

引用格式: 张莹莹, 郑天一, 王慧铃, 等. 葡萄主要香气物质遗传调控研究进展[J]. 西北植物学报, 2024, 44(5): 0836-0844. [ZHANG Y Y, ZHENG T Y, WANG H L, et al. Progress on genetic regulation of the major aroma substances in grape[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2024, 44(5): 0836-0844.] DOI:10.7606/j.issn.1000-4025.20230727

葡萄主要香气物质遗传调控研究进展

张莹莹^{1,2,3}, 郑天一^{1,2,3}, 王慧铃^{4,5,6}, 孙磊^{4,5,6}, 房玉林^{1,2,3}, 张克坤^{1,2,3*}

(1 西北农林科技大学 葡萄酒学院, 陕西杨凌 712100; 2 西北农林科技大学 合阳葡萄试验示范站, 陕西合阳 715300; 3 西北农林科技大学 宁夏贺兰山东麓葡萄酒试验示范站, 宁夏永宁 750104; 4 北京市农业科学院 林业果树研究所, 北京 100093; 5 北京市落叶果树工程技术研究中心, 北京 100097; 6 农业部华北地区园艺作物生物学与种质创制重点实验室, 北京 100097)

摘要 【目的】葡萄是重要的经济作物之一, 香气是构成葡萄果实品质的重要组成部分之一。葡萄香气复杂, 由包括萜烯类化合物、挥发性脂肪族化合物、芳香族化合物、吡嗪类化合物以及含硫化合物等多种化合物构成, 同时受多因素影响。遗传是影响其香气分布的主要因素, 选育不同香气类型的葡萄品种是目前重要的育种目标之一, 因此分析葡萄香气物质遗传模式是实现育种目标的基础。【评论】文章在综述葡萄香气测定方法的基础上, 对葡萄果实香气性状遗传规律、香气性状的 QTL 定位研究进行归纳与分析。【展望】以期解析葡萄香气遗传规律奠定理论支撑, 为葡萄香气性状定向育种提供参考。

关键词 葡萄; 香气; 测定方法; 遗传规律; QTL

中图分类号 Q943.2; S603.2 **文献标志码** A

Progress on genetic regulation of the major aroma substances in grape

ZHANG Yingying^{1,2,3}, ZHENG Tianyi^{1,2,3}, WANG Huiling^{4,5,6},
SUN Lei^{4,5,6}, FANG Yulin^{1,2,3}, ZHANG Kekun^{1,2,3*}

(1 College of Enology, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 Heyang Viti-Viniculture Station, Northwest A&F University, Heyang, Shaanxi 715300, China; 3 Ningxia Helan Mountain's East Foothill Wine Experiment and Demonstration Station, Northwest A&F University, Yongning, Ningxia 750104, China; 4 Institute of Forestry and Pomology, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100093, China; 5 Beijing Engineering Research Center for Deciduous Fruit Trees, Beijing 100097, China; 6 Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Horticultural Crops [North China], Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Beijing 100097, China)

Abstract [Objective] Grape is an important cash crop in China, and aroma is the major component of the grape fruit quality. Grape aroma is complex and composed of a variety of compounds, including terpenes, volatile aliphatic compounds, aromatic compounds, pyrazines, and sulfur-containing compounds. It is affected by multiple factors, where genetic regulation is the main factor affecting its aroma. Therefore, analyzing genetic regulation of grape aroma production provides a basis for achieving breeding goals. [Reviews] This paper reviewed the methods of grape aroma measurement, followed by summarizing and analyzing the genetic regulation and QTL mapping of grape aroma traits. [Prospect] This paper laid a theoretical foundation for analyzing genetic regulation of grape aroma and provided a reference for grape

收稿日期: 2023-11-14; 修改稿收到日期: 2024-01-26

基金项目: 国家自然科学基金项目(32001990); 国家葡萄产业技术体系项目(CARS-29-zp-6); 宁夏自治区重点研发计划项目(2022BBF02014)

作者简介: 张莹莹(1999—), 女, 硕士研究生, 主要从事葡萄研究。E-mail: 1453038332@qq.com

* 通信作者: 张克坤, 副教授, 主要从事葡萄香气调控研究。E-mail: zhangkekun1990@nwfau.edu.cn

aroma trait- directed breeding.

Key words grape; aroma; determination method; genetic law; QTL

葡萄是世界四大果树之一,在世界各地均有较大种植量。进入 21 世纪后,中国葡萄产业发展快速,葡萄栽培面积不断增加^[1]。葡萄果实味美多汁,同时具有保健作用,受到广大消费者的喜爱。按照其用途大致可以分为酿酒葡萄、鲜食葡萄、制干葡萄和砧木葡萄^[1-2]。葡萄品质研究是葡萄领域研究的热点,而葡萄品种香气是构成葡萄感官品质的主要因素之一^[3-6],人们对葡萄感官品质的要求随着人们生活质量的提高而不断提高,因此带有香味的品种具有更强的消费潜力和市场竞争能力。在最近几十年,葡萄香气一直是人们关注的领域^[7-8]。葡萄果实香气由多种酶在浆果中合成,因芳香化物的种类、含量和组成比例不同而呈现出不同香型。根据人们对不同化学结构香气成分的感官效果,水果香气可分为:果香型、甜香型、青香型、辛香型、木香型、醛香型等^[9]。香气物质以具有挥发性的游离态和不具有挥发性但可以转化为游离态和结合态 2 种状态存在,其中结合态香气成分是指通过糖苷键与单糖分子结合的香气化合物,包括香气糖苷和氨基酸衍生物 2 种,需要经过酸或者酶的水解才能转变为游离态^[10-12]。

葡萄香气由多种化合物组成,包括芳香族化合物、萜烯类化合物、挥发性脂肪族化合物、吡嗪类化合物、含硫化合物等^[8,13],各种不同含量的香气组分又可以组成不同类型的葡萄香型,按果实香味类型可分为玫瑰香型、草莓香型、无香型、麝香型、青草型和其他类型等^[14]。里那醇、橙花醇、香叶醇、香茅醇等萜烯类化合物是玫瑰型葡萄香气的主要特征物质。挥发性脂肪族化合物如乙酸乙酯、丁酸乙酯和 2-己烯酸乙酯等是草莓香型果实的主要特征物质。无香型果实则以少量的萜烯和醛醇香气化合物为主要香气物质,无香型果实香气特征不明显。不同香气化合物的含量差异会引起不同的嗅觉反应^[15]。明确香气物质的遗传调控规律是葡萄香气育种的必要前提。因此本文对葡萄香气物质测定方法进行归纳,并以此为基础对葡萄果实香气物质进行分析,总结不同类型香气物质的遗传规律,深入分析香气性状 QTL 研究,以期研究葡萄香气物质调控机制、香味性状定向育种提供理论依据。

1 葡萄果实香气组分的类型及特点

1.1 萜烯类芳香化合物

挥发性萜烯类化合物是植物香气中的重要组成

部分,为许多花卉、水果和草药香味的主要香气成分,具有重要的生态和生理功能,如抗氧化、抗病毒、消炎、止咳、镇痛等多种作用^[7,16]。葡萄萜烯类香气糖苷是葡萄品种香气成分的重要前体物质^[17]。此类化合物通常以糖或氨基酸配基的形式存在于葡萄果皮或葡萄果实的液泡中。在葡萄成熟及葡萄酒酿造过程中,香气糖苷发生水解并释放游离态品种香气成分^[18]。目前在葡萄及葡萄酒中已发现的萜烯类化合物有 70 多种,主要由萜醇、萜醚、萜烯及萜酸构成^[18]。萜烯类化合物是由异戊二烯结构单位所构成的,可根据其结构单位数的不同将萜烯分类为六大类:单萜(monoterpenes)、倍半萜(mesquiterpenes)、二萜(diterpenes)、三萜(triterpenoids)、四萜(tetraterpenes)和多萜(polyterpene)。其中,单萜和倍半萜是葡萄和葡萄酒香气中最重要的低分子量萜类化合物,而分子量较大的二萜和三萜不具有芳香特性^[7,18]。

萜烯来源于 2 种独立的生物合成途径,即胞质溶胶定位的甲羟戊酸(MVA)和质体定位的 2-C-甲基-D-赤藓糖醇-4-磷酸(MEP)途径,形成异戊烯基二磷酸(IPP)及其异构体二甲基烯丙基二磷酸(DMAPP)^[19]。异戊烯基二磷酸和二甲基烯丙基二磷酸是萜烯合成路径中的重要物质,可在不同酶类作用下形成牻牛儿基焦磷酸(GPP)、法尼基二磷酸(FPP)、牻牛儿基牻牛儿基焦磷酸(GGPP)等中间产物,牻牛儿基焦磷酸、法尼基二磷酸、牻牛儿基牻牛儿基焦磷酸再经一系列反应生成相应萜烯^[9]。1-脱氧木酮糖 5-磷酸合成酶(DXS)是 MEP 路径中第 1 个酶,可促进丙酮酸和 3-磷酸甘油醛生成 5-磷酸脱氧木酮糖^[9]。孙磊等^[20]研究发现,‘亚历山大’葡萄中,多个单萜合成路径相关基因在后期上调,促进单萜物质的生成,其中 *DXS3* 与单萜总量的积累密切相关。*MYB24* 是葡萄中参与萜类物质合成调控的重要基因。Zhang 等^[21]分别对高萜烯品种‘琼瑶浆’和低萜烯品种‘维欧尼’进行基因表达量分析,发现在所有 *TPS* 基因中,*MYB24* 与 *TPS35* 以及倍半萜合酶基因 *TPS10*、*TPS14* 和 *TPS07* 在 2 个品种中紧密共表达。后续研究表明,*MYB24* 可以与 *TPS* 基因启动子特异性结合,并直接激活 *TPS09* 和 *TPS35*,从而参与萜烯的合成^[21]。*VvWRKY70* 是葡萄中降异戊二烯物质合成途径的负调节因子,

可通过抑制降异戊二烯物质合成途径中 β -胡萝卜素羟化酶(VvBCH2)的表达抑制降异戊二烯的生成^[22]。除此之外,Li等^[23]研究发现,VvGATA(VIT_15s0024g00980)转录因子的表达谱与葡萄中单萜物质含量呈正相关,可能与葡萄中香气物质的转录调控存在重要关系。

1.1.1 单萜类芳香化合物

单萜会影响大多数水果的风味特征,并且提供不同水平的花香、柑橘香和草本香气,芳樟醇、香叶醇、橙花醇、香茅醇、里那醇和 α -松油醇则是单萜中令人愉悦香气的主要成分^[11,24-25]。例如(R)-芳樟醇具有花香,呈现木质薰衣草味,而(S)-芳樟醇带来的柑橘气味更加强烈,香叶醇具有强烈的玫瑰香气, α -松油醇可能会为花束带来桃子、茴香或果味^[18,26-27]。葡萄中单萜对果实的香气贡献最大,其含量由基因型决定,并受发育阶段、环境和管理的影响,主要以游离和结合形式存在,游离和结合的单萜形式的相对丰度因葡萄品种而异^[18,25,28]。单萜化合物结构多样,具有协同增效的特性,不同的单萜化合物相互混合后,它们各自的气味强度均有所增强,并且在相同浓度下,单一组分单萜的香气没有单萜混合物的香气强^[18]。单萜烯主要由葡萄中果皮和外果皮中的甲基赤藓糖-4-磷酸途径(MEP)合成,该过程需要萜烯合酶(TPS)和单萜醇 β -D-葡萄糖基转移酶进行催化^[25]。

1.1.2 倍半萜芳香化合物

与单萜相比,葡萄和葡萄酒中的倍半萜拥有较低的挥发性和较高的检测阈值,并且许多倍半萜的GC-MS洗脱时间和质谱非常相似,需要谨慎使用参考标准品来正确鉴定单个化合物,因此受到的关注较少^[7]。圆形酮,一种双环含氧倍半萜,作为红葡萄酒中“黑胡椒”香气属性的冲击香气化合物,目前引起了科学家们的注意,而在此之前,相关倍半萜 α -衣兰烯为预设“黑胡椒”香气水平的标记化合物^[27]。

葡萄倍半萜主要由碳氢化合物、酮、氧化物和醇组成,与单萜一样,倍半萜也由DMAPP和IPP合成^[7]。而单萜烯主要由MEP途径合成,倍半萜的生物合成被认为是通过胞质甲羟戊酸途径(MVA)发生的。倍半萜烯的直接前体分子是法尼基二磷酸(FPP),它由1个DMAPP分子和2个IPP合成。在葡萄中,MVA衍生和MEP衍生的DMAPP和IPP都掺入倍半萜合成中^[7]。

1.1.3 ^{13}C -去甲异戊二烯衍生物

^{13}C -去甲异戊二烯属于葡萄中的次生代谢产

物,是类胡萝卜素降解产物。类胡萝卜素分子具有高度共轭的双键结构,在葡萄转色后期被类胡萝卜素裂解双加氧酶(CCD)裂解,其中9,10键裂解是热力学最有利的氧化位点,从而产生 ^{13}C 亚单位^[27,29]。 ^{13}C -去甲异戊二烯与单萜一样,是碳的糖苷缀合物,在中性和芳香葡萄品种的浆果皮中均有存在^[27,29]。在所有的倍半萜化合物中 ^{13}C -去甲异戊二烯、 β -紫罗兰酮和 β -大马士革酮是黑比诺葡萄酒最重要的香气化合物,其中 β -大马士革酮表现出“煮熟的苹果”、“花香”和“木瓜香”的复杂气味,而 β -紫罗兰酮被描述为“紫罗兰香”、“木质香”和“覆盆子”的气味^[30-31],且含量通常随着葡萄成熟而增加^[29]。

1.2 挥发性脂肪族化合物

挥发性脂肪族化合物主要来源于脂肪酸代谢和氨基酸降解2种途径。脂肪酸代谢途径可分为脂氧合酶/氢过氧化物裂解酶(LOX-HPL)途径、 α -氧化、 β -氧化等路径。脂氧合酶/氢过氧化物裂解酶(LOX-HPL)途径是醛、醇、酯等挥发性脂肪族化合物的重要来源。在此途径中,LOX催化不饱和脂肪酸形成氢过氧化物,氢过氧化物再经过氧化物裂解酶(HPL)、乙醇脱氢酶(ADH)、醇酰基转移酶(AAT)作用,进一步生成相应的醛、醇和酯类^[32]。氨基酸代谢则是以芳香族氨基酸和脂肪族氨基酸为前体物质,代谢产物有醇类、醛类和酯类等物质^[33]。缬氨酸、丙氨酸、亮氨酸等脂肪族氨基酸是支链醇、醛、酯等物质的主要来源,可在转氨酶作用下形成酮酸^[23,34]。酮酸既经脱羧酶、乙醇脱氢酶、酯合成酶作用生成相应的酯类,也可与辅酶A(CoA)反应生成相应酰基CoA后再被AAT催化生成酯^[34]。目前在葡萄中参与合成挥发性脂肪族化合物的部分基因已被陆续分离鉴定。Ji等^[32]监测并对比了草莓香型品种‘巨峰’和玫瑰香型品种‘87-1’在生长发育过程中香气物质变化及相关基因的表达。研究发现脂肪酸去饱和酶基因(VvFAD2-1)、VvLOXO、VvFAD2-2、VvAAT在‘巨峰’和‘87-1’中的表达差异显著,其中VvAAT在‘87-1’中的低表达可能是‘87-1’中酯类化合物含量较低的原因^[32]。

挥发性脂肪族化合物主要包含丁酸乙酯、乙酸乙酯等酯类化合物,而酯类化合物是草莓香型葡萄的特征香气物质,主要存在于美洲种葡萄及其杂交后代品种^[35],通常具有果香或花香气味。如丁酸丁酯具有甜苹果味,乙酸异丁酯具有花香味,乙酸己酯具有甜味和香料味,异丁酸丁酯具有果香和草莓香,水杨酸甲酯具有冬青油香味^[17]。其中邻氨基苯甲

酸甲酯是‘康可’的特征香气物质^[35]。

1.3 芳香族化合物

芳香族化合物是指具有 1 个或多个苯环的烃及其衍生物,是一类重要的有机化合物,在自然界中广泛存在,主要有苯乙醇、苯乙醛、苯酚、愈创木酚、丁香酚、呋喃甲醛等^[12]。在农业和食品工业具有重要的作用,常被用作调味料和赋香原料,例如苯乙醇和苯乙醛都具有蜂蜜、玫瑰花等气味,愈创木酚具有木质味,香草醛具有香草味,丁香酚具有辛辣味,糠醛具有面包香和苦杏仁味^[12,36]。芳香族化合物主要源于氨基酸降解路径,以芳香族氨基酸为前体进行合成^[23]。

1.4 吡嗪类化合物

烷基和烷氧基吡嗪是食品中重要的香气化合物,特别是 3-烷基-2-甲氧基吡嗪一直倍受研究关注^[37]。3-烷基-2-甲氧基吡嗪是一类广泛的强效气味剂。它们通常具有极低的检测阈值,通常被描述为具有草本、绿色、植物和泥土的香气^[38-39]。在‘左山一’的挥发性香气中甲氧基吡嗪含量占比高,是该品种的主要香气成分^[40]。甲氧基吡嗪感官阈值极低,因此仅需少量就可以产生强烈的特征香气^[41]。这些化合物是构成‘赤霞珠’和‘佳美娜’等品种香气的组成部分^[38,42]。在‘长相思’、‘霞多丽’、‘赛美蓉’、‘品丽珠’、‘黑比诺’、‘雷司令’和‘西拉’等其他品种中也发现了少量的甲氧基吡嗪^[37,43]。甲氧基吡嗪过量会造成负面影响,适量甲氧基吡嗪是最为理想的^[42]。葡萄和葡萄酒中含量最丰富的甲氧基吡嗪是 3-异丁基-2-甲氧基吡嗪 (IBMP),这种化合物也是青椒的特征香气。3-异丙基-2-甲氧基吡嗪 (IPMP) 和 3-仲丁基-2-甲氧基吡嗪 (SBMP) 同属于甲氧基吡嗪,在葡萄和葡萄酒中含量丰富,但与 IBMP 不同,它们很难在葡萄浆果中被检测出来^[38]。吡嗪类化合物主要源于氨基酸降解途径,缬氨酸、亮氨酸、异亮氨酸均可作为甲氧基吡嗪类物质的前体^[44]。氨基酸代谢途径中,相关氨基酸与 1,2 二碳基化合物形成吡嗪酮类物质,再经邻甲基转移酶催化,发生甲基化作用,生成甲氧基吡嗪^[44]。

1.5 含硫化物

挥发性硫化物主要通过氨基酸降解路径合成^[44],既能引起强烈的恶臭,又能够产生令人愉悦的果味。它是百香果、黑醋栗、大蒜和芦笋等许多植物香气中不可或缺的一部分,也是蘑菇和葡萄酒的重要挥发性成分^[42,45-46]。葡萄酒中最常见的挥发性硫化物是硫醇、硫化氢、二甲基硫醇和甲硫酯,但含硫化物也是‘梅洛’、‘长相思’、‘雷司令’、‘赤霞

珠’和‘赛美蓉’等葡萄品种香气的重要贡献者^[42]。

2 香气测定方法

葡萄果实香气的测定方法随着科学技术水平的不断进步逐渐精进,同时为葡萄香气遗传分析奠定了坚实的技术基础。葡萄中香气物质的提取方法主要包括蒸馏萃取、液-液萃取、超临界萃取、固相萃取、微波萃取、固相微萃取和静态顶空萃取等^[47]。香气物质可以采用气相质谱联用法 (GC-MS)、气相色谱-嗅味分析 (GC-O)、气相色谱-火焰离子化检测器法 (GC-FID)、气相色谱-离子淌度谱 (GC-IMS) 和全二维气相色谱-飞行时间质谱 (GC×GC-TOFMS) 等方法其对测定分析成分和相应含量^[47-50],同时可以通过人力感官评定对葡萄进行定性分析。

秦欢等^[51]在对不同品种白葡萄表观品质进行比较分析时,以‘水晶葡萄’、‘白香蕉葡萄’和‘阳光玫瑰’3 个品种的成熟果实为材料,用 GC-MS 对香气物质进行检测,并进行不同香气物质的差异对比,发现‘水晶葡萄’和‘白香蕉葡萄’酯类香气物质含量较高,而‘阳光玫瑰’中则以单萜醇类为主要致香成分,表明不同品种白葡萄果实的香气成分具有明显差异,特征香气也存在一定差异,不同特征香气的果实能够带来不同的感官体验。于立志等^[52]将 GC-O 与 GC-MS 联用,鉴定‘巨峰’的香气成分,根据各香气化合物的香气特征和结构特征将其分类,并测定香气强度确定香气轮廓,进一步分析‘巨峰’葡萄特征香气的成分差异原因。相关研究证明 GC-FID 在测定并定量葡萄酒香气成分发挥作用,并为后续比较不同处理发酵的葡萄酒香气成分提供了数据支撑^[53]。谢林君等^[54]用 GC-IMS 比较不同砧木下瑞都红玉的生长情况和果实品质,从图谱可直观比较不同砧木葡萄之间挥发性成分的差异。GC×GC-TOFMS 在多残留分析中提供了前所未有的分离能力,常被用来检测白酒中的挥发性香气物质,极大扩展了以往一维色谱定量分析的能力^[55]。气相质谱联用仪不仅在葡萄相关领域香气成分的检测中发挥巨大作用,在其他领域香气成分检测中也不可或缺。

3 葡萄主要香气物质遗传特性分析

迄今为止,有关葡萄果实玫瑰型香气物质的遗传规律主要集中在高浓度萜类化合物的遗传研究中^[56]。研究表明,不同香气组分其遗传特性存在较大差异^[47]。苏莱曼等^[57]以玫瑰香型品系‘SP-10140’和草莓香型品系‘SP122’为亲本,对其产生的杂交群

体香气成分进行分析。研究表明,大多数芳香型物质很难遗传给后代,在葡萄香味杂交育种中,浓香型的品种更具优势。在植物遗传研究中,根据性状在分离群体中不同个体的表型差异,把性状分为数量性状和质量性状。数量性状通常由多个基因共同决定,在分离群体内变异呈连续性;质量性状通常由单基因决定,在遗传分离群体内变异呈不连续性^[58]。李明记等^[59]以毛葡萄、‘雷司令’、‘粉红玫瑰’为材料,研究毛葡萄和‘雷司令’、毛葡萄和‘粉红玫瑰’2个种间杂交组合后代芳香物质的遗传规律。结果表明,芳樟醇在后代中的有无是受1对单基因控制,且表现为质量性状遗传,后代呈1:1的分离比例,且除芳樟醇外的17种成分在后遗传代中表现为质量性状遗传且受1对或多对基因控制,同时存在13种成分受微效多基因控制,后代均表现为典型的数量性状遗传。李坤等^[60]则在‘红地球’×‘玫瑰香’种内杂交后代群体中发现芳樟醇没有发生分离,且表现为数量性状遗传。Wu等^[61]的试验中顺式-氧化芳樟醇在以‘亚历山大’为父本的杂交后代中1:1分离,而在以‘京秀’为父本的杂交后代中没有发生分离,说明部分萜类化合物在不同的杂交组合中也会出现不同的遗传方式。郭印山等^[62]以母本‘87-1’、父本‘9-22’为材料进行杂交,研究结果表明葡萄果实中香气物质含量是由多基因控制的数量性状,其中芳樟醇受外界环境影响较大,香叶醇、香叶酸受外界环境的影响较小,且香叶醇在杂交后代中超高亲率较高,在遗传效应上呈典型的增强变异。

Wu等^[61]分别以玫瑰香型的‘香妃’和‘亚历山大’为父本,以非玫瑰香型的‘京秀’为母本研究浆果挥发性化合物的遗传特性,研究结果表明,顺式-玫瑰醚、橙花醚、橙花醇、橙花醛、香叶醛和香叶酸等在2年内的杂交群体中都表现为典型的质量性状遗传,且分离比为1:1,杂交群体中的芳樟醇、香叶醇和 α -松油醇在半同胞群体中表现为典型的数量性状。Ruiz-García等^[63]以非玫瑰香品种和玫瑰香品种为材料进行杂交,试验结果表明,后代化合物中玫瑰醚和橙花醇受环境的影响更小,可能受1对或多对基因控制。Liu等^[64]通过研究‘北丰’和‘3-34’的杂交群体实验进一步证明玫瑰醚和橙花醇后代分离在很大程度上符合孟德尔遗传定律,后代中存在与不存在的分离模式通常符合3:1或1:1的比例,并表现出数量性状的连续变异。但氧化芳樟醇、芳樟醇、 α -萜品醇、香茅醇、香叶醇等化合物更可能受微效或多基因控制,表现为典型的数量性状遗传^[63]。

该结果与Wu等^[61]以及Liu等^[64]的结果相吻合。目前有关葡萄中其他香气物质遗传规律的研究较少,马娜^[35]通过分析葡萄品种‘着色香’和‘维多利亚’以及‘红地球’和‘金星无核’的杂交后代香气成分,与亲本香气成分进行对照,发现杂交后代香气物质广泛分离,邻氨基苯甲酸甲酯、 α -松油醇、对甲基苯乙酸乙酯、丁香酚、邻氨基苯甲酸乙酯和丁酸乙酯等6种草莓型特征香气的遗传符合孟德尔遗传定律。

4 葡萄主要香气物质调控位点的 QTL 定位研究

QTL定位成为许多物种研究中的一个热潮且发展迅速。QTL定位的理论基础是依据孟德尔的连锁遗传规律,用分子标记定位,本质上就是计算分子标记与QTL的连锁关系^[61]。随着QTL定位技术发展,葡萄中鉴定到的香气物质调控位点也逐步增多。

Lin等^[65]在郭印山等^[62]的研究基础上进一步研究发现遗传图谱,连锁群LG5上能够检测到1个控制游离芳樟醇、橙花醇和 α -松油醇含量的主效QTL,在LG10上检测到1个控制游离芳樟醇和 α -松油醇含量的稳定QTL。另外,在LG11和LG18上定位到2个新的稳定单萜(芳樟醇、橙花醇和 α -松油醇)含量QTL。主效QTL与基因1-脱氧-D-木酮糖-5-磷酸合酶基因(*VvDXS*)相关,同时1-脱氧-D-木酮糖-5-磷酸还原异构酶基因(*VvDXR*)、1-羟基-2-甲基-2-丁烯基-4-二磷酸还原酶基因(*VvHDR*)、萜类合成酶基因(*VvTPS*)等相关基因也控制葡萄果实的单萜积累,说明单萜化合物在葡萄中的积累与多个基因相关^[65]。Guillaumie等^[66]对‘赤霞珠’(CS)×‘Gloire de Montpellier’(RGM)的F₁后代进行定量性状位点(QTL)分析发现,*VvOMT3*和*VvOMT4*对甲氧基吡嗪具有调控作用。相比之下*VvOMT3*对IBMP的甲基化具有高度特异性和高效性,是IBMP生物合成的关键基因。在高浓度和低浓度的甲氧基吡嗪中*VvOMT3*的表达存在一定差异,目前影响其表达差异的原因尚不明确,后期可以进行更多的相关试验深入研究其表达过程。*VvOMT3*和*VvOMT4*的等位基因变异广泛存在于不同IBMP产量的葡萄品种之间,该类变异的基因位点可用于分子育种及辅助分子标记的开发。Koyama等^[67]将‘Campbell Early’(CE)×‘Muscat of Alexandria’(MA)的F₁代用作试验材料进行深入研究,在试验中发现,LG2上存在5种与去甲基戊二烯表达具有一致性的QTL,

同时 LG2 上的 *VvCCD4a* 和 *VvCCD4b* 是调控这些去甲异戊二烯的关键基因,调控范围包括去甲异戊二烯的相关表达模式、积累方法以及其功能表达。但是目前还需要进一步的研究验证这些基因或其他候选基因是否位于 QTL 区间内,并确定它们与浆果中去甲异戊二烯浓度的关系。基于该研究,Sun 等^[68]以玫瑰香型和非玫瑰香型的葡萄品种杂交的 F₁ 代为研究对象,利用全基因组关联研究(GWAS)筛选有关去甲异戊二烯的单核苷酸多态性(SNP)位点发现,与 6-甲基-5-庚烯-2-酮, β -环柠檬醛和香叶丙酮相关的显著 SNP 位点均位于 5 号染色体上,与 β -大马士革酮相关的显著 SNP 位点位于 10 号染色体上,与¹³C-去甲异戊二烯和总去甲异戊二烯相关的显著 SNP 位点集中在 11 号染色体上,而在所有显著的 SNP 位点中位于编码序列的 SNP 与候选基因 *VvDXS1*、*VvGGPPS* 和 *VvLOX* 大致相同。

‘Campbell Early’(CE)属于以酯类为特征香气物质的草莓香型葡萄品种,控制该品种主要香气化合物的基因位于多个 QTL,说明酯类挥发性香气化合物主要由多个位点共同作用进行调节,属于多基因遗传^[67]。同时在 LG12 上检测到甲吡喃烷的特定 QTL,在 LG3 上检测到邻氨基苯乙酮的 QTL。葡萄中有关酯类挥发性化合物的遗传分析目前较少,而在草莓中的研究较多^[69]。在野生草莓中进行 QTL 分析^[70],发现 LG5 上存在主要控制 9 种关键酯类香气物质的 QTL,包括提供草莓型香气的 2-氨基苯甲酸甲酯、草本香气的肉豆蔻乙酸酯等酯类物质;LG7 的顶部对应 2-氨基苯甲酸甲酯的调控,同时还存在 4 个主要调控长酯积累的 QTL。Rey-Serra 等^[69]通过研究栽培草莓种群,发现其种群香气遗传规律,如种群后代的 LG4A(Hexanoate_4A)上存在一些共同调控己酸酯基的 QTL,在 LG6A(Acetate_6A 和 Octyl_6A)上存在共同调控乙酸酯和辛基的 QTL,或在 LG7B(Methyl_7B)上具有调控相同甲基的酯的 QTL。

‘CE’浆果中存在以苯乙醇为代表的芳香族化合物,观察苯乙醇在‘CE’×‘MA’的双亲种群中的遗传规律可发现苯乙醇在双亲种群中比在 CE 中的平均浓度更高,并有助于葡萄呈现花香特征香气。其遗传也属于多基因遗传,受多个位点 QTL 调控^[67]。马娜^[35]对杂交后代进一步位于 QTL 定位,发现调控典型草莓型特征香气的基因位于‘着色香’×‘维多利亚’杂交群体的 LG3、LG8、LG9、LG11、LG18 上,

而在杂交群体‘红地球’×‘金星无核’中则位于 LG1、LG6、LG7、LG13、LG16、LG19 上,由试验结果可以看出 2 个杂交后代种群中的主要遗传香气物质有较大差异。葡萄中有关芳香化合物的研究鲜见报道,但在园艺作物中常用 QTL 定位分析,从而锁定与香气性状相关的基因区间,并对其进行进一步研究以调控香气性状。

5 展 望

葡萄香气是葡萄风味与品质构成的重要指标之一,是品质多样化的特征物质,筛选培育不同香气风味的葡萄品种对葡萄产业的发展具有重要意义。研究葡萄香气物质的遗传模式将为其育种提供理论依据,从而实现对葡萄新品种的高效选育。前人的研究中,与玫瑰香型有关的萜烯类化合物的相关研究较多,但其他香气物质的遗传规律研究鲜见报道。酯类化合物是美洲葡萄的主要香气成分,通常呈果香、花香气味。吡嗪类化合物是中性香气,在葡萄中广泛存在并提供草木香气,芳香族化合物由多基因共同调控,目前相关研究还较少。随着研究技术手段进步,近年来不同的研究表明:香气大多属于数量性状,并且有的香气物质会在不同的杂交后代中发生性状分离。香气物质的变异主要来自遗传效应,部分香气物质受环境影响较大,芳樟醇和香叶醇的遗传则较为稳定,受环境影响较小。香气遗传调控网络的研究将是未来葡萄香气性状研究的重要内容。

有关香气物质遗传调控的试验方法在不断完善,建立多个世代群体为研究对象的遗传分析模型,挖掘不同香气物质遗传的关键基因并构建葡萄数量性状的主基因-多基因相互作用的遗传分析模型,对葡萄香气育种具有重要的指导作用。随测序技术的发展,用全基因组重测序技术进行 QTL 定位具有更大的优势,该方法开发的分子标记数量多,将葡萄的香气性状与分子标记相结合,用 QTL 把对应的控制香气性状的基因定位到基因连锁群上,进而定位到染色体上实现更精细的 QTL 定位。目标基因定位后,对目标基因的调控将成为葡萄香气研究的重心,为改善葡萄风味及改变其他园艺植物的香味提供可能。生物合成学是近年来的研究热点,将其应用于香气物质研究,可以在微生物体系中对香气合成路径中的相关基因进行表征、鉴定,以明确部分香气物质合成通路,从而为实现葡萄香气性状定向育种奠定基础,也为葡萄的香气遗传研究提供新思路。

参考文献:

- [1] 李小红, 李运景, 马晓青, 等. 我国葡萄产业发展现状与展望[J]. 中国南方果树, 2021, 50(5): 161-166.
LI X H, LI Y J, MA X Q, *et al.* Present situation and prospect of grape industry development in China[J]. *South China Fruits*, 2021, 50(5): 161-166.
- [2] 刘俊, 晁无疾, 亓桂梅, 等. 蓬勃发展的中国葡萄产业[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2020(1): 1-8.
LIU J, CHAO W J, QI G M, *et al.* Booming development of Chinese grape industry[J]. *Sino-Overseas Grapevine & Wine*, 2020(1): 1-8.
- [3] 赵益梅, 刘伟强, 崔萍, 等. 贺兰山东麓‘马瑟兰’葡萄果实花色苷和原花色苷特性分析[J]. 西北植物学报, 2023, 43(10): 1683-1693.
ZHAO Y M, LIU W Q, CUI P, *et al.* Analysis of anthocyanin and proanthocyanidin characteristics of ‘Marselan’ wine grapes in the eastern foot of Helan Mountain[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2023, 43(10): 1683-1693.
- [4] 王艳蒙, 麦斯乐, 韩守安, 等. 植物生长调节剂对‘火焰无核’葡萄果实着色及品质的影响[J]. 西北植物学报, 2023, 43(12): 2060-2069.
WANG Y M, MAI S L, HAN S A, *et al.* Effect of plant growth regulators on fruit coloration and quality of the ‘Flame Seedless’ grape berry[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2023, 43(12): 2060-2069.
- [5] 冯蕊, 张晓煜, 李芳红, 等. 贺兰山东麓酿酒葡萄品质成分对气象因子的响应特征[J]. 西北植物学报, 2022, 42(8): 1363-1372.
FENG R, ZHANG X Y, LI F H, *et al.* Response of quality components of wine grape in the eastern foothills of Helan Mountain to meteorological factors[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, 42(8): 1363-1372.
- [6] 张雯, 马依努尔·加马力, 王敏, 等. 不同葡萄品种果肉质地和细胞结构及生理指标分析[J]. 西北植物学报, 2022, 42(11): 1870-1879.
ZHANG W, Mayinur Jiamali, WANG M, *et al.* Analysis on the flesh texture, cell architecture and its physiological characteristics of different grape varieties[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, 42(11): 1870-1879.
- [7] LIN J, MASSONNET M, CANTU D. The genetic basis of grape and wine aroma[J]. *Horticulture Research*, 2019, 6: 81.
- [8] 高媛. 葡萄果实降异戊二烯烯积累规律及调控机制研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2016.
- [9] 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 J L, ZHOU X Z, *et al.* Advances in identification and biosynthetic pathway of key aroma in fruits[J]. *Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology*, 2016, 16(1): 211-218.
- [10] 董经崇, 胡文效, 邱磊, 等. ‘玫瑰香’葡萄皮游离态和结合态香气成分分析[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2022(4): 14-22.
DONG J C, HU W X, QIU L, *et al.* Analysis of free and combined aroma components in ‘Muscat Hamburg’ grape skin[J]. *Sino-Overseas Grapevine & Wine*, 2022(4): 14-22.
- [11] ILC T, WERCK-REICHHART D, NAVROT N. Meta-analysis of the core aroma components of grape and wine aroma[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1472.
- [12] 朱骏驰. 草莓香型葡萄香气物质 QTL 精细定位及相关基因的筛选[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2019.
- [13] 刘政海, 董志刚, 李晓梅, 等. 霞多丽葡萄营养系果实中酚类和香气物质研究[J]. 食品与发酵工业, 2022, 48(20): 64-69.
LIU Z H, DONG Z G, LI X M, *et al.* Studies on phenols and aroma of the clonal Chardonnay grape[J]. *Food and Fermentation Industries*, 2022, 48(20): 64-69.
- [14] 陆昱颖, 万然, 樊秀彩, 等. 中国和 UPOV、日本葡萄品种 DUS 测试指南比较分析[J]. 果树学报, 2023, 40(2): 363-375.
LU Y Y, WAN R, FAN X C, *et al.* Comparative analysis of test guidelines for distinctness, uniformity and stability of grapevine (*Vitis* L.) formulated by China, UPOV and Japan[J]. *Journal of Fruit Science*, 2023, 40(2): 363-375.
- [15] 王勇, 孙锋, 李玉玲, 等. 27 份葡萄品种资源香味性状鉴定研究[J]. 植物遗传资源学报, 2023, 24(5): 1355-1366.
WANG Y, SUN F, LI Y L, *et al.* Deciphering the aroma profiles of 27 grape varieties resources[J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2023, 24(5): 1355-1366.
- [16] 代瑶, 郭阿君. 含萜烯类挥发物物质植物在森林康养中的保健作用[J]. 现代园艺, 2021, 44(23): 39-40.
DAI Y, GUO A J. Health care function of plants containing terpene volatiles in forest health care[J]. *Contemporary Horticulture*, 2021, 44(23): 39-40.
- [17] 刘吉彬. 葡萄萜烯类香气糖苷的质谱分析研究[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2017.
- [18] 刘若瑾. 葡萄单萜遗传规律及全基因组单标记关联分析[D]. 北京: 北京林业大学, 2020.
- [19] WANG W, FENG J, WEI L L, *et al.* Transcriptomics integrated with free and bound terpenoid aroma profiling during ‘Shine Muscat’ (*Vitis labrusca* × *V. vinifera*) grape berry development reveals coordinate regulation of MEP pathway and terpene synthase gene expression[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2021, 69(4): 1413-1429.
- [20] 孙磊, 朱保庆, 孙晓荣, 等. ‘亚历山大’葡萄果实单萜生物合成相关基因转录及萜类物质积累规律[J]. 中国农业科学, 2014, 47(7): 1379-1386.
SUN L, ZHU B Q, SUN X R, *et al.* Terpenes biosynthesis related gene transcript profiles and terpenes accumulation of ‘Alexandria’ grape[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, 47(7): 1379-1386.
- [21] ZHANG C, DAI Z W, FERRIER T, *et al.* MYB24 orchestrates terpene and flavonol metabolism as light responses to anthocyanin depletion in variegated grape berries[J]. *The Plant Cell*, 2023, 35(12): 4238-4265.
- [22] WEI Y, MENG N, WANG Y C, *et al.* Transcription factor VvWRKY70 inhibits both norisoprenoid and flavonol biosyn-

- thesis in grape[J]. *Plant Physiology*, 2023, 193(3): 2055-2070.
- [23] LI Y Z, HE L L, SONG Y H, *et al.* Comprehensive study of volatile compounds and transcriptome data providing genes for grape aroma[J]. *BMC Plant Biology*, 2023, 23(1): 171.
- [24] DONG F, FAN Q, SU X G, *et al.* Plant-derived enzymes producing chiral aroma compounds and potential application [J]. *Phyton-international Journal of Experimental Botany*, 2023, 92(2): 383-398.
- [25] YUE X F, LIU S Q, WEI S C, *et al.* Transcriptomic and metabolic analyses provide new insights into the effects of exogenous sucrose on monoterpene synthesis in 'Muscat Hamburg' grapes[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2021, 69(14): 4164-4176.
- [26] YANG X X, GUO Y S, ZHU J C, *et al.* Associations between the α -terpineol synthase gene and α -terpineol content in different grapevine varieties[J]. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 2017, 31(6): 1100-1105.
- [27] BLACK C A, PARKER M, SIEBERT T E, *et al.* Terpenoids and their role in wine flavour: Recent advances[J]. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 2015, 21: 582-600.
- [28] ZHOU X M, LIU S Y, GAO W P, *et al.* Monoterpenoids evolution and MEP pathway gene expression profiles in seven table grape varieties[J]. *Plants*, 2022, 11(16): 2143.
- [29] LONGO R, CAREW A, SAWYER S, *et al.* A review on the aroma composition of *Vitis vinifera* L. Pinot Noir wines: Origins and influencing factors[J]. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 2021, 61(10): 1589-1604.
- [30] MENG N, WEI Y, GAO Y, *et al.* Characterization of transcriptional expression and regulation of carotenoid cleavage dioxygenase 4b in grapes[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 483.
- [31] ASPROUDI A, FERRANDINO A, BONELLO F, *et al.* Key norisoprenoid compounds in wines from early-harvested grapes in view of climate change[J]. *Food Chemistry*, 2018, 268: 143-152.
- [32] JI X H, WANG B L, WANG X D, *et al.* Differences of aroma development and metabolic pathway gene expression between Kyoho and 87-1 grapes[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2021, 20(6): 1525-1539.
- [33] 秦智. 基于转录组测序和 QTL 定位的草莓香型葡萄香气相关基因挖掘[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2021.
- [34] 熊榆. 延后栽培对葡萄果实常规品质与挥发性香气物质影响[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2021.
- [35] 马娜. 草莓香型葡萄果实香气物质 QTL 定位及候选基因分析[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2019
- [36] WU S J, ZHU Z J, CHEN M F, *et al.* Comparison of neuroprotection and regulating properties on gut microbiota between selenopeptide val-pro-arg-lys-leu-semet and its native peptide val-pro-arg-lys-leu-met *in vitro* and *in vivo*[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2023, 71(32): 12203-12215.
- [37] ZAMOLO F, WÜST M. 3-alkyl-2-methoxypyrazines: Overview of their occurrence, biosynthesis and distribution in edible plants[J]. *ChemBiochem: A European Journal of Chemical Biology*, 2023, 24(19): e202300362.
- [38] LEI Y J, XIE S, GUAN X Q, *et al.* Methoxypyrazines biosynthesis and metabolism in grape: A review[J]. *Food Chemistry*, 2018, 245: 1141-1147.
- [39] ZHAO X F, JU Y L, WEI X F, *et al.* Significance and transformation of 3-alkyl-2-methoxypyrazines through grapes to wine: Olfactory properties, metabolism, biochemical regulation, and the HP-MP cycle[J]. *Molecules*, 2019, 24(24): 4598.
- [40] LIU B, XU X Q, CAI J, *et al.* The free and enzyme-released volatile compounds of distinctive *Vitis amurensis* var. *zuoshany* grapes in China[J]. *European Food Research and Technology*, 2015, 240(5): 985-997.
- [41] 刘文忠. 葡萄酒中甲氧基吡嗪类物质的研究进展[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2014(5): 60-62.
- LIU W Z. Research progress of methoxypyrazines in wine [J]. *Sino-Overseas Grapevine & Wine*, 2014(5): 60-62.
- [42] ROBINSON A L, BOSS P K, SOLOMON P S, *et al.* Origins of grape and wine aroma; Part 1: Chemical components and viticultural impacts[J]. *American Journal of Enology and Viticulture*, 2014, 65(1): 1-24.
- [43] 张艳霞. 水分胁迫对赤霞珠果实有机酸和甲氧基吡嗪含量的影响[D]. 银川: 宁夏大学, 2019.
- [44] 刘品何. 疏果对酿酒葡萄果实及其葡萄酒挥发性物质的影响[D]. 济南: 齐鲁工业大学, 2014.
- [45] 李润. 香菇加工干制过程特征性香气成分形成机制研究[D]. 兰州: 兰州理工大学, 2021.
- [46] JIMÉNEZ-LORENZO R, FARINES V, SABLAYROLLES J M, *et al.* New insights to the origin of volatile sulfur compounds during wine fermentation and their evolution during aging[J]. *Fermentation*, 2022, 8(4): 139.
- [47] 何明茜. 葡萄香气物质在两类杂交群体中的遗传规律[D]. 武汉: 华中农业大学, 2013.
- [48] BARBARÁ J A, NICOLLI K P, SOUZA-SILVA É A, *et al.* Volatile profile and aroma potential of tropical Syrah wines elaborated in different maturation and maceration times using comprehensive two-dimensional gas chromatography and olfactometry[J]. *Food Chemistry*, 2020, 308: 125552.
- [49] YIN H N, WANG L, SU H M, *et al.* Effects of ultraviolet and infrared radiation absence or presence on the aroma volatile compounds in winegrape during veraison[J]. *Food Research International*, 2023, 167: 112662.
- [50] VAUTZ W, SEIFERT L, LIEDTKE S, *et al.* GC/IMS and GC/MS analysis of pre-concentrated medical and biological samples[J]. *International Journal for Ion Mobility Spectrometry*, 2014, 17(1): 25-33.
- [51] 秦欢, 陈得文, 尹克林. 不同品种白葡萄成熟果实香气成分分析[J]. 安徽农业科学, 2019, 47(13): 195-199.
- QIN H, CHEN D W, YIN K L. Analysis of aroma compo-

- nents in mature fruits of different white grape varieties[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2019, 47(13): 195-199.
- [52] 于立志, 马永昆, 张龙, 等. GC-O-MS 法检测句容产区巨峰葡萄香气成分分析[J]. *食品科学*, 2015, 36(8): 196-200.
- YU L Z, MA Y K, ZHANG L, *et al.* Analysis of aroma composition of Kyoto grape from Jurong by GC-O-MS[J]. *Food Science*, 2015, 36(8): 196-200.
- [53] LOSADA M M, HERNÁNDEZ-APAOLAZA L, MORATA A, *et al.* Impact of the application of monosilicic acid to grapevine (*Vitis vinifera* L.) on the chemical composition of young red Mencia wines[J]. *Food Chemistry*, 2022, 378: 132140.
- [54] 谢林君, 成果, 张瑛, 等. 基于 GC-IMS 分析不同砧木嫁接‘瑞都红玉’葡萄挥发性成分[J]. *热带农业科学*, 2022, 42(3): 105-110.
- XIE L J, CHENG G, ZHANG Y, *et al.* Analysis of volatile components of grape fruit from grape variety ‘Ruidu Hongyu’ grafted onto different rootstocks by GC-IMS[J]. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 2022, 42(3): 105-110.
- [55] 李颖星. 清香型白酒香气成分研究[D]. 太原: 山西大学, 2020.
- [56] MIGICOVSKY Z, SAWLER J, GARDNER K M, *et al.* Patterns of genomic and phenomic diversity in wine and table grapes[J]. *Horticulture Research*, 2017, 4: 17035.
- [57] 苏来曼·艾则孜, 王勇, 李玉玲, 等. 2 个香味葡萄品系杂交后代的香味成分遗传研究[J]. *西北园艺*, 2020(5): 61-64.
- Sulaiman Eziz, WANG Y, LI Y L, *et al.* Genetic study on aroma components of hybrid offspring of two aromatic grape strains[J]. *Northwest Horticulture*, 2020(5): 61-64.
- [58] 张迪迪. 甘蓝型油菜硼高效 QTL 的定位及 3 个 QTL 簇近等基因系的构建[D]. 武汉: 华中农业大学, 2014.
- [59] 李记明, 贺普超. 葡萄种间杂交香味成分的遗传研究[J]. *园艺学报*, 2002, 29(1): 9-12.
- LI J M, HE P C. Inheritance of aroma components in *Vitis* interspecific crossings[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2002, 29(1): 9-12.
- [60] 李坤, 郭修武, 谢洪刚, 等. 葡萄自交与杂交后代香气成分的遗传研究[J]. *园艺学报*, 2005, 32(2): 218-221.
- LI K, GUO X W, XIE H G, *et al.* The analyses of inheritance of aroma components in progenies of selfing and crossing combination of grape[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2005, 32(2): 218-221.
- [61] WU B H, YANG C X, LIANG Z C, *et al.* Inheritance of berry volatile compounds in two half-sib grape (*Vitis vinifera*) populations[J]. *Euphytica*, 2013, 189(3): 351-364.
- [62] 郭印山, 杨晓旭, 苏凯, 等. 葡萄杂交后代果实香气物质含量及遗传倾向研究[J]. *中外葡萄与葡萄酒*, 2017(4): 36-39.
- GUO Y S, YANG X X, SU K, *et al.* Research on aroma substance content and genetic tendency of hybrid offspring in grape berries[J]. *Sino-Overseas Grapevine & Wine*, 2017(4): 36-39.
- [63] RUIZ-GARCÍA L, HELLÍN P, FLORES P, *et al.* Prediction of Muscat aroma in table grape by analysis of rose oxide[J]. *Food Chemistry*, 2014, 154: 151-157.
- [64] LIU C X, FAN P G, HE M X, *et al.* Inheritance of Muscat berry volatiles in grape interspecific cross population[J]. *Euphytica*, 2016, 208(1): 73-89.
- [65] LIN H, GUO Y, YANG X, *et al.* QTL identification and candidate gene identification for monoterpene content in grape (*Vitis vinifera* L.) berries[J]. *Vitis*, 2020, 59: 19-28.
- [66] GUILLAUMIE S, ILG A, RÉTY S, *et al.* Genetic analysis of the biosynthesis of 2-methoxy-3-isobutylpyrazine, a major grape-derived aroma compound impacting wine quality[J]. *Plant Physiology*, 2013, 162(2): 604-615.
- [67] KOYAMA K, KONO A, BAN Y, *et al.* Genetic architecture of berry aroma compounds in a QTL (quantitative trait loci) mapping population of interspecific hybrid grapes (*Vitis labruscana* × *Vitis vinifera*) [J]. *BMC Plant Biology*, 2022, 22(1): 458.
- [68] SUN Q, GATES M J, LAVIN E H, *et al.* Comparison of odor-active compounds in grapes and wines from *Vitis vinifera* and non-foxy American grape species[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2011, 59(19): 10657-10664.
- [69] REY-SERRA P, MNEJJA M, MONFORT A. Inheritance of esters and other volatile compounds responsible for the fruity aroma in strawberry[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 959155.
- [70] URRUTIA M, RAMBLA J L, ALEXIOU K G, *et al.* Genetic analysis of the wild strawberry (*Fragaria vesca*) volatile composition[J]. *Plant Physiology and Biochemistry: PPB*, 2017, 121: 99-117.