulation of plant floral fragrance[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2021, **19**(22): 7612–7617. DOI: [10.13271/j.mpb.019.007612](https://doi.org/10.13271/j.mpb.019.007612).
- [2] 金蕾, 张大生, 刘卓星, 等. 植物花香产生的代谢途径和分子机制研究进展[J]. *江苏农业科学*, 2020, **48**(23): 51–59. JIN Lei, ZHANG Dasheng, LIU Zhuoxing, *et al.* Research progress on metabolic pathways and molecular mechanisms of floral scent production in plants[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2020, **48**(23): 51–59. DOI: [10.15889/j.issn.1002-1302.2020.23.010](https://doi.org/10.15889/j.issn.1002-1302.2020.23.010).
- [3] VRANOVA E, COMAN D, GRUISSEM W. Network analysis of the MVA and MEP pathways for isoprenoid synthesis[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2013, **64**: 665–700. DOI: [10.1146/annurev-arplant-050312-120116](https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050312-120116).
- [4] 韩占江, 赵晴晴, 姜黎. 药用植物罗布麻和白麻的耐盐特性研究[J]. *草地学报*, 2025, **33**(6): 1800–1806. HAN Zhanjiang, ZHAO Qingqing, JIANG Li. Study on salt tolerance characteristics of medicinal plants *Apocynum venetum* and *Apocynum pictum*[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2025, **33**(6): 1800–1806. DOI: [10.11733/j.issn.1007-0435.2025.06.010](https://doi.org/10.11733/j.issn.1007-0435.2025.06.010).
- [5] 刘晨阳, 张立萍, 郑威强, 等. 不同含水率对罗布麻力学特性及剥麻效果的影响[J]. *新疆农业科学*, 2024, **61**(11): 2797–2806. LIU Chenyang, ZHANG Liping, ZHENG Weiqiang, *et al.* Effects of different moisture contents on mechanical properties and retting effect of *Apocynum*[J]. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2024, **61**(11): 2797–2806. DOI: [10.6048/j.issn.1001-4330.2024.11.021](https://doi.org/10.6048/j.issn.1001-4330.2024.11.021).
- [6] JIANG Li, ZHAO Yu, JIANG Zijun, *et al.* Comprehensive analysis of element and metabolite content between the seeds of *Apocynum venetum* and *Apocynum pictum* provides new sights for the salt tolerance in *Apocynum*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2025, **16**: 1611975. DOI: [10.3389/fpls.2025.1611975](https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1611975).
- [7] 吕建荣. 罗布麻花叶精油化学成分分析与活性研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2007. LÜ Jianrong. *Analysis on Chemical Components and Activities of Essential Oil from Leaves and Flowers of Apocynum*[D]. Yangling: Northwest Agriculture and Forestry University, 2007.
- [8] 吴倩. 新疆两种罗布麻精油成分及活性研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2024. WU Qian. *Analysis of Chemical Components and Activity Studies on Essential oil of Apocynum hendersonii and Apocynum venetum from Xinjiang*[D]. Urumqi: Xinjiang Agricultural University, 2024. DOI: [10.27431/d.cnki.gxnyu.2024.000169](https://doi.org/10.27431/d.cnki.gxnyu.2024.000169).
- [9] 吕建荣, 马养民, 苏印泉, 等. 宁夏罗布麻鲜花挥发油化学成分分析[J]. *西北林学院学报*, 2007, **22**(4): 149–151, 166. LÜ Jianrong, MA Yangmin, SU Yinquan, *et al.* Analysis of chemical composition of volatile oil in flower of *Apocynum venetum* L. in Ningxia[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2007, **22**(4): 149–151, 166. DOI: [10.3969/j.issn.1001-7461.2007.04.038](https://doi.org/10.3969/j.issn.1001-7461.2007.04.038).
- [10] 赵艳侠, 张晶莹, 孙骏飞, 等. ‘重瓣红’玫瑰不同花发育阶段转录和代谢差异分析[J]. *生物技术通报*, 2023, **39**(3): 184–195. ZHAO Yanxia, ZHANG Jingying, SUN Junfei, *et al.* Analyses of transcription and metabolic differential in the flower development processes of *Rose rugosa* cv. ‘Plena’[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2023, **39**(3): 184–195. DOI: [10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2022-0729](https://doi.org/10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2022-0729).
- [11] 陈艺荃, 林榕燕, 孔兰, 等. 山茶花花香成分鉴定及相关基因的转录组分析[J]. *核农学报*, 2024, **38**(12): 2281–2293. CHEN Yiquan, LIN Rongyan, KONG Lan, *et al.* Identification of floral scent components and transcriptome analysis of related genes in *Camellia* spp.[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2024, **38**(12): 2281–2293. DOI: [10.11869/j.issn.1000-8551.2024.12.2281](https://doi.org/10.11869/j.issn.1000-8551.2024.12.2281).
- [12] 赵前. 芍药花香主要萜类合成关键基因的挖掘及功能解析[D]. 杨陵: 西北农林科技大学, 2025. ZHAO Qian. *Identification and Functional Analysis of Key Genes Involved in Major Terpenoid Biosynthesis in Herbaceous Peony*[D]. Yangling: Northwest Agriculture and Forestry University, 2025. DOI: [10.27409/d.cnki.gxbnu.2025.000009](https://doi.org/10.27409/d.cnki.gxbnu.2025.000009).
- [13] KIM D, LANGMEAD B, SALZBERG S L. HISAT: A fast spliced aligner with low memory requirements[J]. *Nature Methods*, 2015, **12**(4): 357–360. DOI: [10.1038/nmeth.3317](https://doi.org/10.1038/nmeth.3317).
- [14] PERTEA M, PERTEA G M, ANTONESCU C M, *et al.* StringTie enables improved reconstruction of a transcriptome from RNA-seq reads[J]. *Nature Biotechnology*, 2015, **33**(3): 290–295. DOI: [10.1038/nbt.3122](https://doi.org/10.1038/nbt.3122).
- [15] 李娴, 陈思思, 谢剑波. 杨树响应胶孢炭疽菌侵染的转录组学研究[J]. *北京林业大学学报*, 2024, **46**(4): 91–102. LI

- Xian, CHEN Sisi, XIE Jianbo. Transcriptome analysis of poplar leaves infected with *Colletotrichum gloeosporioides* [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2024, **46**(4): 91–102. DOI: [10.12171/j.1000-1522.20210481](https://doi.org/10.12171/j.1000-1522.20210481).
- [16] 张婷婷. 罗布麻基因功能分析体系构建及 *AvFLS* 基因家族分析[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2021. ZHANG Tingting. *Establishment of Gene Function Analysis System and Analysis of AvFLS Gene Family in Apocynum venetum* [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2021.
- [17] LIVAK K J, SCHMITTGEN T D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta C_t}$ method [J]. *Methods*, 2001, **25**(4): 402–408. DOI: [10.1006/meth.2001.1262](https://doi.org/10.1006/meth.2001.1262).
- [18] 胡桂婷, 杨丽媛, 任广兵, 等. 3种蜡梅属植物花香物质及白天释放节律[J]. *浙江农林大学学报*, 2025, **42**(1): 124–132. HU Guiting, YANG Liyuan, REN Guangbing, *et al.* Floral substances and daytime release rhythms of 3 *Chimonanthus* species [J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2025, **42**(1): 124–132. DOI: [10.11833/j.issn.2095-0756.20240266](https://doi.org/10.11833/j.issn.2095-0756.20240266).
- [19] WEI Haohui, ZHOU Xian, WANG Yizhou, *et al.* Screening of lotus aromatic raw materials based on flowering stages and floral organs [J]. *Horticultural Plant Journal*, 2025, **11**(5): 1943–1955. DOI: [10.1016/j.hpj.2025.07.002](https://doi.org/10.1016/j.hpj.2025.07.002).
- [20] ZHAO Qian, ZHANG Min, GU Lina, *et al.* Transcriptome and volatile compounds analyses of floral development provide insight into floral scent formation in *Paeonia lactiflora* ‘Wu Hua Long Yu’ [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2024, **15**: 1303156. DOI: [10.3389/fpls.2024.1303156](https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1303156).
- [21] 郑冉冉, 吴景芝, 谷志佳, 等. 玫瑰香味玫红百合和橙香味紫红花滇百合的花香成分研究[J]. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2021, **47**(1): 32–42. ZHENG Ranran, WU Jingzhi, GU Zhijia, *et al.* Study on the floral scent components of *Lilium amoenum* with rose fragrance and *Lilium bakerianum* var. *rubrum* with orange fragrance [J]. *Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences)*, 2021, **47**(1): 32–42. DOI: [10.3785/j.issn.1008-9209.2020.04.221](https://doi.org/10.3785/j.issn.1008-9209.2020.04.221).
- [22] 陈雨馨, 罗巧, 皮学娜, 等. 水杨酸甲酯和茉莉酸甲酯对郁金香花香挥发物的影响[J]. *华中农业大学学报*, 2025, **44**(5): 88–97. CHEN Yuxin, LUO Qiao, PI Xuena, *et al.* Effects of methyl salicylate and methyl jasmonate on floral volatile compounds of *Tulipa* spp. [J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2025, **44**(5): 88–97. DOI: [10.13300/j.cnki.hnlkxb.2025.05.009](https://doi.org/10.13300/j.cnki.hnlkxb.2025.05.009).
- [23] 陈龙, 王伟, 王如峰, 等. 罗布麻花中挥发性成分的气-质联用分析[J]. *中国中药杂志*, 2006, **31**(18): 1542–1543. CHEN Long, WANG Wei, WANG Rufeng, *et al.* Analysis of volatile components in flowers of *Apocynum* by gas chromatography-mass spectrometry [J]. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2006, **31**(18): 1542–1543. DOI: [10.3321/j.issn:1001-5302.2006.18.019](https://doi.org/10.3321/j.issn:1001-5302.2006.18.019).
- [24] ZHANG Jinglin, LI Juan, WANG Juan, *et al.* Characterization of aroma-active compounds in jasminum sambac concrete by aroma extract dilution analysis and odour activity value [J]. *Flavour and Fragrance Journal*, 2021, **36**(2): 197–206. DOI: [10.1002/ffj.3631](https://doi.org/10.1002/ffj.3631).
- [25] MUHLEMANN J K, KLEMPHEN A, DUDAREVA N. Floral volatiles: From biosynthesis to function [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2014, **37**(8): 1936–1949. DOI: [10.1111/pce.12314](https://doi.org/10.1111/pce.12314).
- [26] RAMYA M, JANG S, AN H R, *et al.* Volatile organic compounds from orchids: From synthesis and function to gene regulation [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, **21**(3): 1160. DOI: [10.3390/ijms21031160](https://doi.org/10.3390/ijms21031160).
- [27] ZHANG Yue, LI Chenyao, WANG Shu, *et al.* Transcriptome and volatile compounds profiling analyses provide insights into the molecular mechanism underlying the floral fragrance of tree peony [J]. *Industrial Crops and Products*, 2021, **162**: 113286. DOI: [10.1016/j.indcrop.2021.113286](https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2021.113286).
- [28] 王振昱. 薰衣草萜类花香合成关键酶 DXS, DXR 基因的功能验证[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2023. WANG Zhenyu. *Functional Verification of the Key Enzymes DXS and DXR Genes in the Synthesis of Terpenoid Floral Aroma from Lavender* [D]. Urumqi: Xinjiang Agricultural University, 2023.
- [29] SHANG Junzhong, FENG Dedang, LIU Heng, *et al.* Evolution of the biosynthetic pathways of terpene scent compounds in roses [J]. *Current Biology*, 2024, **34**(15): 3550–3563. DOI: [10.1016/j.cub.2024.06.075](https://doi.org/10.1016/j.cub.2024.06.075).
- [30] LI Jianjun, YU Xinjie, SHAN Qianru, *et al.* Integrated volatile metabolomic and transcriptomic analysis provides insights into the regulation of floral scents between two contrasting varieties of *Lonicera japonica* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, **13**: 989036. DOI: [10.3389/fpls.2022.989036](https://doi.org/10.3389/fpls.2022.989036).
- [31] ZHOU Lijun, WU Sihui, CHEN Yunyi, *et al.* Multi-omics analyzes of *Rosa gigantea* illuminate tea scent biosynthesis and release mechanisms [J]. *Nature Communications*, 2024, **15**(1): 8469. DOI: [10.1038/s41467-024-52782-9](https://doi.org/10.1038/s41467-024-52782-9).