杨松, 苏仙月, 李妍逸, 等. 比较代谢组和脂质组学联合分析两份不同来源荠蒾种子的代谢谱特征差异 [J]. 食品工业科技, 2026, 47(8): 333−346. doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2025050110

YANG Song, SU Xianyue, LI Yanyi, et al. Characterization of the Seed Metabolic Profile Differences between Two Different Pennycress (*Thlaspi arvense* L.) Materials Using the Comparative Metabolomic and Lipidomic Approaches[J]. Science and Technology of Food Industry, 2026, 47(8): 333−346. (in Chinese with English abstract). doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2025050110

· 分析检测 ·

比较代谢组和脂质组学联合分析两份不同来源荠蒾种子的代谢谱特征差异

杨　松[1], 苏仙月[1,+], 李妍逸[1], 张应鹏[1], 杨海迪[1], 黄忠信[2], 刘　涛[1], 沈　勇[1,*], 徐笑宇[1,*]

（1.云南农业大学农学与生物技术学院, 云南昆明 650201;
2.越南太原农林大学, 越南太原 252160）

摘　要: 为探究山东与甘肃荠蒾种子的代谢谱特征差异，本文采用代谢组学（Metabolomics）与脂质组学（Lipidomics）联合分析方法，对从国内不同地区收集的 5 份荠蒾资源中筛选出的甘肃（GanSu，GS）、山东（ShanDong，SD）两份优良材料，开展种子代谢谱特征的鉴定与差异比较。结果显示，非靶向代谢组学共检测到了 645 种代谢物，其含量组成以脂质及类脂质分子、苯丙烷类和聚酮类物质、有机酸及其衍生物等为主；靶向脂质组学共检测到了 1133 种脂类物质，主要包括甘油脂类、甘油磷脂类、糖脂类等，其中甘油三酯（TG）是核心成分。通过主成分分析（PCA）、正交偏最小二乘判别分析（OPLS-DA）、代谢通路差异分析，共鉴定出 21 种显著差异代谢物和 112 种显著差异脂质（OPLS-DA VIP>1，*P* value<0.05，FC>1 或<1），GS 荠蒾在脂质相关的物质中含量积累显著上调，不仅能够富集更多的中长链不饱和脂肪酸，而且在 TG 的生物合成路径中还表现出了更广阔的改良空间，SD 荠蒾则更多偏向于积累具有药用价值的次生代谢成分，如单宁、生物碱等，这与 KEGG 富集分析的结果一致。本研究可为荠蒾种子的功能性食品化资源开发利用和改良提供理论参考。

关键词: 荠蒾, 种子, 代谢组, 脂质组, 功能开发

中图分类号: S58　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 1002−0306(2026)08−0333−14

DOI: 10.13386/j.issn1002-0306.2025050110　　本文网刊:

Characterization of the Seed Metabolic Profile Differences between Two Different Pennycress (*Thlaspi arvense* L.) Materials Using the Comparative Metabolomic and Lipidomic Approaches

YANG Song[1], SU Xianyue[1,+], LI Yanyi[1], ZHANG Yingpeng[1], YANG Haidi[1], HOÀNG Trungtín[2], LIU Tao[1], SHEN Yong[1,*], XU Xiaoyu[1,*]

（1.College of Agronomy and Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China;
2.Thái Nguyên University of Agriculture and Forestry, Thai Nguyen City 252160, Vietnam）

Abstract: To investigate the differences in metabolic profile characteristics of *Thlaspi arvense* seeds between Shandong and Gansu, this study employed an integrated analysis approach combining metabolomics and lipidomics. Two superior materials from Gansu (GS) and Shandong (SD), screened from five *Thlaspi arvense* resources collected from different regions in China, were subjected to identification and comparative analysis of their seed metabolic profile characteristics. Untargeted analysis had detected 645 metabolites, dominated by lipids/lipid-like molecules, phenylpropanoids/polyketides,

收稿日期: 2025−05−14　　+并列第一作者

基金项目: 云南省农业联合专项项目（202301BD070001-198）; 云南省建设面向南亚东南亚科技创新中心专项项目（202403AP140013）; 云南省高校服务重点产业科技专项企业出题项目（FWCY-QYCT2024014）; 2024 年度云南省研究生导师团队建设项目（云学位〔2024〕19 号）。

作者简介: 杨松（1999−）, 男, 硕士研究生, 研究方向: 药食同源植物资源开发利用, E-mail: 2337563147@qq.com。
苏仙月（2003−）, 女, 本科, 研究方向: 油料植物种质资源评价, E-mail: 2091846588@qq.com。

*** 通信作者:** 沈勇（1976−）, 男, 博士, 教授, 研究方向: 中药学和功能产品研发, E-mail: pharmsy@sina.com。
徐笑宇（1990−）, 男, 博士, 副教授, 研究方向: 植物脂质代谢工程, E-mail: 1431740754@qq.com。

and organic acid derivatives. Targeted lipidomics had identified 1133 lipid species, primarily glycerolipids, glycerophospholipids, and glycolipids, with triacylglycerols (TG) as the core component. Through principal component analysis (PCA), orthogonal partial least squares-discriminant analysis (OPLS-DA), and metabolic pathway analysis, 21 differentially accumulated metabolites and 112 differentially accumulated lipids have been identified (OPLS-DA VIP>1, *P* value<0.05, FC>1 or <1). GS pennycress showed significantly upregulated lipid accumulation, enriching medium- to long-chain unsaturated fatty acids and demonstrating broader improvement potential in TG biosynthesis. By contrast, SD pennycress prioritized the accumulation of medicinal secondary metabolites (e.g., tannins, alkaloids), consistent with KEGG enrichment results. This study therefore provides critical insights for the functional food development and genetic improvement of pennycress seeds.

Key words: *Thlaspi arvense*; seed; metabolome; lipidome; functional development

菥蓂(*Thlaspi arvense* L.)是十字花科一年生草本植物,药食同源[1−2],在中国呈广域的分布格局,北起黑龙江,南至云南,具有多种不同的地域性称谓[2−3],例如败酱草、菥蓂子、遏蓝菜等。菥蓂的全生育期约 150~160 d,发育阶段特征明显:幼苗期(30~40 d)呈基生叶莲座状,生长期(60~70 d)形成顶生总状花序,结果期(30~35 d)开始产生具龙骨状突起的短角果,成熟期(20~25 d)结果出黑褐色的椭圆形种子[1]。作为一味传统的中药材,菥蓂全株在各生育期均具有相当的药用价值,与其特有的黄酮类、硫苷类等次生代谢产物密切相关,临床上常用于目赤肿痛、淤血腹痛、风湿痹痛等症候的治疗[1−3]。此外,菥蓂的种子还富含油脂,含油量可达 27%~39%,其中不饱和脂肪酸占比最高,低温压榨油体抗氧化性优于菜籽油,在保健食品和生物柴油领域具有广阔的开发潜力[4−6]。

菥蓂的应用历史可追溯至秦汉时期,长三角地区的居民一直将菥蓂作为时令野菜食用,形成了南翔罗汉菜、菥蓂烧肉片等地域名肴[2−3],目前菥蓂也已被开发为多种中成药制品[3,7]。现代研究通过色质谱分析技术从菥蓂种子中鉴定出了 36 类活性成分,包括 10 种芥子油苷(如黑芥子苷)、15 种黄酮(如山柰酚-3-O-芸香糖苷)及 11 种酚酸类物质(如绿原酸)[8−9],均具有显著的药食同源价值,《食疗本草》更将菥蓂记载为具有“解热毒”功效的养生食品[10]。作为一种广生态幅的植物,菥蓂的高耐寒性和耐旱性支撑了其在我国七大地理分区中的广域性生长[11−12],主要功能性成分也因而差异显著[5,8−9],其中,种子因富含以油脂为主的多种物质最具代表性[13]。因此,全面解析菥蓂种子的代谢谱特征和差异,对于挖掘其潜在的应用价值至关重要[5−6]。对北美、欧洲、亚洲、南非等多个地区的 174 份菥蓂种质资源的研究表明,地理来源与其遗传多样性紧密相关,进而影响种子含油量及代谢产物的组成[14]。然而在国内,对菥蓂资源的研究开发目前仍处于初期阶段,尽管在中成药领域应用广泛,但依然尚无规模化的种植,仍以农家种和野生种为主进行生产[1−3]。相比之下,国外对菥蓂的育种驯化研究已取得明显进展,例如 Mcginn 等[15] 已成功选育出专用型的栽培菥蓂品种 Spring 32,成功进行了基于 CRISPR(Clustered Regularly Interspaced Short Palindromic Repeats)-Cas9 基因编辑系统的脂质品质改良。近年来,由于全球气候变化,在一定程度上引起了油菜(*Brassica napus*)、芝麻(*Sesamum indicum*)等大宗油料作物的产量下降[16−17],而菥蓂具有较强的耐逆性,可在部分边际土壤地带(如盐碱、旱地等)进行栽培[11−12],具有补充国家区域油料缺口的潜能,但尽管具有重要的经济价值,传统的“杂草”认知依然长期制约了我国菥蓂的资源开发利用[3]。

得益于全球对植物生物多样性资源开发利用的不断加强,菥蓂的研究领域逐步扩大,从农业生态[18−21] 到食品加工开发[22−26] 等方面都已有涉及。在此背景下,菥蓂的食用价值逐步获得了现代科学的认可,相关食用加工技术体系也得以不断优化发展[27−29]。营养学研究指出,在福建特色菜肴“败酱草烧肉片”中,菥蓂富含维生素 C、膳食纤维,有清热解毒、消食健胃的作用,猪肉则可提供优质蛋白质和维生素 B 族,能够与菥蓂中的生物活性物质形成营养互补,有效调节脂质代谢平衡[28]。菥蓂种子因芥酸含量较高,在哺乳动物代谢系统中易引发心肌脂质沉积等毒性效应[26,28],Doebley 等[29] 和 Wang 等[30] 通过现代分子生物技术驯化,降低了菥蓂种子芥子油苷和分子纤维的含量,使改良品系的芥酸含量与市售低芥酸菜籽油达到了同等安全的水平。目前,欧盟已批准菥蓂提取物作为新型食品原料[31],可广泛应用于植物基功能性食品的开发。

近年来,代谢组学(metabolomics)与脂质组学(lipidomics)作为系统生物学研究的核心代谢分析技术,正深刻影响着食品科学的研究范式[32]。菥蓂作为一种传统但又具备较高挖掘应用潜力的植物资源,将在未来的相关领域中发挥出重要的价值,例如作为功能性保健食品的原材料等[2,6,22]。其中,菥蓂种子因兼具药用和油用功效[6,33],可以从多个角度进行高值化开发。Johnston 等[34] 通过转录组学(transcriptomics)和代谢组学联合分析发现,与其他十字花科的植物相比,菥蓂种子具有更高的碳转化效率,泛素蛋白酶体系统的下调和脂滴稳定性的增加可贡献更高的油脂产量。Romsdahl 等[35] 利用脂质组学解析了菥蓂不同组织中非极性和极性脂质分子的种类及脂肪酸组成,结果发现种子要比叶片组织含有更丰富的油酸(18:1)和亚油酸(18:2)功能脂类,其中许多成分

都具有显著的医疗保健开发价值。

当前，欧盟食品安全局（European Food Safety Authority，EFSA）已将代谢组学数据纳入新型食品风险评估的关键证据链，标志着代谢组学技术正式进入食品监管决策体系[36]。代谢组学分析技术已在咖啡（*Coffea arabica*）[37]、葡萄（*Vitis vinifera*）[38]、澳洲坚果（*Macadamia integrifolia*）[39]、迷迭香（*Salvia rosmarinus*）[40] 等多种植物食品原料的加工开发研究中展现出了良好的成效，应用涵盖关键营养成分分子调控靶点鉴定、特征代谢物溯源、风味品质评价体系构建及复杂代谢网络解析等方面，成为了食品工业科技研究中不可或缺的关键技术[41−42]。尽管荭蔞目前仍以野生资源为主，但随着对其基础研究的不断深入，已为后续的品质育种和功能产品开发奠定了较扎实的理论基础[25]。基于此，对荭蔞种子的品质成分构成进行依托组学分析的特异性解析与差异研究，将有望为其作为潜在食品新原料的精深加工、高值化利用及相关技术体系优化提供精准科学的数据支持，从而加速这一高价值植物资源的开发利用进程。

本研究采集了国内 5 个不同地理来源、遗传背景与生长环境各异的野生荭蔞资源，通过在云南昆明进行栽培试验，结合农艺性状观测与种子品质分析，筛选出来自甘肃（GS）和山东（SD）的两份材料表现出良好的生态适应性与农艺性状，具有较高的开发潜力。然而，其种子的关键品质指标，如总脂质含量与脂肪酸组成存在显著差异。为此，本研究进一步采用比较代谢组学与脂质组学方法，对这两份荭蔞材料的种子进行了系统性代谢谱解析，旨在阐明荭蔞种子品质构成特征及其种源间的差异，以期为我国荭蔞资源的深度开发与食品化综合利用提供科学依据。

1　材料与方法

1.1　材料与仪器

5 份野生荭蔞样品　分别采集自吉林、安徽、山东、江苏、甘肃五省，于 2022 年 5~6 月成熟期采收，种子经人工春化处理和赤霉素诱导萌发[43] 后，于 2022 年 10 月下旬至 11 月上旬播种于云南农业大学后山试验基地温室大棚内进行盆栽种植；乙腈（Acetonitrile）、甲醇（Methanol）、异丙醇（Isopropanol）　赛默飞世尔科技公司；二氯甲烷（Dichloromethane）、乙酸铵（Ammonium acetate）　西格玛奥德里奇（上海）贸易有限公司（Sigma-Aldrich）；甲基叔丁基醚（Methyl tert-butyl ether，MTBE）　上海阿拉丁生化科技股份有限公司；同位素内标（Isotope-labeled internal standards）　安诺伦生物科技有限公司；11 种脂肪酸混合标准品（11 Types of Fatty Acid Standard Samples）　美国 Nu-chek Prep.Inc 公司。

QP2010 Plus 气相色谱-质谱仪、Agilent 1290 Infinity LC 超高压液相色谱仪、LC-30AD 超高效液相色谱仪　日本岛津 shimadzu 公司；AB Triple TOF 6600 质谱仪、AB6500+QTRAP 质谱仪　美国 AB SCIEX 公司；Eppendorf 5430R 低温高速离心机　德国艾本德公司；Phenomenex，Kinetex C_{18}（2.6 μm，2.1 mm×100 mm）色谱柱　美国菲罗门 Phenomenex 公司。

1.2　实验方法

1.2.1　农艺性状指标测定　参照近缘作物油菜（*Brassica napus*）的生长周期实施常规水肥及病虫害管理[44]。荭蔞为自花授粉植物，2023 年收获第一代种子后，继续播种以系统观察记录其在 2024 年第二代生长期和成熟期的关键农艺性状表现，于第二代植株生理成熟期，对各份材料进行以下性状指标的测定分析，具体方法如下：

株高：使用直尺测量从土壤表面至植株主茎最高点的垂直高度（cm），每份材料随机测量 10 株，计算平均值及标准差[45]。分枝数：统计植株主茎上产生的一级有效分枝数目（个），每份材料随机选取 10 株计数，计算平均值及标准差[45]。单株产量：单株收获后，人工脱粒、清除杂质并充分干燥后称量单株种子总重（g），每份材料随机收获 10 株，计算平均值及标准差[46]。种子千粒重：参照国家种子检验规程（GB/T 3543.1-2025），从各份材料的混合种子中随机取样，计数 1000 粒完整种子并称重（g），重复三次，计算平均值及标准差[47]。

1.2.2　荭蔞种子的脂质特性分析　至 2024 年 5~6 月荭蔞成熟后，采收新鲜的荭蔞种子样本，通过气相色谱-质谱法分离和鉴定脂肪酸[48]。气相色谱-质谱仪配备了分体式/不分体式进样器和氢火焰电离检测器。进样口温度为 220 ℃，载气为氦气；色谱柱柱流量：0.47 mL/min，进样体积：1 μL。柱温恒器的加热程序如下：初始柱温为 140 ℃，保持 5 min；然后以 4 ℃/min 的速度将温度从 140 ℃ 提高到 240 ℃，并在 240 ℃ 下保持 15 min。电离法为 EI，电离能为 70 eV，离子源温度为 200 ℃，扫描质量范围为 50~500 m/z，样品分流比为 20:1。将测得的样品色谱图中各峰的保留时间与 11 种脂肪酸混合标准品色谱图中各峰的保留时间进行比较，以确定样品色谱图中各峰的性质。面积归一化法用于确定每种脂肪酸相对于总脂肪酸含量的百分比。

1.2.3　荭蔞种子的非靶代谢组学分析　取第二代成熟新鲜的荭蔞种子样品进行液相色谱-质谱联用分析[49]。具体流程如下：样品冰上解冻后，精密称取 1 g 种子，加入预冷提取液（甲醇：乙腈：水=2：2：1，v/v）涡旋混匀，低温超声处理 30 min，−20 ℃ 静置 10 min，于 4 ℃、14000 r/min 离心 20 min，收集上清液真空冷冻干燥。质谱检测前，加入 100 μL 复溶液（乙腈：水=1：1，v/v）涡旋复溶，于 4 ℃、14000 r/min 离心 15 min，取上清液进样分析。样品采用 Agilent 1290 Infinity LC 超高效液相色谱系统（Ultra High Performance Liquid Chromatography，UHPLC）搭配 C_{18} 色谱柱分离，柱温 40 ℃，流速 0.4 mL/min，进样

量 2 μL; 流动相 A 相为水(含 25 mmol/L 乙酸铵与 0.5% 甲酸), B 相为甲醇。梯度洗脱程序: 0~0.5 min 维持 5% B; 0.5~10.0 min 内 B 相线性升至 100%; 10.0~12.0 min保持 100% B; 12.0~12.1 min 内 B 相线性降至 5%; 12.1~16.0 min 维持 5% B, 全流程样品置于 4 ℃ 自动进样器。质谱分析采用 AB Sciex Triple TOF 6600系统, ESI 离子源参数: Gas1 60, Gas2 60, CUR 30, 离子源温度 600 ℃, 正负离子模式切换下 ISVF 电压±5500 V。一级质谱扫描范围 m/z 60~1000 Da, 二级扫描 m/z 25~1000 Da; TOF MS 累积时间 0.20 s/谱图, 子离子扫描累积时间 0.05 s/谱图。二级谱图通过信息依赖性采集(IDA)获取, 采用高灵敏度模式, 去簇电压(DP)±60 V, 碰撞能量 35±15 eV; IDA 设置: 排除 4 Da 内同位素峰, 每周期监测候选离子数 10。

1.2.4 荞蓣种子的靶向脂质组学分析 靶向脂质组学分析聚焦于植物特定脂质分子的选择性识别与特异性检测, 绝对定量基于同位素内标校正法[35]。第二代荞蓣种子样本的前处理流程如下: 经 4 ℃ 梯度复温的样本精密量取后, 依次加入 200 μL 预冷甲醇进行基质分散, 随后注入 10 μL 内标混合物(含 ^{13}C、^{2}H 同位素标记物), 继而补充 800 μL 甲基叔丁基醚实施液液萃取。全程采用涡旋振荡(30 s)与低温超声萃取(4 ℃, 20 min)交替处理, 室温平衡 30 min 促进相分离。加入 200 μL 超纯水后, 于 4 ℃ 条件下以 14000 r/min 离心 15 min 分层, 收集上层有机相经氮吹浓缩。质谱分析前复溶于 200 μL 90% 异丙醇/乙腈混合溶剂, 经涡旋混匀(60 s)与低温高速离心(14000 r/min, 15 min)后, 取澄清上清液进行质谱检测。随后, 在 LC-30AD 超高效液相色谱系统上, 利用 C_{18} 和 Amino 色谱柱对样品进行分离。

C_{18} 色谱柱: 柱温 45 ℃; 流速 0.35 mL/min; 流动相组成 A: 70% 乙腈+30% 水+5 mmol/L 醋酸铵, B: 异丙醇溶液, 梯度洗脱程序如下: 0~5.0 min, B 从 20% 线性变化至 60%, 5.0~13.0 min, B 从 60% 线性变化至 100%, 13.1~17.0 min, B 维持在 20%。Amino 色谱柱: 柱温 40 ℃; 流速 0.4 mL/min; 流动相组成 A: 2 mmol/L 醋酸铵+50% 甲醇+50% 乙腈, B: 2 mmol/L 醋酸铵+50% 乙腈+50% 水, 梯度洗脱程序如下: 0~3.0 min, B 维持在 3%, 3.0~13.0 min, B 从 3% 线性变化至 100%, 13.0~17.0 min, B 维持在 100%, 17.1~22.0 min, B 维持在 3%。整个分析过程中样品置于 10 ℃ 自动进样器中。

为避免仪器检测信号波动而造成的影响, 采用随机顺序, 进行样本的连续分析。分别采用电喷雾电离(ESI)正离子和负离子模式进行检测。样品经 UPLC 分离后采用 AB6500+QTRAP 质谱仪进行质谱分析。ESI 源条件如下: 离子源温度: 400 ℃, 离子源气体 1(GS1): 50, 离子源气体 2(GS2): 55, 帘气(CUR): 35, 正、负离子模式下离子喷雾电压(IS)为+3000 V 和−2500 V, 采用 MRM 模式监测。

1.3 数据处理

本研究中所有试验数据均以三次生物学独立重复实验的平均值±标准差(Mean±SD)形式呈现。采用 Excel 2021 软件进行基础数据图表绘制, 统计学分析通过 SPSS 26.0(IBM, USA)完成, 其中组间差异显著性采用单因素方差分析(Analysis of variance, ANOVA)结合 LSD(Least significant difference)多重比较检验进行评估, 显著性水平均设定为 $P<0.05$。脂肪酸数据的积分分析通过 Sciex OS(Peak Proteins, UK)软件开展。组学数据的热图绘制通过 TBtools v2.210 软件构建层次聚类热图展示。其他作图和优化主要通过 Photoshop 2019 软件和 ImageJ 1.450 软件进行。

2 结果与分析

2.1 荞蓣的生产农艺性状表现与种子脂质特性比较

如图 1A 所示, 五份收集自全国不同地区的荞蓣材料在云南农业大学后山试验基地温室大棚种植后均能正常生长发育, 但在整体株型和种子形态上表现出了一定的差异。总体形态上 GS 和 SD 的种子要更加饱满圆润, 其他材料如安徽的种子则颗粒较小、扁平不规则(图 1B)。

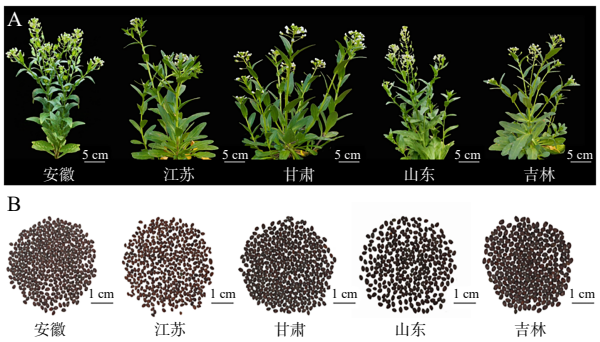


图 1 五份参试荞蓣材料在昆明种植后的盛花期植株与成熟种子形态表现

Fig.1 Morphological performance of flowering plants and mature seeds from five pennycress materials cultivated in Kunming

注: A. 盛花期荞蓣的全株形态; B. 成熟种子的形态。

结合农艺性状统计分析(表 1), 来自甘肃(GS)和山东(SD)的两份荞蓣要比其他材料表现出了更佳的长势, 不仅在分支数上远多于其余三个地区的荞蓣, 而且单株的种子产量也最高, SD 的最高为 13.09 g, 其次为 GS(11.52 g)。在株高方面, SD 的荞蓣最高, 达 68.5 cm, 是最低组吉林荞蓣(42.5 cm)的 1.6 倍, 平均高出其他材料 4~10.5 cm。五份荞蓣材料的种子千粒重也存在显著差异($P<0.05$)。

在荞蓣的成熟种子中共有 11 种植物主要脂肪酸能够被检测到(表 2), 包括中长链饱和脂肪酸, 中长链单不饱和脂肪酸、中长链多不饱和脂肪酸、长链饱和脂肪酸、长链单不饱和脂肪酸、长链多不饱和脂肪酸、其他脂肪酸类。总体上, 中长链脂肪酸的比例

表 1　五份参试荠蓝材料在成熟期的主要生产农艺性状比较

Table 1　Comparison of major agronomic traits of five experimental pennycress materials at the mature stage

荠蓝来源	株高(cm)	分枝数(个)	单株产量(g)	种子千粒重(g)
甘肃	58.00±8.49^{d}	20.00±3.54^{a}	11.52±1.60^{b}	1.22±0.04^{c}
安徽	61.50±9.19^{c}	14.00±3.53^{c}	9.27±0.414^{e}	1.16±0.07^{e}
江苏	64.00±8.49^{b}	7.00±2.83^{e}	11.17±1.15^{c}	1.21±0.04^{d}
山东	68.50±6.63^{a}	19.00±9.19^{b}	13.09±0.72^{a}	1.28±0.007^{a}
吉林	42.50±7.78^{e}	13.00±6.36^{d}	10.94±1.05^{d}	1.24±0.06^{b}

注：同列不同小写字母表示各材料间的性状差异显著(P<0.05)。

较低，平均为 12.12%，长链单不饱和脂肪酸的比例最高，均占 80% 以上，来自江苏的荠蓝具有最高的长链单不饱和脂肪酸，达 89.32%。相比之下，长链饱和、多不饱和脂肪酸的比例在五份材料中平均处于 4%~8% 之间，其他未能够被有效识别定性的脂肪酸总体比例在 2% 左右。SD 荠蓝具有最高的中长链脂肪酸比例，较最低的 GS 荠蓝高出 46.5%，GS 荠蓝则具有最高的长链多不饱和脂肪酸比例，平均高出其他荠蓝 9.2%，而 GS 荠蓝的总脂质含量最高(9.22 mg/g)，SD 的最低(6.21 mg/g)，相差约三分之一。因此推测在一定程度上，荠蓝种子的脂质特性差异可能主要是由遗传背景分化和长期的地域环境适应协同驱动造成，同时在昆明异地种植后还可能产生了新的变异。但总体上，5 份参试荠蓝材料的脂质组成与 Jarvis 等[50]的报道一致，但在棕榈酸(C16:0)和油酸(C18:1)的含量上具有一定差异。

根据五份参试荠蓝材料在昆明地区种植后的综合表现，选择 GS 和 SD 这两份生态适应性较佳、生产农艺性状表现较好，但在种子脂质特性上差异显著的荠蓝材料继续开展了代谢组学的比较分析以解析其中的代谢谱特征和种间差异。同时采用了非靶向代谢组学技术和靶向绝对定量脂质组学技术来综合比较检测不同类别的物质成分在荠蓝种子内的分布模式。

2.2　GS 和 SD 荠蓝种子的非靶向代谢组学比较分析

在 GS 和 SD 两份荠蓝种子中鉴定出了 645 种代谢物，其中正离子检测模式下鉴定出 332 种，负离子检测模式下鉴定出 313 种(附表 1~附表 2，详见本刊官网 http://www.spgykj.com/文章的网络版)，基本可划分为 12 类物质，其中脂质及类脂质分子物质(Lipids and lipid−like molecules)占比为 29.46%，苯丙烷类和聚酮类物质(Phenylpropanoids and polyketides)占比为 17.98%，有机酸及其衍生物(Organic acids and derivatives)占比为 7.75%，有机氧化合物(Organic oxygen compounds)占比 6.67%，与有机杂环化合物(Organoheterocyclic compounds)的占比相同，苯类化合物(Benzenoids)占比为 6.05%，有机氮化合物(Organic nitrogen compounds)占比为 2.79%，生物碱及其衍生物(Alkaloids and derivatives)占比为 1.71%，核苷、核苷酸及其类似物(Nucleosides, nucleotides, and analogues)占比为 1.24%，木脂素、新木脂素及相关化合物(Lignans, neolignans and related compounds)占比为 0.78%，烃类衍生物(Hydrocarbon derivatives)占比为 0.31%，其他未能够被有效识别和分类的物质占比为 18.59%。

各类代谢物的积累丰度在两份荠蓝种子中差异明显，主要体现在脂类、苯丙类和聚酮类物质以及部分有机酸、生物碱及其衍生物上(图 2A)。PCA 分析显示 GS 和 SD 两份荠蓝材料的三个生物学重复样本在单样本的数据上均比较集中，说明组内差异小，但在组间分离明显，反映出这两份荠蓝种子的总体代谢物分布差异十分显著(图 2B)。在正、负离子两种检测模式下，分别鉴定到了不同种类的差异代谢物，其中正离子模式下的差异代谢物以脂类代谢物(绿色圆圈)为主，负离子模式下多为苯丙类和聚酮类物质(粉红色圆圈)，这一结果反映出 GS 和 SD 两份荠蓝种子在代谢物的积累趋势上存在一定的差异偏好性(图 2C~图 2D)。

2.3　GS 和 SD 荠蓝种子的靶向脂质组学比较分析

如图 3 所示，采用靶向绝对定量脂质组学分析技术比较了 GS 和 SD 两份荠蓝种子的脂类成分差异，共检测到了六大类 26 个亚类的 1133 种脂类物质，六大类脂质主要包括：GP、GL、ST、SP、SL、FA(图 3A)，不同亚类的含量和数量都具有显著差异(附表 3，详见本刊官网 http://www.spgykj.com/文章的网络版)。其中，GL 是含量和数量都占比最高的脂类，TG 是核心成分，共有 411 种，占总脂类数量的 30% 以上，其次为 GP，主要以 PE、PC、PA 为主。其

表 2　五份参试荠蓝材料成熟种子的脂肪酸组成(%)与总脂质含量(mg/g)

Table 2　Fatty acid composition (%) and total lipid contents (mg/g) of mature seeds in five experimental pennycress materials

荠蓝来源	中长链饱和脂肪酸(C16:0+C18:0)(%)	中长链单不饱和脂肪酸(C16:1+C18:1)(%)	中长链多不饱和脂肪酸(C18:2+C18:3)(%)	长链饱和脂肪酸(C20:0+C22:0)(%)	长链单不饱和脂肪酸(C20:1+C22:1)(%)	长链多不饱和脂肪酸(C20:2)(%)	其他脂肪酸(%)	总脂质含量(mg/g)
吉林	2.50±0.39^{b}	2.05±0.22^{c}	7.84±0.26^{c}	1.28±0.88^{b}	81.47±0.87^{c}	2.94±0.07^{c}	2.92±0.56^{a}	8.19±0.54^{c}
安徽	1.92±0.62^{c}	2.42±0.24^{b}	8.34±0.20^{a}	0.93±0.16^{d}	81.08±0.33^{c}	3.02±0.13^{b}	2.29±0.67^{b}	7.86±1.32^{c}
山东	3.20±0.26^{a}	2.63±0.2^{8a}	8.41±0.20^{a}	1.13±0.29^{c}	80.06±0.29^{d}	2.82±0.02^{d}	1.76±0.13^{d}	6.21±1.33^{d}
江苏	2.02±0.24^{c}	1.54±0.47^{d}	8.01±0.41^{b}	5.05±0.67^{a}	89.32±0.32^{a}	2.94±0.13^{c}	2.18±0.37^{c}	8.78±0.68^{b}
甘肃	1.73±0.20^{d}	1.38±0.16^{d}	6.61±0.19^{d}	0.86±0.64^{d}	84.95±0.16^{b}	3.20±0.62^{a}	2.29±0.51^{b}	9.22±1.32^{a}

注：同列不同小写字母表示各材料在同一脂肪酸比例和总脂质含量上差异显著(P<0.05)。

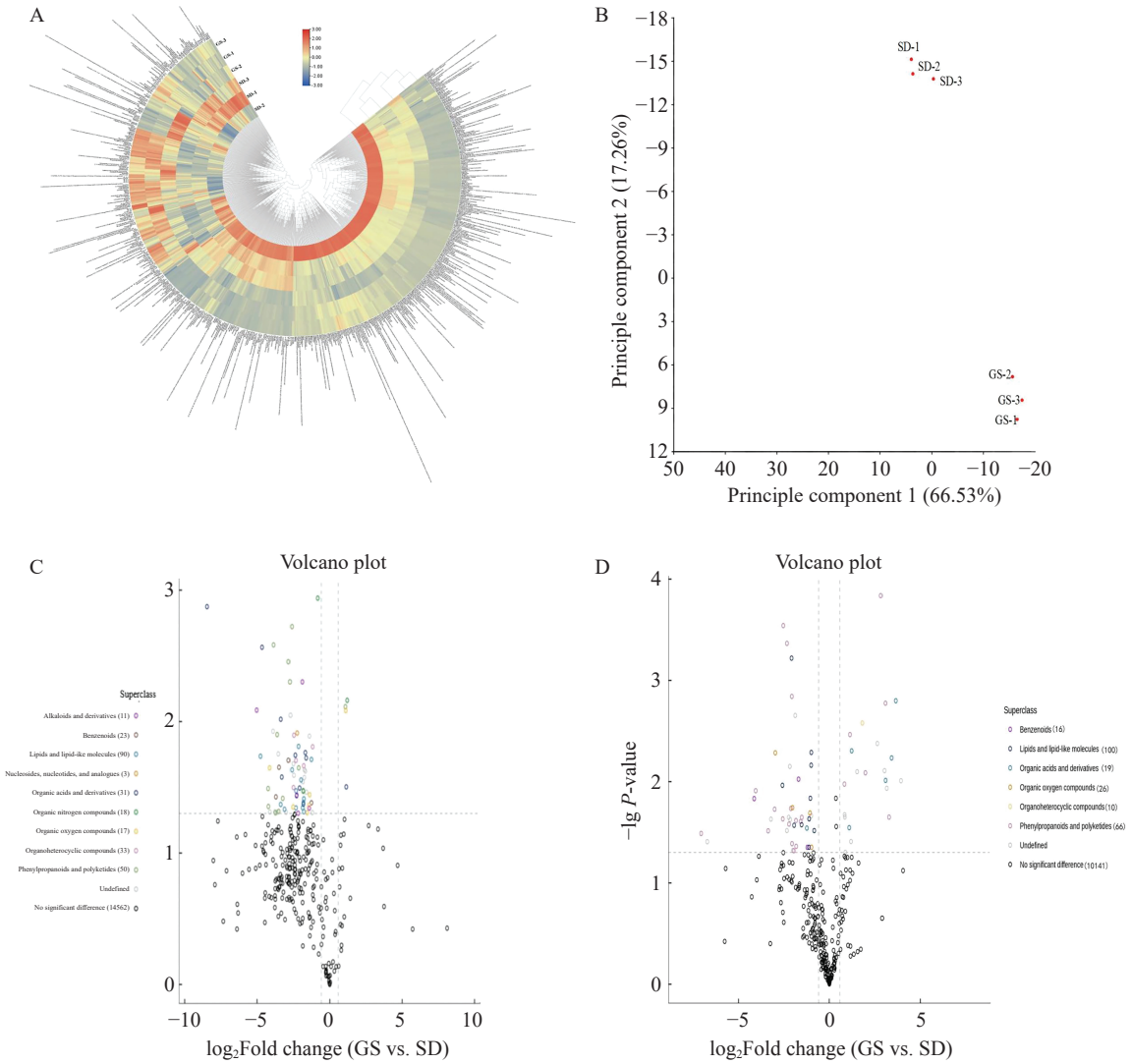


图 2 GS 和 SD 荠蓝种子的非靶向代谢组学比较分析(GS vs. SD)

Fig.2 Non-Targeted metabolomic comparison analysis of GS and SD pennycress seeds

注: A. 总代谢物积累丰度热图; B. PCA 分析; C. 正离子检测模式下的差异代谢物火山图; D. 负离子检测模式下的差异代谢物火山图; 总体差异代谢物的筛选标准为 FC(fold-change, 差异倍数)值>1.5(积累上调)或<0.67(积累下调), *P* value 值<0.05; C、D 图中的纵坐标为 *T* 检验的 *P* value 值的 lg 负对数, 横坐标为差异表达倍数的 $\log_2$ 对数。

余检测到的四大类脂质总体均占比较低, 这与十字花科含油植物种子的脂质构成基本相似。

通过 OPLS-DA 模型比较了两份荠蓝种子的差异, 结果显示 GS 和 SD 材料之间的分离程度显著, 但组内聚集良好, 反映出两个样本间存在明显的脂质构成差异(图 3B), 这与代谢组学的 PCA 分析结果一致(图 2B)。脂质的功能特性与其分子链长和饱和度密切相关, 为进一步分析 GS 和 SD 两份荠蓝种子的脂质特性, 对核心差异脂质成分 TG 的碳链长度及饱和度进行了比较, 结果显示共有 18 种 TG 分子表现出了显著差异。具体来说, 这些差异 TG 分子的链长都在 56~60 个碳原子之间(图 3C), 均主要在 TG 分子的 sn-1/3 位点上结合了长链不饱和脂肪酸的甘油脂(图 3D), 这反映出两份荠蓝材料的脂质特性差异主要是体现在对长链脂肪酸的富集功能上。与其他同源十字花科植物如拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和油菜相比, 荠蓝中的脂肪酸延长酶具有更高的表达活性[51], 因此可能是造成种间脂质特性差异的关键原因之一。

2.4 两种组学的联合比较分析

表 3 进一步分析列举了 GS 和 SD 两份荠蓝材料种子中的具体显著差异代谢物和差异脂质, 总共鉴定出了 21 种显著差异代谢物和 112 种显著差异脂质。与 SD 荠蓝相比, GS 中积累上调的显著差异代谢物有 6 种, 下调的有 15 种, 其中黄酮类化合物、羧酸类及其衍生物、有机氮化合物是主要的差异成分, 荠蓝特有的药用次生代谢产物如黑芥子苷(Sinigrin)、芥子酶(myrosin)、芥子油甙(glucosinolate)等则未见显著差异(附表 1, 详见本刊官网 http://www.spgykj.com/文章的网络版)。

相比之下, GS 比 SD 积累上调的显著差异脂质为 97 种, 下调的 15 种, 这与总脂质特性分析的结果一致(表 3)。在上调的显著差异脂质中, GL 是主要的种类(53 种), 占一半以上, 反之在下调的显著差异

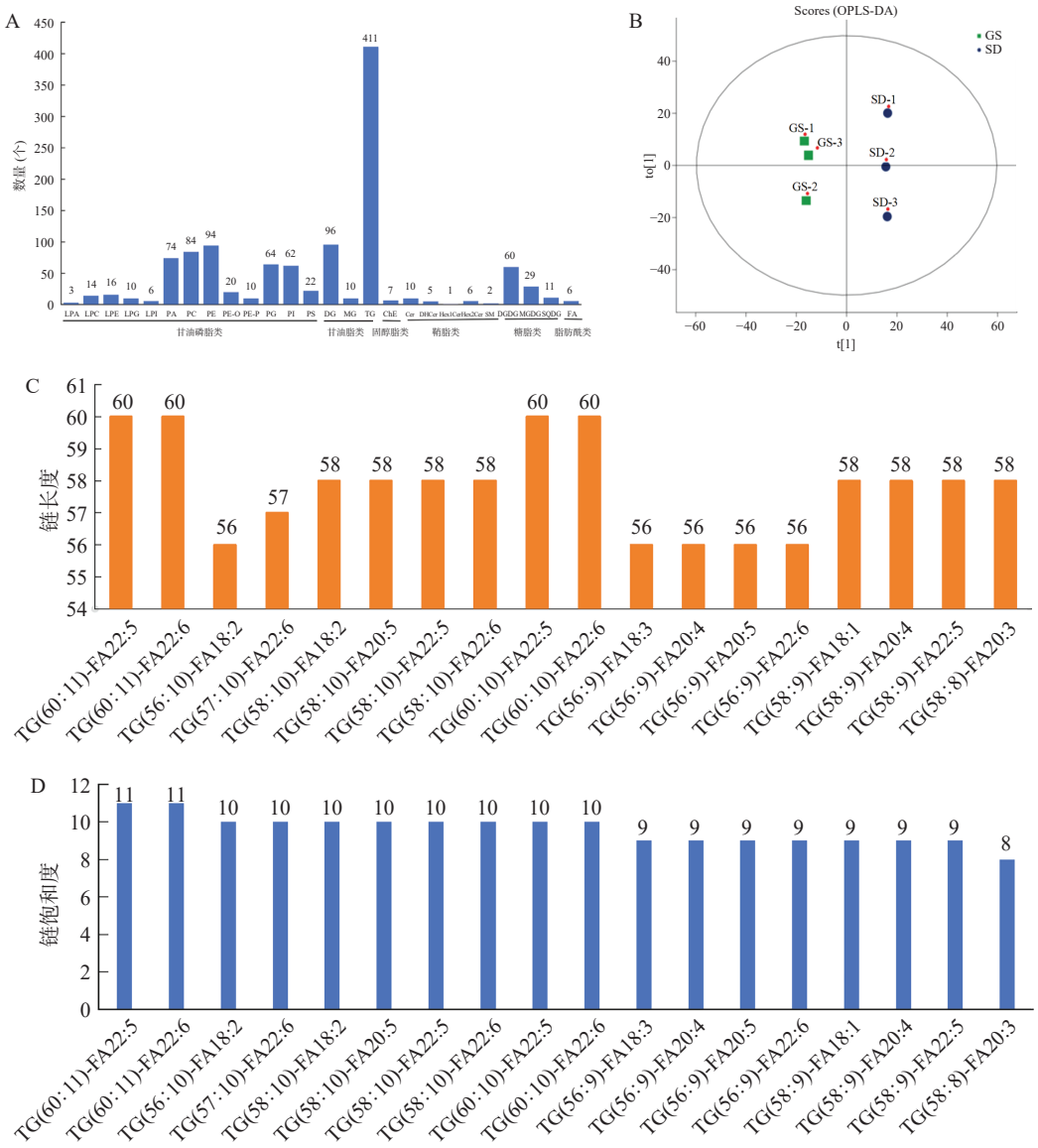


图 3　GS 和 SD 荞麦种子的靶向脂质组学比较分析（GS vs. SD）

Fig.3　Targeted lipidomics comparison analysis of GS and SD pennycress seeds (GS vs. SD)

注：A. 总脂质亚类和脂质分子数量统计图；B. OPLS-DA 分析；C. 核心差异脂质 TG 的链长度分析；D. 核心差异脂质 TG 的链饱和度分析。TG 差异分子的筛选以 OPLS-DA 变量权重值（Variable Importance for the Projection, VIP）>1 和 P<0.05 作为筛选标准；LPA（Lysophosphatidic acid），溶血磷脂酸；LPC（Lysophosphatidylcholine），溶血磷脂酰胆碱；LPE（Lysophosphatidylethanolamine），溶血磷脂酰乙醇胺；LPG（Lysophosphatidylglycerol），溶血磷脂酰甘油；LPI（Lysophosphatidylinositol），溶血磷脂酰肌醇；PA（Phosphatidic acid），磷脂酸；PC（Phosphatidylcholine），磷脂酰胆碱；PE（Phosphatidylethanolamine），磷脂酰乙醇胺；PE-O（Phosphatidylethanolamine-Plasmalogen），醚型磷脂酰乙醇胺；PE-P（Phosphatidylethanolamine-Phosphatidyl），磷酸基磷脂酰乙醇胺；PG（Phosphatidylglycerol），磷脂酰甘油；PI（Phosphatidylinoitol），磷脂酰肌醇；PS（Phosphatidylserine），磷脂酰丝氨酸；DG（Diacylglycerol），二酰基甘油；MG（Monoacylglycerol），单酰基甘油；TG（Triacylglycerol），三酰基甘油；ChE（Cholesteryl Ester），胆固醇酯；Cer（Ceramide），鞘氨醇；DHCer（Dihydroceramide），二氢鞘氨醇；Hex1Cer（Monohexosylceramide），单己糖基鞘氨醇；Hex2Cer（Dihexosylceramide），双己糖基鞘氨醇；SM（Sphingomyelin），鞘磷脂；DGDG（Digalactosyldiacylglycerol），二半乳糖基二酰基甘油；MGDG（Monogalactosyldiacylglycerol）；单半乳糖基二酰基甘油；SQDG（Sulfoquinovosyldiacylglycerol），硫代鼠李糖基二酰基甘油；FA（Fatty Acyls），脂肪酰类；表 3 同。

脂质中，GP 是主要的种类（11 种），意味着 GS 荞麦种子比 SD 能够合成更多的中性贮藏性脂质，例如 TG、DG、MG，SD 荞麦的种子则较多偏向于合成流动性的极性膜脂，例如 PE、PI、PG 等。同时，在脂肪酸组成上，一个较明显的趋势是，GS 荞麦能够富集更丰富的长链不饱和脂肪酸，主要在 TG 中，而在 TG 生物合成路径的关键中间产物如 DG 中则以中长链脂肪酸居多，同时 PL 也主要富集中长链脂肪酸，这与图 3C~图 3D 的结果相符，反映出 GS 荞麦在脂肪酸延长相关基因的表达上可能要比 SD 荞麦具有更高的表达量。

对表 3 中筛选到的显著差异代谢物和差异脂质开展了 KEGG 功能注释。图 4A 显示 21 种显著差异代谢物在功能上主要被富集到了矿质吸收、蛋白

表 3　显著性差异代谢物和差异脂质分类(GS vs SD)

Table 3　Classification of significantly differential metabolites and differential lipid classes (GS vs SD)

代谢物种类	代谢物名称	VIP值	FC值	代谢物种类	代谢物名称	VIP值	FC值	代谢物种类	代谢物名称	VIP值	FC值	代谢物种类	代谢物名称	VIP值	FC值
	显著差异代谢物				显著差异脂质				显著差异脂质				显著差异脂质		
黄酮化合物(Flavonoids)	紫罗兰酮(Violanone)	5.03	7.14	GL	TG(53:1)-FA17:0	1.63	0.91	GP	PC(14:0/16:0)	1.66	1.48	SL	MGDG(18:2/18:3)	1.68	0.58
					DG(18:1/18:3)	1.61	0.54		PE(14:0/16:0)	1.65	2.35		MGDG(16:3/18:3)	1.63	0.60
	5,7-二羟基-2-(4-羟基苯基)-6-甲基苯并二氢吡喃-4-酮(5,7-Dihydroxy-2-(4-hydroxyphenyl)-6-[3,4,5-trihydroxy-6-(hydroxymethyl)oxan-2-yl]chromen-8-one)	3.48	8.45		TG(52:4)-FA20:2	1.61	1.08		PC(16:0/18:2)	1.63	1.46		MGDG(18:1/18:3)	1.602	0.58
					MG(18:3)	1.61	1.7		PG(14:0/18:2)	1.62	1.32		MGDG(18:1/18:2)	1.59	0.59
					DG(18:1/19:0)	1.60	0.48						DGDG(16:3/20:3)	1.59	0.65
	2',6'-二羟基-4'-甲氧基查耳酮(2',6'-Dihydroxy-4-methoxychalcone-4'-O-neohesperid)	1.41	0.21		MG(18:1)	1.59	1.27		PE(15:0/16:0)	1.62	1.41		MGDG(18:3/18:3)	1.59	0.57
					TG(56:6)-FA20:4	1.59	0.74		PE(16:0/14:0)	1.61	2.10		DGDG(16:3/20:1)	1.58	0.66
	3,5-二羟基-2-(4-羟基苯基)-7-[3,4,5-三羟基-6-(羟甲基)氧杂-2-基]氧基-2,3-二氢铬-4-酮(3,5-Dihydroxy-2-(4-hydroxyphenyl)-7-[3,4,5-trihydroxy-6-(hydroxymethyl)oxan-2-yl]oxy-2,3-dihydrochromen-4-one)	1.02	0.33		TG(51:1)-FA17:0	1.59	1.18		LPI(17:0)	1.61	1.32		MGDG(16:0/18:3)	1.57	0.64
					MG(18:2)	1.58	1.27						MGDG(18:2/18:2)	1.54	0.58
吲哚类及其衍生物(Indoles and derivatives)	色氨酸(Tryptophan)	1.18	3.54		TG(53:2)-FA16:0	1.57	0.86		PA(16:0/16:0)	1.61	2.84		DGDG(18:1/18:2)	1.53	0.68
					TG(52:5)-FA14:0	1.57	1.07		PE(O-16:0/16:0)	1.59	1.88		MGDG(16:2/18:3)	1.52	0.60
羧酸类及其衍生物(Carboxylic acids and derivatives)	哌啶酸(Pipecolic acid)	1.85	0.10		MG(20:1)	1.56	1.26		PA(18:1/20:1)	1.59	1.49		DGDG(16:3/18:3)	1.52	0.69
	甜菜碱(Betaine)	1.54	2.20		TG(53:1)-FA18:1	1.56	0.88		PE(20:3/20:3)	1.58	1.35		DGDG(18:2/18:2)	1.46	0.67
	天冬酰胺(Asparagine)	1.04	2.14		MG(20:2)	1.56	1.28		PE(16:0/16:0)	1.56	2.46		DGDG(16:2/18:3)	1.46	0.71
有机氮化合物(Organonitrogen compounds)	胆碱(Choline)	6.94	0.56		TG(58:8)-FA20:3	1.56	0.72		PE(O-16:0/18:2)	1.56	1.34		SQDG(18:1/18:3)	1.45	2.10
	水苏糖(Stachyose)	1.67	0.51		TG(51:2)-FA16:0	1.56	1.17						DGDG(18:2/18:3)	1.41	0.66
	四糖(Tetrasaccharides(Hex-Hex-Hex-Hex))	1.38	0.48		TG(53:3)-FA16:0	1.55	0.80		PC(14:0/18:2)	1.55	1.47		MGDG(16:3/20:3)	1.35	0.57
	胍丁胺(Agmatine)	1.30	2.30		TG(50:0)-FA16:0	1.54	1.20					SP	Cer(d18:1/24:0)	1.23	1.23
	帕拉金糖(Palatinose)	1.13	0.38		TG(56:7)-FA20:4	1.54	0.74		PA(16:0/20:1)	1.55	1.54				
脂肪酰基(Fatty Acyls)	FA 19:1	3.18	0.24		TG(57:3)-FA18:2	1.53	0.72								
	棕榈油酸(Palmitoleic acid)	1.28	0.26		TG(53:2)-FA18:1	1.52	0.86		PI(16:0/16:0)	1.53	1.39				
异苯并二氢吡喃醌类化合物(Isochromanequinones)	马卡因(Marticin)	1.54	0.01		TG(51:2)-FA17:0	1.52	1.14		PA(18:0/20:0)	1.52	1.53				
					TG(51:3)-FA18:3	1.51	1.10								
					MG(16:1)	1.51	1.29								
肉桂酸及其衍生物(Cinnamic acids and derivative)	岩黄芪双香豆素D(Hedysarimcoumestan D)	1.25	0.08		DG(20:0/20:1)	1.51	1.32		PG(20:0/18:1)	1.50	1.71				
					TG(50:5)-FA20:5	1.51	1.19		LPE(15:0)	1.49	1.41				

续表 3

代谢物种类	代谢物名称	VIP值	FC值	代谢物种类	代谢物名称	VIP值	FC值	代谢物种类	代谢物名称	VIP值	FC值	代谢物种类	代谢物名称	VIP值	FC值
单宁（Tannin）	2-羟基-3-甲氧基-4-己氧基苯甲酸（Benzoic acid+1O,1MeO,O-Hex）	1.19	0.17		TG(51:2)-FA18:2	1.50	1.13		PE(16:0/18:2)	1.49	1.36				
苯及其取代衍生物（Benzene and substituted derivatives）	苯锈啶（Fenpropimorph）	3.16	0.41		TG(53:2)-FA17:0	1.50	0.86		PC(18:0/18:3)	1.47	1.43				
					TG(50:1)-FA16:0	1.48	1.19								
生物碱及其衍生物（Alkaloids and derivatives）	葫芦巴碱（Trigonelline）	1.49	0.37		TG(55:4)-FA18:1	1.47	0.76		PC(17:0/18:1)	1.45	1.45				
					TG(53:3)-FA17:0	1.47	0.79								
	木蝴蝶黄酮苷B（Oroxin B）	1.29	0.21		TG(51:1)-FA16:0	1.47	1.18		PE(14:0/18:2)	1.45	1.4				
					TG(51:1)-FA18:1	1.47	1.18								
					TG(51:3)-FA17:0	1.47	1.12		PA(18:1/16:1)	1.44	0.79				
					TG(53:1)-FA18:0	1.46	0.90								
					TG(51:2)-FA16:1	1.46	1.14		PI(15:0/17:0)	1.44	1.43				
					DG(16:0/18:1)	1.46	0.74								
					TG(49:1)-FA16:0	1.45	1.21		PI(18:0/18:2)	1.44	0.86				
					DG(18:0/18:1)	1.45	0.55								
					TG(53:4)-FA18:2	1.44	0.78		PA(18:1/20:0)	1.43	1.68				
					TG(50:1)-FA18:1	1.43	1.19								
					TG(55:3)-FA18:1	1.43	0.76		PE(17:0/19:0)	1.42	0.72				
					TG(53:4)-FA16:0	1.43	0.78								
					DG(16:1/17:0)	1.43	0.71		PI(20:0/18:2)	1.41	1.63				
					DG(17:0/18:2)	1.43	0.56								
					TG(53:2)-FA18:2	1.42	0.84		PC(18:0/18:0)	1.41	1.45				
					TG(55:1)-FA16:0	1.41	0.77								
					TG(53:3)-FA18:2	1.41	0.79		PC(18:0/18:2)	1.40	1.44				
					TG(55:5)-FA18:1	1.41	0.76								
					DG(18:1/18:1)	1.41	0.55		PE(18:0/16:0)	1.38	1.88				
					TG(55:3)-FA18:2	1.39	0.76								
					TG(55:2)-FA18:1	1.37	0.77		PC(18:1/18:2)	1.37	1.43				
					TG(55:1)-FA18:1	1.36	0.77								
					DG(16:0/18:0)	1.36	0.75		PS(18:2/20:1)	1.37	0.74				
					TG(51:3)-FA16:1	1.34	1.13		LPE(18:1)	1.33	1.42				
					TG(48:1)-FA14:0	1.31	1.22		PE(O-18:0/18:1)	1.33	1.32				
					TG(56:1)-FA18:1	1.30	0.74		PE(P-20:1/18:0)	1.22	0.71				

注：显著性差异代谢物和差异脂质的筛选严格基于OPLS-DA VIP>1, *P* value<0.05, FC>1（积累上调）或<1（积累下调）且有物质定性名称的标准开展；GL（Glycerolipids），甘油脂类；GP（Glycerophospholipids），甘油磷脂类；SL（Saccharolipids），糖脂类；SP（Sphingolipids），鞘脂类。

质分解吸收、氨基酸合成代谢等通路中，112 种显著差异脂质主要被富集到了 GP/GL 代谢、脂肪分解吸收、内源信号传导等路径上（图 4B）。结合显著差异代谢物和差异脂质的物质类别来看（表 3），显然这些成分在种子的整体代谢水平上总体处于初生和次生代谢的部分上游途径中，虽然不至于过度影响荪蒿的整体品质构成，但却对资源的开发利用方向和品质改良提升具有十分关键的意义，例如在油用和药用方面。

图 4C 展示了显著差异代谢物间的相关性分析结果，总体上各显著差异代谢物间的正负相关程度区别较明显，不同代谢物之间呈现出了不同的相互调节作用，例如 Agmatine（胍基丁胺）与另外 7 种正离子检测模式下的代谢物均呈正相关关系，说明它们可能来源于同一源头的合成途径，因此在总体积累上呈协同效应。但随着代谢支流的分化，逐步又表现出负相关或者没有相关性的关系，例如 Betaine（甜菜碱）与 Trigonelline（葫芦巴碱），以及负离子检测模式下的 Palmitoleic acid（棕榈油酸）与 Asparagine（天冬酰胺），体现出了较显著的合成转化或独立关系。

为了直观揭示差异脂质间的共调节关系，采用和弦图展示了不同显著差异脂质亚类之间的相关性（图 4D）。其中，外圈脂质中 TG 的弧长最长，表明 TG 在荪蒿种子中的代谢状态突出，是种子脂质代谢的核心（图 3A），而 TG 同时又与 MGDG 和 DGDG 存在较高强度的关联，跟其他 GP、GL 等脂类分子也存在不同程度的相关，反映出荪蒿种子在脂质能量储存-膜功能-环境适应三位一体中的代谢分配多样性。这一方面与植物种子中 TG 的生物合成机制有关，另一方面也意味着荪蒿中各显著差异积累的脂质分子在调控整体脂质代谢分配里扮演了不同的角色，可能是影响荪蒿生理特征的重要因素，例如抗逆性等。

TG 是植物种子油的核心成分，占到了 90% 以上的比例。TG 的生物合成是复杂且多样的生化过程，

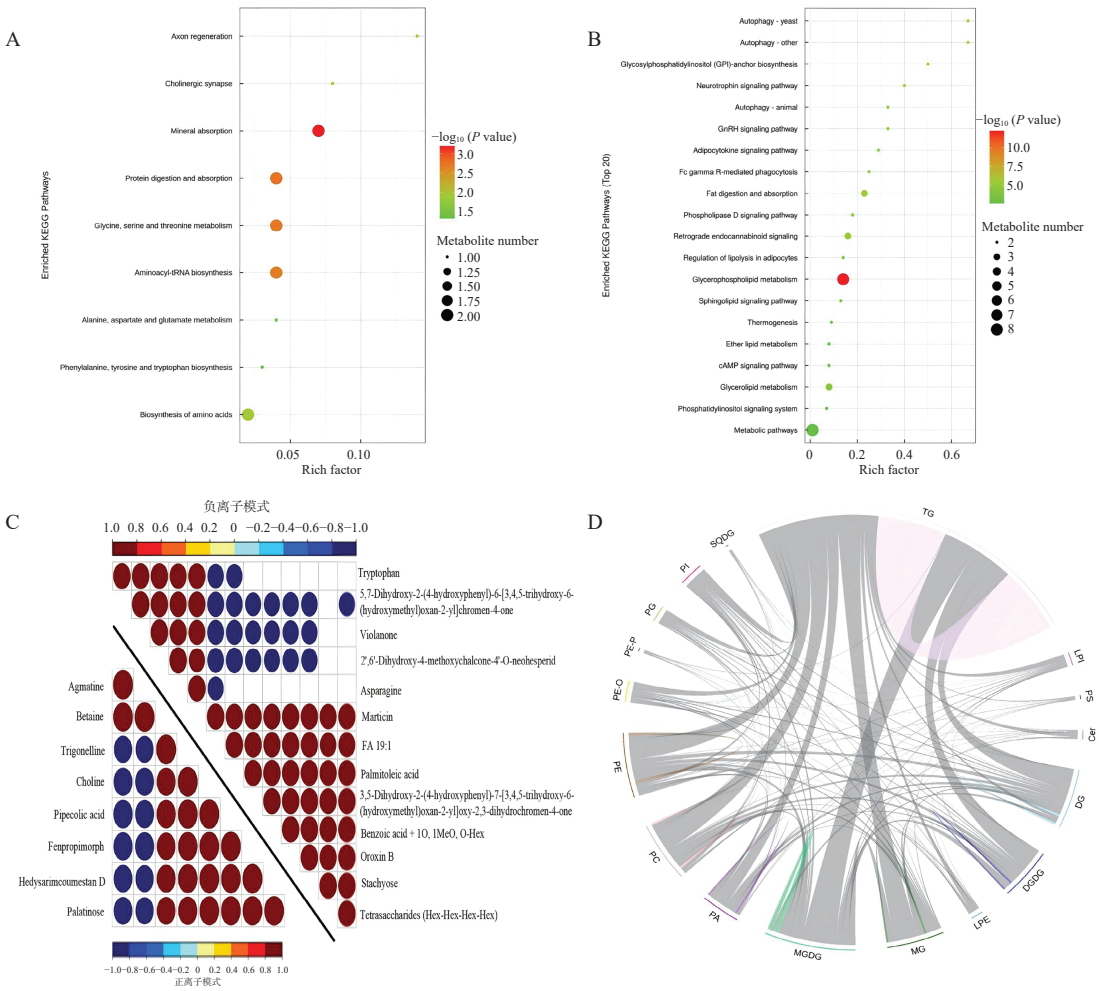


图 4　显著性差异代谢物和差异脂质的相关性分析

Fig.4　Correlation analysis between significantly differential metabolites and differential lipids

注：A. 前 20 种显著性差异代谢物的 KEGG（Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes）富集通路气泡图；B. 前 20 种显著性差异脂质 KEGG 的富集通路气泡图；C. 显著性差异代谢物的相关性热图；D. 显著性差异脂质的相关性和弦图；气泡图中的每一个气泡代表一个代谢通路（根据 *P* value 选择显著性最高的前 20 条），气泡越大表示影响因子越大；颜色越深表明富集程度越显著；图 C 的上、下部分分别对应负、正离子检测模式下的相关性；图 D 中内圈连接线的起点代表脂质分子，外圈弧线表示脂质亚类，彩色线条表示亚类脂质分子间的相关性（线条与亚类同色），线条越粗，表示相关性越高。

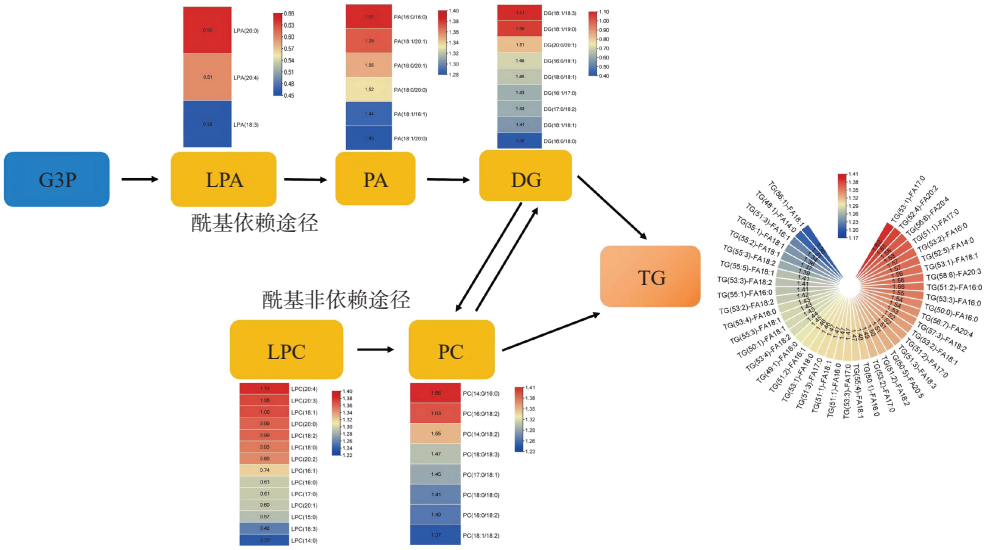


图 5　GS 和 SD 荭蓼种子在 TG 生物合成路径中的可视化热图差异比较(GS vs. SD)

Fig.5　Heatmap visualization of the TG biosynthetic pathway differences in pennycress seeds between GS and SD materials (GS vs. SD)

注：G3P(Glycero-3-phosphate)，甘油-3-磷酸碳骨架。

在植物种子中通常由酰基依赖途径(acyl-dependent pathway)和酰基非依赖途径(acyl-independent pathway)协同调控，共同维持细胞内脂质代谢平衡。图 5 以可视化热图分析的形式展现了表 3 中显著差异脂质分类的两份荭蓼种子中 TG 合成路径的差异，显然，在两个主要的合成途径中，TG 的生产积累在 GS 荭蓼中均要较 SD 荭蓼在初始底物(LPA、LPC)、中间产物(PA)和直接前体(DG、PC)上能够富集更高的浓度，而且两个途径中各脂类分子的脂肪酸构成都主要以中长链和长链不饱和脂肪酸居多。这反映出 GS 荭蓼在总体贮藏性脂质和不饱和脂肪酸的积累特性上都要显著强于 SD 荭蓼，表明荭蓼种子的脂质代谢调控机制在种间差异上十分明显，相关基因的表达和分子变异都具有较高的挖掘和改良空间。

3　讨论与结论

荭蓼作为一种强耐逆性植物，在不同类型的生态区都能够发挥出多样的用途[18,52]。多项研究已证实荭蓼种子中特有的硫苷类化合物及酚酸类成分具有显著的抗炎、抗肿瘤及调节嘌呤代谢功效[7,53]，而荭蓼种子富含的不饱和脂肪酸油脂则具备作为高品质航空燃油和可食用植物油的潜在新来源[6,54−55]。然而，相比起国外近年来对荭蓼的快速开发应用，目前我国的荭蓼资源依然还处于野生状态，人工驯化进程缓慢，而且不同地理种群在自然选择压力下形成了显著的性状分化，在代谢物的积累趋势上也存在着较明显的偏好性差异，开发潜力丰富多样。

尽管荭蓼在中国江南地区早已发展为特色的药膳类食材[3]，基于其辛香微苦的独特风味，历史上也诞生了多种以荭蓼为原料的菜谱，但主要使用的部位仍为叶片，荭蓼种子在食品加工领域的应用依然有限，这一方面是由于种子中硫苷类物质经水解产生的异硫氰酸酯可能引发胃肠道刺激性反应[24,56]，另一方面则受到系统性加工技术研究缺失的制约，如脱毒工艺优化及风味调控等关键技术尚未突破[6]。基于此，本研究采用多组学整合分析策略，通过代谢组学与脂质组学联合分析方法，系统解析了从五份国内不同来源的荭蓼资源中鉴选出的 GS 与 SD 两份优良材料的成熟种子代谢谱特征差异，为荭蓼种子的食品化和功能化应用拓展了新的视野。

研究通过代谢组联合脂质组学分析发现，GS 与 SD 荭蓼种子存在显著的代谢差异。PCA 及 OPLS-DA 模型显示两组样本明显分离，挖掘鉴定到了 21 种差异代谢物和 112 种差异脂质。GS 种子特异性富集脂肪酰基(如棕榈油酸)、有机氮化合物(如胆碱)及黄酮类物质，而 SD 种子倾向积累多酚类(如单宁)和生物碱(如木蝴蝶黄酮苷 B)。种子内的脂质积累呈现显著的偏好性，GS 中有 97 种脂质上调(GL 类中性脂占比 54.64%)，且 TG 合成通路的关键前体(LPA、DG 等)浓度更高，中长链不饱和脂肪酸积累能力显著优于 SD。KEGG 富集表明差异代谢物主要参与次生代谢物合成与转运，差异脂质则集中于甘油脂代谢及脂肪分解通路。综合两种比较组学的分析结果，显然 GS 荭蓼因含有更丰富多样的功能性脂类更适用于作为食品原料进行开发改良，而 SD 荭蓼则可能更适于作为药物资源开展相关的应用潜力挖掘。

此外，多组学整合分析还在一定程度上揭示了本研究鉴选到的两份荭蓼材料在其种子应用开发方面的潜在互补作用。非靶向代谢组和靶向脂质组的功能富集分析表明，影响 GS 和 SD 荭蓼种子代谢分化的分子基础分别锚定于脂质合成与次生代谢通路的关键调控节点。GS 荭蓼的中性脂质及不饱和脂肪酸积累优势突出，尤其在 TG 合成途径中，其酰基

依赖与非依赖双通路协同增效，驱动贮藏性脂质的高效合成，凸显其作为高值化油料的开发潜力，而 SD 荠蓝的次生代谢物积累优势则为新型药用成分的挖掘利用提供了资源基础。这一差异分化的代谢多样性不仅反映了荠蓝潜在的环境适应策略，更为其定向改良提供了理论依据，例如通过靶向调控脂质合成关键酶及优化次生代谢通路，可构建“油-药”兼用型的荠蓝新种质，推动荠蓝向功能型食品经济原料的转型。

与通过基因编辑技术对荠蓝进行特定品质改良的研究相比，如 Jarvis 等[50] 利用 CRISPR/Cas9 系统敲除脂肪酸去饱和酶 2 型 *FAD2*（Fatty acid desaturase 2, FAD2）基因并抑制油酸去饱和酶 1 型 ROD1（Reduced oleate desaturation 1, ROD1）基因表达，成功提升荠蓝种子油酸含量至 90% 以上（达到橄榄油级别），本研究鉴定到的荠蓝种子代谢谱特征差异亦有可能成为具有潜在改良价值的新型靶点。例如，脂质代谢途径关键酶的遗传多态性被认为是导致不同植物地理种质在脂质特性上产生差异的重要原因之一[57−58]，GS 和 SD 荠蓝在脂肪酸组成、脂质类别以及其他代谢产物上的显著差异，在一定程度上暗示着国内不同地域来源的荠蓝在相关功能基因的表达上也存在特有的模式，因此后续将可更有针对性地开展更深层面的靶点挖掘和功能验证，以明确调控荠蓝种子代谢谱差异背后的遗传基础，进而为荠蓝的品质定向改良提供更多的分子标记选择[59−60]。此外，国内外研究还利用与荠蓝同源的十字花科植物种子油脂的相关特性实现向其他高价值油脂的转化[15,30]，而本研究通过对荠蓝种子脂质代谢谱特征差异的解析，或将有助于加快推进这一开发过程，例如借助合成生物学技术利用荠蓝种子的长链不饱和脂肪酸差异作为生产富含神经酸（C24:1）、EPA（Eicosapentaenoic acid, C20:5）、DHA（Docosahexaenoic acid, C22:6）等功能性食品的低成本新来源[1,61]。显然，解析不同荠蓝种质的品质特征差异，为荠蓝的多样化高效开发奠定了有利基础[59−62]，除了“油-药”兼用型以外，亦能够继续探索其在优质营养补充、天然食品添加剂等领域的潜力价值。

为进一步深化荠蓝在食品研究开发领域的用途和认识，未来可继续结合转录组学、蛋白质组学等其他多组学联合分析手段，全面解析荠蓝种子品质形成的分子调节作用网络，深刻阐明代谢物合成、分配、转运、积累与基因表达调控之间的关联，挖掘到更丰富的关键靶点及代谢通路[35,61−62]。同时，还应当对鉴选得到的优良材料开展多地点、多年份的田间试验，验证研究中发现的代谢差异在不同生境下的稳定性，为荠蓝的实际生产与育种创新提供更可靠的数据支撑。这不仅能够持续推动荠蓝向食用型植物油、天然活性健康产品原料等方向的应用转化，还有助于保障国家粮油安全，满足当代市场对新型功能性食品开发的迫切需求。

© The Author(s) 2026. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

参考文献

[1] 李蓉, 曹梦, 李妍逸, 等. 荠蓝的资源开发利用与脂质代谢工程改良研究进展[J]. 植物遗传资源学报, 2024, 25(8): 1234−1244. [LI Rong, CAO Meng, LI Yanyi, et al. Research progress of resource development and iipid metabolism engineering improvement on pennycress[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2024, 25(8): 1234−1244.]

[2] 刘静果, 张宝山, 张玉红, 等. 中草药荠蓝的研究现状及展望[J]. 江苏农业科学, 2020, 48(22): 15−21. [LIU J G, ZHANG B S, ZAHNG Y H, et al. Research status and prospect of *Thlaspi arvense* L.[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2020, 48(22): 15−21.]

[3] 薛亚, 张立超, 胡薇, 等. 关于荠蓝的本草考证[J]. 上海中医药杂志, 2023, 57(10): 48−53. [XUE Ya, ZHANG Lichao, HU Wei, et al. Herbal textual research of *Thlaspi herba*[J]. Shanghai Journal of Traditional Chinese Medicine, 2023, 57(10): 48−53.]

[4] ZHAO Ru, WEI Mengxia, SHI Guangyu, et al. One-pot process for simultaneously obtaining oil and sinigrin from field pennycress (*Thlaspi arvense*) seeds using microwave-assisted biphasic extraction[J]. Industrial Crops and Products, 2021, 166: 113483.

[5] ZANETTI F, ISBELL T A, GESCH R W, et al. Turning a burden into an opportunity: Pennycress (*Thlaspi arvense* L.) a new oilseed crop for biofuel production[J]. Biomass and Bioenergy, 2019, 130: 105354.

[6] MA Jianyu, WANG Haoyu, ZHANG Yuhong. Research progress on the development of pennycress (*Thlaspi arvense* L.) as a new seed oil crop: A review[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1268085.

[7] 康希, 曲彤, 周欣, 等. 荠蓝不同提取物抗痛风活性的影响[J]. 中药与临床, 2021, 12(4): 36−39. [KANG Xi, QU Tong, ZHOU Xin, et al. Anti-gout activity of different extracts of Ximing[J]. Pharmacy and Clinics of Chinese Materia Medica, 2021, 12(4): 36−39.]

[8] 于金英, 王云红, 刘国强, 等. HPLC-ESI-MS/MS 分析鉴定荠蓝中黄酮类成分[J]. 中成药, 2015, 37(3): 556−561. [YU Jinying, WANG Yunhong, LIU Guoqiang, et al. Identification of flavonoids from *Thlaspi arvense* l. by HPLC-ESI-MS/MS[J]. Chinese Traditional Patent Medicine, 2015, 37(3): 556−561.]

[9] 于金英, 王云红, 刘国强, 等. LC-ESI-MS/MS 鉴定荠蓝中芥子油苷及有机酸类成分[J]. 天然产物研究与开发, 2015, 27(1): 67−72,49. [YU Jinying, WANG Yunhong, LIU Guoqiang, et al. Identification of glucosinolates and organic acids in *Thlaspi arvense* L. by LC-ESI-MS/MS[J]. Natural Product Research and Development, 2015, 27(1): 67−72,49.]

[10] LAN Haiyue, AN Pei, LIU Qiuping, et al. Aidi injection induces apoptosis of hepatocellular carcinoma cells through the mitochondrial pathway[J]. Journal of Ethnopharmacology, 2021, 274: 114073.

[11] 王宇. 荠蓝对盐胁迫和干旱胁迫的交叉适应及其传代效应[D]. 昆明: 云南大学, 2023. [WANG Yu. Cross adaptation and transgenerational effects to salt and drought stress in *Thlaspi arvense*[D]. Kunming: Yunnan University, 2023.]

［12］ 李娜娜, 刘同歌, 黄志慧, 等. 草本资源植物葶苈对盐胁迫下生理生态及次生代谢产物响应[J]. 草业学报, 2022, 31(11): 181−190. ［LI Nana, LIU Tongge, HUANG Zhihui, et al. Physiological ecological and secondary metabolic responses of the herbaceous resource plant *Thlaspi arvense* to salt stress[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2022, 31(11): 181−190.］
［13］ KIM H U, LI D D. Editorial: Dissection of the molecular basis of fatty acid composition in oil crops and molecular breeding of oil crops with improved fatty acid composition[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 1053735.
［14］ TANDUKAR Z, CHOPRA R, FRELS K, et al. Genetic dissection of seed characteristics in field pennycress *via* genome-wide association mapping studies[J]. The Plant Genome, 2022, 15(2): e20211.
［15］ McGINN M, PHIPPEN W B, CHOPRA R, et al. Molecular tools enabling pennycress (*Thlaspi arvense*) as a model plant and oilseed cash cover crop[J]. Plant Biotechnology Journal, 2019, 17(4): 776−788.
［16］ LI Linlin, ZHANG Lang, TANG Jianwu, et al. Waterlogging increases greenhouse gas release and decreases yield in winter rapeseed (*Brassica napus* L.) seedlings[J]. Scientific Reports, 2023, 13: 18673.
［17］ YADAV R, KALIA S, RANGAN P, et al. Current research trends and prospects for yield and quality improvement in sesame, an important oilseed crop[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 863521.
［18］ 杨柳青. 实葶葱与伴生植物协同和竞争关系[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2021. ［YANG Liuqing. Synergistic and competitive relationships between *Allium galanthum* and associated plants[D]. Urumqi: Xinjiang Agricultural University, 2021.］
［19］ 赵月婉. 镉胁迫条件下葶苈的代内和跨代可塑性: 从形态、生理到基因表达的多层次响应[D]. 昆明: 云南大学, 2021. ［ZHAO Yuewan. Within-and transgenerational plasticity under cadmium stress in *Thlaspi arvense*: Multi-level responses of morphology, physiology, and gene expression[D]. Kunming: Yunnan University, 2021.］
［20］ JOHNSON G A, WELLS M S, ANDERSON K, et al. Yield tradeoffs and nitrogen between pennycress, *Camelina*, and soybean in relay- and double-crop systems[J]. Agronomy Journal, 2017, 109(5): 2128−2135.
［21］ OTT M A, EBERLE C A, THOM M D, et al. Economics and agronomics of relay-cropping pennycress and *Camelina* with soybean in Minnesota[J]. Agronomy Journal, 2019, 111(3): 1281−1292.
［22］ MOSER B R, SHAH S N, WINKLER-MOSER J K, et al. Composition and physical properties of cress (*Lepidium sativum* L.) and field pennycress (*Thlaspi arvense* L.) oils[J]. Industrial Crops and Products, 2009, 30(2): 199−205.
［23］ RASOUL A, JOHNSTON C R, LaCHANCE J, et al. Propelling sustainable energy: Multi-omics analysis of pennycress FATTY ACID ELONGATION1 knockout for biofuel production[J]. Plant Physiology, 2025, 197(2): kiae650.
［24］ TRAUTWIG A N, ANTHONY M A, FREY S D, et al. Effects of an introduced mustard, *Thlaspi arvense*, on soil fungal communities in subalpine meadows[J]. Fungal Ecology, 2022, 56: 101135.
［25］ ADJEIWAA E O, RIBEIRO A V, KOCH R L. Potential insect threats to pennycress, *Thlaspi arvense* (Brassicales: Brassicaceae), an emerging oilseed cover crop[J]. Journal of Insect Science, 2024, 24(4): 17.
［26］ LIU Jingguo, CHEN Min, ZHANG Yuhong, et al. Analyses of the oil content, fatty acid composition, and antioxidant activity in seeds of *Thlaspi arvense* L. from different provenances and correlations with environmental factors[J]. Chemical and Biological Technologies in Agriculture, 2022, 9(1): 11.
［27］ 段曼. 葶苈总黄酮提取工艺、抗氧化抗炎活性研究及其含量分析[D]. 南宁: 广西大学, 2012. ［DUAN Man. Extraction technology of total flavonoids form *Thlaspi arvense* linn, antioxidant anti-inflammatory activity research and content analysis[D]. Nanning: Guangxi University, 2012.］
［28］ SEDBROOK J C, PHIPPEN W B, MARKS M D. New approaches to facilitate rapid domestication of a wild plant to an oilseed crop: Example pennycress (*Thlaspi arvense* L.)[J]. Plant Science, 2014, 227: 122−132.
［29］ DOEBLEY J F, GAUT B S, SMITH B D. The molecular genetics of crop domestication[J]. Cell, 2006, 127(7): 1309−1321.
［30］ WANG Pandi, XIONG Xiaojuan, ZHANG Xiaobo, et al. A review of erucic acid production in Brassicaceae oilseeds: Progress and prospects for the genetic engineering of high and low-erucic acid rapeseeds (*Brassica napus*)[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 899076.
［31］ EUROPEAN UNION. Commission staff working document impact assessment report accompanying the document proposal for a regulation of the european parliament and of the council on plants obtained by certain new genomic techniques and their food and feed, and amending regulation (EU) 2017/625[R]. Brussels: European Union Commission, 2023.
［32］ 付英杰, 张启东, 范武, 等. 组学技术在食品风味解析中的应用研究进展[J]. 河南工业大学学报(自然科学版), 2025, 46(3): 135−147. ［FU Yingjie, ZHANG Qidong, FAN Wu, et al. Research progress on the applications of omics technologies in food flavor analysis[J]. Journal of Henan University of Technology (Natural Science Edition), 2025, 46(3): 135−147.］
［33］ KE Xiumei, YANG Xuan, HOU Chao, et al. Preliminary study on the material basis and mechanism underlying uric acid reduction by *Thlaspi arvense* L[J]. Journal of Ethnopharmacology, 2024, 319: 116814.
［34］ JOHNSTON C, GARCÍA N L T, ORTIZ E, et al. Effective mechanisms for improving seed oil production in pennycress (*Thlaspi arvense* L.) highlighted by integration of comparative metabolomics and transcriptomics[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 943585.
［35］ ROMSDAHL T B, COCURON J C, PEARSON M J, et al. A lipidomics platform to analyze the fatty acid compositions of nonpolar and polar lipid molecular species from plant tissues: Examples from developing seeds and seedlings of pennycress (*Thlaspi arvense*)[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 1038161.
［36］ BERNHARD A, POULSEN R, BRUN HANSEN A M, et al. Toxicometabolomics as a tool for next generation environmental risk assessment[J]. EFSA Journal, 2023, 21(S1): e211005.
［37］ 王祖权, 谭玉龙, 郭银楠, 等. 代谢组学分析揭示成熟前后小粒咖啡果皮黄酮和类胡萝卜素差异[J]. 食品工业科技, 2025, 46(7): 32−41. ［WANG Zuquan, TAN Yulong, GUO Yinnan, et al. Metabolomic analysis reveals differences in flavonoids and carotenoids in the peel of *Coffea arabica* L. before and after ripeness[J]. Science and Technology of Food Industry, 2025, 46(7): 32−41.］
［38］ 黄桂媛, 郭荣荣, 程昌富, 等. 基于代谢组学的‘黑皇’葡萄双

季果挥发性差异代谢物分析[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2025(3): 79−86. [HUANG Guiyuan, GUO Rongrong, CHENG Changfu, et al. Analysis of volatile differential metabolites of'black Emperor' Grapes dual-cropping fruits based on broadly targeted metabolomics [J]. Sino-Overseas Grapevine & Wine, 2025(3): 79−86.]

[39] 涂行浩. 基于脂质组学解析澳洲坚果焙烤过程中品质与风味形成途径[D]. 北京: 中国农业科学院, 2021. [TU Xinghao. Study of quality and flavor formation in *Macadamia* nuts during roasting based on lipidomics[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2021.]

[40] 杨庆, 贾斌梅, 陈仕云, 等. 基于网络药理学与脂质组学探讨迷迭香酸缓解食物过敏的效应机制[J]. 食品工业科技, 2024, 45(16): 1−12. [YANG Qing, JIA Binmei, CHEN Shiyun, et al. Mechanism of rosmarinic acid in alleviating food allergy based on network pharmacology and lipidomics[J]. Science and Technology of Food Industry, 2024, 45(16): 1−12.]

[41] 韩浩蕾, 廖光琴, 吴雨轩, 等. 脂质组学在食品品质研究中的应用[J]. 食品工业科技, 2024, 45(24): 21−31. [HAN Haolei, LIAO Guangqin, WU Yuxuan, et al. Application of lipidomics in the researches of food quality[J]. Science and Technology of Food Industry, 2024, 45(24): 21−31.]

[42] 范琦琦, 赵香香, 吴鸣, 等. 代谢组学在谷物食品中的应用研究进展[J]. 食品工业科技, 2024, 45(7): 35−43. [FAN Qiqi, ZHAO Xiangxiang, WU Ming, et al. Advances in the application of metabolomics in cereal foods[J]. Science and Technology of Food Industry, 2024, 45(7): 35−43.]

[43] 万珠珠, 谭秀梅, 牛来春, 等. 不同低温春化天数和赤霉素处理对解除洋桔梗莲座化的影响[J]. 北方园艺, 2016(14): 62−65. [WAN Zhuzhu, TAN Xiumei, NIU Laichun, et al. Effect of days of different low temperature and GA treatment on breaking rosette of *Lisianthus*[J]. Northern Horticulture, 2016(14): 62−65.]

[44] 李璠, 陈国茜, 李菲, 等. 青海高原春油菜物候期变化及其对气候变化的响应[J]. 干旱地区农业研究, 2025, 43(1): 223−231. [LI Fan, CHEN Guoqian, LI Fei, et al. Changes in the spring rapeseed's phenology and its response to climate change on the Qinghai Plateau[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2025, 43(1): 223−231.]

[45] 马锐淼. 甘蓝型油菜早花突变体鉴定及早花分子机制研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2020. [MA Ruimiao. Identification of early flowering mutants in *Brassica napus* L. and study on its molecular mechanism[D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2020.]

[46] 丁戈, 李书宇, 熊洁, 等. 短生育期油菜农艺性状分析及品种选育[J]. 中国农业科技导报, 2025, 27(10): 42−50. [DING Ge, LI Shuyu, XIONG Jie, et al. Analysis of agronomic traits and variety breeding of rapeseed with short duration[J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2025, 27(10): 42−50.]

[47] 张小轩, 张宇, 王泽宇, 等. 移栽期对毯状苗油菜栽后生长与产量的影响[J]. 中国油料作物学报, 2025, 47(3): 690−699. [ZHANG Xiaoxuan, ZHANG Yu, WANG Zeyu, et al. Effect of transplanting periods on post-planting growth and yield of rapeseed blanket seedlings[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2025, 47(3): 690−699.]

[48] FĂRCAȘ A C, SOCACI S A, CHIȘ M S, et al. Analysis of fatty acids, amino acids and volatile profile of apple by-products by gas chromatography-mass spectrometry[J]. Molecules, 2022, 27(6): 1987.

[49] LI Jian, MA Junmei, ZHANG Yan, et al. Determination of 19 polyphenolic compounds in tea by ultra-high performance liquid chromatography combined with quadrupole-time of flight mass spectrometry[J]. Food Science and Human Wellness, 2022, 11(3): 719−726.

[50] JARVIS B A, ROMSDAHL T B, McGINN M G, et al. CRISPR/Cas9-Induced fad2 and rod1 mutations stacked with fae1 confer high oleic acid seed oil in pennycress (*Thlaspi arvense* L.)[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 652319.

[51] ESFAHANIAN M, NAZARENUS T J, FREUND M M, et al. Generating pennycress (*Thlaspi arvense*) seed triacylglycerols and acetyl-triacylglycerols containing medium-chain fatty acids[J]. Frontiers in Energy Research, 2021, 9: 620118.

[52] GENG Yupeng, GUAN Yabin, QIONG La, et al. Genomic analysis of field pennycress (*Thlaspi arvense*) provides insights into mechanisms of adaptation to high elevation[J]. BMC Biology, 2021, 19(1): 143.

[53] 李雪娇, 刘洪, 王立升. 荪蔓提取物抗炎活性研究[J]. 广西大学学报(自然科学版), 2022, 47(4): 1099−1103. [LI Xuejiao, LIU Hong, WANG Lisheng. Study on the anti-inflammatory activity of extracts of *Thlaspi arvenes* L.[J]. Journal of Guangxi University (Natural Science Edition), 2022, 47(4): 1099−1103.]

[54] LIU Jingguo, ZHANG Zhiwen, TANG Shijie, et al. Ultrasound-assisted production of biodiesel from field pennycress (*Thlaspi arvense* L.) seeds: Process optimization and quality evaluation[J]. Industrial Crops and Products, 2023, 203: 117224.

[55] MOUSAVI-AVVAL S H, SHAH A. Techno-economic analysis of pennycress production, harvest and post-harvest logistics for renewable jet fuel[J]. Renewable and Sustainable Energy Reviews, 2020, 123: 109764.

[56] ZHAO A Q, MILLER M M, MILLER M. Isothiocyanates in *Brassica* vegetables induce glucagon like peptide-1 secretion in enteroendocrine cells through intestinal bitter taste receptors[J]. Current Developments in Nutrition, 2021, 5: 386.

[57] ZHANG Simiao, WU Suowei, HOU Quancan, et al. Fatty acid *de novo* biosynthesis in plastids: Key enzymes and their critical roles for male reproduction and other processes in plants[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2024, 210: 108654.

[58] ARIAS C L, GARCÍA NAVARRETE L T, MUKUNDI E, et al. Metabolic and transcriptomic study of pennycress natural variation identifies targets for oil improvement[J]. Plant Biotechnology Journal, 2023, 21(9): 1887−1903.

[59] NUNN A, RODRÍGUEZ-ARÉVALO I, TANDUKAR Z, et al. Chromosome-level *Thlaspi arvense* genome provides new tools for translational research and for a newly domesticated cash cover crop of the cooler climates[J]. Plant Biotechnology Journal, 2022, 20(5): 944−963.

[60] GHARECHAEI N, PAKNEJAD F, RAD A H S, et al. Change in oil fatty acids composition of winter oilseed rape genotypes under drought stress and different temperature regimes[J]. Plant, Soil and Environment, 2019, 65(10): 503−507.

[61] LIU Fang, WANG Pandi, XIONG Xiaojuan, et al. A review of nervonic acid production in plants: Prospects for the genetic engineering of high nervonic acid cultivars plants[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 626625.

[62] FRELS K, CHOPRA R, DORN K M, et al. Genetic diversity of field pennycress (*Thlaspi arvense*) reveals untapped variability and paths toward selection for domestication[J]. Agronomy, 2019, 9(6): 302.