

药食同源植物有效化学成分合成途径基因的组学研究进展

蔡允璋, 贾巧君*

浙江理工大学 生命科学与医药学院, 杭州 310018

摘要: 药食同源植物包含多糖、酚类、萜类等数种有效化学成分, 因其保健、医疗等价值而备受关注。本文整理了已公布的药食同源植物基因组的相关研究, 从转录组学、蛋白组学、代谢组学及联合分析等不同方面综述了药食同源植物中酚类、萜类、多糖、生物碱、脂质等有效化学成分的合成调控途径, 总结了其细胞器基因组学的研究进展, 并发现在药食同源植物中, 有效化学成分合成途径的候选基因可通过模式植物转化体系进行功能验证; 基因组学整合功能组学将有助于解析有效成分合成途径及其调控网络。文章旨在推动药食同源植物有效化学成分合成途径基因的组学研究进展, 并为挖掘药食同源植物的药用价值提供借鉴。

关键词: 药食同源植物; 有效化学成分; 基因组学; 转录组学; 蛋白组学

中图分类号: Q946

文献标志码: A

Multi-omics research progress on the synthesis pathway of effective chemical components in medicinal and edible homologous plants

CAI Yun-zhang, JIA Qiao-jun*

College of Life Sciences and Medicine, Zhejiang Sci-Tech University, Hangzhou 310018, China

Abstract: Medicinal and edible homologous plants contain several effective chemical components, such as polysaccharides, phenols, terpenoids, etc., and are attracted much attention for their health and medical values. This paper summarizes the published studies on the genomes of medicinal and edible homologous plants, and reviews the synthesis and regulation pathways of phenols, terpenoids, polysaccharides, alkaloids, lipids and other effective chemical component through transcriptomics, proteomics, metabolomics, and conjoint analyses. In addition, the research progress in organelle genomics is also summarized. Candidate genes for the synthesis pathway of effective components in such plants could be functionally validated through model plant transformation systems. The integration of genomics and functional genomics will help to elucidate the synthesis pathway of effective components and their regulatory networks. The article aims to promote the multi-omics research progress of effective chemical components synthesis pathways and to provide a reference for the exploitation of the medicinal value in medicinal and edible homologous plants.

Key words: medicinal and edible homologous plants; effective chemical components; genomics; transcriptomics; proteomics

药食同源思想源自于《黄帝内经》, “空腹食之为食物, 患者食之为药物”, 提出了药食同源“未病先防”的理念及其应用观点^[1], 即人们可以通过膳食进行机体调理, 提高免疫力。在中医药行业中, 将具有传统食用习惯, 且列入国家中药材标准的植物称为“药食同源植物”。我国重视对药食同源植物目录的管理, 鼓励并支持药食产业的创新与发展。至 2020 年, 根

据国家卫健委、国家市场监督管理总局发布的条例规定：药食同源植物共有 102 种，分为 37 个科，其中蔷薇科植物 14 种，豆科植物 12 种，百合科 9 种。卫健委在 2019 年印发了对党参(*Codonopsis pilosula*)、铁皮石斛(*Dendrobium officinale*)、西洋参(*Panax quinquefolium*)等 9 种植物开展药食同源植物生产经营试点工作的通知，并于 2023 年将其纳入药食同源名单。

药食同源植物具有食用价值，其药效部位又富含多种药用成分，因此被广泛应用于医疗、保健、食品等领域。但研究表明大多数药用植物的药用成分存在产物不稳定、调控机理复杂等特点，这些因素都制约着药食同源植物的药用发展，而不断发展的组学分析技术将有助于解决这些问题^[2]。研究表明单一组学无法满足对药食同源植物有效化学成分相关基因及合成机制的深层次研究，而多组学手段可以阐明其合成机制及调控网络^[3]。药食同源植物基因组是指包含在药食同源植物 DNA 中的全部遗传信息，其公布将为解析药食同源植物药用成分的生物合成途径及调控网络提供基础，因此有助于其有效化学成分的组学研究^[4]。整合基因组学和功能组学将从基因组、转录组、蛋白组及代谢组上多层次地解析药食同源植物的有效化学成分合成机制，从而有助于全面挖掘药食同源植物的药用价值，因此它将会是该领域的研究趋势^[5]。

本文整理了已公布的药食同源植物基因组的相关研究，并从转录组学、蛋白组学、代谢组及联合分析等方面综述了药食同源植物有效化学成分的合成调控途径，发现药食同源植物组学多集中于酚类、萜类、多糖、生物碱、脂质等物质的生物合成调控，并总结了药食同源植物细胞器基因组学的研究进展。此外，文章探讨了药食同源植物有效化学成分合成途径基因的组学研究存在的局限性并提出了可行的解决方案，以期能为药食同源植物有效化学成分合成途径基因的组学研究提供借鉴，并为药食同源植物的开发提供参考。

1 药食同源植物基因组学研究

自 2010 年以来，随着测序技术和生物信息分析工具的进步，药食同源植物基因组学的研究不断深入，相关基因组序列被陆续公布。至 2023 年 10 月，通过 Illumina、ONT、PacBio、HiC 等测序平台，已有 46 种药食同源植物的基因组序列公布，在 Nature、Nature Plant、Nature Genetice、PNAS 等 18 个期刊发表相关文章 48 篇；国内 97 所高校及科研机构牵头或参与完成了 36 种药食同源植物的基因组测序^[6-53]（见表 1）。测序结果显示，基因组最大的是芦苇(*Phragmites australis*) (42.19 Gb)，其次是榧(*Torreya grandis*) (19 Gb)，最小的是赤芝(*Ganoderma lucidum*) (43.3 Mb)。这些基因组序列的公布，有助于药食同源植物有效化学成分的路径解析，并进一步为其高有效化学成分品种选育和栽培提供基础。

已公布的药食同源植物基因组中，国内单位独立完成的有 17 种，包括铁皮石斛、橘(*Citrus reticulata*)、桑(*Morus alba*)等，主要研究其遗传进化及有效化合物的生物合成。Yan 等^[16]利用 Illumina Hiseq 2000 和 PacBio 测序技术从头组装得到了 1.35 Gb 的铁皮石斛基因组序列，随后对其进行了功能注释并筛选出与环境共生、遗传进化、多糖及生物碱合成的

相关基因。Wang 等^[28]借助 Illumina 测序平台组装了橘基因组，大小为 344.27 Mb，通过比较野生和栽培橘种群的基因组序列后发现，参与橘柠檬酸含量调节的乌头酸水合酶（aconitate hydratase, *ACO*）基因区域高度分化，进一步结合转录数据推测栽培橘 *ACO* 基因表达上调从而降低了橘果实酸度。Jiao 等^[32]通过 Illumina、Hi-C、ONT 测序平台组装得到了 346.39 Mb 的桑基因组，并对比分析 134 份桑群体基因组后发现，桑优质选育品种的差异候选基因主要与其生长和防御相关，如钙调素结合蛋白编码基因、枯草杆菌素样蛋白酶编码基因等。上述从基因组水平揭示了人工驯化栽培和品系改良的分子机制，为药食同源植物开展分子育种工作提供了思路。部分药食同源植物属于蔬菜及粮油作物，如紫苏、芝麻等，主要研究农艺性状改良等方面^[20-39]，本文着重概述药食同源植物有效化学成分方面的组学研究进展。

表 1 已公布的药食同源植物基因组

Table 1 The published plant genomes of medicinal and edible homologous plants

植物名称 Plant name	属拉丁名 Latin name of genus	基因组大小 Genome size	测序平台 Sequencing platform	解决的科学问题 Scientific issues addressed	主要完成单位 Main completion unit	文献 Reference
大豆 ^{ab}	<i>Glycine max</i>	950 Mb	Sanger	遗传进化、油脂合成基因、转录因子多样性	哈德逊阿尔法基因组测序中心、联合基因组研究所、美国农业部等	6
西洋参 ^b	<i>Panax quinquefolium</i>	87.4 Mb (四倍体)	Roche 454	人参皂苷生物合成及候选基因	中国医学科学院、西安大略大学	7
大麻 ^{ab}	<i>Cannabis sativa</i>	820 Mb	Illumina	大麻素生物合成	多伦多大学、萨斯喀彻温大学、植物生物技术研究所	8
赤芝 ^a	<i>Ganoderma lucidum</i>	43.3 Mb	Roche 454、Illumina	萜类生物合成、调节及转运蛋白基因	药用植物研究所(中国)、田纳西大学健康科学中心、威斯康星大学麦迪逊分校等	9
大麦 ^{ab}	<i>Hordeum vulgare</i>	4.98 Gb	Illumina	基因组转录及表达调控、遗传多样性	国际大麦基因组测序联盟	10
甜橙 ^{ab}	<i>Citrus sinensis Osbeck</i>	320.5 Mb	Illumina	遗传进化、果实差异基因、维生素 C 调控基因	华中农业大学、新加坡基因组研究所、加州大学河滨分校	11
桃 ^{ab}	<i>Prunus persica</i>	215.9 Mb	Sanger	遗传进化、多元醇及苯丙素生物合成	农业食品生产委员会、克莱姆森大学、	12

					波尔多大学等	
	<i>Nelumbo nucifera</i>	804 Mb	Illumina	遗传进化、多铜氧化酶基因家族	中国科学院、伊利诺伊大学、南京农业	13
莲 ^{ab}					大学等	
		792 Mb	Illumina	遗传进化、淀粉合酶基因及生存基因	武汉蔬菜研究所、华大基因科技有限公	14
					司、武汉农业科学与技术研究院等	
萝卜 ^{ab}	<i>Raphanus sativus</i>	402 Mb	Illumina	单核苷酸多态性标记的开发、连锁图谱的构建	东北大学(日本)、上总 DNA 研究所、	15
					伊瓦特大学等	
铁皮石斛 ^b	<i>Dendrobium officinale</i>	1.35 Gb	PacBio、Illumina	遗传进化、多糖及生物碱生物合成、环境适应和共生基因	吉林大学、云南农业大学、中国科学院	16
					等	
紫芝	<i>Ganoderma sinense</i>	49.0 Mb	Shutgun	遗传进化、基因组防御机制、次生代谢物生物合成	中国医学科学院、北京协和医学院、威	17
					斯康星大学麦迪逊分校等	
赤豆 ^b	<i>Vigna angularis</i>	466.7 Mb	Shutgun	遗传进化、淀粉和脂肪酸生物合成	北京农业大学、中国科学院、北京基因	18
					组研究所等	
广藿香 ^b	<i>Pogostemon cablin</i>	1.15 Gb	Illumina	倍半萜生物合成	中国成都中医药大学、中国电子科技大	19
					学、四川省人民医院等	
芝麻 ^b	<i>Sesamum indicum</i>	267 Mb; 254 Mb	Illumina	种系基因组差异、农艺性状调控基因	中国农业科学院油料作物研究所	20

甘草 ^{ab}	<i>Glycyrrhiza uralensis</i>	400.95 Mb	PacBio、Illumina	类黄酮、甘草酸生物合成	RIKEN 可持续资源科学中心、冈山大学、横滨城市大学等	21
银杏 ^b	<i>Ginkgo biloba</i>	10.61 Gb	Illumina	遗传进化、耐药基因	华大基因科技有限公司、浙江大学、中国科学院等	22
		9.87 Gb	PacBio、Illumina、Hi-C	动力蛋白家族	南京林业大学、中国农业科学院、广西大学等	23
龙眼 ^b	<i>Dimocarpus longan Lour</i>	471.88 Mb	Illumina	遗传进化、多酚生物合成、病原体抗性基因	福建农林大学、华大基因科技有限公司、詹姆斯·沃森基因组科学研究所(中国)等	24
枸橼	<i>Citrus medica</i>	406.1 Mb	PacBio、Illumina	遗传进化、无融合生殖相关基因	华中农业大学、西南大学、四川农业大学等	25
天麻 ^b	<i>Gastrodia elata</i>	1.06 Gb	whole-genome shotgun(WGS)	遗传进化、微生物共生、信号转导及营养转移	中国医学科学院、中国科学院、诺禾致源生物信息学研究所等	26
罗汉果 ^b	<i>Siraitia grosuenorii</i>	469.5 Mb	Illumina	次生代谢产物生物合成	安徽农业大学、北京大学、苍溪市国家现代农业示范区	27
橘	<i>Citrus reticulata Blanco</i>	344.27 Mb	Illumina	人工栽培发展史及相关候选基因	华中农业大学、湖南农业科学院、广东省农业科学院等	28

胡椒 ^b	<i>Piper nigrum</i>	761.2 Mb	PacBio、10×Genomics、 Bionano	遗传进化、胡椒碱生物合成	中国热带农业科学院、华中农业大学、 农业部(中国)等	29
芡实 ^b	<i>Euryale ferox</i>	725.2 Mb (三倍体)	ONT、Illumina、Hi-C	遗传进化、系统发育	四川大学、兰州大学、华北科技大学等	30
金银花 ^b	<i>Lonicera japonica</i>	843.2 Mb	Illumina、ONT	类胡萝卜素生物合成、花色变化机理	中华人民共和国国家中医药管理局、根 特大学、植物系统生物学中心等	31
桑 ^b	<i>Morus alba</i>	346.39 Mb	Illumina、Hi-C、ONT	遗传进化、种群结构及核苷酸多样性、品系改良	西北农林科技大学、西南大学、内蒙古 大学	32
薏苡 ^b	<i>Coix lacryma-jobi</i>	1.28 Gb	PacBio、Illumina	遗传进化、贮藏蛋白编码基因、种子特异性结合蛋 白基因、苯并恶嗪类生物合成	农村发展管理局、鲜文大学、DNA 链 接公司等	33
梔子 ^b	<i>Gardenia jasminoides</i>	635.6 Mb	Nanopore、Hi-C	咖啡因和藏红花素生物合成	中华人民共和国国家中医药管理局、教 育部(中国)、能源与可持续经济发展等	34
桔梗 ^{ab}	<i>Platycodon grandiflorus</i>	680.1 Mb	Illumina	遗传进化、桔苷生物合成、细胞色素基因家族、基 因甲基化	基因组研究基金会、美国国家农业科学 研究所、Etex 生物研究所等	35
决明 ^b	<i>Senna tora</i>	526 Mb	Illumina、Hi-C	遗传进化、蒽醌生物合成	美国国家农业科学研究所、孙月大学、 国家园艺和草药科学研究所等	36
杜仲 ^b	<i>Eucommia</i>	947.84 Mb	PacBio、Hi-C	遗传进化、橡胶及酚类合成途径	北京林业大学、密歇根理工大学、河北	37

	<i>ulmoides</i>				华阳细种子有限公司	
枸杞 ^b	<i>Lycium barbarum</i>	1.67 Gb	PacBio、Hi-C	遗传进化及发育特性、多糖及类胡萝卜素生物合成	宁夏农林科学院、根特大学、VIB 植物系统生物学中心等	38
紫苏 ^b	<i>Perilla frutescens</i>	1.24 Gb	PacBio、Illumina、Hi-C	遗传进化、农艺性状关联基因	中国医学科学院、贵州省农业科学院、 威康桑格研究所等	39
花椒 ^b	<i>Zanthoxylum bungeanum</i>	4.23 Gb	PacBio、Illumina、Hi-C	遗传进化及序列扩增、酚类、萜类和花青素生物合成	西北农林科技大学、花椒国家林业局工程 技术研究中心、中国科学院等	40
杏 ^b	<i>Prunus armeniaca</i>	251.19 Mb	PacBio、Hi-C、Nanopore	遗传进化及种群类比	辽宁植物学研究所、福建农林大学、 BGI 应用农业研究所等	41
芦苇 ^{ab}	<i>Phragmites communis</i>	42.19 Gb	PacBio、Illumina	遗传进化、物种入侵	路易斯安那州立大学、大湖科学中心、 杜兰大学等	42
枣 ^a	<i>Ziziphus jujuba</i>	406 Mb	PacBio、Hi-C	遗传进化及种群类比、胁迫及果实差异基因	河北农业大学、北京林业大学、中国农 业大学等	43
蒲公英 ^{ab}	<i>Taraxacum mongolicum</i>	790.00 Mb	PacBio、Hi-C	种间差异及胶粒蛋白、顺式异戊酯转移酶基因	中国科学院、中国农业大学、中国科学 院大学	44
槐花 ^{ab}	<i>Sophora japonica</i>	511.49 Mb	Illumina、Nanopore、 Hi-C	基因组多倍化	兰州大学、四川大学、山西大学	45

丁香	<i>Syzygium aromaticum</i>	370 Mb	Illumina、Hi-C、ONT	遗传进化、丁香酚生物合成	纳沙泰尔大学、菲利普莫里斯公司	46
砂仁 ^a	<i>Amomum villosum</i>	2.80 Gb	Illumina、Hi-C、ONT	遗传进化、萜类生物合成	广州中医药大学、湖南中医药大学、广西科技大学第二临床医学院等	47
菊苣	<i>Cichorium intybus</i>	1.2 Gb	Illumina、Hi-C、ONT	遗传进化、基因甲基化、果聚糖生物合成	北京农林科学院、中国科学院大学	48
榧 ^b	<i>Torreya grandis</i>	19 Gb	Illumina、Hi-C、PacBio	遗传进化、癸酸生物合成	浙江农林大学、农业农村部、诺禾致源生物信息学研究所等	49
菊 ^b	<i>Chrysanthemum morifolium</i>	8.15 Gb (三倍体)	PacBio、10×Genomics、 Hi-C	遗传进化、花色关联基因	南京农业大学、诺禾致源生物信息学研究所、中国农业科学院等	50
益智 ^b	<i>Alpinia oxyphylla</i>	2.08 Gb	PacBio、Illumine、Hi-C	遗传进化、萜类和类黄酮生物合成	海南医学院、海南省院士工作站和海南省院士创新平台专项研究基金、齐鲁理工大学	51
余甘子	<i>Phyllanthus emblica</i>	519 Mb	10×Genomics、ONT	遗传进化、抗坏血酸生物合成	博帕尔印度科学教育与研究所	52
贴梗海棠 ^a	<i>Chaenomeles speciosa</i>	650.4 Mb	PacBio、Illumina、Hi-C	遗传进化、齐墩果酸生物合成	华中农业大学、武汉碳代码生物技术有限公司、国药集团中联药业有限公司等	53

注：^a 该植物已完成线粒体基因组；^b 该植物已完成叶绿体基因组。

Note: ^a The plant has completed its mitochondrial genome; ^b The plant has completed its chloroplast genome.

2 药食同源植物有效化学成分功能组的研究进展

有效化学成分按结构可分为 9 类, 分别为生物碱类、酚类、有机酸类、酯类、萜类、醌类、醛类、醇类、糖类。目前, 药食同源植物有效化学成分功能组的研究主要是解析酚类、萜类、多糖、生物碱、脂质(酯类)等物质的合成调控途径, 包括分离克隆关键基因、挖掘相关转录因子等, 研究涉及转录组学、蛋白组学、代谢组学及联合分析等。

2.1 转录组学

转录组测序技术(RNA-Seq)通过提取目标样本 RNA, 反转录 cDNA 并构建文库进行转录组测序, 分析差异基因、发掘关键功能基因, 预测相关合成途径。药食同源植物有效化学成分转录组学目前主要开展了多糖、黄酮类、生物碱、萜类、甾体皂苷、脂质生物合成途径及其关键基因克隆的研究, 共涉及药食同源植物 41 种。

研究者利用转录组技术分析了党参、茯苓、枸杞、黄精、玉竹、铁皮石斛等 6 种药食同源植物的多糖合成途径, 发现多糖合成调控的相关基因主要与碳水化合物代谢途径有关, 如己糖激酶(hexokinase, *HK*)基因、果糖激酶(fructokinase, *ScrK*)基因、甘露糖-1-磷酸鸟苷转移酶(mannose-1-phosphate guanylyltransferase, *GMpp*)基因等基因及糖基转移酶(U DP-glycosyltransferases, *UGT*)基因家族; 其中对黄精(*Polygonatum*)多糖的转录组研究较为深入。研究发现, 黄精根茎转录本中多糖相关的差异基因(DEGs)集中于淀粉与蔗糖代谢途径, qRT-PCR(实时荧光定量 PCR)分析验证了 β -呋喃果糖苷酶(β -fructofuranosidase)基因、*HK*、*ScrK*、*GMpp*等 14 条多糖合成相关基因。Zhao 等^[54]利用转录数据库从多花黄精 cDNA 中克隆并分析了 GDP-甘露糖焦磷酸化酶基因, 发现其亲缘关系与芦笋最近, 编码蛋白具有焦磷酸化酶家族的保守位点和活性位点; 该结果进一步丰富了药食同源植物中多糖合成途径关键基因的酶结构性质。

黄酮类生物合成起始于酚酰-CoA, 由查耳酮合酶(chalcone synthase, *CHS*)基因、查耳酮异构酶(chalcone isomerase, *CHI*)基因等基因调控合成柚皮素, 再通过异黄酮合酶(isoflavonoid biosynthesis)基因、黄酮合酶(flavone synthase)基因、黄酮醇合酶(flavonol synthase, *FLS*)基因、花青素合酶(anthocyanin synthase, *ANS*)基因、花色苷还原酶(leucoanthocyanidin reductase)基因等基因调控最终合成异黄酮类、黄酮类、黄酮醇类、花色苷类、黄烷醇类这 5 类黄酮类化合物。其合成途径在代代花(*Citrus aurantium*)、甘草、桃等 17 种药食同源植物中均有研究。转录数据分析显示差异基因集中于苯丙氨酸、酪氨酸及苯丙素生物合成途径, 并明确了苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase)基因、酪氨酸解氨酶(tyrosine ammonia-lyase)基因、香豆酰-CoA 连接酶(4-coumaryl-CoA ligase)基因、*CHS*、*CHI*等关键基因。研究者利用转录数据分析了桑色素、黄酮醇、桔梗素的生物合成途径, 从而完善了黄酮醇类、花色苷类、黄烷醇类物质的合成途径解析。此外, 在甘草、枸杞、银杏的转录研究中均发现转录因子编码基因 *MYB* 对黄酮类生物合成起正调控作用。

生物碱主要来自于氨基酸的合成。Wang 等^[55]发现在多羟基 1-脱氧野尻霉素生物碱

(polyhydroxylated alkaloid 1-deoxynojirimycin, DNJ) 含量差异的桑叶样本中, DEGs 集中于赖氨酸合成通路和哌啶环合成通路, *CYP2J*、*CYP724B1*、*CYP1A1*、*CYP17A* 等细胞色素 P450 (CYP450) 基因家族的表达水平与 DNJ 含量呈显著正相关, 因此推测该基因家族在桑叶生物碱合成中起正向调控作用; 这与杜仲、莲、铁皮石斛的研究结果一致。转氨酶基因、甲基转移酶基因、氧化还原酶基因也被认为是参与生物碱合成的重要基因。

萜类化合物种类丰富、结构多样, 主要通过甲羟戊酸 (mevalonate, MVA) 途径和甲基赤藓糖-4-磷酸 (2-methyl-D-erythritol-4-phosphate, MEP) 途径合成。药食同源植物中药用价值较高的萜类物质如薄荷醇、广藜香醇等的关键合成基因及调控基因相继报道。Manzoor 等^[56]分析光照前后薄荷醇差异样本的转录数据, 筛选并用 qRT-PCR 鉴定出柠檬烯合成酶基因、异对苯二酚脱氢酶基因等 9 种基因与薄荷醇生物合成相关; 经权重基因共表达网络分析后推测这些基因的转录可能受到与光响应相同的转录因子如 *YABBY5*、*MYB* 的共同调控。广藜香醇具有抗流感、抗抑郁、抗癌等药理作用, Tang 等^[57]从广藜香转录组中鉴定出 78 条基因与萜类合成相关, 主要富集于 MVA、MEP 途径, 并用 qRT-PCR 验证了 MVA 途径的基因 (乙酰辅酶 A 硫解酶基因、羟甲基-3-甲基戊二酰辅酶 A 还原酶基因、甲羟戊酸二磷酸脱羧酶基因、法尼基焦磷酸合酶基因) 可能参与由茉莉酸甲酯介导的广藜香醇生物合成。Zhou^[58]通过权重基因共表达网络分析不同激素处理的广藜香叶片转录组数据后筛选出关键转录因子 *PcMYB25*, 构建过表达载体并导入广藜香原植株后发现广藜香醇合酶 (patchouli alcohol synthase, *PcPTS*) 基因表达量和广藜香醇含量提高, 因此推测 *PcMYB25* 通过提高 *PcPTS* 基因的表达从而间接促进广藜香醇积累。

乙酰辅酶 A、丙酮酸等物质经过 MVA 及 MEP 途径生成 2,3-氧化角鲨烯, 由环阿屯醇合酶催化最终合成甾体皂苷。研究者在黄精中主要开展了甾体皂苷合成途径的研究。Liao 等^[59]对多花黄精幼苗的根茎进行转录组分析, 共鉴定出 113 条 unigenes 序列及 27 个甾体皂苷生物合成相关基因。Dang^[60]分析来自洛阳、丹凤、略阳不同皂苷含量的黄精转录本, 结果显示羟甲基戊二酰辅酶 A 合酶基因、羟甲基戊二酰辅酶 A 还原酶基因、环阿屯醇合酶 (cycloartenol synthase, *CAS*) 基因等 8 条基因的表达与总皂苷含量趋势一致, 推测这些基因可能调控黄精甾体皂苷的合成。此外, 关键基因 *CAS* 编码的蛋白结构分析显示, 该蛋白包含保守性芳香族氨基酸区催化结构域和底物结合结构域, 可能具有催化 2,3-氧化角鲨烯的功能, 并与盾叶薯蓣 *CAS* 蛋白的亲缘关系较近。

马齿苋 (*Portulaca oleracea*)、香榧 (*Torreya grandis*)、郁李仁 (*Prunus pedunculata*)、芝麻、紫苏中富含不饱和脂肪酸。利用转录数据分析表明, 马齿苋的脂肪酸合成基因主要与其主链合成、 β -氧化相关; 海藻糖-6-磷酸合酶 (trehalose-6-phosphate synthase) 基因是芝麻脂肪酸的关键调控基因; 含 LOB 结构域的蛋白 (LOB domain-containing protein 40) 基因和超伪基因座蛋白 1 (surfeit locus protein 1) 基因可能通过影响二酰基甘油酰基转移酶 (diacylglycerol acyltransferase, *DGAT*) 基因调控香榧的脂肪酸生物合成。这些结果为完善

药食同源植物的脂质合成途径及调控网络提供了依据。

2.2 蛋白组学

蛋白质组学是以蛋白质组为研究对象,研究细胞、组织或生物体蛋白质组成及其变化规律的科学。常用的研究技术有双向凝胶电泳(two dimensional gel electrophoresis, 2-DE)、同位素标记相对和绝对定量、液质联用质谱等。在对芡实、大豆、山药(*Dioscorea opposita*)等 10 种药食同源植物的蛋白组学研究中,多糖、黄酮、生物碱、萜类及脂质等物质的生物合成途径备受关注。

Hollung 等^[61]利用 2-DE 凝胶电泳技术对比了不同非淀粉多糖含量的大豆蛋白图谱,相关性分析结果显示大豆甘氨酸前体 2 蛋白与非淀粉多糖、总糖醛酸的含量呈负相关,因此推测编码该蛋白的基因可能参与大豆非淀粉多糖的合成。Luo 等^[62]采用 2-DE 凝胶电泳技术对比不同生长时期的山药块茎蛋白图谱,发现显著差异蛋白有 52 个,其中 31 个蛋白与糖代谢及淀粉合成相关,如 6-磷酸葡萄糖酸脱氢酶、果糖-1,6-二磷酸醛缩酶、ATP 合成酶 α 亚基等,这将为研究药食同源植物中的多糖生物合成提供参考。

在黄酮合成研究中发现,盐胁迫下甘草的差异表达蛋白是甘草酸(黄酮化合物)合成途径的三个关键酶(β -淀粉蛋白合酶、 β -香树脂素-11-氧化酶和 β -淀粉蛋白-30-氧化酶)^[63]。菊花(*Chrysanthemum morifolium*)的花青素合成途径相关蛋白在遮阳条件下丰度降低^[64]。因此推测盐胁迫、光照等环境因素的改变会影响药食同源植物中黄酮合成途径的基因表达,从而相应蛋白的含量发生变化。

生物碱相关研究中,Zhao^[65]以不同发育阶段的“宁杞 1 号”枸杞果实为研究对象,基于同位素标记的定量蛋白质组学分析结果显示,随着甜菜碱积累,甜菜碱前体胆碱合成相关的铁氧化蛋白及甜菜碱醛脱氢酶丰度上调,由此推测铁氧化蛋白基因、甜菜碱醛脱氢酶基因可能调控枸杞的甜菜碱生物合成。

大麻素是大麻中重要的萜酚类化合物,Rodziewicz 等^[66]使用微吸技术、凝胶电泳技术从大麻腺毛状体中分离并鉴定出四氢大麻酚酸合酶蛋白及大麻二酚酸合酶蛋白,这将有助于阐明大麻素的生物合成途径。Pan 等^[67]使用 2-DE 及基质辅助激光解吸电离-飞行时间串联质谱技术在胡萝卜素突变体甜橙中发现质体脂质相关蛋白可能调控甜橙四萜化合物胡萝卜素的生物合成。研究者们对相关蛋白的挖掘有助于进一步阐明药食同源植物中萜类的下游合成途径。

Xu 等^[68]以串联质谱标记定量蛋白质组学技术分析高油脂大豆的蛋白图谱,发现了过表达 *AhDGAT3* 基因大豆中脂质运输和代谢的脂肪酶结构域蛋白明显增加,证实了 *DGAT3* 基因的表达有助于大豆的脂质合成。高脂质沙棘(*Hippophae rhamnoides*)中磷脂酸磷酸酶基因和磷脂酶 C 基因的含量显著高于低脂质沙棘,推测相应编码基因可能调控沙棘脂质合成^[69]。因此,通过蛋白组学分析成分含量有显著差异的品种或材料并获得差异蛋白,是挖掘药食同源植物有效化学成分的相关基因、完善合成途径及调控网络的重要手段。

2.3 代谢组学及联合分析

代谢组学利用气相色谱-质谱、液相色谱-质谱和核磁共振等技术,使用 XCMS、AMIDS、MET-IDEA、SAS 和 SPSS 等软件处理数据,通过主成分分析、层次聚类分析、偏最小二乘法-判别分析等方法获取药食同源植物的代谢物图谱,进而反映其整体的生理生化状态。目前,代谢组学主要联合转录组学进行酚类(包括黄酮)、萜类、生物碱和脂肪酸等有效化学成分的生物合成途径研究,涉及药食同源植物 32 种。

联合分析研究了大豆、大麻、大麦等 20 种药食同源植物的黄酮类物质合成途径。基于转录数据,研究者结合异黄酮、花色苷等黄酮类化合物的代谢图谱筛选出 *CHS*、编码二氢黄酮醇-4-还原酶(dihydroflavonol-4-reductase, *DFR*) 基因和 *ANS* 等关键合成基因及 *MYB*、*bHLH* 和 *bZIP* 等转录调控因子。通过对大麦、丁香、姜(*Zingiber officinale*)、杏等药食同源植物的酚类合成途径进行转录及代谢联合分析后发现,*PAL*、*4CL*、*CHI*、*DFR*、*FLS* 等黄酮类化合物生物合成途径的关键基因及咖啡酰莽草酸酯酶(caffeoyl shikimate esterase) 基因、咖啡酸-O-甲基转移酶(caffeic acid O-methyltransferase) 基因、咖啡酰辅酶 A-O-甲基转移酶(caffeoyl-CoA-O-methyltransferase) 基因等基因家族参与酚类合成。

茯苓(*Poria cocos*)、桃、栀子、金银花、桔梗、灵芝、西洋参等药食同源植物中萜类生物合成途径的转录组、代谢组联合分析结果显示,差异基因富集于 MEP、MVA 途径;qRT-PCR 分析结果进一步验证了鲨烯单加氧酶(squalene monooxygenase, *SE*) 基因、异戊二烯焦磷酸异构酶(isopentenyl diphosphate isomerase) 基因、转酮醇酶(transketolase) 基因、鲨烯合酶(squalene synthase) 基因等基因是与萜类合成相关的候选基因。Peng 等^[70]结合转录数据将 *UGT* 家族与皂苷代谢图谱进行加权基因共表达网络分析(weighted gene co-expression network analysis, WGCNA) 后推测该基因家族与西洋参的人参皂苷生物合成密切相关。Su 等^[71]也以类似方法在桔梗中推测出 *UGTs* 参与桔梗皂苷的糖基合成,并用 qRT-PCR 法筛选出法呢基焦磷酸合酶(farnesyl pyrophosphate synthase) 基因、3-羟基-3-甲基戊二酰辅酶 A 还原酶(3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A reductase) 基因等皂苷生物合成的关键基因,推测 *UGT* 基因是在药食同源植物中三萜合成的重要调控基因。

转录、代谢联合分析研究了盐胁迫下的杜仲生物碱的合成机制,WGCNA 的分析结果显示萝卡辛-O-β-D-葡萄糖苷酶(raucaffricine-O-beta-D-glucosidase, *RBG*) 基因是杜仲中在盐胁迫下最显著的上调基因;代谢图谱显示在盐胁迫下生物碱的含量显著上调,而在盐胁迫的 *EuRBG10* 沉默株系中其含量均显著下调。推测该基因在杜仲生物碱合成中起枢纽作用,其表达促进杜仲吲哚生物碱的积累。

转录数据结合脂肪酸代谢图谱分析了大豆和沙棘的脂肪酸合成途径。Cintia 等^[72]发现在 *AtWR11* 和 *AtDGAT1* 稳定共表达的大豆种子发育过程中脂肪酸代谢图谱差异显著,转录数据显示差异基因富集于脂肪酸及碳水合成途径,进行转录及代谢联合分析后推测 *WR11* 是大豆脂肪酸生物合成的主调控转录因子,*DGAT1* 编码的三酰基甘油酯合成酶是大豆脂肪酸生物

合成的限速步骤。Ding 等^[73]借助超高效液相色谱-四极杆-飞行时间质谱技术得到不同含油量沙棘品种的代谢图谱,发现在沙棘发育早期,甘油-3-磷酸(3-phosphoglycerate, G3P)是高油脂积累的关键物质。结合转录数据推测由于甘油-3-磷酸脱氢酶基因和 delta-9 去饱和酶基因的表达上调,促进底物 G3P 最终合成油脂,因此提高了沙棘的含油量。

3 药食同源植物细胞器基因组的研究进展

药食同源植物细胞中包含两个具有独立遗传基因组的半自主性细胞器:线粒体和叶绿体,它们的结构和功能受到细胞核基因组及自身基因组两套遗传系统的调控。两者参与植物的生长发育及物质转换,因此推测在药食同源植物中,细胞器与有效化学成分的生物合成相关,但相关机理并未阐明。随着基因组测序技术的成熟与相应数据库的构建,药食同源植物的细胞器基因组学研究将愈加完善。

3.1 线粒体基因组

线粒体是细胞进行有氧呼吸和产生能量的主要场所,它调控着细胞生长与物质合成,在植物生长发育中的作用至关重要。研究者目前已完成对橙、灵芝、大豆等 17 种药食同源植物的线粒体基因组测序及物种亲缘性分析等。研究发现部分药食同源植物的线粒体基因片段与其细胞核、叶绿体基因片段高度相似,并发现八角茴香(*Illicium uerum*)的线粒体与雄性不育有关。

研究发现,野生大豆(*Glycine soja*)与栽培大豆的线粒体基因组大小相近,都含有 52 个开放阅读框;系统发育分析结果显示两者线粒体基因序列的同源性为 99.9%。此外,甘草(豆科甘草属)与植物苜蓿(*Medicago truncatula*, 豆科苜蓿属)、桔梗(桔梗科桔梗属)与轮叶党参(*Codonopsis lanceolata*, 桔梗科党参属)的线粒体基因序列亲缘性相近。这些结果从线粒体基因组的水平为药食同源植物的种质资源鉴定提供理论依据。

研究者在部分药食同源植物中发现了与细胞核、叶绿体基因片段高相似的线粒体基因片段。Li 等^[74]在赤芝的线粒体及核基因序列中找到了高相似度(96%~99%)、总长度为 5.5 kb 的三个片段,且两者细胞核酶亚基 6(ATP synthase subunits, *atp6*)基因的拷贝数完全相同。Hisano 等^[75]在大麦的线粒体和叶绿体基因序列中发现了 6 个主要重复序列(>1000 bp, 同源性 100%)和 17 个重复序列(>100 bp, 同源性>99%)。类似的结果也存在于莲的线粒体基因组研究中。因此推测药食同源植物的线粒体基因中可能插入或转移了部分来自叶绿体或细胞核的基因。上述研究有助于完善药食同源植物细胞器及细胞核起源相关的分析。

Palumbo 等^[76]对比可育及不可育雄性八角茴香的线粒体基因序列后发现 *atp6* 基因有显示核苷酸变异的 CDS 区域,分析后推测 *atp6* 基因可能通过形成低效率的 ATP 酶复合物来阻碍 ATP 的产生,因此这时无法再满足花粉发育的高能量需求,导致雄性不育现象。

3.2 叶绿体基因组

叶绿体在药食同源植物中主要进行光合作用,并参与核苷酸、脂肪酸等物质的生物合成。研究者先后完成了八角茴香、白扁豆(*Dolichos lablab*)等 55 种药食同源植物叶绿体基因组

的测序及亲缘关系分析，结果显示叶绿体的核苷酸含量和基因序列高度保守，且分子进化缓慢，是系统发育研究和物种鉴定的理想材料。

基于芸香科 12 个属共 43 个物种的叶绿体基因组，Wang 等^[77]通过系统发育分析后发现，芸香科为单系类群，科下分为两支：甜橙、酸橙（*Citrus aurantium*）等柑橘亚科为单系，与芸香属形成其中一支；另一支包含花椒属、黄檗属、吴茱萸属和香肉果属。基于 36 个黄精属叶绿体全基因序列解析黄精的起源进化关系，Xia 等^[78]构建了黄精属系统发育框架，发现黄精属起源于横断山-喜马拉雅地区，季风以及气候变暖等环境因素促进了该属物种向其他地区的多样性进化。此外，亲缘物种的叶绿体基因序列比对也为八角茴香、莲、乌梅（*Prunus mume*）等药食同源植物的系统发育分析及遗传进化研究提供了理论基础。

研究者通过分析近缘物种的叶绿体 SNP 和 SSR 差异位点在杜仲、甘草、大麻等 10 种药食同源植物中进行了物种鉴定。Xue 等^[79]在梅、杏、李（*Prunus salicina*）的叶绿体基因中发现了 *atpA*、*atpH*、*atpI* 等 10 种基因的差异序列，可用于开发分子标记并开展分类学研究；这为药食同源植物寻找物种鉴定的分子标记提供了新思路。

除了上述研究外，研究者也关注了药食同源植物密码子偏好性选择及进化过程中的基因丢失和片段倒置现象。Chen 等^[80]结合基因组及转录组数据发现核转录因子 *PpGLK1* 及其靶基因在成熟桃果皮中显著表达，且该基因的沉默会影响桃叶片和果实中叶绿素的积累；因此推测 *PpGLK1* 调控桃绿色组织中叶绿体的发育，并提示桃叶绿体的发育依赖于核基因和质体基因间的紧密合作。

4 总结与展望

药食同源植物具有显著的经济效益和社会效益。通过组学分析，可以深入并全面地解析药食同源植物中有效化学成分的生物合成途径及调控网络（见图 1），进而推动目标成分的工业化生产。此外，可为药食同源植物的分子育种提供理论依据，最终挖掘药食同源植物的药用价值并实现其药用推广。

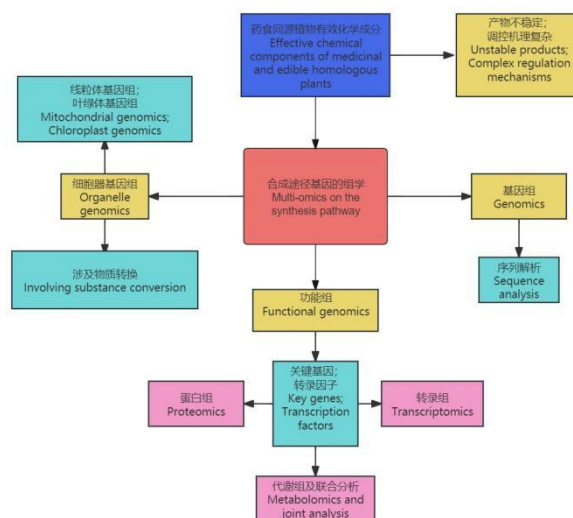


图 1 组学研究总结

Fig. 1 The summary of multi-omics

当前,药食同源植物有效化学成分的组学研究已经取得了较大进展。但该方向仍待深入研究:基于生物信息学预测,4CL、CHS、SE等部分候选基因已完成了功能验证,但多数药食同源植物有效化学成分功能组的研究仍停留在转录表达分析而缺乏功能验证。药食同源植物有效化学成分合成途径中的候选基因可利用模式植物转化体系进行基因沉默、基因过表达等方式验证其功能。药食同源植物有效化学成分的联合分析多集中于转录组及代谢组学的联合分析而缺乏多组学研究;药用成分种类丰富,调控机理复杂,研究者对黄酮、多糖、生物碱、萜类、脂质等物质的主要生物合成途径及MYB、CYP、bZIP等转录调控基因已有较深入的认识,但药食同源植物中的有效化学成分结构和种类多样,因此仍存在合成途径过程仍缺乏中间体证实、关键酶的功能存在争议、下游产物的合成分支途径复杂等问题。基因组学将解析药食同源植物的遗传信息,整合转录组学、蛋白组学和代谢组学的功能组学研究体现其有效化学成分合成调控基因的动态表达,揭示合成蛋白的催化调控功能,反映有效化学成分的种类和积累量,因此有助于实现药食同源植物有效成分合成途径及调控网络的解析。

综上所述,筛选候选基因并对其功能验证将有助于完善药食同源植物有效化学成分合成途径及调控网络的构建,从而为挖掘药食同源植物的药用价值提供参考;后续研究中,应采用基因组和功能组学的联合分析技术阐明药食同源植物的有效化学成分生物合成机制,进而有助于全面挖掘其药用价值。

参考文献

- 1 Li YJ,et al.Species distribution,utilization status and prospects of medicinal and edible plants in Guangxi[J].China Tropical Agric(中国热带农业),2022,19:32-38.
- 2 Wu HH,et al.Application of multi-group association in regulation of secondary metabolism in medicinal plants[J/OL].Mol Breed(分子育种):1-11[2024-03-26].http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.s.20220915.1758.024.html.
- 3 Chen SL,et al.Molecular genetics of medicinal plants,past achievement,and new era[J].China J Chin Mater Med(中国中药杂志),2020,45:5577-5588.
- 4 Zhao C,et al.Genome sequencing provides potential strategies for drug discovery and synthesis[J].Acupunct Herb Med,2023,3:244-255.
- 5 Zhang W,et al.Integration of high-throughput omics technologies in medicinal plant research:the new era of natural drug discovery[J].Front Plant Sci,2023,14:1073848.
- 6 Schmutz J,et al.Genome sequence of the palaeopolyploid soybean[J].Nature,2010,463:178-183.
- 7 Sun C,et al.De novo sequencing and analysis of the American ginseng root transcriptome using a GS FLX Titanium platform to discover putative genes involved in ginsenoside biosynthesis[J].BMC Genomics,2010,11:262.
- 8 Van Bakel H,et al.The draft genome and transcriptome of *Cannabis sativa*[J].Genome Biol,2011,12:R102.
- 9 Chen S,et al.Genome sequence of the model medicinal mushroom *Ganoderma lucidum*[J].Nat Commun,2012,3:913.
- 10 Mayer KF,et al.A physical,genetic and functional sequence assembly of the barley genome[J].Nature,2012,491:711-716.

- 11 Xu Q, et al. The draft genome of sweet orange (*Citrus sinensis*) [J]. *Nat Genet*, 2013, 45: 59-66.
- 12 Verde I, et al. The high-quality draft genome of peach (*Prunus persica*) identifies unique patterns of genetic diversity, domestication and genome evolution [J]. *Nat Genet*, 2013, 45(5): 487-494.
- 13 Ming R, et al. Genome of the long-living sacred lotus (*Nelumbo nucifera* Gaertn.) [J]. *Genome Biol*, 2013, 14: R41.
- 14 Wang Y, et al. The sacred lotus genome provides insights into the evolution of flowering plants [J]. *Plant J*, 2013, 76: 557-567.
- 15 Kitashiba H, et al. Draft sequences of the radish (*Raphanus sativus* L.) genome [J]. *DNA Res*, 2014, 21: 481-490.
- 16 Yan L, et al. The genome of *Dendrobium officinale* illuminates the biology of the important traditional Chinese orchid herb [J]. *Mol Plant*, 2015, 8(6): 922-934.
- 17 Zhu Y, et al. Chromosome-level genome map provides insights into diverse defense mechanisms in the medicinal fungus *Ganoderma sinense* [J]. *Sci Rep*, 2015, 5: 11087.
- 18 Yang K, et al. Genome sequencing of adzuki bean (*Vigna angularis*) provides insight into high starch and low fat accumulation and domestication [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112: 13213-13218.
- 19 He Y, et al. Survey of the genome of *Pogostemon cablin* provides insights into its evolutionary history and sesquiterpenoid biosynthesis [J]. *Sci Rep*, 2016, 6: 26405.
- 20 Wei X, et al. Identification of sesame genomic variations from genome comparison of landrace and variety [J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 1169.
- 21 Mochida K, et al. Draft genome assembly and annotation of *Glycyrrhiza uralensis*, a medicinal legume [J]. *Plant J*, 2017, 89: 181-194.
- 22 Guan R, et al. Draft genome of the living fossil *Ginkgo biloba* [J]. *Gigascience*, 2016, 5: 49.
- 23 Liu H, et al. The nearly complete genome of *Ginkgo biloba* illuminates gymnosperm evolution [J]. *Nat Plants*, 2021, 7: 748-756.
- 24 Lin YL, et al. Genome-wide sequencing of longan (*Dimocarpus longan* Lour.) provides insights into molecular basis of its polyphenol-rich characteristics [J]. *Gigascience*, 2017, 6: gix023.
- 25 Wang X, et al. Genomic analyses of primitive, wild and cultivated citrus provide insights into asexual reproduction [J]. *Nat Genet*, 2017, 49: 765-772.
- 26 Yuan Y, et al. The *Gastrodia elata* genome provides insights into plant adaptation to heterotrophy [J]. *Nat Commun*, 2018, 9: 1615.
- 27 Xia M, et al. Improved de novo genome assembly and analysis of the Chinese cucurbit *Siraitia grosvenorii*, also known as monk fruit or Luo-Han-Guo [J]. *GigaScience*, 2018, 7: giy067.
- 28 Wang L, et al. Genome of wild mandarin and domestication history of mandarin [J]. *Mol Plant*, 2018, 11: 1024-1037.
- 29 Hu L, et al. The chromosome-scale reference genome of black pepper provides insight into piperine biosynthesis [J]. *Nat Commun*, 2019, 10: 4702.
- 30 Yang Y, et al. Prickly waterlily and rigid hornwort genomes shed light on early angiosperm evolution [J]. *Nat Plants*, 2020, 6: 215-222.
- 31 Pu X, et al. The honeysuckle genome provides insight into the molecular mechanism of carotenoid metabolism underlying dynamic flower coloration [J]. *New Phytol*, 2020, 227: 930-943.
- 32 Jiao F, et al. Chromosome-level reference genome and population genomic analysis provide insights into the evolution and improvement of domesticated mulberry (*Morus alba*) [J]. *Mol Plant*, 2020, 13: 1001-1012.
- 33 Kang SH, et al. Genome assembly and annotation of soft-shelled adlay (*Coix lacryma-jobi* Variety *ma-yuen*), a cereal and medicinal crop in the Poaceae Family [J]. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 630.
- 34 Xu Z, et al. Tandem gene duplications drive divergent evolution of caffeine and crocin biosynthetic pathways in plants [J]. *BMC Biol*, 2020, 18: 63.

- 35 Kim J, et al. Whole-genome, transcriptome, and methylome analyses provide insights into the evolution of platycoside biosynthesis in *Platycodon grandiflorus*, a medicinal plant[J]. *Hortic Res*, 2020, 7:112.
- 36 Kang SH, et al. Genome-enabled discovery of anthraquinone biosynthesis in *Senna tora*[J]. *Nat Commun*, 2020, 11:5875.
- 37 Li Y, et al. High-quality de novo assembly of the *Eucommia ulmoides* haploid genome provides new insights into evolution and rubber biosynthesis[J]. *Hortic Res*, 2020, 7:183.
- 38 Cao YL, et al. Wolfberry genomes and the evolution of *Lycium* (Solanaceae)[J]. *Commun Biol*, 2021, 4:671.
- 39 Zhang Y, et al. Incipient diploidization of the medicinal plant *Perilla* within 10,000 years[J]. *Nat Commun*, 2021, 12:5508.
- 40 Feng S, et al. *Zanthoxylum*-specific whole genome duplication and recent activity of transposable elements in the highly repetitive paleotetraploid *Z. bungeanum* genome[J]. *Hortic Res*, 2021, 8:205.
- 41 Zhang Q, et al. Frequent germplasm exchanges drive the high genetic diversity of Chinese-cultivated common apricot germplasm[J]. *Hortic Res*, 2021, 8:215.
- 42 Oh DH, et al. Novel genome characteristics contribute to the invasiveness of *Phragmites australis* (common reed)[J]. *Mol Ecol*, 2022, 31:1142-1159.
- 43 Shen LY, et al. Chromosome-scale genome assembly for Chinese sour jujube and insights into its genome evolution and domestication signature[J]. *Front Plant Sci*, 2021, 12:773090.
- 44 Lin T, et al. Extensive sequence divergence between the reference genomes of *Taraxacum kok-saghyz* and *Taraxacum mongolicum*[J]. *Sci China Life Sci*, 2022, 65:515-528.
- 45 Lei W, et al. Chromosome-level genome assembly and characterization of *Sophora japonica*[J]. *DNA Res*, 2022, 29:dsac009.
- 46 Ouadi S, et al. The clove (*Syzygium aromaticum*) genome provides insights into the eugenol biosynthesis pathway[J]. *Commun Biol*, 2022, 5:684.
- 47 Yang P, et al. Chromosome-level genome assembly and functional characterization of terpene synthases provide insights into the volatile terpenoid biosynthesis of *Wurfbainia villosa*[J]. *Plant J*, 2022, 112:630-645.
- 48 Shen F, et al. Insights into the convergent evolution of fructan biosynthesis in angiosperms from the highly characteristic chicory genome[J]. *New Phytol*, 2023, 238:1245-1262.
- 49 Lou H, et al. The *Torreya grandis* genome illuminates the origin and evolution of gymnosperm-specific sciadonic acid biosynthesis[J]. *Nat Commun*, 2023, 14:1315.
- 50 Song A, et al. Analyses of a chromosome-scale genome assembly reveal the origin and evolution of cultivated chrysanthemum[J]. *Nat Commun*, 2023, 14:2021.
- 51 Pan K, et al. Chromosome-level genome and multi-omics analyses provide insights into the geo-herbalism properties of *Alpinia oxyphylla*[J]. *Front Plant Sci*, 2023, 14:1161257.
- 52 Mahajan S, et al. Genome of *Phyllanthus emblica*: the medicinal plant Amla with super antioxidant properties[J]. *Front Plant Sci*, 2023, 14:1210078.
- 53 He S, et al. A telomere-to-telomere reference genome provides genetic insight into the pentacyclic triterpenoid biosynthesis in *Chaenomeles speciosa*[J]. *Hortic Res*, 2023, 10:uhad183.
- 54 Zhao LQ, et al. Cloning and characterization of fructokinase and GDP-mannose pyrophosphorylase genes in *Polygonatum cyrtoneura* Hua[J]. *J Biol (生物学杂志)*, 2022, 39:1-6.
- 55 Wang D, et al. Transcriptome analysis and identification of key genes involved in 1-deoxyojirimycin biosynthesis of mulberry (*Morus alba* L.)[J]. *PeerJ*, 2018, 6:e5443.
- 56 Yu X, et al. Transcriptome analysis of light-regulated monoterpenes biosynthesis in leaves of *Mentha canadensis* L[J]. *Plants*, 2021, 10:930.
- 57 Tang Y, et al. Molecular identification and expression of sesquiterpene pathway genes responsible for patchoulol biosynthesis and regulation in *Pogostemon cablin*[J]. *Bot Stud*, 2019, 60:11.

- 58 Zhou XX. Analysis of the transcriptome of patchouli leaves in response to exogenous hormones and identify of regulators[D]. Nanning: Guangzhou University of Chinese Medicine(广州中医药大学), 2021.
- 59 Liao RJ, et al. Transcriptome analysis of rhizome of *Polygonatum cyrtoneura* and identification of candidate genes involved in biosynthetic pathway of steroidal saponin[J]. China J Chin Mater Med(中国中药杂志), 2020, 45: 1648-1656.
- 60 Dang KK. Gene study of *Polygonatum* involved in biosynthetic pathway of steroidal saponin[D]. Nanning: Shaanxi Normal University(陕西师范大学), 2017.
- 61 Hollung K, et al. Evaluation of nonstarch polysaccharides and oligosaccharide content of different soybean varieties(*Glycine max*) by near-infrared spectroscopy and proteomics[J]. J Agric Food Chem, 2005, 53: 9112-9121.
- 62 Luo HL, et al. Analysis of starch accumulation and differentially expressed proteins during the development of Chinese yam tuber[J]. J South Chin Agric Univ(华南农业大学学报), 2018, 39: 61-69.
- 63 Wang C, et al. Comparative proteomic analysis reveals the molecular mechanisms underlying the accumulation difference of bioactive constituents in *Glycyrrhiza uralensis* Fisch under salt stress[J]. J Agric Food Chem, 2020, 68: 1480-1493.
- 64 Martínez-Esteso MJ, et al. iTRAQ-based protein profiling provides insights into the central metabolism changes driving grape berry development and ripening[J]. BMC Plant Biol, 2013, 13: 167.
- 65 Zhao X L. Study on the accumulation pattern of betaine anabolism during the growth of *Lycium barbarum* fruit[D]. Yinchuan: Ningxia University(宁夏大学), 2022.
- 66 Rodziewicz P, et al. Cannabinoid synthases and osmoprotective metabolites accumulate in the exudates of *Cannabis sativa* L. glandular trichomes[J]. Plant Sci, 2019, 284: 108-116.
- 67 Pan Z, et al. Comparative proteomics of a lycopene-accumulating mutant reveals the important role of oxidative stress on carotenogenesis in sweet orange(*Citrus sinensis*[L.] Osbeck)[J]. Proteomics, 2009, 9: 5455-5470.
- 68 Xu Y, et al. Proteomic and lipidomics analyses of high fatty acid *AhDGAT3* transgenic soybean reveals the key lipase gene associated with the lipid internal mechanism[J]. Genome, 2022, 65: 153-164.
- 69 Du W, et al. Identification of the key flavonoid and lipid synthesis proteins in the pulp of two sea buckthorn cultivars at different developmental stages[J]. BMC Plant Biol, 2022, 22: 299.
- 70 Arias CL, et al. Expression of *AtWR11* and *AtDGAT1* during soybean embryo development influences oil and carbohydrate metabolism[J]. Plant Biotechnol J, 2022, 20: 1327-1345.
- 71 Su X, et al. A candidate gene identified in converting platycoside E to platycodin D from *Platycodon grandiflorus* by transcriptome and main metabolites analysis[J]. Sci Rep, 2021, 11: 9810.
- 72 Peng DI, et al. Integrative SMRT sequencing and ginsenoside profiling analysis provide insights into the biosynthesis of ginsenoside in *Panax quinquefolium*[J]. Chin J Nat Med, 2022, 20: 614-626.
- 73 Ding J, et al. Nontargeted metabolomic and multigene expression analyses reveal the mechanism of oil biosynthesis in sea buckthorn berry pulp rich in palmitoleic acid[J]. Food Chem, 2022, 374: 131719.
- 74 Li J, et al. Complete mitochondrial genome of the medicinal mushroom *Ganoderma lucidum*[J]. PLoS One, 2013, 8: e72038.
- 75 Hisano H, et al. Mitochondrial genome sequences from wild and cultivated barley(*Hordeum vulgare*)[J]. BMC Genomics, 2016, 17: 824.
- 76 Palumbo F, et al. The mitochondrial genome assembly of fennel(*Foeniculum vulgare*) reveals two different *ATP6* gene sequences in cytoplasmic male sterile accessions[J]. Int J Mol Sci, 2020, 21: 4664.
- 77 Wang XQ, et al. Chloroplast genome structural and phylogenetic analysis of Rutaceae[J]. Mol Plant Breed(分子植物育种), 2023, 21: 1510-1520.

- 78 Xia M, et al. Out of the Himalaya-Hengduan Mountains: phylogenomics, biogeography and diversification of *Polygonatum* Mill. (Asparagaceae) in the Northern Hemisphere [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2022, 169: 107431.
- 79 Xue S, et al. Comparative analysis of the complete chloroplast genome among *Prunus mume*, *P. armeniaca*, and *P. salicina* [J]. *Hortic Res*, 2019, 6: 89.
- 80 Chen M, et al. Transcriptomic and functional analyses reveal that *PpGLK1* regulates chloroplast development in peach (*Prunus persica*) [J]. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 34.

收稿日期: 2024-04-07 接受日期:

基金项目: 浙江省重点研发计划项目 (2020C02039)

*通信作者 Tel: 15381012912; E-mail: jiaqiaojun@163.com