

张宇航, 谷梦雅, 洪雅萍, 等. 茉莉花 *PAL* 基因家族的多基因组鉴定与表达分析[J]. 江苏农业学报, 2024, 40(3): 403-414.  
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2024.03.003

## 茉莉花 *PAL* 基因家族的多基因组鉴定与表达分析

张宇航, 谷梦雅, 洪雅萍, 林宏政, 金珊, 叶乃兴

(福建农林大学园艺学院/茶学福建省高校重点实验室, 福建 福州 350002)

**摘要:** 为深入探究茉莉花 *PAL* 基因家族的功能及在香气成分形成中的作用, 本研究以福州单瓣茉莉花、双瓣茉莉花和重瓣茉莉花基因组数据为基础, 利用生物信息学方法及实时荧光定量 PCR 技术, 对 *JsPAL* 基因家族进行多基因组分析。结果表明, 在单瓣茉莉花、双瓣茉莉花和重瓣茉莉花全基因组中分别鉴定出 4 个、1 个和 4 个 *PAL* 家族基因, *JsPAL* 家族成员均具有丙氨酸-丝氨酸-甘氨酸 (Ala-Ser-Gly) 组成的三肽活性中心。共线性分析发现单瓣茉莉花、重瓣茉莉花和拟南芥的 *PAL* 基因间的共线性关系与双瓣茉莉花相比更强; 系统发育树分析结果显示, *JsPAL* 基因家族分布在 2 个亚家族中。*JsPAL* 基因启动子区域存在大量与胁迫响应、激素响应、光响应和植物生长相关的顺式调控元件。荧光定量分析结果表明, *JsPAL* 在茉莉花组织中存在特异性表达, 多数 *JsPAL* 在花中的相对表达量高于其他组织; 大多数 *JsPAL* 基因在福州单瓣茉莉花中的相对表达量高于双瓣茉莉花; 福州单瓣茉莉花中 *SP\_JsPAL2*、*SP\_JsPAL4*、*MP\_JsPAL1* 和 *MP\_JsPAL3* 在其花朵预开放期 (F3) 的相对表达量显著高于其他时期, 双瓣茉莉花中 *DP\_JsPAL1* 在 F3 阶段的相对表达量也较高; *SP\_JsPAL1* 和 *SP\_JsPAL2* 与 2-苯乙醇和苯乙醛含量呈显著正相关, 其中 *SP\_JsPAL1* 还与苯甲醛含量呈显著正相关。说明, *JsPAL* 可能在茉莉花的发育中起重要作用, *SP\_JsPAL2*、*SP\_JsPAL4*、*MP\_JsPAL1*、*MP\_JsPAL3* 和 *DP\_JsPAL1* 可能对福州单瓣茉莉花、双瓣茉莉花的香气成分形成具有重要的调控作用, *SP\_JsPAL1* 可能对福州单瓣茉莉鲜灵香气的形成具有重要作用。

**关键词:** 茉莉花; 苯丙氨酸解氨酶 (*PAL*); 表达分析; 多基因组

**中图分类号:** S685.16 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2024)03-0403-12

## Multi-genomic identification and expressional analysis of *PAL* gene family in *Jasminum sambac*

ZHANG Yu-hang, GU Meng-ya, HONG Ya-ping, LIN Hong-zheng, JIN Shan, YE Nai-xing

(College of Horticulture, Fujian Agriculture and Forestry University/Key Laboratory of Tea Science at Universities in Fujian Province, Fuzhou 350002, China)

**Abstract:** To deeply investigate the function of the *PAL* gene family in *Jasminum sambac* and its role in the formation of aroma components, multi-genomic analysis of *JsPAL* gene family was conducted by bioinformatics methods and quantitative real-time PCR technology based on the genomic data of single-petal *J. sambac*, double petal *J. sambac* and multi-petal *J. sambac* from Fuzhou. The results showed that four, one and four *PAL* family genes were identified from the whole

收稿日期: 2023-04-14

基金项目: 国家“十四五”重点研发计划项目 (2022YFD2101102); 福州茉莉花茶科技与全球重要农业文化遗产联合研究中心专项 (KH1501920); 福建张天福茶叶发展基金会科技创新基金项目 (FJZTF01)

作者简介: 张宇航 (1999-), 男, 河南新乡人, 硕士研究生, 主要从事茶树 (茉莉) 栽培育种与生物技术研究。 (E-mail) 1501577393@qq.com

通讯作者: 叶乃兴, (E-mail) ynxttea@126.com

genome of single-petal *J. sambac*, double petal *J. sambac* and multi-petal *J. sambac*, respectively. All members of the *JsPAL* family had a tripeptide active center composed of alanine-serine-glycine (Ala-Ser-Gly). Collinearity analysis revealed that the collinear relation of *PAL* gene between single-petal *J. sambac*, multi-petal *J. sambac* and *Arabidopsis thaliana* was stronger compared with that of double-petal *J. sambac*. Analysis of phylogenetic tree showed that the *JsPAL* gene family was distributed in two

subfamilies. There were many cis-regulatory elements that were related to stress response, hormone response, light response and plant growth in the promoter region of *JsPAL* genes. The results of fluorescence quantification analysis showed that *JsPAL* was specifically expressed in *J. sambac* tissues, and the relative expression of the majority *JsPALs* in flowers were higher than in other tissues. The relative expression of the majority *JsPAL* genes in Fuzhou single-petal *J. sambac* was higher than in double-petal *J. sambac*. The relative expressions of *SP\_JsPAL2*, *SP\_JsPAL4*, *MP\_JsPAL1* and *MP\_JsPAL3* in the pre-opening stage (F3) of Fuzhou single-petal *J. sambac* were higher than in other stages, the relative expression of *DP\_JsPAL1* in the F3 stage of Fuzhou double-petal *Jasminum sambac* was also high. *SP\_JsPAL1* and *SP\_JsPAL2* were positively correlated with 2-phenylethanol and phenylacetaldehyde contents, and *SP\_JsPAL1* was also positively correlated with benzaldehyde content. The results indicated that *JsPALs* may play an important role in flower development of *J. sambac*, and *SP\_JsPAL2*, *SP\_JsPAL4*, *MP\_JsPAL1*, *MP\_JsPAL3* and *DP\_JsPAL1* may have important regulatory roles in the formation of aroma components in Fuzhou single-petal *J. sambac* and double-petal *J. sambac*. Moreover, *SP\_JsPAL1* may play an important role in the formation of fresh spirit aroma of Fuzhou single-petal *J. sambac*.

**Key words:** *Jasminum sambac*; phenylalanine ammonia-lyase (*PAL*); expression analysis; multi-genomic

茉莉花 [*Jasminum sambac* (L.) Ait] 为木樨科 (Oleaceae) 素馨属 (*Jasminum* Linn) 常绿灌木, 是一种典型的气质花, 其香气随着花朵的盛开而逐渐释放<sup>[1]</sup>。茉莉花品种可以根据其花型结构划分为单瓣 (Single-petal type of *J. sambac*)、双瓣 (Double-petal type of *J. sambac*) 和重瓣 (Multi-petal type of *J. sambac*) 3 种类型<sup>[2]</sup>。香气是评定茉莉花品质优劣的重要指标之一, 苯丙烷类化合物是茉莉花香气的的重要组成部分, 其主要包括: 乙酸苄酯、苯甲酸苄酯、苯甲酸甲酯、苯甲醇及水杨酸甲酯等<sup>[3]</sup>。

苯丙氨酸解氨酶 (*PAL*) 在植物、真菌、酵母和藻类中广泛存在。它是连接生物初级代谢和苯丙烷类代谢、催化苯丙烷类代谢第一步反应的酶, 是苯丙烷代谢的关键酶和限速酶<sup>[4]</sup>。*PAL* 在植物中对香气形成具有重要的调控作用, 郭莹等<sup>[5]</sup> 鉴定矮牵牛花朵中的挥发性物质及 *PAL* 基因的表达量, 发现 *PAL* 参与调控矮牵牛花香物质的合成。王莎<sup>[6]</sup> 在对美花石斛香气成分进行研究时发现 *PAL* 基因与美花石斛香气的产生密切相关。截至目前, *PAL* 基因已经在多个物种中被发现和鉴定, 例如拟南芥<sup>[7]</sup>、水稻<sup>[8]</sup>、小麦<sup>[9]</sup>、玉米<sup>[10]</sup>、葡萄<sup>[11]</sup> 等, 这些研究结果表明 *PAL* 基因对植物的抗逆、抗病虫害、木质化等过程均具有重要意义。此外, *PAL* 基因在云锦杜鹃<sup>[12]</sup>、一品红<sup>[13]</sup> 等植物组织中存在特异性表达, 在茉莉花中也不例外, 课题组前期通过基因克隆得到 *JsPAL*<sup>[14]</sup> 和 *JsPAL2*<sup>[15]</sup> 基因, 分析发现 *JsPAL* 在茉莉花花瓣和花蕾中的表达量显著高于根、茎、叶中的表达量, 并推测在茉莉花开放过程中茉莉花香强度与 *JsPAL* 的表达量可能具有关联性。

*JsPAL* 在茉莉花苯丙烷类代谢中的作用尚不清楚, 且茉莉花中的 *JsPAL* 基因数量仍不明确。福州单瓣茉莉的香气鲜灵悠长, 双瓣茉莉的香气浓烈, 重瓣茉莉的香气较弱<sup>[16]</sup>。课题组前期利用广泛靶向代谢组学技术对福州单瓣茉莉和双瓣茉莉的非挥发性代谢物进行了研究, 发现福州单瓣茉莉和双瓣茉莉花器官之间具有 348 种差异代谢物, 且这些差异代谢物多富集于类黄酮生物合成通路上<sup>[17]</sup>。陈梅春等<sup>[18]</sup> 研究发现福州单瓣茉莉香气成分中苯甲醇含量高于双瓣茉莉, 而乙酸苄酯含量低于双瓣茉莉。苯甲醇对茉莉花的清香香气具有一定作用, 乙酸苄酯能够影响茉莉花香气的馥郁程度<sup>[18]</sup>, 而 *PAL* 作为苯甲醇和乙酸苄酯在苯丙烷代谢途径中的上游基因, 可能参与调控二者的生物合成。本研究基于课题组前期得到的单瓣茉莉花、双瓣茉莉花<sup>[19]</sup> 以及重瓣茉莉花基因组数据<sup>[20]</sup> 鉴定出 *JsPAL* 基因家族, 并利用生物信息学方法对 *JsPAL* 基因家族进行多基因组学分析。通过实时荧光定量技术, 检测 *JsPAL* 基因在福州单瓣茉莉花和双瓣茉莉花不同开花时期及在双瓣茉莉花不同组织中的表达模式, 并对 *JsPAL* 在福州单瓣茉莉花和双瓣茉莉花不同开花时期的相对表达量进行比较, 为完善 *JsPAL* 基因家族的研究及其对不同瓣型茉莉花香气的的影响提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料与处理

以自然生长状态下的福州单瓣茉莉花 (SP) 和双瓣茉莉花 (DP) 作为试验材料, 于 2022 年 7-8 月取自福建农林大学茉莉花种质资源圃。将茉莉花从

蕾期到花完全开放的过程分为 4 个阶段:(1)花蕾期(F1);(2)花苞期(F2);(3)预开放期(似虎爪状)(F3);(4)开放期(F4)。此外,取双瓣茉莉花的根、茎、嫩叶、成熟叶和花等不同组织,作为茉莉花 *PAL* 基因家族组织表达分析的材料。以上材料设置 3 次重复,用锡箔纸包裹并使用液氮速冻后,放置于  $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$  超低温冰箱中保存,用于后续 RNA 的提取。

## 1.2 茉莉花 *PAL* 基因家族成员的鉴定

本研究基于课题组前期获得的单瓣茉莉花、双瓣茉莉花及重瓣茉莉花全基因组数据<sup>[19-20]</sup>,对茉莉花中 *PAL* 基因进行鉴定。从 Pfam 网站(<http://pfam.xfam.org/>)下载 *PAL* 结构序列 PF00221 的隐马尔科夫模型,使用 HMMER 3.0(<http://hmmer.janelia.org>)软件建立 HMM 模型进行同源序列的鉴定。使用 CDD(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/cdd/>)和 SMART(<http://smart.embl-heidelberg.de/>)确认候选序列具有完整的 *PAL* 特征结构域(编号:PLN02457)。利用 ExPASy 网站的 ProtParam 工具(<https://web.expasy.org/protparam>)对 JsPAL 蛋白质的理化性质进行分析。利用 Plant-mPloc(<http://www.csbio.sjtu.edu.cn/bioinf/plant-multi/>)网站进行亚细胞定位预测。

## 1.3 茉莉花 *PAL* 基因家族染色体定位及共线性分析

使用 TBtools 软件绘制 *JsPAL* 家族成员在染色体上的定位分布图,并按照其在染色体上的位置,按序命名。使用 Ensembl plants(<https://ensembl.gramene.org/Index.html>)数据库下载拟南芥的基因序列及其注释文件,利用单瓣茉莉花、双瓣茉莉花和重瓣茉莉花基因组及其注释文件在 TBtools 软件上获取基因密度、基因位置和共线性相关信息,最后使用 TBtools 的 Advanced Circos 功能分析单瓣茉莉花、双瓣茉莉花、重瓣茉莉花和拟南芥 *PAL* 基因家族的共线性。

## 1.4 茉莉花 *PAL* 基因家族系统发育树的构建

下载拟南芥<sup>[7]</sup>、水稻<sup>[8]</sup>、玉米<sup>[10]</sup>、山茶花<sup>[21]</sup>、葡萄<sup>[11]</sup>的 *PAL* 家族成员的蛋白质序列,利用 MEGA7.0 软件对 *JsPAL* 家族成员进行系统发育树分析,采用邻接法(NJ)构建系统发育树,Bootstrap 设置为 1 000,得到 newick 文件后再使用 Evolview 网站进行美化。

## 1.5 茉莉花 *PAL* 基因结构、蛋白质保守基序与保守结构域的比较分析

在 MEME(<https://meme-suite.org/meme/tools/meme>)网站上分析 *JsPAL* 家族成员的保守基序。在

GSDS(<http://gsds.cbi.pku.edu.cn/>)网站分析 *JsPAL* 内含子和外显子的组成。利用 DNAMAN 软件对 *JsPAL* 基因家族成员进行多序列比对,最后使用 WebLogo(<http://weblogo.berkeley.edu/logo.cgi>)网站进行保守结构域的可视化。

## 1.6 茉莉花 *PAL* 基因启动子顺式作用元件分析

利用 TBtools 软件提取 *JsPAL* 起始密码子上游 2 000 bp 的基因序列,然后在 PlantCARE(<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>)网站进行顺式作用元件预测分析,并使用 TBtools 制作热图。

## 1.7 实时荧光定量 PCR 分析

分别提取不同时期采摘的茉莉花瓣及茉莉花不同组织的 RNA。引物(表 1)设计、荧光定量试验及数据分析具体方法参考洪雅萍等<sup>[1]</sup>的研究。将得到的数据用  $2^{-\Delta\Delta C_t}$  算法进行分析,使用 SPSS 24.0 软件进行差异显著性分析( $\alpha=0.05$ ),然后用 TBtools 和 Prism8 软件作图。基于本课题组前期研究结果,得到福州单瓣茉莉和双瓣茉莉不同阶段的香气成分含量<sup>[22]</sup>,将福州单瓣茉莉和双瓣茉莉不同阶段的香气成分含量与其不同开放阶段的 *PAL* 基因相对表达量进行关联分析。

# 2 结果与分析

## 2.1 茉莉花 *PAL* 基因家族的全基因组鉴定

经过隐马尔科夫模型的搜索和 NCBI 网站的比对,删除结构域不完整的序列后,在单瓣茉莉花、双瓣和重瓣茉莉花全基因组中分别鉴定出 4 个、1 个和 4 个 *PAL* 家族基因。对 *JsPAL* 基因进行染色体定位分析,结果(图 1)表明,单瓣茉莉花 *PAL* 基因在 SP\_Chr04 和 SP\_Chr12 染色体上;双瓣茉莉花 *PAL* 基因在 DP\_Chr04 染色体上;重瓣茉莉花 *PAL* 基因在 MP\_Chr09 和 MP\_Chr13 染色体上,呈现出串联重复的形式。在 SP\_Chr04、MP\_Chr09 染色体上各有 3 个基因,其余染色体上均只有 1 个基因。根据 *JsPAL* 基因在染色体上的位置分布,按顺序将其分别命名为 *SP\_JsPAL1*~*SP\_JsPAL4*(单瓣);*DP\_JsPAL1*(双瓣);*MP\_JsPAL1*~*MP\_JsPAL4*(重瓣)(表 1)。*JsPAL* 基因家族的氨基酸长度为 679~712 aa,相对分子质量为 73 890~77 750,理论等电点为 5.73~6.41(表 2)。所有 *JsPAL* 蛋白的理论等电点均小于 7.00,表明 *JsPAL* 为酸性蛋白质。所有 *JsPAL* 的亲水性平均系数

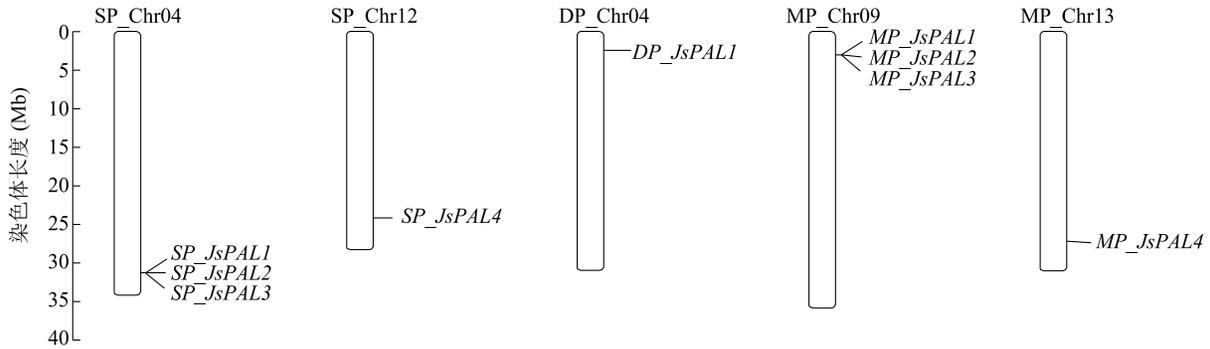
(*GRAVY*) 平均值均小于 0, 具有亲水性。亚细胞定位 研究发现所有 *JsPAL* 均定位于细胞质。

表 1 本研究所用引物序列

Table 1 Primer sequences used in this study

基因名称	上游引物 (5'→3')	下游引物 (5'→3')
<i>SP_JsPAL1</i>	TCACATCGGAGGACTAAGCAAG	TTGCTGAATGTGGCAGTGTG
<i>SP_JsPAL2</i>	TGGAGGCTTCTTTGAGTTGC	ACTGCGAGCACATTAGCTTC
<i>SP_JsPAL3</i>	AGCAGCACAAAAGCTACACG	TCATCTTTGTGCTGAACGG
<i>SP_JsPAL4</i>	AATACCGTCAGCCAAGTTGC	TCACGATCAACCACACGAAG
<i>DP_JsPAL1</i>	TCACATCGGAGGACTAAGCAAG	TTGCTGAATGTGGCAGTGTG
<i>MP_JsPAL1</i>	AGCAGCACAAAAGCTACACG	TCATCTTTGTGCTGAACGG
<i>MP_JsPAL2</i>	TGGAGGCTTCTTTGAGTTGC	ACTGCGAGCACATTAGCTTC
<i>MP_JsPAL3</i>	TTCGCTGAAGTCATGAACGG	GCTTTTGAGCTGCTTTCACG
<i>MP_JsPAL4</i>	AATACCGTCAGCCAAGTTGC	TCACGATCAACCACACGAAG
<i>JsActin</i>	TCTCTATGGTAACATTTGTCCTG	ATCCAGACACTGTACTTCCTCT

SP: 单瓣茉莉花; DP: 双瓣茉莉花; MP: 重瓣茉莉花。



SP: 单瓣茉莉花; DP: 双瓣茉莉花; MP: 重瓣茉莉花。Chr: 染色体。

图 1 *JsPAL* 基因在染色体上的分布

Fig.1 Distribution of *JsPAL* gene on chromosomes

表 2 茉莉花 *PAL* 基因家族序列特征

Table 2 Sequence characteristics of *PAL* gene family in *Jasminum sambac*

基因名称	基因编号	氨基酸数量 (aa)	相对分子质量	理论等电点	亲水性平均系数
<i>SP_JsPAL1</i>	GWHPBFHK022327	702	76 570	6.16	-0.140
<i>SP_JsPAL2</i>	GWHPBFHK022328	702	76 710	6.03	-0.143
<i>SP_JsPAL3</i>	GWHPBFHK022329	712	77 710	6.41	-0.188
<i>SP_JsPAL4</i>	GWHPBFHK023409	712	77 450	5.76	-0.176
<i>DP_JsPAL1</i>	GWHPBFHJ020819	702	76 610	6.09	-0.141
<i>MP_JsPAL1</i>	JS6395	712	77 750	6.41	-0.191
<i>MP_JsPAL2</i>	JS6396	679	73 890	5.73	-0.126
<i>MP_JsPAL3</i>	JS6397	702	76 630	6.13	-0.143
<i>MP_JsPAL4</i>	JS777	712	77 450	5.76	-0.173

SP: 单瓣茉莉花; DP: 双瓣茉莉花; MP: 重瓣茉莉花。

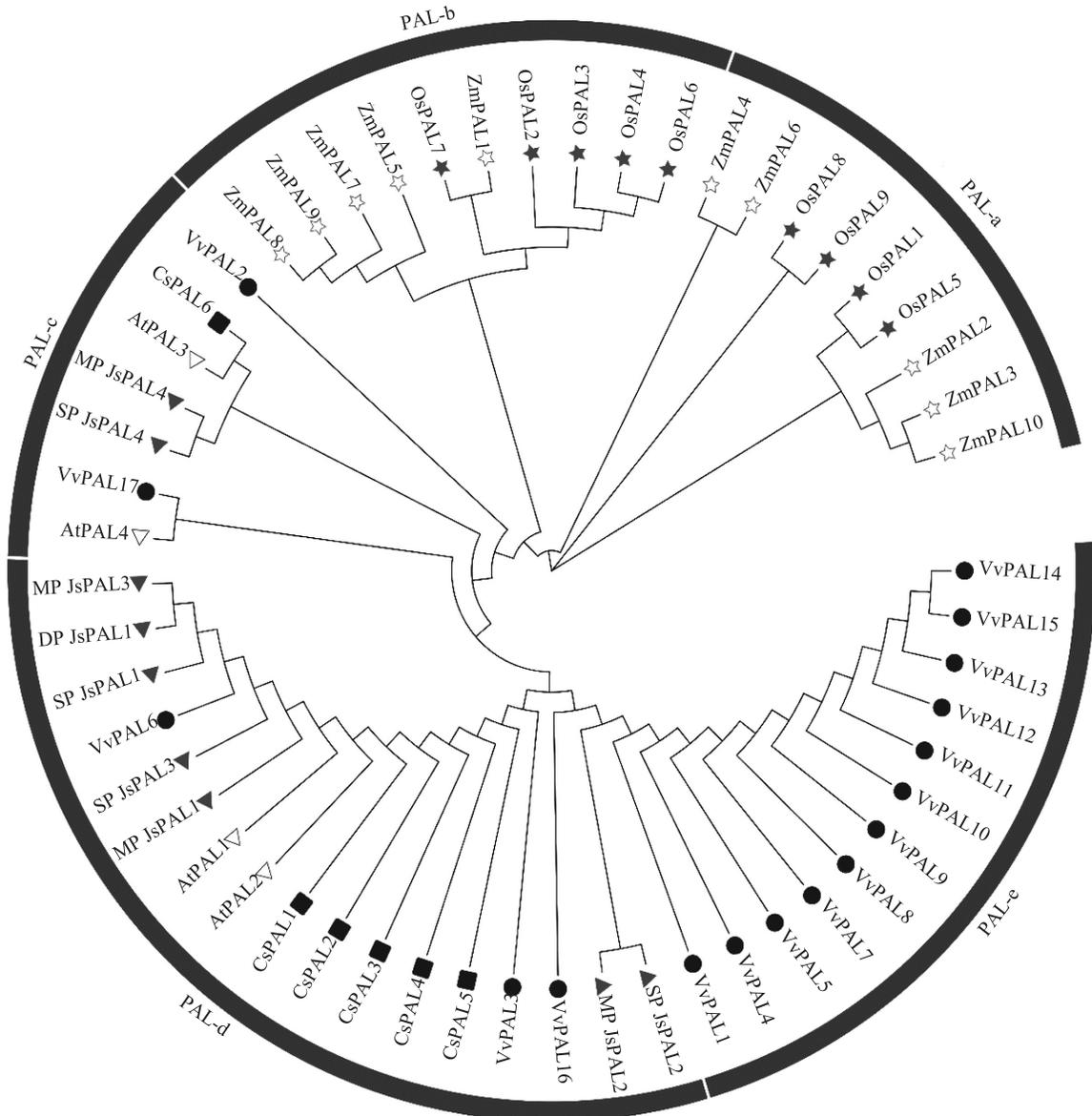
## 2.2 茉莉花 *PAL* 基因家族系统发育分析

为了研究植物中 *PAL* 基因家族的系统发育关系, 使用来自拟南芥、水稻、玉米、山茶花、葡萄的 *PAL* 家族蛋白质构建了系统发育树(图 2)。根据系统发育树可以将

*JsPAL* 分为 5 个亚家族(*PAL-a*~*PAL-e*), *PAL-c* 和 *PAL-d* 包含了所有的 *JsPAL* 蛋白家族成员。除了 *SP\_JsPAL4*, *MP\_JsPAL4* 在 *PAL-c* 中, 其余 *JsPAL* 蛋白均在 *PAL-d* 中。茉莉花 *PAL* 蛋白主要集中在 *PAL-c* 和 *PAL-*

d, PAL-a 和 PAL-b 类群由水稻和玉米 PAL 蛋白成员组成, PAL-c 和 PAL-d 类群由山茶花、茉莉花、葡萄和拟南芥 PAL 蛋白成员组成, PAL-e 类群全部由葡萄 PAL 蛋白

成员组成。以上结果表明,茉莉花与山茶花、拟南芥这些双子叶被子植物 PAL 基因亲缘关系较近,而与水稻、玉米等单子叶植物 PAL 基因亲缘关系较远。



SP:单瓣茉莉花; DP:双瓣茉莉花; MP:重瓣茉莉花。PAL-a~PAL-e: PAL 蛋白 a~e 亚家族。At: *Arabidopsis thaliana* (拟南芥); Os: *Oryza sativa* (水稻); Zm: *Zea mays* (玉米); Cs: *Camellia japonica* (山茶花); Vv: *Vitis vinifera* (葡萄); Js: *Jasminum sambac* (茉莉花)。

图2 茉莉花与其他物种 PAL 蛋白系统进化关系

Fig.2 Phylogenetic relationship between PAL protein in *Jasminum sambac* and other species

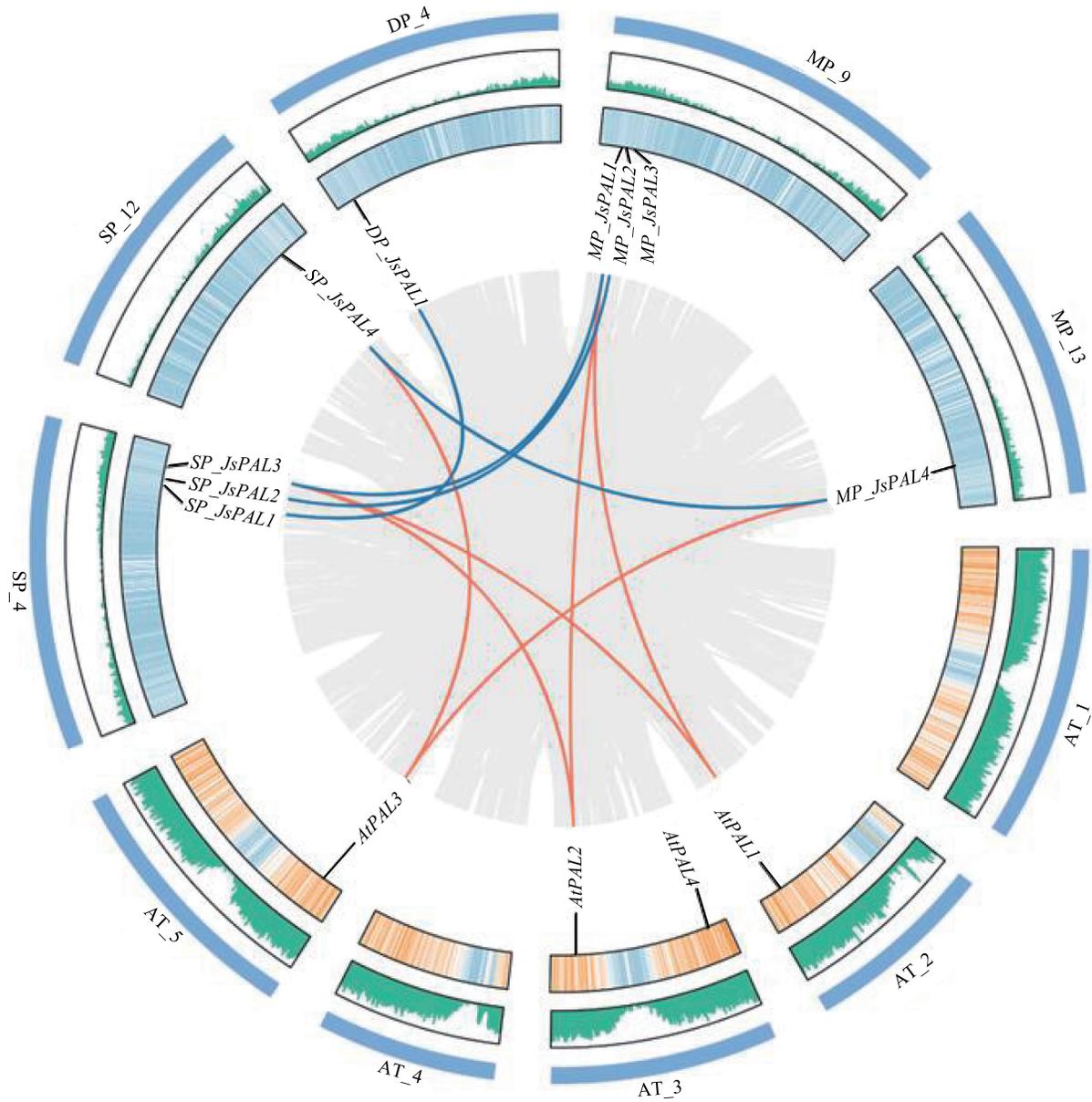
### 2.3 茉莉花 PAL 基因家族共线性分析

基于单瓣茉莉花、双瓣茉莉花、重瓣茉莉花和拟南芥 PAL 基因的共线性分析结果(图3),在茉莉花种内共线性关系中发现了4对片段复制基因,分别为 SP\_*JsPAL1* 和 DP\_*JsPAL1*、SP\_*JsPAL2* 和 MP\_*JsPAL2*、SP\_*JsPAL3* 和 MP\_*JsPAL1*、SP\_*JsPAL4* 和 MP\_

*JsPAL4*,表明 *JsPAL* 家族某些成员之间具有相似的基因功能。在茉莉花和拟南芥2个物种的 PAL 基因家族中发现了6对 *JsPAL/AtPAL* 处于共线性区域,分别是 MP\_*JsPAL1/AtPAL1*、MP\_*JsPAL1/AtPAL2*、MP\_*JsPAL4/AtPAL3*、SP\_*JsPAL4/AtPAL3*、SP\_*JsPAL3/AtPAL1*、SP\_*JsPAL3/AtPAL2*,重瓣茉莉花与

拟南芥有 3 对同源基因,单瓣茉莉花与拟南芥有 3 对同源基因,双瓣茉莉花与拟南芥间不存在同源基因对。以上结果说明,SP\_JsPAL 和 MP\_JsPAL 之间具有较紧密的共线性关系,其与 DP\_JsPAL1 之间无

共线性关系;单瓣茉莉花、重瓣茉莉花和拟南芥的 PAL 基因家族具有相对更近的同源进化关系,且这些同源基因对成员之间可能具有相似的功能。



SP:单瓣茉莉花; DP 双瓣茉莉花;MP:重瓣茉莉花。AT:拟南芥。最外圈表示拟南芥和茉莉花染色体,中间部分的圈表示染色体上的基因密度,内圈表示基因在染色体上的位置。橙色弧线表示物种间存在同源性,蓝色弧线表示物种间存在同源性。

图 3 拟南芥和单瓣、双瓣、重瓣茉莉花 PAL 基因共线性分析

Fig.3 Collinearity analysis of PAL genes in Arabidopsis and single-petal, double-petal and multi-petal types of Jasminum sambac

### 2.4 茉莉花 PAL 保守基序 (Motif) 和基因结构的比较分析

蛋白质保守基序分析结果(图 4B)显示,所有 JsPAL 家族成员均含有 Motif 1~Motif 18,表明 JsPAL

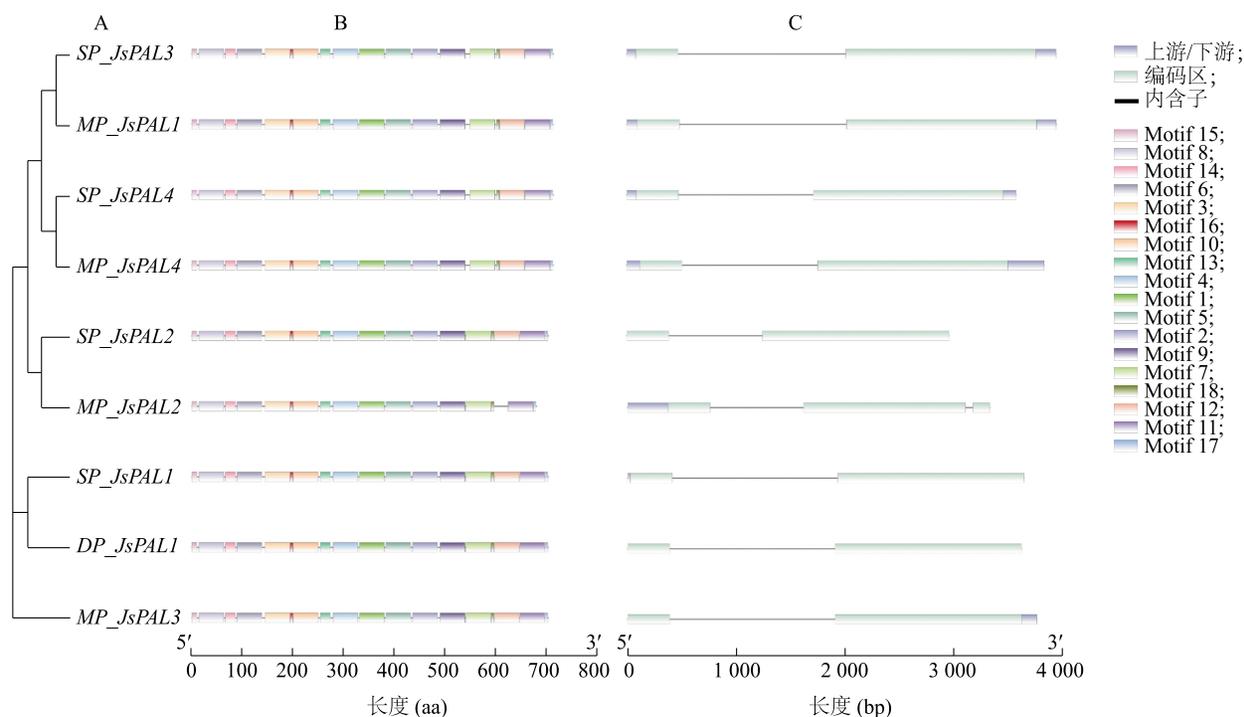
蛋白结构相似度极高。在 Motif16 中含有 PAL 基因的活性序列 ASG,且所有 JsPAL 成员中均含有 Motif 16,推测其在维持 PAL 蛋白结构功能方面具有重要意义。JsPAL 基因的结构(图 4C)显示,所有 JsPAL

家族成员均含有外显子和内含子,除 *MP\_JsPAL2* 具有 3 个外显子外,多数 *JsPAL* 基因具有 2 个外显子。Motif 分析和基因结构分析结果表明,*JsPAL* 基因家族具有高度相似的保守基序,且在同一亚家族中的 *JsPAL* 具有相似的基因结构。

## 2.5 茉莉花 *PAL* 家族序列比对及保守结构域分析

利用 DNAMAN 进行 *JsPAL* 基因家族多重蛋白

序列比对(图 5),*JsPAL* 基因编码的氨基酸序列中均含有图中横线上 *PAL* 的活性位点 GTITASG-DLV(L)PLSYIAG,该位点包含图 5 中矩形框圈出的 *PAL* 家族普遍存在的由丙氨酸-丝氨酸-甘氨酸(Ala-Ser-Gly)组成的三肽活性中心。通过序列比对,发现 *JsPAL* 在活性位点上高度保守,所有 *JsPAL* 家族成员均具有 Ala-Ser-Gly 组成的三肽活性中心。



A:茉莉花 *PAL* 家族系统进化树聚类关系;B:茉莉花 *PAL* 家族保守基序(Motif 1~Motif 18 表示基序 1~基序 18);C:茉莉花 *PAL* 家族基因结构。SP:单瓣茉莉花;DP 双瓣茉莉花;MP:重瓣茉莉花。

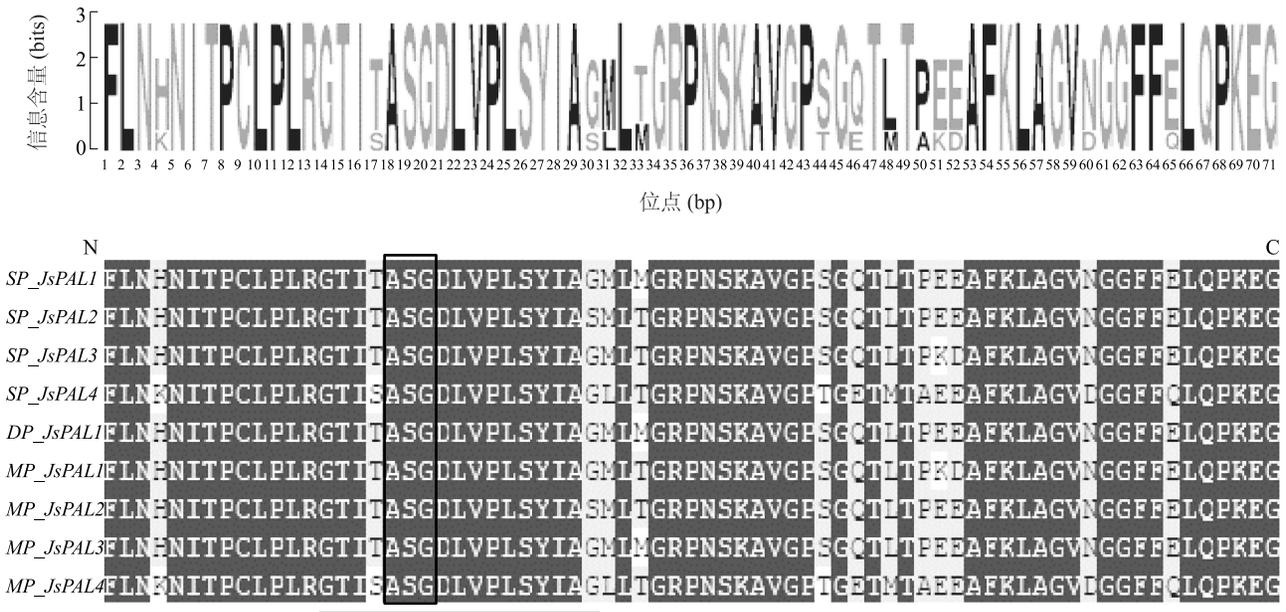
图 4 茉莉花 *PAL* 家族的保守基序和基因结构

Fig.4 Conservative motif and gene structure of *PAL* family in *Jasminum sambac*

## 2.6 茉莉花 *PAL* 基因启动子顺式作用元件分析

顺式作用元件在植物生长发育中对调控基因转录有重要作用,启动子顺式作用元件分析结果(图 6)表明,*JsPAL* 基因上游 2 000 bp 启动子区域有大量顺式调控元件。在 *JsPAL* 启动子区域鉴定出 4 种胁迫响应元件,8 种激素响应元件,19 种光响应元件,4 种植物生长相关元件。其中参与胁迫响应的元件有干旱诱导型启动子(MBS)、厌氧诱导型启动子(ARE)、低温诱导表达型启动子(LTR)、防卫和胁迫诱导型启动子(TC-rich repeats)等,参与激素响应的元件有茉莉酸甲酯响应顺式调控元件(TGACG-motif 与 CGTCA-motif)、参

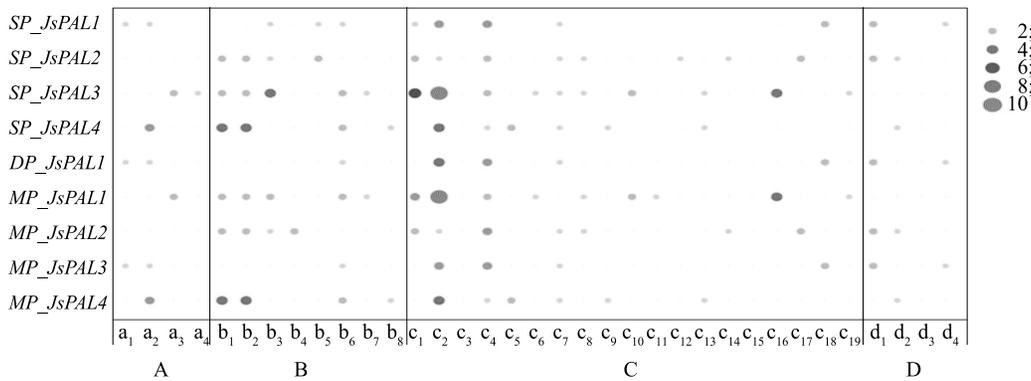
与脱落酸应答启动子(ABRE)、赤霉素响应元件(TCA-element、P-box)、生长素响应元件(TGA-element、AuxRR-core),参与植物生长调节的元件有分生组织表达调控元件(CAT-box)、玉米醇溶蛋白代谢调控元件(O2-site)、昼夜节律调控元件(Circadian)和胚乳表达调控元件(GCN4-motif),此外还有大量光响应顺式作用调控元件(G-box、BOX4 等)。以上结果表明,*JsPAL* 基因家族与茉莉花的生长发育、激素响应和胁迫响应密切相关。此外,在上游 2 000 bp 启动子区域中,*DP\_JsPAL1* 启动子元件数量较少,*SP\_JsPAL* 和 *MP\_JsPAL* 启动子元件数量较多。



SP:单瓣茉莉花; DP:双瓣茉莉花; MP:重瓣茉莉花。

图5 茉莉花 PAL 蛋白保守结构域的序列比对

Fig.5 Sequence alignment of conserved domains of PAL protein in *Jasminum sambac*



SP:单瓣茉莉花; DP:双瓣茉莉花; MP:重瓣茉莉花。A.胁迫响应元件;B.激素响应元件;C.光响应元件;D.植物生长相关元件。a<sub>1</sub>:MBS(干旱诱导相关元件);a<sub>2</sub>:ARE(厌氧诱导相关的关键元件);a<sub>3</sub>:LTR(低温、干旱应答元件);a<sub>4</sub>:TC-rich repeats(防卫和胁迫响应顺式作用元件);b<sub>1</sub>:TGACG-motif(茉莉酸甲酯响应元件);b<sub>2</sub>:CGTCA-motif(茉莉酸甲酯响应元件);b<sub>3</sub>:ABRE(参与脱落酸应答元件);b<sub>4</sub>:TCA-element(赤霉素响应元件);b<sub>5</sub>:TGA-element(生长素响应元件);b<sub>6</sub>:P-box(赤霉素响应元件);b<sub>7</sub>:AuxRR-core(生长素响应元件);b<sub>8</sub>:TATC-box(生长素响应元件);c<sub>1</sub>:G-box(光照应答元件);c<sub>2</sub>:BOX4(光响应保守DNA的部分元件);c<sub>3</sub>:GATA-motif(光响应元件);c<sub>4</sub>:GT1-motif(光响应顺式作用调控元件);c<sub>5</sub>:AE-box(光响应元件);c<sub>6</sub>:LAMP-element(光响应元件);c<sub>7</sub>:TCT-motif(光响应元件);c<sub>8</sub>:GA-motif(光响应元件);c<sub>9</sub>:L-box(光响应元件);c<sub>10</sub>:TCCC-motif(光响应顺式作用调控元件);c<sub>11</sub>:3-AF1 binding site(光响应元件);c<sub>12</sub>:ATCT-motif(光响应保守DNA的部分元件);c<sub>13</sub>:chs-CMA1a(光响应元件);c<sub>14</sub>:chs-Unit1m1(光响应元件);c<sub>15</sub>:chs-CMA2a(光响应元件);c<sub>16</sub>:MRE(光响应元件);c<sub>17</sub>:BOX II(光响应元件);c<sub>18</sub>:Gap-box(光照应答元件);c<sub>19</sub>:4cl-CMA2b(光响应元件);d<sub>1</sub>:CAT-box(响应植物生长相关元件);d<sub>2</sub>:O2-site(响应植物生长相关元件);d<sub>3</sub>:GCN4-motif(响应植物生长相关元件);d<sub>4</sub>:circadian(响应植物生长相关元件)。球形大小表示该基因中顺式元件的数量多少。

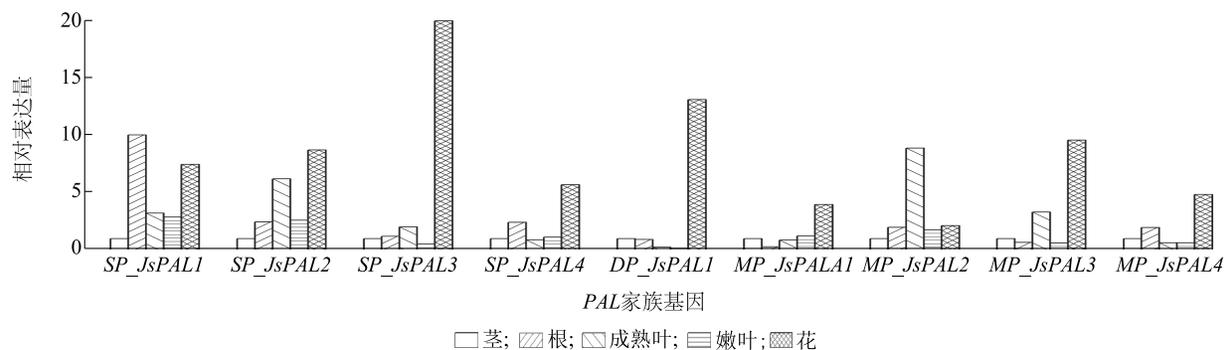
图6 茉莉花 PAL 基因家族启动子区顺式作用元件分析

Fig.6 Analysis of cis-acting elements in the promoter region of PAL gene family in *Jasminum sambac*

## 2.7 茉莉花 *PAL* 基因家族组织特异性表达分析

使用实时荧光定量 PCR 技术鉴定 *JsPAL* 基因家族成员在茉莉花不同器官中的表达情况,以茎的相对表达量作为对照,结果(图 7)显示,*SP\_JsPAL2*、*SP\_JsPAL3*、*SP\_JsPAL4*、*DP\_JsPAL1*、*MP\_JsPAL3* 和 *MP\_JsPAL4* 在茉莉的花中高表达,而在茎、根、成熟叶和嫩叶中的相对表达量普遍较低,说明这些基因

可能在花的发育中起关键作用。此外,*SP\_JsPAL1* 在根中的相对表达量高于其他组织,*MP\_JsPAL2* 在成熟叶中的相对表达量高于其他组织。*SP\_JsPAL* 和 *DP\_JsPAL1* 在花中的相对表达量总体上高于 *MP\_JsPAL*。以上分析结果表明,多数 *JsPAL* 在茉莉花的生长发育中具有重要作用,且 *JsPAL* 具有较强的组织表达特异性。



SP:单瓣茉莉花; DP:双瓣茉莉花; MP:重瓣茉莉花。图中不同的颜色表明 *PAL* 基因在不同组织中的相对表达量。

图 7 *JsPAL* 基因家族在不同组织的表达谱

Fig.7 Expression profiles of the *JsPAL* gene family in different tissues

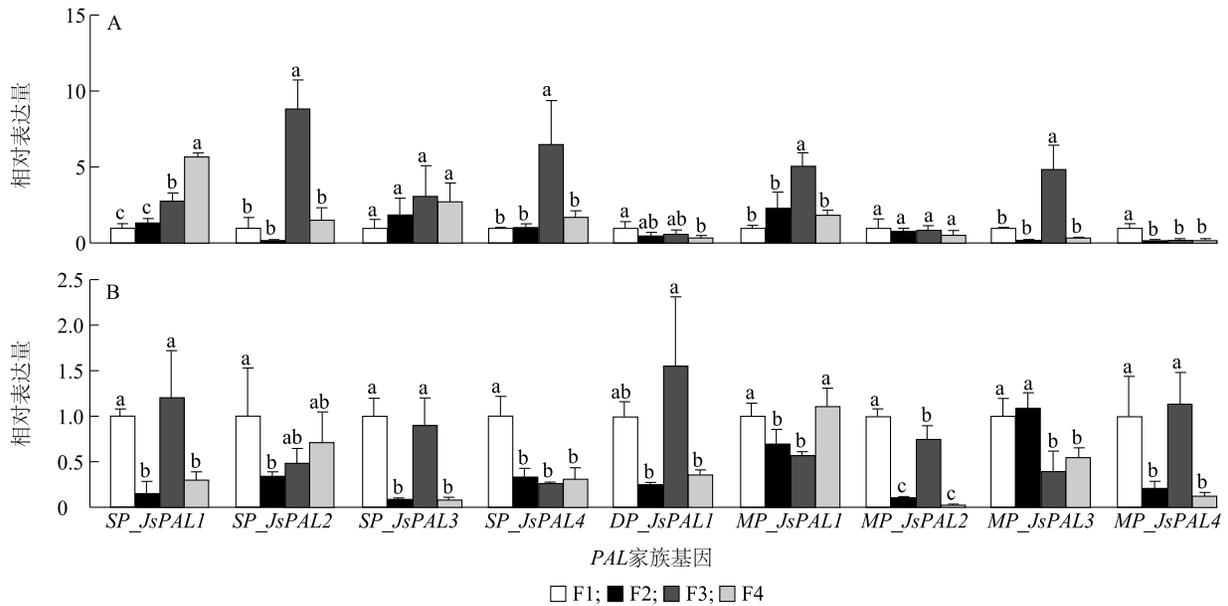
## 2.8 茉莉花 *PAL* 基因家族在福州单瓣茉莉花和双瓣茉莉花不同开花阶段的表达模式分析

为探究 *JsPAL* 基因在不同瓣型茉莉花中表达模式的差异,对 *JsPAL* 基因家族在不同开花时期的福州单瓣和双瓣茉莉花中的相对表达量进行分析。结果(图 8)显示,除福州单瓣茉莉花 *SP\_JsPAL3* 和 *MP\_JsPAL2* 在不同开花时期的相对表达量无显著差异外,多数福州单瓣茉莉花与所有双瓣茉莉花在不同开花时期的 *JsPAL* 相对表达量均有显著差异;部分 *JsPAL* 在福州单瓣茉莉花 F3 阶段的相对表达量显著高于其他阶段,如 *SP\_JsPAL2*、*SP\_JsPAL4*、*MP\_JsPAL1* 和 *MP\_JsPAL3*;双瓣茉莉花 *DP\_JsPAL1* 在 F3 阶段的相对表达量最高;福州单瓣茉莉花中,相对表达量最高的是 *SP\_JsPAL2* 的 F3 阶段,约为其 F1 阶段相对表达量的 8.8 倍,且 *SP\_JsPAL* 的相对表达量总体上高于 *MP\_JsPAL* 和 *DP\_JsPAL1*;双瓣茉莉花中,相对表达量最高的是 *DP\_JsPAL1* 的 F3 阶段,约为其 F1 阶段相对表达量的 1.5 倍。多数 *JsPAL* 基因在福州单瓣茉莉花中整体相对表达量高于双瓣茉莉花。将福州单瓣和双瓣茉莉不同阶段的香气成分含量与其不同开放阶段的 *PAL* 基因相对表达量进行关联分析(图 9),结果显示,*SP\_JsPAL1*

和 *SP\_JsPAL2* 与 2-苯乙醇和苯乙醛含量呈显著正相关,其中 *SP\_JsPAL1* 还与苯甲醛含量呈显著正相关。

## 3 讨论

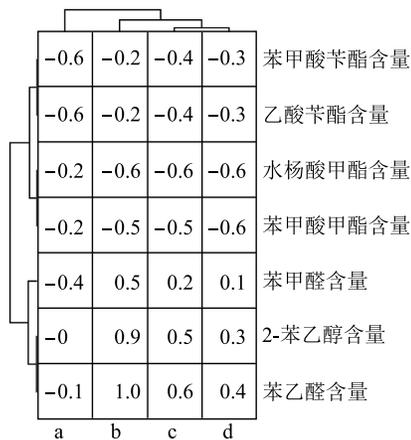
目前,关于茉莉花基因的研究主要集中于萜类化合物合成途径中的关键酶,例如,萜类合成酶(*TPS*)<sup>[1]</sup>、甲羟戊酸焦磷酸脱羧酶(*MVD*)<sup>[23]</sup>、大根香叶烯合成酶(*GDS*)<sup>[24]</sup>、牻牛儿基牻牛儿基焦磷酸合酶(*GGPPS*)<sup>[25]</sup>等,但对苯丙烷类化合物合成途径中重要基因的研究还不够深入。本研究分别从单瓣茉莉花、双瓣茉莉花和重瓣茉莉花的基因组数据库中鉴定出 4 个、1 个和 4 个 *PAL* 基因家族成员。通过染色体定位分析发现 *JsPAL* 基因家族分布在 5 条染色体上,且呈现出串联重复的形式,说明 *JsPAL* 基因在进化过程中可能经历了若干次的基因复制扩增事件<sup>[11]</sup>。此外,序列比对结果显示,*JsPAL* 均包含 1 个由丙氨酸-丝氨酸-甘氨酸(Ala-Ser-Gly)组成的三肽活性中心,其能够通过脱水产生 4-甲基咪唑酮-5-酮(MIO),MIO 能够影响 *PAL* 的活性<sup>[26]</sup>,缺少此三肽活性中心会导致 *PAL* 活性降低甚至失去酶活性。系统发育树分析结果显示,茉莉花 *PAL* 基因与拟南芥和山茶花的亲缘关系比与水稻和玉米的亲缘关系



SP:单瓣茉莉花; DP:双瓣茉莉花; MP:重瓣茉莉花。A.福州单瓣茉莉花在 *PAL* 基因家族中的相对表达量; B.双瓣茉莉在 *PAL* 基因家族中的相对表达量; F1:花蕾期; F2:花苞期; F3:预开放期(似虎爪状); F4:开放期。不同小写字母表示同一基因在不同开花阶段的相对表达量存在显著差异。

图8 茉莉花 *PAL* 基因在 F1~F4 阶段的相对表达量

Fig.8 Relative expression of the *Jasminum sambac* *PAL* gene in the F1-F4 stages



a: *MP\_JsPAL2*; b: *SP\_JsPAL1*; c: *SP\_JsPAL2*; d: *MP\_JsPAL1*; SP:单瓣茉莉花; MP:重瓣茉莉花。相关性值  $\geq 0.5$  为显著正相关。

图9 茉莉花 *PAL* 基因相对表达量与苯丙烷途径上香气成分含量的关联分析

Fig.9 Association analysis of *PAL* gene relative expression in *Jasminum sambac* and aroma component contents on phenylpropane pathway

紧密,在同源关系比对中发现,单瓣茉莉花、重瓣茉莉花和拟南芥间较双瓣茉莉花和拟南芥间具有更强的同源进化关系。鉴于茉莉花 *PAL* 基因和拟南芥

*PAL* 基因的同源性,推测同一亚家族中的 *PAL* 同源基因对可能发挥相似功能,拟南芥 *AtPAL1* 和 *AtPAL2* 参与调控类黄酮生物合成, *AtPAL4* 与木质素的合成有关<sup>[27-28]</sup>。推测其同源基因 *MP\_JsPAL1* 和 *SP\_JsPAL3* 可能参与类黄酮的生物合成。

*PAL* 基因在植物组织中存在特异性表达,苹果的 *PAL* 基因家族中 *MdPAL1* 和 *MdPAL5* 在花和叶中的表达量较高, *MdPAL3* 在茎和果中的表达量较高<sup>[29]</sup>;云锦杜鹃 *RhPAL* 相对表达量在芽中最高,在老叶中最低<sup>[12]</sup>。孙君等<sup>[14]</sup>通过检测茉莉花开放过程中 *JsPAL* 相对表达量的变化,发现茉莉花在半开放阶段 *PAL* 相对表达量最高,随着时间的推移相对表达量逐渐降低,并推测茉莉花花香强度与 *JsPAL* 的相对表达量有关。本研究中,除 *SP\_JsPAL1* 和 *MP\_JsPAL2* 外,多数 *JsPAL* 在茉莉花的花中相对表达量最高,在根、茎、成熟叶和嫩叶中的相对表达量较低。与孙君等<sup>[14]</sup>的结果相似,推测 *JsPAL* 在茉莉花的生长发育中具有重要的调控作用。 *SP\_JsPAL1* 在茉莉花根中的相对表达量最高, *MP\_JsPAL2* 在茉莉花成熟叶中的相对表达量最高,推测二者可能在茉莉花根和叶的生长发育中起重要调控作用。

苯丙烷类化合物是茉莉花香气物质的主要组成部分,它是由 PAL 催化苯丙氨酸生成反式肉桂酸后,通过羟基化、酰基化和甲基化等反应步骤后形成的各类挥发性物质<sup>[30]</sup>,主要包括乙酸苄酯、苯甲醇、苯甲酸苄酯、苯甲酸甲酯和水杨酸甲酯等<sup>[3]</sup>。牵牛花 PAL 家族基因在苯丙烷代谢途径中对乙酸苄酯和苯甲醇的合成起重要的调控作用<sup>[31]</sup>,推测茉莉花 PAL 家族基因对二者具有相似的调控作用。JsPAL 在茉莉花不同开花时期的相对表达量具有显著差异,高丽萍等<sup>[3]</sup>发现 JsPAL 基因相对表达量在茉莉花半开放时较开放初期有显著提高;张芊<sup>[32]</sup>和熊青等<sup>[15]</sup>发现在茉莉花预备开花阶段 JsPAL 基因相对表达量随着时间的推移递增,在茉莉花初开放时 PAL 相对表达量达到峰值,随后呈下降趋势;本研究结果显示,福州单瓣茉莉花 SP\_JsPAL3、SP\_JsPAL4 和 MP\_JsPAL1 的相对表达量在 F1 至 F3 阶段递增,在 F4 阶段呈下降趋势,推测茉莉花花香强度在 F1 至 F3 阶段递增,在 F3 阶段达到峰值后逐渐下降,与张芊<sup>[32]</sup>和熊青等<sup>[15]</sup>的研究结果基本一致。本研究对 JsPAL 在福州单瓣茉莉花和双瓣茉莉花不同开花时期的相对表达量分析结果表明,SP\_JsPAL2、SP\_JsPAL4、MP\_JsPAL1 和 MP\_JsPAL3 在福州单瓣茉莉花 F3 时期的相对表达量较高,DP\_JsPAL1 在双瓣茉莉花 F3 时期的相对表达量较高。推测 SP\_JsPAL2、SP\_JsPAL4、MP\_JsPAL1 和 MP\_JsPAL3 对福州单瓣茉莉花中苯丙烷类化合物的形成具有重要作用,DP\_JsPAL1 对双瓣茉莉花中苯丙类化合物的合成起重要作用,且可能参与调控茉莉花香气的形成。此外,JsPAL 的相对表达量与花香强度相关<sup>[14]</sup>,JsPAL 在福州单瓣茉莉花中的整体相对表达量高于双瓣茉莉花,暗示福州单瓣茉莉花花香强度高于双瓣茉莉花,这与郭素枝等<sup>[33]</sup>的研究结果基本一致。苯甲醛是苯丙氨酸通过 PAL 脱氨后合成肉桂酸,再由肉桂酸直接合成的,而 2-苯乙醇和苯乙醛是由苯丙氨酸通过其他途径生成的;苯甲醛可以通过氧化合成苯甲酸,苯甲酸是挥发性苯甲酸甲酯和水杨酸甲酯的前体物质<sup>[34]</sup>。此外,苯甲醛还可以直接合成苯甲醇,苯甲醇是影响茉莉花的清香香气的重要物质,且其在福州单瓣茉莉中的含量较高<sup>[18]</sup>,本研究中 SP\_JsPAL1 相对表达量与苯甲醛含量呈显著正相关,表明 SP\_JsPAL1 可能对福州单瓣茉莉鲜灵香气的形成具有重要作用。

## 4 结论

本研究基于福州单瓣茉莉花、双瓣茉莉花和重瓣茉莉花全基因组数据,对茉莉花 PAL 基因进行鉴定,分别得到 4 个、1 个和 4 个具有完整结构域的茉莉花 PAL 基因。茉莉花 PAL 家族基因主要在花中高表达,且 SP\_JsPAL2、SP\_JsPAL4、MP\_JsPAL1 和 MP\_JsPAL3 可能在福州单瓣茉莉花香气形成过程中具有重要调控作用,且 SP\_JsPAL1 可能对福州单瓣茉莉鲜灵香气的形成具有重要作用。DP\_JsPAL1 可能参与调控双瓣茉莉花香气的形成。此外,SP\_JsPAL、DP\_JsPAL1 和 MP\_JsPAL 在茉莉花不同组织及不同开花时期的表达模式有差异。后续将对部分在茉莉花中相对表达量差异明显的基因进行功能验证,深入探究 JsPAL 基因家族成员在茉莉花香气形成中的作用。

## 参考文献:

- [1] 洪雅萍,陈雪津,王鹏杰,等. 茉莉花萜类合成酶基因的转录组鉴定及响应外源激素的表达研究[J]. 生物技术通报,2022,38(3):41-49.
- [2] 邓衍明,叶晓青,梁丽建,等. 不同瓣型茉莉水培生根能力及根尖解剖结构比较[J]. 植物资源与环境学报,2014,23(1):9-15.
- [3] 高丽萍,王黎明,张玉琼,等. 茉莉花香气释放酶的研究[J]. 茶叶科学,2001(2):140-143.
- [4] 徐晓梅,杨署光. 苯丙氨酸解氨酶研究进展[J]. 安徽农业科学,2009,37(31):15115-15119.
- [5] 郭莹,詹雪林,周涵奇,等. 矮牵牛花香成分的鉴定及相关基因的表达分析[J]. 分子植物育种,2022,20(15):4931-4939.
- [6] 王莎. 美花石斛香气成分及合成基因鉴定[D]. 贵阳:贵州大学,2021.
- [7] 秦余,田春尧,赵咏洋,等. 拟南芥 PAL 基因家族鉴定及表达模式分析[J]. 四川大学学报(自然科学版),2022,59(6):172-178.
- [8] 张秀省,杜鑫,吴照群,等. 水稻苯丙氨酸解氨酶(PAL)基因家族成员响应 MeJA 诱导的表达模式[J]. 分子植物育种,2022,1-19[2023-04-01]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20221130.1627.012.html>.
- [9] ZHAN C, LI Y T, LI H, et al. Phylogenomic analysis of phenylalanine ammonia-lyase (PAL) multigene family and their differential expression analysis in wheat (*Triticum aestivum* L.) suggested their roles during different stress responses[J]. *Frontiers in Plant Science*,2022,13:982457.
- [10] 邓路长,崔丽娜,杨麟,等. 玉米苯丙氨酸解氨酶家族基因的鉴定与纹枯病的抗病分析[J]. 分子植物育种,2019,17(3):

- 891-897.
- [11] 孙润泽,张雪,成果,等. 葡萄苯丙氨酸解氨酶基因家族的全基因组鉴定及表达分析[J]. 植物生理学报,2016,52(2):195-208.
- [12] 吕思佳,吴月燕,贾永红,等. 云锦杜鹃苯丙氨酸解氨酶基因的克隆及功能分析[J]. 生物工程学报,2022,38(1):374-385.
- [13] LEE S, CHU C Y, CHU C C. Expression level of a phenylalanine ammonia-lyase gene in poinsettia is negatively correlated with poinsettia branch-inducing phytoplasma Titer [J]. Microbiol Spectr, 2022,10(6):e381422.
- [14] 孙君,陈雪津,陈笛,等. 茉莉花 *JsPAL* 基因及其启动子克隆与表达分析[J]. 西北植物学报,2020,40(6):949-956.
- [15] 熊青,宋姣敏,崔萌,等. 茉莉花 *JsPAL2* 基因的克隆与表达分析[J]. 热带作物学报,2018,39(7):1359-1366.
- [16] 李鹤. 茉莉花开放过程香气成分动态变化研究[D]. 福州:福建农林大学,2012.
- [17] 洪雅萍,谷梦雅,高婷,等. 福州单瓣茉莉和双瓣茉莉不同器官的广泛靶向代谢组学分析[J]. 食品科学,2023,44(8):184-193.
- [18] 陈梅春,朱育菁,刘晓港,等. 茉莉鲜花 [*Jasminum sambac* (L.) Aiton] 香气成分研究[J]. 热带作物学报,2017,38(4):747-751.
- [19] WANG P J, FANG J P, LIN H Z, et al. Genomes of single- and double-petal jasmines (*Jasminum sambac*) provide insights into their divergence time and structural variations[J]. Plant Biotechnol J,2022,20(7):1232-1234.
- [20] XU S X, DING Y L, SUN J T, et al. A high-quality genome assembly of *Jasminum sambac* provides insight into floral trait formation and Oleaceae genome evolution[J]. Molecular Ecology Resources,2022,22(2):724-739.
- [21] WU Y L, WANG W Z, LI Y Z, et al. Six phenylalanine ammonia-lyases from *Camellia sinensis*: evolution, expression, and kinetics [J]. Plant Physiol Biochem,2017,118:413-421.
- [22] 洪雅萍. 茉莉花开放过程香气物质形成的多组学分析[D]. 福州:福建农林大学,2023.
- [23] 陈笛,王鹏杰,郑玉成,等. 茉莉花 *MVD* 基因及其启动子的克隆与表达[J]. 福建农林大学学报(自然科学版),2019,48(3):309-315.
- [24] 崔萌,刘志钦,叶乃兴,等. 茉莉花香气相关基因 *JsGDS* 启动子的克隆及功能分析[J]. 分子植物育种,2021,19(2):441-447.
- [25] 孙君,林滢,俞滢,等. 茉莉花 *JsGGPPS* 基因的克隆及生物信息学与表达分析[J]. 福建农业学报,2016,31(4):350-355.
- [26] JUN S Y, SATTLER S A, CORTEZ G S, et al. Biochemical and structural analysis of substrate specificity of a phenylalanine ammonia-lyase[J]. Plant Physiology,2018,176(2):1452-1468.
- [27] HUANG J L, GU M, LAI Z B, et al. Functional analysis of the *Arabidopsis PAL* gene family in plant growth, development, and response to environmental stress [J]. Plant Physiology, 2010, 153(4):1526-1538.
- [28] KRISTINE M O, UNNI S L, RUNE S, et al. Differential expression of four *Arabidopsis PAL* genes; *PAL1* and *PAL2* have functional specialization in abiotic environmental-triggered flavonoid synthesis[J]. Journal of Plant Physiology,2008,165(14):1491-1499.
- [29] 张丽之,樊胜,安娜,等. 苹果全基因组 *PAL* 基因家族成员的鉴定及表达分析[J]. 浙江农业学报,2018,30(12):2031-2043.
- [30] 王宇婷. 茉莉花 [*Jasminum sambac* (L.) Ait] 乙酸苯酯合成酶的分子鉴定与功能研究[D]. 福州:福建农林大学,2021.
- [31] MORAN O, EINAT B, RINAT O, et al. Phenylpyruvate contributes to the synthesis of fragrant benzenoid-phenylpropanoids in *Petunia×hybrida* flowers [J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8:769.
- [32] 张芊. 双瓣茉莉开花过程中挥发性物质变化及花香基因差异表达分析[D]. 福州:福建农林大学,2015.
- [33] 郭素枝,张明辉,邱栋梁,等. 3个茉莉品种花蕾香精油化学成分的GC-MS分析[J]. 西北植物学报,2011,31(8):1695-1699.
- [34] 谯正林,胡慧贞,鄢波,等. 花香挥发性苯/苯丙素类化合物的生物合成及基因调控研究进展[J]. 园艺学报,2021,48(9):1815-1826.

(责任编辑:陈海霞)