

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.01.012

引用格式:张春梅, 闫芳, 张喜峰, 等. 外源脱落酸对祁连山野生药食植物黄参代谢物的影响[J]. 草地学报, 2026, 34(1):118—131

ZHANG Chun-mei, YAN Fang, ZHANG Xi-feng, et al. Effects Of Exogenous ABA on Metabolites of Wild Medicinal-Edible Plants *Sphallerocarpus gracilis* in Qilian Mountains[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(1):118—131

外源脱落酸对祁连山野生药食植物黄参代谢物的影响

张春梅^{1,2*}, 闫芳^{2,3}, 张喜峰^{1,2}, 祁世明^{1,2}, 赵刚^{1,2}, 宋海²,
陈叶^{1,2}, 刘振荣^{1,2}, 李欣孺^{1,2}

(1. 河西学院农业与生态工程学院, 甘肃 张掖 734000; 2. 甘肃省河西走廊特色资源利用重点实验室, 甘肃 张掖 734000; 3. 河西学院生态与绿洲农业研究院, 甘肃 张掖 734000)

摘要:为揭示外源脱落酸(Absciscic acid, ABA)对祁连山野生药食植物黄参(*Sphallerocarpus gracilis*)肉质根中代谢物积累模式的影响,本研究采用超高效液相系统和UPLC-电喷雾(Electron spray ionization, ESI)-三重四极杆线性离子阱(Triple quadrupole-linear ion trap, QTRAP)-MS/MS的广泛靶向代谢组学技术,探究了施用 $20\text{ }\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ABA和 $2000\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ABA抑制剂钨酸钠时根中代谢物的变化。本研究首次从黄参肉质根中鉴定出两种类胡萝卜素,分别为 β -胡萝卜素和叶黄素;共得到7类537种差异代谢物,其中莽草酸及苯丙酸类(206种)、萜类(93种)、生物碱(92种)和氨基酸及短肽(84种)占比较高;京都基因与基因组百科全书(Kyoto encyclopedia of genes and genomes, KEGG)数据库通路富集分析表明,差异代谢物分布在5大类15条代谢途径中,主要富集在苯丙氨酸代谢、硫胺素代谢和酪氨酸代谢等通路。综上所述,外源ABA及其抑制剂会影响黄参肉质根代谢模式,ABA有望用于开发关键代谢通路的靶向调控剂。

关键词:黄参;代谢组学;脱落酸;差异代谢物;通路富集分析

中图分类号:S567.53

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)01-0118-14

Effects Of Exogenous ABA on Metabolites of Wild Medicinal-Edible Plants *Sphallerocarpus gracilis* in Qilian Mountains

ZHANG Chun-mei^{1,2*}, YAN Fang^{2,3}, ZHANG Xi-feng^{1,2}, QI Shi-ming^{1,2}, ZHAO Gang^{1,2}, SONG Hai²,
CHEN Ye^{1,2}, LIU Zhen-rong^{1,2}, LI Xin-ru^{1,2}

(1. College of Agriculture and Ecological Engineering, Hexi University, Zhangye, Gansu Province 734000, China; 2. Key Laboratory of Hexi Corridor Resources Utilization of GanSu, Zhangye, Gansu Province 734000, China; 3. Ecological & Oasis Agricultural Research Institute of Hexi University, Zhangye, Gansu Province 734000, China)

Abstract: This study aims to explore the effects of exogenous ABA on the accumulation pattern of differential metabolites in the roots of wild medicinal-edible plants *Sphallerocarpus gracilis* of Qilian Mountains. Ultra-high liquid phase system and ultra-high performance liquid chromatography-electrospray-triple quadrupole linear ion trap-tandem mass spectrometry (UPLC-ESI-QTRAP-MS/MS) extensive targeted metabolomics technology was used to detect and analyze the changes of metabolites in roots by applying with $20\text{ }\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ exogenous absciscic acid (ABA) as well as $2000\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ sodium tungstate. The results showed that two kinds of carotenoids were detected in the roots of *Sphallerocarpus gracilis* for the first time, they were β -carotene and lutein, respectively. Furthermore, a total of 537 differential DAMs in 7 categories were identified, among them

收稿日期:2025-02-14;修回日期:2025-05-08

基金项目:国家自然科学基金项目(No. 32160745);甘肃省自然科学基金项目(No.22JR5RG566);河西学院2024年“挑战杯”竞赛培育项目(7);河西学院第十五批大学生科技创新项目(Z57)资助

作者简介:张春梅(1978-),女,汉族,甘肃酒泉人,教授,博士,主要从事植物生理及生物技术研究,*E-mail:zazcm197828@163.com

shikimic acid and phenylpropionic acid (206 species), terpenoids (93 species), alkaloids (92 species) and amino acids (84 species) accounted for a relatively high proportion. Pathway enrichment analysis was performed on differential metabolites based on Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes. The differential metabolites (DAMs) were distributed in 15 metabolic pathways in 5 categories, which were mainly enriched in phenylalanine metabolism, thiamine metabolism and tyrosine metabolism. In summary, exogenous ABA and its inhibitor sodium tungstate can affect the metabolic pattern of *Sphallerocarpus gracilis*, which is expected to be applied to the development of targeted regulators on key metabolic pathways.

Key words: *Sphallerocarpus gracilis*; Metabonomics; Absciscic acid; Differential metabolites; Pathway enrichment analysis

黄参(*Sphallerocarpus gracilis*)为伞形科迷果芹属的单种植物,在我国西北、东北、华北地区有少量分布,在甘肃境内,集中分布在海拔2400~2900 m的张掖市山丹县祁连山支脉焉支山。《本草纲目》中,黄参被誉为“小人参”,富含蛋白质、黄酮、多糖、类胡萝卜素及多种氨基酸,肉质根中的黄参总皂苷相对含量约为人参总皂苷的三分之一^[1]。因此,研究黄参对祁连山区水土保持、遏制草场沙漠化和维持生物多样性具有重要的生态和经济意义。作为营养丰富、经济和药用价值极高的祁连山野生种质资源,黄参在食品、医药、化工等领域具有极大的应用潜力与开发前景。

类胡萝卜素具有防癌、抗氧化等功效^[2],包括胡萝卜素类(Carotene)和叶黄素类(Xanthophyll)两类。胡萝卜素包括 α -胡萝卜素(α -carotene)、 β -胡萝卜素(β -carotene)等;叶黄素类包括紫黄质(Violaxanthin)、玉米黄质(Zeaxanthin)和叶黄素(Lutein)等^[3],其中 α -胡萝卜素(α -carotene)、 β -胡萝卜素(β -carotene)以及叶黄素类(Xanthophylls)等呈黄色^[4]。作为植物体内广泛存在的天然色素和重要的次级代谢物,类胡萝卜素生物合成中基因的表达调控非常复杂^[5]。高等植物脱落酸(Absciscic acid, ABA)合成的主要途径是类胡萝卜素生物合成途径,类胡萝卜素是合成ABA的前体,而钨酸钠(Na_2WO_4)可以抑制内源ABA合成并阻断其信号传递^[6]。

代谢组学可分为靶向代谢组学和非靶向代谢组学,其全面性、高通量、灵敏度和强大的数据库资源可定性和定量分析各类代谢物^[7-9]。氨基酸、糖类、有机酸、萜类、黄酮类和生物碱类等代谢物的种类、数量以及代谢通路在应对外界胁迫时会发生变化^[10]。目前,已有众多研究采用代谢组学来探究不同物种、次生代谢物的多样性和差异代谢物的调控机制^[11-19]。

使用激素诱导次生代谢产物积累是调控药用植物代谢可行性方法之一,而ABA作为调控因子和“胁迫激素”通过激活次生代谢的防御机制进而影响产物生成^[20]。目前,基于代谢组学来探究外源ABA及抑制剂对黄参肉质根中代谢物变化及其调控机制尚未见报道。鉴于此,本研究首次检测黄参肉质根中类胡萝卜素的种类和组成,采用UPLC-电喷雾(Electron spray ionization, ESI)-三重四极杆线性离子阱(Triple quadrupole-linear ion trap, QTRAP)-MS/MS的广泛靶向代谢组学技术,以期探究外源ABA对黄参肉质根中代谢物及相关代谢通路的调控机制,将为合理利用祁连山黄参野生种质资源提供理论基础,也为后续开发关键通路的靶向调控剂提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料及处理

2024年4月28日于甘肃省张掖市山丹县军马场采集带土野生黄参并带回实验室。按常规栽培方法将黄参栽培至花盆,盆底直径为18.0 cm、上部直径30.0 cm、盆深38.0 cm,盆栽土为营养土+灭菌后基质的混合土(体积比为2:1)。待黄参植株生长2个月后进入肉质根膨大期时,实验材料分为三组,喷施清水为对照组,其余两组分别喷施 $20\text{ }\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ 的外源ABA和 $2000\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 的ABA抑制剂钨酸钠,每种处理18盆,每盆5株,每种处理3次重复。将实验材料置于实验室内阳面,三组处理于下午18:00正反面喷施叶片并同时灌根,均以叶面滴水为限,浇灌500 mL,每7 d一次,连续喷施4周。分别采收对照和处理黄参的肉质根,每种处理挖取3次,蒸馏水清洗干净,吸水纸吸干水分,用液氮速冻,标记且装入塑封袋中,立即用干冰包埋,包装后寄送至上海百趣生物科技有限公司。

1.2 仪器设备及试剂

主要仪器包括:超高效液相色谱仪(ExionLC AD, 美国 Sciex 公司);高灵敏度质谱(QTrap 6500+, 美国 Sciex 公司);离心机(Heraeus Fresco17, 美国 Thermo Fisher Scientific 公司);天平(SA124S-CW, 德国 Sartorius 公司);超声仪(PS-60AL, 深圳市雷德邦电子有限公司);匀浆机(JXF-STPRP-24, 上海净信科技有限公司);冷冻干燥机(LGJ-10C, 四环福瑞科仪科技发展有限公司);UPLC Kinetex C18 (2.1 mm×100 mm, 2.6 μm) 色谱柱(美国 Waters 公司)。

主要试剂:甲醇、乙腈、异丙醇(纯度 LC-MS 级, CNW Technologies)、超纯水(屈臣氏)、乙酸(纯度:LC-MS 级, SIGMA-ALDRICH)。

1.3 试验方法及步骤

1.3.1 类胡萝卜素靶向代谢组学测定

1.3.1.1 标准品及其配制 玉米黄素、β-隐黄质素、叶黄素、β-胡萝卜素、α-胡萝卜素、番茄红素、辣椒红素、紫黄质素、新叶黄素,标准品均来自 sigma 公司。参照 Delgado-Pelayo 等^[21]和 Gentili 等^[22]使用的方法。利用 Chromeleon7 软件拟合得到标准品曲线,通过外标法对化合物进行绝对定量。

1.3.1.2 样品提取 各 3 次重复,每个重复 5 株植株肉质根,共 9 个样本用于类胡萝卜素靶向代谢组学分析(因黄参肉质根营养成分中类胡萝卜素含量较高)。

分别准确称取本项目所需的标准品,加入丙酮溶液配成 200·mL⁻¹的单标母液,取适量单标母液混合配制 17.5 μg·mL⁻¹, 14 μg·mL⁻¹, 7 μg·mL⁻¹ 的储存液备用。

1.3.2 广泛靶向代谢组学测定

使用 ExionLC AD(meiguo Sciex)超高效液相色谱仪,色谱质谱条件参照 Ye 等^[23]方法。

下机数据处理:原始数据经 ProteoWizard 软件转成开放的数据格式 mzXML,使用合作编写的 R 包进行代谢物鉴定,所用数据库为 BiotreeDB (V3.0, 标品库)和 BT-Plant(V1.1, 植物专属库),用自主编写的 R 包进行可视化分析。

1.4 数据处理

委托上海百趣生物科技有限公司自动化数据处理软件 Biobud 完成了所有质谱数据采集及目标化合

物定量分析工作。结合自建数据库完成提峰、注释等工作。原始数据包含 2 个质控(Quality control, QC)样本和 9 个实验样本,提取了 826 个峰值(Peak),经过滤和填补、数据标准化处理后,719 个 Peak 被保留。对数据进行归一化处理,并绘制聚类热图。

使用 SIMCA 软件(V16.0.2, Sartorius Stedim Data Analytics AB, Umea, Sweden),对数据进行格式化处理,建立主成分分析(Principal component analysis, PCA)模型。PCA 统计分析不同处理样本间的差异,绘制质控样本的代谢物强度;采用正交偏最小二乘法-判别分析(Orthogonal projections to latent structures- discriminant analysis, OPLS-DA)的统计方法和 SIMCA 软件(V16.0.2, Sartorius Stedim Data Analytics AB, Umea, Sweden),对第一主成分进行 OPLS-DA 建模分析, R² Y(用于衡量模型对分类变量 Y 的可解释性)和 Q²(用于衡量模型的可预测性)是代谢组学模型评估中的两个重要指标。再通过置换检验,检验模型有效性。结合单元变量和多元变量统计分析(Multivariate analysis, MVA)结果,筛选出差异代谢物,根据变量权重值(Variable importance in project, VIP)≥1 及单因素方差分析的 P 值<0.05 对差异代谢物进行筛选。将所有分组比较中按照筛选标准鉴定得到差异代谢物的相对含量进行 z-score 标准化,之后进行 K 均值(K-Means)聚类分析。代谢通路富集分析利用人类代谢组数据库(Human Metabolome Database, HMDB)、京都基因与基因组百科全书(Kyoto encyclopedia of genes and genomes, KEGG)代谢通路、PubChem 数据库进行代谢物注释,解释代谢物的生物学功能。

2 结果与分析

2.1 ABA 及其抑制剂钨酸钠处理对黄参肉质根 β-胡萝卜素和叶黄素相对含量的影响

采用靶向代谢组学,首次检测出黄参肉质根中的类胡萝卜素是 β-胡萝卜素和叶黄素,以 β-胡萝卜素为主,占类胡萝卜素总量的 94.9%,可以推测黄参肉质根主要是因为含有大量 β-胡萝卜素而呈现淡黄色。ABA 及其抑制剂钨酸钠处理下,肉质根 β-胡萝卜素的含量与对照 CK 相比均差异显著(图 1)。ABA 及钨酸钠处理均能显著提高黄参 β-胡萝卜素含量(P<0.05),但对叶黄素相对含量无显著影响。

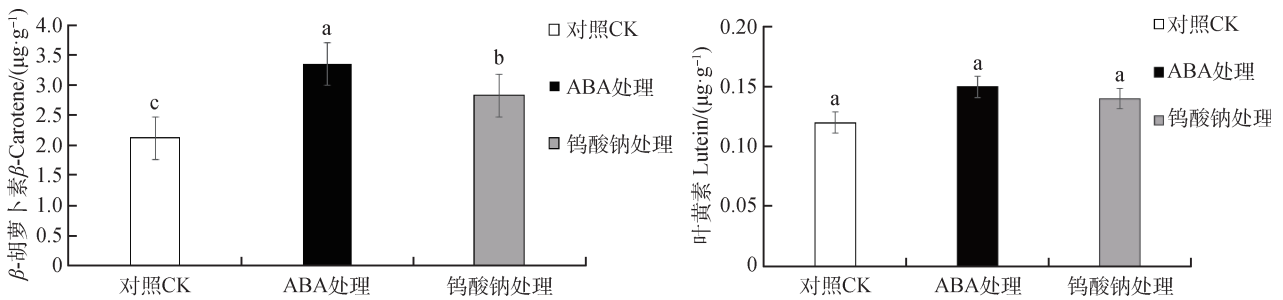


图 1 不同处理下黄参肉质根 β-胡萝卜素和叶黄素相对含量的变化

Fig. 1 The changes of β-carotene and lutein contents of *Sphallerocarpus gracilis* tubers under different treatments

注:CK表示对照;ABA表示ABA处理;钨酸钠处理表示ST处理(下同)。小写字母表示在 0.05 水平显著差异 ($P < 0.05$)

Note: CK represents control; ABA represents ABA treatment; sodium tungstate treatment represents ST (The same as below). Different lower case letters indicate significant differences between all treatments at the level of 0.05

2.2 广泛靶向代谢组学分析

2.2.1 正、负离子模式下离子色谱图分析 对所有样本进行质量控制(QC)分析,正、负离子模式下总离子流(Total ion current, TIC)色谱结果如图 2 所示,QC 样本的峰面积和保留时间曲线重叠度高,

表明仪器稳定性强,样本质量高,质谱信号稳定,说明后续的试验数据科学、可信。从整体上看,负离子模式下检测出的代谢物比正离子模式下检测出的代谢物丰富,说明负离子模式下黄参肉质根中代谢物的覆盖率更高、代谢物种类更齐全。

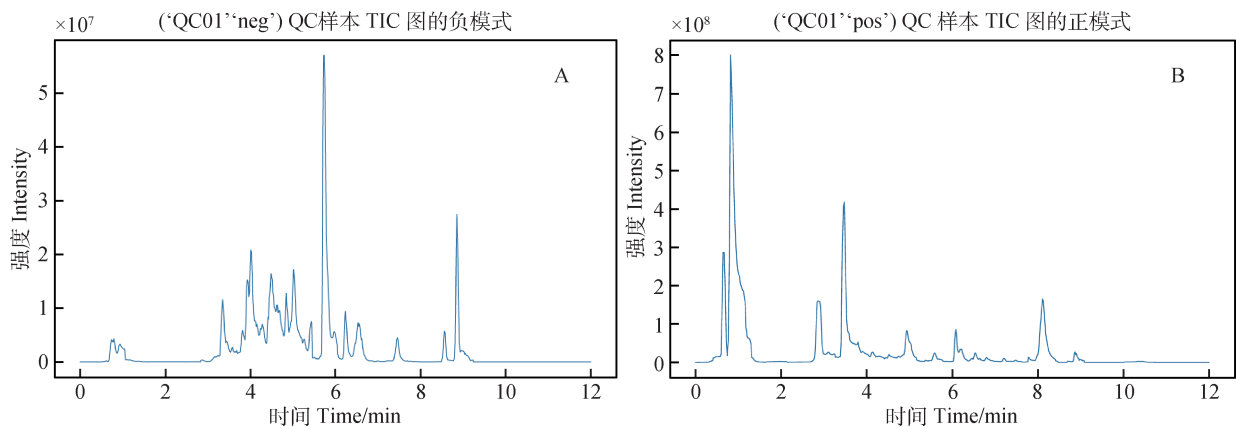


图 2 样本质控质谱检测 TIC 重叠图

Fig. 2 TIC overlay of sample quality control mass spectrometry

注:A为QC样本TIC图(负模式);B为QC样本TIC图(正模式)。横坐标代表代谢物测定时检测产物的残留时间,纵坐标代表对离子测定时的离子流强度

Note: A is detection in negative ion mode; B is detection in positive ion mode. The abscissa represents the residual time of the detected product in the determination and the ordinate represents the intensity of ion flow in the determination of ion

2.2.2 广泛靶向代谢组学主成分分析(PCA)与 OPLS-DA 分析、模型验证 PCA能体现代谢组学多维数据特征,能反映样本中代谢物总体分布趋势、丰度及组间样本的差异程度。全部样本的PCA得分散点图(score scatter plot)如图 3 所示,样本全部处于 95% 置信区间(Hotelling's T-squared ellipse)内。PCA 二维图(图 3A)中,3个生物学重复代谢物样本之间距离较近,聚集性较强,证明方法稳定,说明数据重复性较好、可信度较强。对照CK,ABA处理及钨酸钠处理之间的代谢物聚类较远,数据点在散点图中被

区分显著,说明样本间差异较大。第一主成分可解释 38.6% 的变异,第二主成分和第三主成分分别可解释 23.1% 和 10.6%。在PCA三维图中,样本的聚类更直观。处理组与对照组的样本点分离较远,表示处理组和对照组的代谢产物差异越明显(图 3B)。

在 OPLS-DA 模型评价参数中, R^2X 和 R^2Y 分别表示模型 X 和 Y 矩阵解释率, Q^2 表示模型的可预测程度,其数值越接近 1 表示模型的稳定性越可靠。在 ABA 处理 ($R^2Y=1$, Q^2 为 0.993)、钨酸钠处理 ($R^2Y=1$, Q^2 为 0.987) 中 R^2Y , Q^2 均高于 0.9,表明

该OPLS-DA模型构建效果良好,具有高度预测性,可将所得变量投影重要性(VIP)值可用于后续差异

代谢物筛选(图4)。综上所述,本测试结果可用于下一步差异代谢物筛选分析。

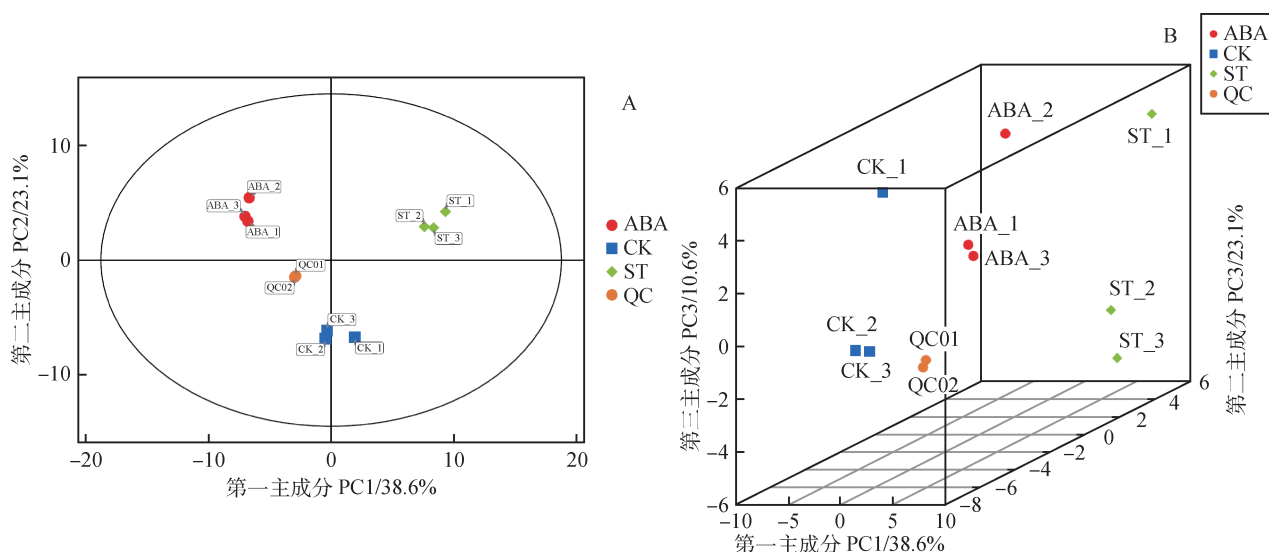


图3 样本与质控样本(QC)质谱数据的PCA得分散点图

Fig. 3 Score scatter plot for PCA model total with QC

注:每个散点代表一个样本,散点的颜色和形状表示不同分组,样本点越靠近,说明样本中代谢物的种类和相对含量越相似;样本越远,代谢差异越大

Note: Each scatter in the figure represents a sample. The color and shape of the scatter represent different groups. The closer the sample points are distributed, the more similar the type and content of metabolites in the sample are. On the contrary, the farther the sample, the greater the difference in metabolic level

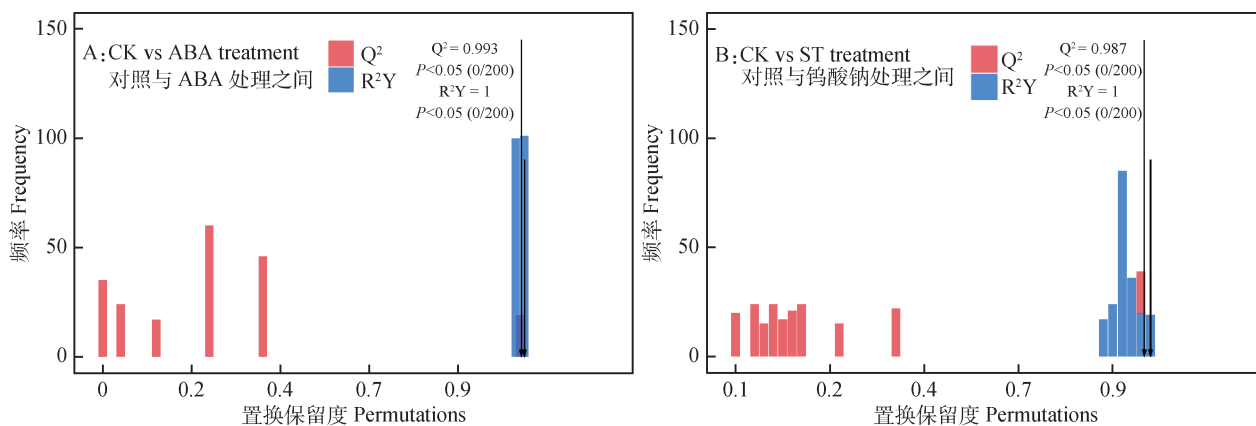


图4 OPLS-DA模型验证

Fig. 4 Model validation of orthogonal partial least squares-discriminant analy

2.3 广泛靶向代谢组学差异代谢物分析

2.3.1 变量统计分析(UVA), 差异代谢物的筛选 基于此筛选条件(ANOVA, $P < 0.05$),共筛选到7类537个差异代谢物,包括莽草酸及苯丙酸类(206种,其二级分类是异黄酮类),萜类化合物(93种),生物碱(92种),氨基酸及短肽(84种),聚酮(39种),脂肪酸(34种),糖醇类(28种)。排名前10的代谢物分别是樱黄素(Prunetin), 3,7,4'-三羟基黄酮(Resokaempferol), 7-羟基黄酮(7-

Hydroxyflavone), 胆碱(Choline), γ -氨基丁酸(4-Aminobutyric Acid), 缬氨酸(Valine), 烟酰胺(Nicotinamide), 鸟氨酸(Ornithine), 赖氨酸(L-Lysine), 组氨酸(Histidine)。ABA及抑制剂处理后,其中莽草酸及苯丙酸类物质(38.36%)、萜类化合物(17.32%)、生物碱(17.13%)、氨基酸及短肽(15.64%)在代谢物中所占比例较高(表1),说明这些代谢物在黄参肉质根响应外源ABA的机制中发挥重要作用。

表 1 差异代谢物筛选表(前 20 行)
Table 1 Screening table for differential metabolites (first 20 lines, digits=2) of *Sphallerocarpus gracilis*

定性分析的 唯一数据编号 ID	物质名称 Compound_name	分子量 EXACT_MASS	CAS 号 CAS	物质 KEGG 号 KEGG_ID	物质一级分类 Superclass	物质二级分类 Class_CH
A0B4	樱黄素 Prunetin	284	552-59-0	C10521	莽草酸及苯丙酸类 Shikimates and phenylpropanoids	异黄酮类 Isoflavonoids
A016	3,7,4'-三羟基黄酮 Resokaempferol	270	2034-65-3	C10037	莽草酸及苯丙酸类 Shikimates and phenylpropanoids	黄酮类 Flavonoids
A0N1	7-羟基黄酮 7-Hydroxyflavone	238	6665-86-7		莽草酸及苯丙酸类 Shikimates and phenylpropanoids	黄酮类 Flavonoids
A0S3	胆碱 Choline	104	62-49-7	C00114		
A0S4	γ -氨基丁酸 4-Aminobutyric acid	103	56-12-2	C00334	氨基酸及短肽 Amino acids and peptides	小肽 Small peptides
A0T0	缬氨酸 Valine	117	72-18-4	C00183	氨基酸及短肽 Amino acids and peptides	小肽 Small peptides
A0T5	烟酰胺 Nicotinamide	122	98-92-0	C00153	生物碱 Alkaloids	烟酸系生物碱 Nicotinic acid alkaloids
A0U1	鸟氨酸 Ornithine	132	3184-13-2	C00077	氨基酸 Amino acids	
A0U5	赖氨酸 L-Lysine	146	657-27-2		氨基酸及短肽 Amino acids and peptides	小肽 Small peptides
A0U9	组氨酸 Histidine	155	71-00-1	C00135	氨基酸及短肽 Amino acids and peptides	小肽 Small peptides
A0V2	DL- β -高苯丙氨酸 Phenylalanine	165	63-91-2	C00079		
A0V5	1-甲基-L-组氨酸 1-Methyl-L-histidine	169	332-80-9	C01152	氨基酸及短肽 Amino acids and peptides	小肽 Small peptides
A0V6	精氨酸 Arginine	174	1119-34-2	C00062	氨基酸及短肽 Amino acids and peptides	小肽 Small peptides
A0X4	泛酸 D-Pantothenic acid	219	79-83-4	C00864	氨基酸及短肽 Amino acids and peptides	小肽 Small peptides
A0Y6	烟酸 Nicotinic acid	123	59-67-6	C00253	生物碱 Alkaloids	烟酸系生物碱 Nicotinic acid alkaloids
A1A7	肌醇 Myo-Inositol	180	87-89-8	C00137	碳水化合物 Carbohydrates	多元醇 Polyols
A1A9	4-吡哆酸 4-Pyridoxic acid	183	82-82-6	C00847	生物碱 Alkaloids	烟酸系生物碱 Nicotinic acid alkaloids
A1B1	犬尿喹啉酸 Kynurenic acid	189	492-27-3	C01717	生物碱 Alkaloids	邻氨基苯甲酸生物碱 Anthranilic acid alkaloids
A1E4	乙酰胆碱 Acetylcholine	146	51-84-3	C01996		
A1E7	甘油磷酸胆碱 Glycerophosphocholine	257	28319-77-9	C00670		

2.3.2 差异代谢物的定量 Heatmap 分析 对筛选出的差异代谢物进行层次聚类分析,由图 5 可知,CK 和 ABA、抑制剂组间颜色区分明显,清晰地看出冷色调差异,样本间表达丰度明显不同。ABA 处理后,相对含量较高的代谢物主要有 1-羟基-4A 甲基-8-亚甲基(1-hydroxy-4a-methyl-8-methylene)、L-岩藻糖醇(L-Fucitol)、戊二酸(Glutaric acid)、4-甲基-2-色烯乙酸酯(4-methyl-2-oxo-chromen-7-yl)acetate、2-(乙酰氧甲基)-4,5-二羟基[(2R,3S,4R,5S,6R)-2-(acetoxymethyl)-4,5-dihydroxy]和橙皮内酯素(Meranzin hydrate)。喷施 ABA 抑制剂后,N-三甲基赖氨酸(N-Trimethyllysine)、鸟氨酸(Ornithine)、L-高丝氨酸(L-homoserine)、 γ -谷氨酰苯丙氨酸(γ -Glutamylphenylalanine)、4-甲基-5-噻唑乙醇(4-Methyl-5-thiazoleethanol)、2-(4-羟基-3,5-二甲氧基苯基)甲氧基-6-羟基[2-(4-Hydroxy-3,5-dimethoxyphenyl) methoxy-6-hydroxy]、H-色氨酸(H-Trp)、2,3-(4-羟基-3-甲氧苄基丁烷[2,3-bis(4-Hydroxy-3-methoxybenzyl) butane-1,4-diol]、2-苯

乙基-3-(4-羟基-3-氧基-苯基)-2-烯酸酯[2-phenylethyl 3-(4-hydroxy-3-methoxy-phenyl) prop-2-enoate]、杂色曲霉素(Sterigmatocystine)和 11-酮乳香酸(11-Keto-beta-boswellic acid)丰度相对较高。综上所述,处理间代谢产物种类和相对含量存在明显差异。与 CK 相比,ABA 处理后,差异代谢物归属于脂类和糖醇类,而抑制剂处理后,差异代谢物大多归属于氨基酸类。

2.3.3 差异代谢物的 K 均值(K-mean)分析 对鉴定获得的全部差异代谢物相对含量进行 z-score 标准化,采用 K 均值(K-Means)对差异代谢物的表达趋势进行聚类分析。聚类分析显示,不同代谢物在各组间的表达量变化不同,537 个差异代谢物可以被归纳为 9 簇(Cluster,簇 1 到簇 9)。在这 9 簇中,簇 1(异黄酮类化合物)、4(氨基酸和生物碱)、5(苯丙素类和香豆素类)、6(聚酮和黄酮醇类)、8(萜类化合物)中差异代谢物的数目较多,分别是 66,79,77,69 和 116 个(图 6)。其中 1,6 和 9 簇中差异代谢物的相对含量变化趋势基本一致,在 ABA 及其抑制

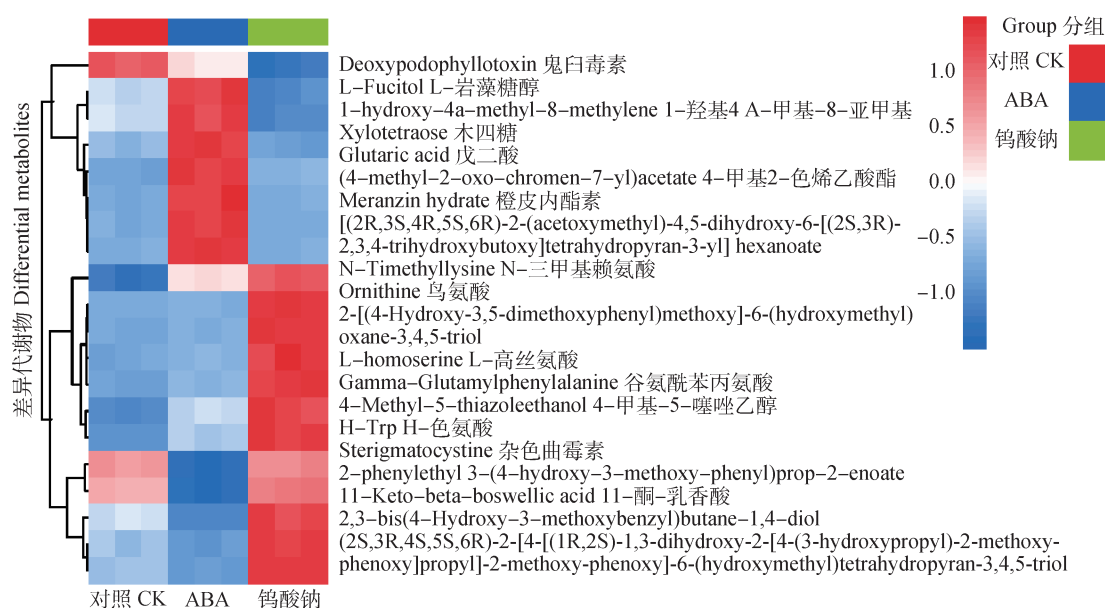


图 5 样本中 VIP 值排名前 20 的差异代谢物的热图 (Heatmap) 分析

Fig. 5 Heatmap analysis of the top 20 differential metabolites with VIP values in the groups of samples

注:不同位置的色块代表对应位置代谢物的相对表达量,红色表示该物质相对含量高表达,越红表示差异代谢物的表达丰度越高。蓝色表示该物质在相对含量低表达

Note: The color blocks at different positions represent the relative expression of metabolites at the corresponding position. Red indicates that the substance is highly expressed in the group, the higher the red, the higher the expression abundance of differential metabolites. And blue indicates that the substance is lowly expressed

剂组中代谢物相对含量较多,而在对照 CK 中代谢物相对含量最低。说明 ABA 及抑制剂处理后,黄酮类化合物、木脂素和生物碱类物质明显增多。在第 2 和 4 簇中,ABA 处理后,脂类、氨基酸和生物碱相对含量明显增加。聚在一簇的代谢物表现出相同的代谢模式,推测同一簇代谢物可能具有相似功能或共同参与同一条代谢途径。

2.3.4 差异代谢物的注释和通路富集分析 按照 KEGG 中通路进行分类,探索不同处理样本间代谢通路的差异。由图 7 可知,差异代谢物主要富集在 5 大类代谢通路中的 15 条通路,分别是氨基酸代谢 (Amino acid metabolism)、次生代谢产物生物合成 (Biosynthesis of other secondary metabolites)、全局和总览图 (Global and overview maps)、膜转运 (Membrane transport) 和其他氨基酸代谢 (Metabolism of other amino acids)。与氨基酸代谢相关的代谢途径最多,有 7 条,其中酪氨酸代谢 (Tyrosine metabolism, 9.33%) 所占比例最高,其次是精氨酸和脯氨酸代谢 (Arginine and proline metabolism)、色氨酸代谢 (Tryptophan metabolism), 占比均为 5.33%。全局和总览图有 3 条,按占比大小依次为代谢途径 (Metabolic pathways, 84%)、辅因子生物合成 (Biosynthesis of cofactors, 占比 16%) 和氨基酸

生物合成途径 (Biosynthesis of amino acids, 占比 9.33%)。次生代谢产物生物合成途径有 2 条,苯丙烷生物合成 (Phenylpropanoid biosynthesis) 和托品烷、哌啶和吡啶类生物碱生物合成 (Tropane, piperidine and pyridine alkaloid biosynthesis), 占比均为 5.33%。与其他氨基酸类代谢相关的代谢通路有 2 条, D-氨基酸代谢 (D-Amino acid metabolism) 和 β -丙氨酸代谢 (beta-Alanine metabolism), 占比分别为 8% 和 4%。膜转运只有 1 条途径, ABC 转运蛋白 (ABC transporters), 占比 14.67%。KEGG 注释结果表明,黄参响应外源 ABA 会引起多条途径的变化,这些途径主要涉及代谢途径、辅因子生物合成途径和 ABC 转运途径。这表明这些代谢途径可能与黄参肉质根响应外源 ABA 的机制存在一定相关性。

KEGG 注释分析仅找到所有差异代谢物参与的通路,需对差异代谢物进行进一步的代谢通路分析才能确定哪些通路实验处理密切相关。将黄参肉质根差异代谢物映射至 PubChem 数据库获得匹配的代谢物信息,通过对 ABA 和钨酸钠处理后的差异代谢物所在通路的综合分析 (包括富集分析和拓扑分析) 进行筛选,找到与代谢物差异相关性最高的关键通路,为后期进行基因功能挖掘提供依

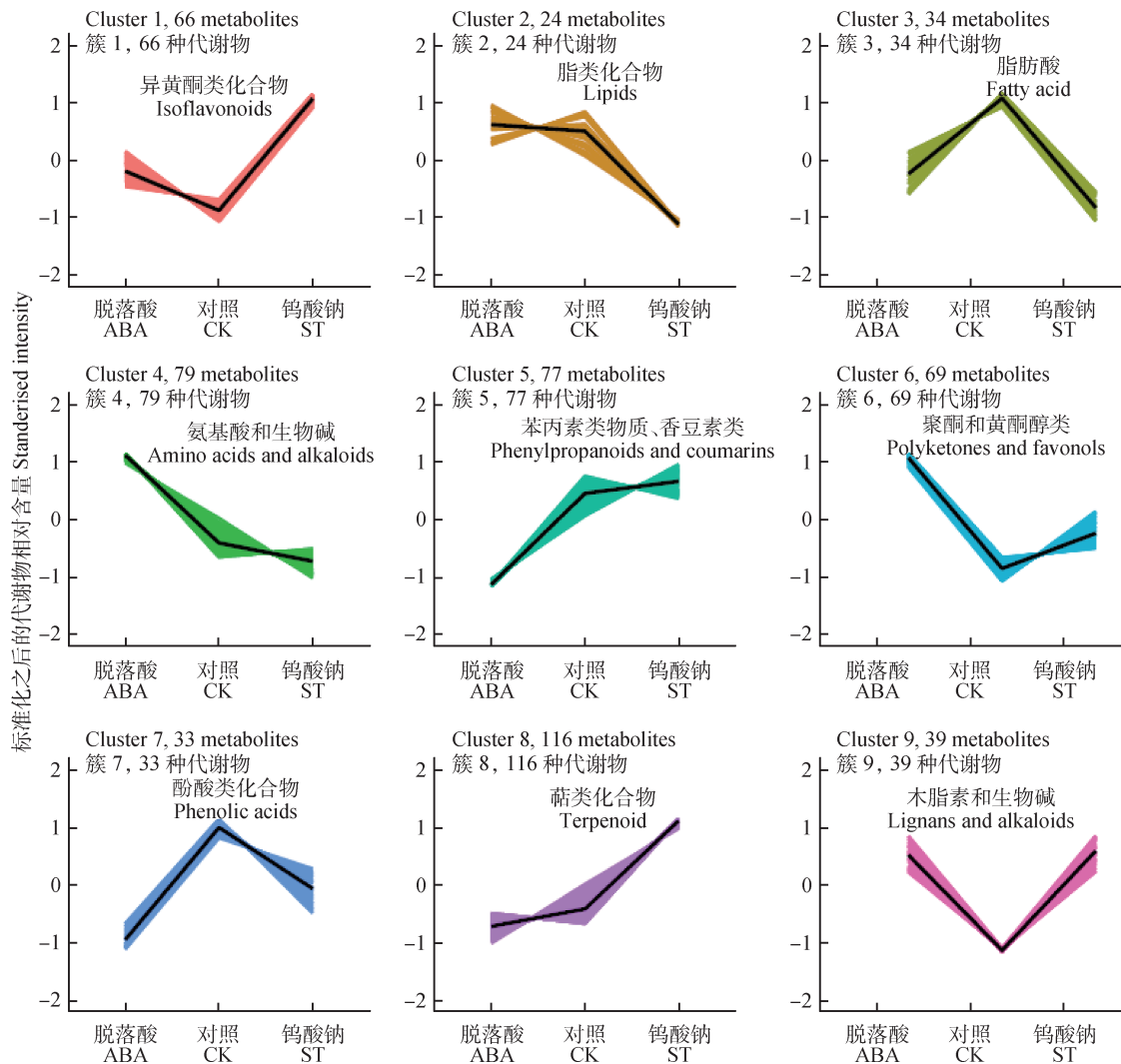


图6 差异代谢物的K-mean聚类分析

Fig. 6 K-mean cluster analysis of differential metabolites

注:横坐标表示样本组别名称,纵坐标表示标准化之后的代谢物相对含量,Cluster代表相同变化趋势的代谢物为一簇,*metabolite(s)代表该簇的代谢物数目

Note: The abscissa represents the name of the sample group, the ordinate represents the relative content of the metabolites after standardization, the cluster represents the metabolites with the same change trend as a cluster, and the * metabolite (s) represents the number of metabolites in the cluster

据。差异代谢物KEGG富集结果如图8所示。15条代谢途径中,选择 P 值排名前10的通路进行展示,包括ABC转运蛋白、代谢途径、酪氨酸代谢、D-氨基酸代谢、氨基酸生物合成、辅因子生物合成、苯丙烷代谢、 β -丙氨酸代谢、苯丙氨酸、酪氨酸和色氨酸生物合成、精氨酸和脯氨酸代谢。这说明ABA和抑制剂处理引起了黄参肉质根这些通路代谢物的变化。代谢途径是植物合成与代谢中主要的代谢通路,广泛参与植物代谢物的生物合成。

KEGG通路富集分析是了解与生物学过程最相关代谢通路的主要方法,其分析结果以气泡图展示。代谢通路所包含的差异代谢物数目越多,代谢通路越活跃,与生物学现象的关系越密切。如图9所示,颜色最深的大气泡即富集程度最高的通路,富集程度最高的通路是苯丙氨酸代谢,其次为硫胺素代谢和酪氨酸代谢。说明在这3种代谢途径中富集的差异代谢物对外源ABA做出了响应,在黄参肉质根中均为重要的代谢途径,参与多种代谢物合成。

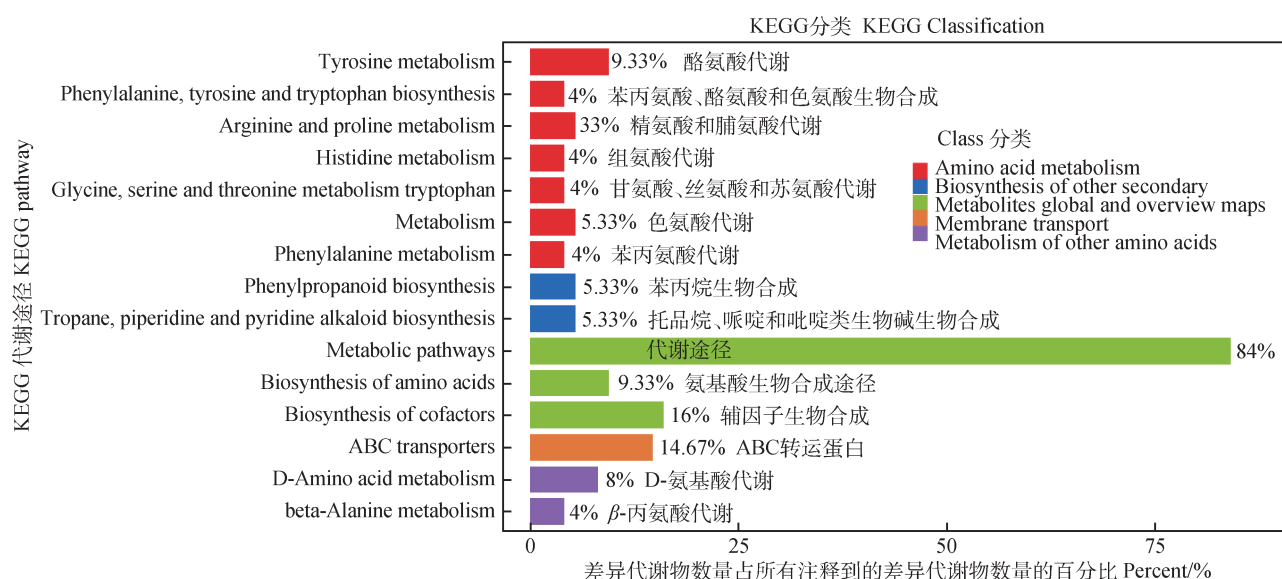


图 7 差异代谢物的 KEGG 通路注释结果分类

Fig. 7 KEGG Classification for groups of differential metabolites

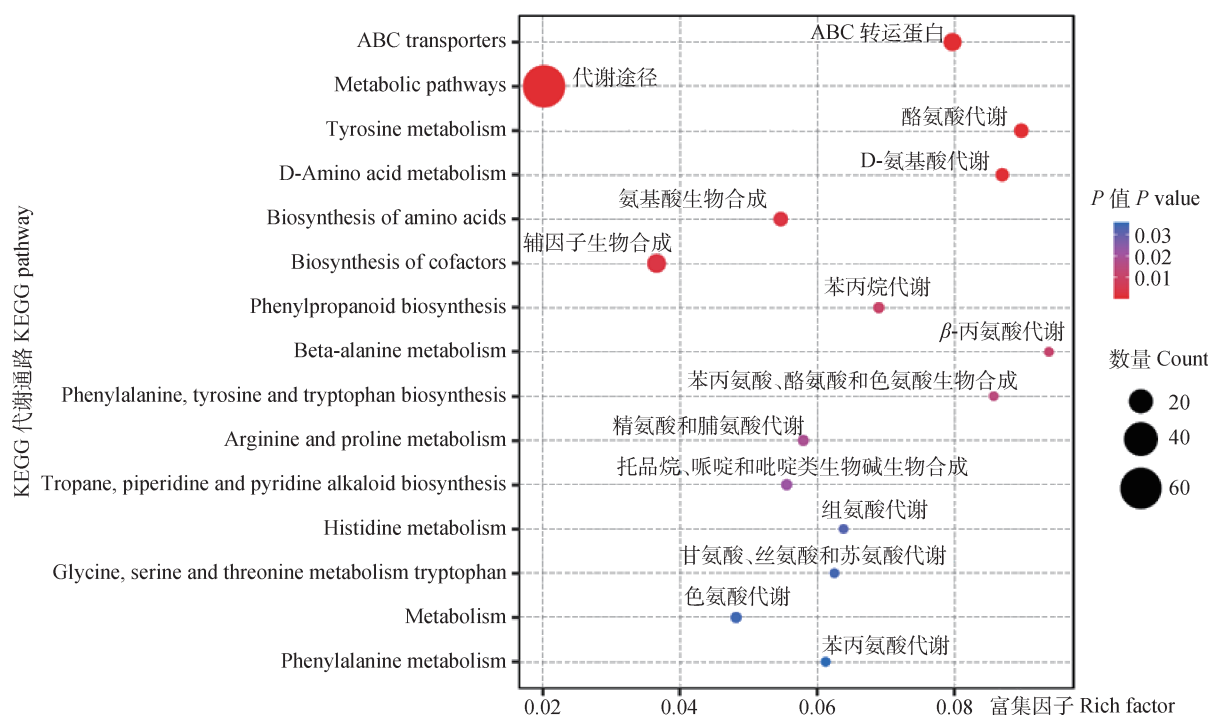


图 8 组间差异代谢物 KEGG 富集通路分析

Fig. 8 KEGG enrichment pathway of differentially expressed metabolites from different groups

注:圆点的大小表示该通路中富集到的差异代谢物数量。颜色表示 P 值的大小, P 值越小,颜色越偏红,表示富集程度越显著。Rich factor 越大,富集程度越大

Note: The size of the dot indicates the number of differential metabolites enriched in the pathway. The color represents the size of the P value of the P value (Fisher's test). The smaller the P value, the redder the color, indicating that the degree of enrichment is more significant. The greater the Rich factor, the greater the degree of enrichment

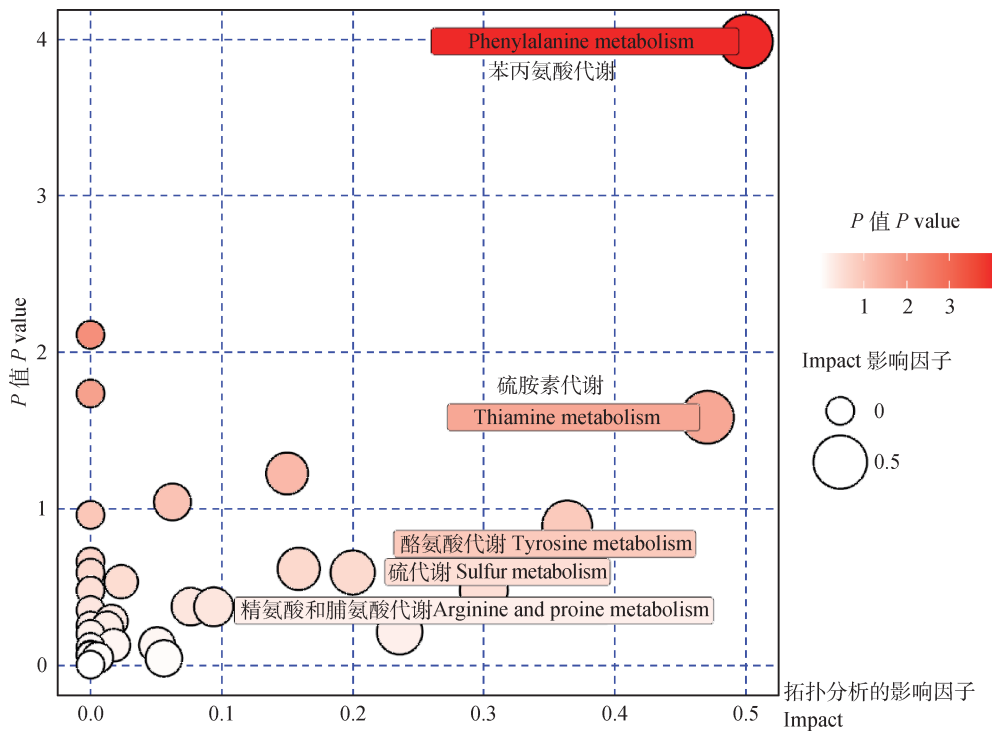


图 9 黄参不同实验组通路富集气泡图

Fig. 9 Pathway enrichment bubble plot of different groups of *S. gracilis*

注:气泡图中每一个气泡代表一个代谢通路。横坐标和气泡大小表示该通路在拓扑分析中的影响因子大小,大小越大影响因子越大;纵坐标和气泡颜色表示富集分析的 P 值[取负自然对数,即 $-\ln P$]。颜色越深 P 值越小,富集程度越显著

Note: Each bubble in the bubble plot represents a metabolic pathway. The abscissa and the bubble size represent the influence factor of the pathway in the topological analysis. The larger the size, the greater the influence factor. The ordinate and the color of the bubble represent the P value of the enrichment analysis. The deeper the color, the smaller the P value and the more significant the enrichment degree

3 讨论

3.1 ABA 及其抑制剂钨酸钠处理与黄参肉质根 β -胡萝卜素和叶黄素相对含量变化的关系

激素既能调控器官的形态建成,也能影响次生代谢产物的积累^[24]。本研究利用靶向代谢组学,首次测定了黄参肉质根中类胡萝卜素的种类和相对含量。黄参肉质根中类胡萝卜素有两种,分别是 β -胡萝卜素和叶黄素,并以 β -胡萝卜素为主,占类胡萝卜素总量的 94.9%,肉质根为此而呈淡黄色。黄参也称为野生胡萝卜^[1],而胡萝卜肉质根因为积累大量 β -和 α -胡萝卜素而呈现橙色,进一步验证了相近物种间因类胡萝卜素相对含量不同而呈色不同^[25-26],同一物种不同品种间类胡萝卜素积累也存在差异^[27]。研究表明,ABA 由类胡萝卜素合成^[28],施用外源 ABA 能提高植物中类胡萝卜素相对含量^[29-31]。在本研究中,ABA 及钨酸钠能提高黄参肉质根 β -胡萝卜素相对含量,本研究与前人^[24]的研究结果相似。必须指出的是,其他外源激素如水杨酸

(Salicylic acid, SA)^[32] 和 赤霉素 (Gibberellins, GAs)^[33] 也可以增加类胡萝卜素相对含量,这说明不仅 ABA 有此作用,其他植物激素也充当外来“信号分子”来调控植物次生代谢物质合成和积累^[34-35]。类胡萝卜素积累是类胡萝卜素生物合成和代谢的共同结果,要受到多个基因的表达水平调节^[2]。叶黄素和 ABA 合成的关键酶是番茄红素环化酶 (Lycopene cyclase, LCY),已经在桂花^[36]、烟草^[37]、棉花^[38]等物种中得到研究。在本研究中,ABA 及抑制剂对黄参肉质根中叶黄素相对含量影响较小。

3.2 ABA 及其抑制剂钨酸钠处理与黄参肉质根中代谢物变化的关系

药食植物品质由代谢物的组成和相对含量决定^[15]。植物会通过氨基酸类、有机酸、脂质和糖类物质积累从而提高耐受性^[19,39]。在本研究中,外源 ABA 处理显著影响代谢物变化,与韩田雨^[40]、张晨等^[41]结论一致,反映出根系对外源 ABA 的响应情况。莽草酸途径是合成芳香族氨基酸的重要途

径^[7],如前所述,莽草酸及苯丙酸类物质在所鉴定的代谢物中占比最高,初步推测这是黄参肉质根中氨基酸相对含量较高的主要原因。ABA 及抑制剂处理后,代谢物迅速积累,莽草酸及苯丙酸类物质、萜类化合物、生物碱和氨基酸及短肽在代谢物中所占比例较高。萜类是胡萝卜肉质根中影响其风味、感官品质和药理学性质的主要化合物^[42],胡萝卜和黄参同属于伞形科,本研究中萜类化合物占比较高,与上述研究结论一致。莽草酸途径可以生成苯丙氨酸和酪氨酸^[19],这与后期通路代谢分析中苯丙氨酸代谢、酪氨酸代谢是主要代谢通路的结论相呼应。CK 和 ABA、抑制剂组间热图(Heatmap)说明三组之间代谢物种类和相对含量存在明显差异,差异代谢物大多归属于脂类、糖醇类和氨基酸类。脂类物质可以激活植物的防御反应^[10,40],氨基酸参与相关基因表达和调节关键酶活性等^[43],而糖代谢连通蛋白质和脂类,又是类黄酮合成的前体和信号物质^[35],这些物质之间相互影响和调控才会改变生物体代谢^[36]。张晨等^[41]研究发现,根灌 ABA 及其抑制剂氟啶酮(Fluridone)会影响块根中皂苷含量代谢,氟啶酮(Fluridone)抑制八氢番茄红素去饱和酶(phytoene desaturase),综合本研究结果,说明可能是 ABA 抑制剂通过内源激素变化或信号传递发挥作用,而与钨酸钠或氟啶酮本身无关。利用外源激素诱导子来促进药用植物次生代谢产物积累已成为生产上的常见措施^[35],可以通过施用 ABA 及其类似物等田间管理提高目标代谢物的相对含量,此结果有助于开发关键通路上的靶向调控剂。

研究发现,ABA 能够激活植物特定次级代谢产物合成而响应代谢水平及代谢通路^[44-46],可以调控黄酮和萜类^[39-46]、苯丙素类^[47-48]、生物碱类^[49-50]的合成积累,而且外源 ABA 与果实颜色发育、关键苯丙素/类黄酮途径基因表达关系密切^[49]。ABA 可能通过诱导关键酶基因和转录因子表达和启动子活性来提高植物次生代谢产物的合成积累^[20]。黄酮类化合物是药用植物的活性成分,被誉为“植物黄金”,在食品和医药中应用较广^[51],根据化学结构不同,主要分为黄酮、黄酮醇、黄烷醇类、异黄酮、花色素等 9 类,具有抗氧化、抗肿瘤等生物学功能,其生物合成主要有苯丙氨酸途径和桂皮酸途径,是目前研究较为深入的次生代谢途径^[47]。本研究中,ABA 及抑制剂处理后,促进了黄酮类化合物、木脂素和生物碱、脂类、氨基酸积累,与上述研究结论一

致,也与后期苯丙烷代谢是代谢物主要富集途径之一的结论相符合。本研究对黄参肉质根中的黄酮类物质的药用价值调控以及物种的合理开发提供了理论基础,可充分利用此类代谢物充分发挥黄参肉质根的保健功效。ABA 对不同次生代谢产物调控作用不同,ABA 调控次生代谢的分子机制还有待于我们进一步深入研究。

3.3 ABA 及其抑制剂钨酸钠处理后差异代谢物 KEGG 注释及通路富集分析

ABC 转运蛋白是植物中最大、最古老的膜蛋白家族之一,参与了植物众多的生理代谢^[39]。本研究中,KEGG 注释结果表明,代谢物主要富集到 ABC 转运蛋白、代谢途径、酪氨酸代谢、D-氨基酸代谢、氨基酸生物合成、辅因子生物合成、苯丙烷代谢、 β -丙氨酸代谢、苯丙氨酸、酪氨酸和色氨酸生物合成、精氨酸和脯氨酸代谢,氨基酸类物质代谢途径居多。这说明 ABA 和抑制剂处理引起了黄参肉质根这些通路上代谢物的变化,表明这些代谢途径在应对外源 ABA 及其抑制剂处理时发挥重要作用。氨基酸是植物体内一种重要的渗透调节物质,由此可以推测,外源 ABA 及抑制剂处理后,糖和氨基酸类物质的积累可能为 ABC 转运途径提供了能量,以调节肉质根离子稳态^[51],这些氨基酸类物质代谢途径可能是黄参肉质根在响应外源 ABA 时维持渗透平衡的一种策略。

苯丙氨酸代谢途径主要包括苯丙烷代谢和异黄酮合成代谢,而苯丙烷代谢是碳和能量流的经典途径,合成酚酸、黄酮、木质素、花青素等多种代谢物^[41],且维持黄酮类化合物生物合成能量和碳骨架^[50]。苯丙氨酸代谢通路可能参与调控植物的生长和发育^[51]。本研究中,差异代谢物苯丙氨酸代谢途径中最为富集,说明苯丙氨酸代谢通路与黄参肉质根响应外源 ABA 的分子机制密切相关,映射的差异代谢物对该通路的影响较大。值得注意的是,苯丙氨酸代谢途径是木质素合成的来源^[39],苯丙氨酸、酪氨酸和色氨酸的生物合成在木质素合成途径上游发挥作用,酪氨酸的合成底物 D-赤藓糖 4-磷酸是光合作用的产物,而酪氨酸又是木质素合成的重要底物,表明木质素的合成可能与光合作用之间存在一定关联性,这与陆覃昱^[52]研究外源 ABA 影响 Cd 胁迫对东南景天根部代谢模式的结论一致。初步推测黄参肉质根中含有一定量的木质素,这在后续研究中需要进一步验证。因此,可以通过调控

关键代谢途径来调控黄参肉质根品质,在后期研究中,将在广泛靶向代谢组的基础上利用靶向代谢组学进一步研究黄参肉质根代谢物。在本试验中,苯丙氨酸代谢(Phenylalanine metabolism)是富集程度最高的通路,将是我们后续研究的重点。

综上所述,本研究通过靶向代谢组学和广泛靶向代谢组学技术,初步分析了外源 ABA 及其抑制剂钨酸钠对黄参肉质根中类胡萝卜素种类、相对含量和差异代谢物及其代谢途径的影响。下一步可通过转录组与代谢组学的联合解析,筛选差异基因和差异代谢物,两组组学数据相互验证,确定显著变化的代谢通路。将进一步挖掘和鉴定黄参肉质根次生代谢途径关键基因,为伞形科药用植物类胡萝卜素和类黄酮物质的分子调控机理提供研究基础,进而为通过分子育种获得高目标产物相对含量的优良品种提供了新靶点和新思路。

4 结论

靶向代谢组学首次检测出黄参肉质根中的类胡萝卜素是 β -胡萝卜素和叶黄素,ABA及钨酸钠能显著提高 β -胡萝卜素的相对含量。广泛靶向代谢组学分析共得到9类537种差异代谢物(DAMs),黄酮类、氨基酸和生物碱占比较高。通过KEGG数据库对差异代谢物质进行通路富集分析,差异代谢物分布在5大类15条代谢途径中,主要富集在苯丙氨酸代谢、硫胺素代谢和酪氨酸代谢等通路。

参考文献

- [1] 皮立,韩发,邓黎,等. 藏药迷果芹的研究综述[J]. 时珍国医国药,2015,26(1):193-195
PI L, HAN F, DENG L, et al. Advances in study on *Sphallerocarpus gracilis* [J]. Lishizhen Medicine and Materia Medica Research, 2015, 26(1): 193-195
- [2] 梁婉凤,曾菁菁,胡若群,等. 转录组与代谢组分析不同生长期金线莲类胡萝卜素的积累[J]. 生物技术通报,2024,40(10):262-274
LIANG W F, ZENG J J, HU R Q, et al. Transcriptional and metabolomic analysis of carotenoid accumulation in *Anoectochilus roxburghii* during different growth periods [J]. Biotechnology Bulletin, 2024, 40(10): 262-274
- [3] ROSAS-SAAVEDRA C, STANGE C. Biosynthesis of carotenoids in plants: enzymes and color [M]. Cham: Springer International Publishing, 2016: 35-69
- [4] 何静娟,范燕萍. 观赏植物花色相关的类胡萝卜素组成及代谢调控研究进展[J]. 园艺学报,2022,49(5):1162-1172
HE J J, FAN Y P. Progress in composition and metabolic regulation of carotenoids related to floral color [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2022, 49(5): 1162-1172
- [5] QUIAN-ULLOA R, STANGE C. Carotenoid biosynthesis and plastid development in plants: the role of light [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(3): 1184
- [6] 胡耀芳,李奥,殷佳慧,等. 早柳失水枝条中ABA介导的代谢组响应分析[J]. 西北植物学报,2024,44(11):1735-1742
HU Y F, LI A, YIN J H, et al. Analysis of ABA-mediated metabolome response in dehydrated branches of *Salix matsudana* [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2024, 44(11): 1735-1742
- [7] CAI W Q, JIANG P F, LIU Y, et al. Distinct changes of taste quality and metabolite profile in different tomato varieties revealed by LC-MS metabolomics [J]. Food Chemistry, 2024, 442: 138456
- [8] 唐崇杰,洗陈洁,陈梦华. 基于非靶向代谢组学研究邻苯二甲酸二丁酯对菜心代谢产物组成的影响[J]. 农业环境科学学报,2024,43(4):786-798
TANG C J, XIAN C J, CHEN M H. Impact of di-n-butyl phthalate (DBP) on the metabolite composition of the Chinese flowering cabbage based on non-targeted metabolomics [J]. Journal of Agro-Environment Science, 2024, 43(4): 786-798
- [9] 李虹,魏丹,曲彦婷,等. 应用靶向代谢组学技术分析白牛槭叶片不同呈色期类黄酮化合物的差异[J]. 东北林业大学学报,2024,52(10):66-72
LI H, WEI D, QU Y T, et al. Application of targeted metabolomics to analyze the differences in flavonoid compounds in *Acer mandshuricum* leaves at different coloration stages [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2024, 52(10): 66-72
- [10] 王建业. 珍稀泌盐植物长叶红砂盐胁迫下转录组与代谢组分析及 *RtMYBC1* 功能验证 [D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2023: 89
WANG J Y. Transcriptomics and metabolomics analysis of salt stress and functional verification of *RtMYBC1* in a rare relic recretohalophyte *Reaumuria trigyna* [D]. Hohhot: Inner Mongolia University, 2023: 89
- [11] 郭荣琨,董宁光,农惠兰,等. 基于靶向代谢组学的山楂黄色和红色果皮呈色物质差异分析[J]. 中国农业科学,2024,57(12):2439-2453
GUO R K, DONG N G, NONG H L, et al. Targeted metabolomics-based analysis of peel color differences between yellow and red hawthorn [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2024, 57(12): 2439-2453
- [12] 段敏杰,李怡斐,王春萍,等. 辣椒果实类胡萝卜素调控因子转录组与靶向代谢组分析[J]. 园艺学报,2024,51(8):1773-1791
DUAN M J, LI Y F, WANG C P, et al. Integrated transcriptomic and targeted metabolomic analysis reveals regulation of carotenoid accumulation during pepper fruit development [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2024, 51(8): 1773-1791
- [13] 喜琴琴,田晓菊,周婷,等. 广泛靶向代谢组学分析枸杞酒酿造过程中代谢物的变化[J]. 食品科学,2024,45(19):141-149
XI Q Q, TIAN X J, ZHOU T, et al. Widely targeted metabolomics analysis of changes in metabolites during the brewing process of Goji wine [J]. Food Science, 2024, 45(19): 141-149

- [14] 雷金梅,江冰冰,杨芳,等. 基于广泛靶向代谢组学分析香樟不同部位挥发性次生代谢产物差异[J]. 天然产物研究与开发,2024,36(10):1679-1691
LEI J M,JIANG B B,YANG F,et al. Differential analysis of volatile metabolites in different parts of *Cinnamomum camphor* by widely-targeted volatilomics method [J]. Natural Product Research and Development,2024,36(10):1679-1691
- [15] 陈婉冰,毛根林,钟玉娟,等. 基于代谢组学分析不同品系化州柚花间差异代谢物[J]. 果树学报,2024,41(10):1990-2001
CHEN W B,MAO G L,ZHONG Y J,et al. Metabolomic analysis of differential metabolites among different cultivars of *Citrus grandis* 'Tomentosa' flowers [J]. Journal of Fruit Science,2024,41(10):1990-2001
- [16] 王嘉,赵玉姣,彭华胜. 基于广泛靶向代谢组学的何首乌块根和叶片代谢物差异分析[J]. 中国中药杂志,2024,49(13):3484-3492
WANG J,ZHAO Y J,PENG H S. Widely targeted metabolomics reveals differential metabolites between root Tuber and leaf of *Fallopia multiflora* [J]. China Journal of Chinese Materia Medica,2024,49(13):3484-3492
- [17] 杨程,刘小玉,周丽霞,等. 油棕外果皮类胡萝卜素合成的转录代谢联合分析 [J/OL]. <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.s.20240423.1924.019,2024-04-24/2025-02-13>
YANG C,LIU X Y,ZHOU L X,et al. Combined transcriptional and metabolic analysis of carotenoid synthesis in oil palm exocarp [J/OL]. Molecular Plant Breeding,<https://link.cnki.net/urlid/46.1068.s.20240423.1924.019,2024-04-24/2025-02-13>
- [18] 杨思雨,池玉洁,张海琼,等. 基于广泛靶向代谢组学分析不同基原黄连根茎次生代谢物差异[J]. 中国中药杂志,2024,49(20):5441-5450
YANG S Y,CHI Y J,ZHANG H Q,et al. Widely targeted metabolomics reveals differences of secondary metabolites in rhizomes of different *Coptis* species [J]. China Journal of Chinese Materia Medica,2024,49(20):5441-5450
- [19] 刘福平,廖惠红,王茜,等. 基于广泛靶向代谢组学分析不同成熟度桂葡萄柚 1 号果肉成分差异[J]. 热带作物学报,2024,45(12):2487-2499
LIU F P,LIAO H H,WANG X,et al. Differential analysis of flesh compounds of grapefruit of Guipuyou No. 1 at different maturation stages based on widely targeted metabolomics [J]. Chinese Journal of Tropical Crops,2024,45(12):2487-2499
- [20] 甄梦缘,王丽芝,孙超. 脱落酸及其调控植物次生代谢产物生物合成的研究进展[J]. 天津中医药大学学报,2024,43(3):259-267
ZHEN M Y,WANG L Z,SUN C. Progress in abscisic acid and its regulation of biosynthesis of secondary metabolites in plants [J]. Journal of Tianjin University of Traditional Chinese Medicine,2024,43(3):259-267
- [21] DELGADO-PELAYO R, GALLARDO-GUERRERO L, HORNERO-MÉNDEZ D. Carotenoid composition of strawberry tree (*Arbutus unedo* L.) fruits [J]. Food Chemistry,2016,199:165-175
- [22] GENTILI A,DAL BOSCO C,FANALI S,et al. Large-scale profiling of carotenoids by using non aqueous reversed phase liquid chromatography-photodiode array detection-triple quadrupole linear ion trap mass spectrometry: application to some varieties of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. Journal of Pharmaceutical and Biomedical Analysis,2019,164:759-767
- [23] YE L S,MAI Y N,WANG Y R,et al. Metabolome and transcriptome analysis reveal the accumulation mechanism of carotenoids and the causes of color differences in persimmon (*Diospyros kaki* Thunb.) fruits [J]. Agronomy,2022,12(11):2688
- [24] 邓昌哲,安飞飞,李开绵,等. 外源 ABA 及其抑制剂钨酸钠对木薯肉质根类胡萝卜素相关基因和蛋白的影响[J]. 生物技术通报,2017,33(11):76-83
DENG C Z,AN F F,LI K M,et al. Effects of ABA and its synthesis inhibitor sodium tungstate on carotenoid associated genes and enzymes of cassava tuber root [J]. Biotechnology Bulletin,2017,33(11):76-83
- [25] 董书琦,陈达,秦巧平,等. 高等植物叶绿素和类胡萝卜素代谢研究进展[J]. 植物生理学报,2023,59(5):793-802
DONG S Q,CHEN D,QIN Q P,et al. Advances in metabolism of chlorophylls and carotenoids in higher plants [J]. Plant Physiology Journal,2023,59(5):793-802
- [26] 任清铭. 基于转录组和代谢组分析甘薯类胡萝卜素的生物合成机制[D]. 太谷:山西农业大学,2023:5-6
REN Q M. Integrated metabolomic and transcriptomic analyses reveal the basis for carotenoid biosynthesis in sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) Storage Roots [D]. Taigu: Shanxi Agricultural University,2023:5-6
- [27] 高文科,李明海,赵兴东,等. 代谢组解析商品成熟与生理成熟芒果内在品质和类胡萝卜素合成差异[J]. 中国农业大学学报,2022,27(4):95-104
GAO W K,LI M H,ZHAO X D,et al. Differences in intrinsic quality and carotenoid biosynthesis between commodity maturity and physiological maturity mango fruits by metabolome analysis [J]. Journal of China Agricultural University,2022,27(4):95-104
- [28] 宋松泉,刘军,徐恒恒,等. 脱落酸代谢与信号传递及其调控种子休眠与萌发的分子机制[J]. 中国农业科学,2020,53(5):857-873
SONG S Q,LIU J,XU H H,et al. ABA metabolism and signaling and their molecular mechanism regulating seed dormancy and germination [J]. Scientia Agricultura Sinica,2020,53(5):857-873
- [29] 陈静,赵玉全,黄锡金,等. 外源脱落酸对甘蓝型油菜镉胁迫的生理及基因表达影响[J]. 植物遗传资源学报,2024,25(12):2107-2121
CHEN J,ZHAO Y Q,HUANG X J,et al. Physiological response and transcriptome analysis of exogenous abscisic acid to cadmium stress in *Brassica napus* [J]. Journal of Plant Genetic Resources,2024,25(12):2107-2121
- [30] 吴迪,游小凤,郑亦铮,等. 草珊瑚中类胡萝卜素合成的内源激素调控机制分析[J]. 生物技术通报,2024,40(5):203-214
WU D,YOU X F,ZHENG Y Z,et al. Analysis of endogenous hormone regulation mechanism for carotenoid synthesis in *Sarcandra glabra* [J]. Biotechnology Bulletin,2024,40(5):203-214
- [31] 徐昊,何伟伟,李大婧,等. 外源脱落酸对发芽玉米籽粒中类胡萝卜素合成的影响[J]. 食品科学,2022,43(18):1-8
XU H,HE W W,LI D J,et al. Effect of exogenous abscisic acid on carotenoid synthesis in germinated maize kernels [J].

- Food Science, 2022, 43(18):1-8
- [32] 马贵芳. 外源水杨酸介导 miRNA 调控谷子叶酸及类胡萝卜素合成研究[D]. 太谷:山西农业大学, 2022:48
MA G F. The researched on exogenous salicylic acid-mediated miRNA regulated folate and carotenoid metabolism in foxtail millet[D]. Taigu: Shanxi Agricultural University, 2022:48
- [33] 罗秀芹, 薛晶晶, 蔡杰, 等. GA₃处理对木薯类胡萝卜素生物合成的影响[J]. 热带作物学报, 2022, 43(2):346-352
LUO X Q, XUE J J, CAI J, et al. Effects of GA₃treatment on carotenoids biosynthesis in cassava [J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2022, 43(2):346-352
- [34] 张睿, 王秀娟, 高伟. 植物激素对次生代谢产物的调控研究[J]. 中国中药杂志, 2020, 45(17):4205-4210
ZHANG R, WANG X J, GAO W. Regulation mechanism of plant hormones on secondary metabolites [J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2020, 45(17):4205-4210
- [35] 曾海涛, 仇莹莹, 徐皓, 等. 外源诱导子和温度对黑果枸杞悬浮细胞花青素积累的影响[J]. 陕西师范大学学报(自然科学版), 2024, 52(1):79-89
ZENG H T, QIU Y Y, XU H, et al. Effects of exogenous elicitors and temperature on anthocyanin content in suspension cells of *Lycium ruthenicum* [J]. Journal of Shaanxi Normal University (Natural Science Edition), 2024, 52(1):79-89
- [36] QING H S, CHEN J H, JIANG L L, et al. Functional characterization of two lycopene cyclases from sweet *Osmanthus* (*Osmanthus fragrans*) [J]. Scientia Horticulturae, 2022, 299:111062
- [37] AHN Y J, KIM H. Lutein as a modulator of oxidative stress-mediated inflammatory diseases [J]. Antioxidants, 2021, 10(9):1448
- [38] 尼克松. NaCl 预处理提高棉花萌发期抗旱性的差异基因表达分析[D]. 乌鲁木齐:新疆农业大学, 2023:5-7
NI K S. Analysis of differentially expressed genes improving drought resistance of cotton by nacl pretreatment during germination[D]. Urumqi: Xinjiang Agricultural University, 2023:5-7
- [39] 李维仪. 蝴蝶兰低温胁迫响应机制及外源脱落酸处理效应[D]. 南昌:南昌大学, 2024:8-9
LI W Y. Mechanisms of cold stress response and effects of exogenous abscisic acid treatment in *Phalaenopsis* [D]. Nanchang: Nanchang University, 2024:8-9
- [40] 韩田雨. 基于脱落酸调控的蓝莓果实花青素合成与积累的分子机理研究[D]. 南京:南京林业大学, 2022:28-31
HAN T Y. The study on the molecular mechanism of anthocyanin synthesis and accumulation in blueberry fruit based on the regulation of ABA [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2022:28-31
- [41] 张晨, 周涛, 郑伟, 等. 外源 ABA、GA₃对太子参皂苷含量及其生物合成关键酶基因表达的影响[J]. 分子植物育种, 2018, 16(13):4255-4262
ZHANG C, ZHOU T, ZHENG W, et al. Effect of exogenous ABA and GA₃ on saponins content of *Pseudostellaria heterophylla* and expression of key enzyme genes in saponins biosynthesis [J]. Molecular Plant Breeding, 2018, 16(13):4255-4262
- [42] 齐晓雨, 孔小平, 周红伟, 等. 基于广靶代谢组学分析胡萝卜萜类代谢产物差异[J]. 中国农业科学, 2024, 57(16):3250-3263
QI X Y, KONG X P, ZHOU H W, et al. Crucial factors impacting carrot flavor analysis based on broad target metabolomics [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2024, 57(16):3250-3263
- [43] 韩乐乐, 宋文迪, 边嘉坤, 等. 转录组与代谢组联合分析揭示大豆 *GmERD15c* 参与盐胁迫下类黄酮的生物合成[J]. 生物技术通报, 2024, 40(10):243-252
HAN L L, SONG W D, BIAN J S, et al. Revealing the flavonoid biosynthesis of soybean *GmERD15c* under salt stress by combined analysis of transcriptome and metabolome [J]. Biotechnology Bulletin, 2024, 40(10):243-252
- [44] 崔雯, 白雪松, 王建, 等. 脱落酸调控与植物抗病相关次生代谢产物生物合成的研究进展[J]. 植物医学, 2022, 1(6):1-11
CUI W, BAI X S, WANG J, et al. Research progress of ABA hormone regulating biosynthesis of disease resistance related plant secondary metabolites [J]. Plant Health and Medicine, 2022, 1(6):1-11
- [45] KUANG X J, SUN S J, LI Y, et al. Transcriptome sequencing with nanopore technology for acquiring a deeper understanding of abscisic acid regulation of secondary mechanisms in *Salvia miltiorrhiza* [J]. Industrial Crops and Products, 2022, 177:114535
- [46] CAO X Y, XU L X, LI L D, et al. TcMYB29a, an ABA-responsive R2R3-MYB transcriptional factor, upregulates taxol biosynthesis in *Taxus chinensis* [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13:804593
- [47] LI J J, YUAN Y, JIANG W, et al. Absciscic acid is required for cold-induced accumulation of ginsenosides Rg1 and Re in *Panax ginseng* adventitious roots [J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC), 2022, 149(1):325-333
- [48] MATTUS-ARAYA E, GUAJARDO J, HERRERA R, et al. ABA speeds up the progress of color in developing *F. chiloensis* fruit through the activation of *PAL*, *CHS* and *ANS*, key genes of the phenylpropanoid/flavonoid and anthocyanin pathways [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(7):3854
- [49] HE Y D, ZHONG X H, JIANG X F, et al. Characterisation, expression and functional analysis of *PAL* gene family in *Cephalotaxus hainanensis* [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 156:461-470
- [50] KIM S, KIM T H, JEONG Y J, et al. Synergistic effect of methyl jasmonate and abscisic acid co-treatment on avenanthramide production in germinating oats [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(9):4779
- [51] 许健. 红豆越橘 (*Vaccinium vitis-Idaea* L.) 活性成分鉴定、代谢调控途径解析及其人工繁育技术研究[D]. 哈尔滨:东北林业大学, 2024:53-58
XU J. Identification of active compounds, analysis of metabolic regulation pathways and artificial cultivation technology of lingonberry (*Vaccinium vitis-Idaea* L.) [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2024:53-58
- [52] 陆覃昱. 基于组学技术研究 ABA 促进东南景天 Cd 积累的相关机制[D]. 南宁:广西大学, 2020:112-116
LU Q Y. Study on the promoting effect of ABA on Cd accumulation of *Sedum Alfredii* based on omics technology [D]. Nanjing: Guangxi University, 2020:112-116