

中南林业科技大学学报

Journal of Central South University of Forestry & Technology

ISSN 1673-923X，CN 43-1470/S

《中南林业科技大学学报》2026年第8期

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923X.2026.08.001

论文标题： 银杏重要性状的组学研究进展与应用

作　　者： 许 锋，杨 可，费 越，等

收稿日期： 2026-06-01

引文格式： 许锋,杨可,费越,等.银杏重要性状的组学研究进展与应用[J].中南林业科技大学学报,2026,46(8):1-13.

Xu F, Yang K, Fei Y. et al. Advances and applications of omics studies on key traits of *Ginkgo biloba*[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(8):1-13.

相关论文推荐

Recommended articles

银杏单倍体的蛋白质组学分析

Proteomic analysis of haploid *Ginkgo biloba*

银杏雌、雄植株叶片药用成分含量及转录组差异分析

Differential analysis of the main medicinal components contents and the transcriptome in the female and male *Ginkgo biloba* leaves

银杏受精的形质变化及其种胚生长发育的候周期观察

Morphological changes of *Ginkgo biloba* during fertilization and observation on the growth and development of embryos

氮磷钾配施对银杏叶片和营养元素含量的影响

Effects of N, P, and K fertilization on leaf characters and nutrient elements of *Ginkgo biloba*

不同类型接穗银杏苗生长和光合特性的比较研究

Comparative study on growth and photosynthetic characteristics of *Ginkgo biloba* seedlings with different scions

R:FR值对盐胁迫下银杏幼苗生长及光合生理的影响

Effect of R:FR ratio on the growth and photosynthetic physiology of *Ginkgo biloba* seedlings under salt stress

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923x.2026.08.001
http: //qks.csuft.edu.cn

银杏重要性状的组学研究进展与应用

许 锋[1]，杨 可[1]，费 越[1]，叶家保[1, 2]，张威威[1]，郑嘉瑞[1]

（1. 长江大学 a. 园艺园林学院；b. 香辛园艺植物种质创新与利用湖北省重点实验室 , 湖北 荆州 434025；
2. 塔里木大学 园艺与林学学院，新疆 阿拉尔 843300）

摘 要：银杏 *Ginkgo biloba* 是兼具药用、食用、观赏与科研价值的孑遗植物，具有重要的经济价值与社会效益。当前市场对高观赏价值、高活性成分含量、强胁迫耐受性的银杏新品种的需求日益迫切，传统育种手段已经难以满足生产需求。近年来组学技术飞速发展，为多维度解析银杏关键性状的分子机制提供了全新的研究视角与数据基础。本文系统梳理了组学技术在银杏形态建成、性别决定与分化、药用活性成分（类黄酮和萜内酯等）生物合成以及抗逆性等方向的研究进展与应用成果。针对当前组学技术应用于银杏性状研究中存在的局限性，本文提出了整合系统生物学、精准表型组学与机器学习建模等多学科研究框架，旨在推动银杏分子设计育种发展，为银杏的精准遗传改良与全产业链提质增效提供策略参考。

关键词：银杏；基因组资源；生长发育；组学技术应用

中图分类号：S792.95 **文献标志码：**A **文章编号：**1673-923X(2026)08-0001-13

Advances and applications of omics studies on key traits of *Ginkgo biloba*

Xu Feng[1], Yang Ke[1], Fei Yue[1], Ye Jiabao[1,2], Zhang Weiwei[1], Zheng Jiarui[1]

(1. a. College of Horticulture and Gardening; b. Hubei key Laboratory of Spices & Horticultural Plant Germplasm Innovation & Utilization, Yangtze University, Jingzhou 434025, Hubei, China; 2. College of Horticulture and Forestry, Tarim University, Alar 843300, Xinjiang, China)

Abstract: *Ginkgo biloba* L. is a relic tree species that integrates medicinal, edible, ornamental, and scientific research value, offering substantial economic and social benefits. However, market demand for new cultivars with superior ornamental characteristics, high bioactive compound content, and enhanced stress tolerance is becoming increasingly urgent, and conventional breeding approaches can no longer adequately meet these needs. The rapid advancement of omics technologies has provided novel perspectives and a rich data foundation for deciphering the molecular mechanisms underlying key traits in *G. biloba* from multiple dimensions. This review systematically summarizes the progress and application of omics technologies in studies on *G. biloba* morphogenesis, sex determination and differentiation, biosynthesis of pharmacologically active compounds (flavonoids and terpene lactones), and stress resistance. To address the limitations of current omics-based research on *G. biloba* traits, this paper proposes a multidisciplinary framework integrating systems biology, precision phenomics, and machine learning modeling, aiming to propel molecular design breeding in *G. biloba* and provide strategic reference for its precision genetic improvement as well as the quality and efficiency enhancement of the entire industrial chain.

Keywords: *Ginkgo biloba*; genomic resources; growth and development; omics technology applications

银杏 *Ginkgo biloba* 是现存裸子植物中最古老的孑遗物种之一，被称为植物界的“活化石”，其独特的演化地位、丰富的次生代谢产物以及雌雄异株的繁殖策略，使其成为科学研究的重要模式材料[1-2]。银杏原产于我国，凭借较强的环境适应性和人为引种，如今已在全球多数温带与亚热带地区被广泛栽培，但其野生种群目前仍处于极度濒危状态。现存的天然银杏种群仅分布在我国浙江天目山、湖北神农架等地，不但种群规模小，而且遗传多样性较低[3]。作为多用途经济树种，银杏被广泛应用于园林绿化、食品加工、医药保健以及文化宗教领域。

收稿日期（Received）：2026-06-01 **修订日期**（Revised）：2026-07-02

基金项目：国家自然科学基金项目（31971693）。

第一作者：许锋（xufeng@yangtzeu.edu.cn），教授，博士，博士研究生导师。

引文格式：许锋 , 杨可 , 费越 , 等 . 银杏重要性状的组学研究进展与应用 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2026,46(8):1-13.

Xu F, Yang K, Fei Y. et al. Advances and applications of omics studies on key traits of *Ginkgo biloba*[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(8):1-13.

组学技术是整合基因组、转录组、蛋白质组和代谢组等多维数据，系统解析生物体复杂调控网络和动态变化规律的重要研究手段[4-5]。银杏的性状体系涵盖多个层面，包括形态建成性状、性别性状、功能成分性状和抗逆性状等（图 1）。目前，国内外针对银杏性状的研究主要集中在形态学、生理生化和分子遗传 3 个层面。国内学者依托丰富的种质资源优势，对全国范围内的银杏古树及栽培品种开展了系统的表型评价，明确叶形、种核（形状、大小和出核率）以及功能成分（类黄酮和萜内酯）含量等性状存在广泛的遗传变异[6]，并在此基础上，重点围绕银杏生长发育的调控机理，以及类黄酮、萜内酯等活性成分的遗传调控与栽培响应机制，开展多组学研究。相较之下，国外研究更侧重于银杏作为城市绿化树种的抗逆性，以及其性别决定与分化机制，系统评估了银杏对干旱、盐碱和高温等非生物胁迫的耐受性，并已鉴定出多个与性别连锁的分子标记。在功能活性成分的基础研究领域，国外研究依托自身在代谢生物学方向的研究优势，研究重点聚焦于解析类黄酮与萜内酯生物合成途径的精细分子机制上。



图 1　银杏重要性状概述

Fig. 1　Overview of important traits in *Ginkgo biloba*

总体而言，随着银杏高质量基因组测序的完成和组学技术的快速发展，国内外学者对银杏性状的研究已从单一的表型描述深入到多层次的分子调控网络解析。本文综述了组学技术在银杏重要性状方面的研究进展与应用（表 1 ～ 4），系统梳理了银杏重要性状形成的核心调控网络，并对未来研究方向进行了展望，以期为银杏功能基因组学研究和分子育种实践提供参考。

1　银杏基因组学研究进展

1.1　银杏基因组测序、组装与注释

基因组资源是组学研究的基石，能为性状解析提供参考序列、遗传变异信息和功能注释。银杏基因组草图于 2016 年首次公布，共组装获得 10.61 Gb 基因组序列，contig N50 为 48.2 kb，scaffold N50 为 1.36 Mb，注释出 41 840 个基因[7]。重复序列占组装序列的 76.58%，包含转座元件和串联重复序列，其中长末端重复反转录转座子（LTR-RT）尤为丰富。2021 年，研究人员利用长片段组装软件 wtdbg v.1.1.005，结合三代 PacBio 测序、Hi-C 染色体构象捕获技术和高质量遗传图谱，成功构建染色体级别银杏参考基因组[8]。该基因组大小为 9.87 Gb，contig N50 为 1.58 Mb，scaffold N50 为 775 Mb，接近 95%（9.33 Gb）的序列已成功锚定到 12 条假染色体上。共注释获得 27 832 个基因，修正了草图版本中 41 840 个基因的不精确注释，是目前裸子植物组装质量较高的参考基因组之一。

1.2　银杏演化、扩散与环境适应的基因组解析

基于高质量基因组资源，研究人员发现，银

杏经历了种子植物全基因组复制（WGD）事件，但在进化进程中未发生额外的谱系特异性 WGD 事件，其基因组扩增主要由长末端串联重复（LTRs）元件的插入驱动 [8]。Zhao 等 [9] 对来自全球银杏自然分布区与不断扩张的分布区内的 51 个种群共 545 株银杏的基因组进行重测序发现，受第四纪冰川影响，银杏幸存于我国东部、西南部和南部的 3 个“冰川避难所”，并检测到西南与南部避难所之间存在多轮种群扩张 - 收缩动态及冰川混合事件。研究还发现，银杏从我国东部被多次人为引种至世界不同大陆，人类基于传统文化与信仰，和银杏形成的长期互动，进一步促进了其存续与扩散。进一步分析表明，7 个生物气候变量（最冷季度平均温度、温度季节性、最湿季度平均温度、最干月降水量、降水季节性、最暖季度降水量和昼夜温差月均值）对银杏的分布存在显著影响；另有 25 个参与昆虫和真菌防御以及响应脱水、低温和高盐等非生物胁迫的基因，可能在银杏适应环境变化、形成抗逆性的进化过程中发挥了关键作用。

2　银杏形态建成性状的组学研究进展

2.1　银杏胚胎发育与种子萌发

随着维管植物的演化，在现存种子植物中，仅银杏和苏铁得以保留精子鞭毛结构，其余类群均已丢失该性状。基因组比较分析结果表明，银杏中编码中央微管蛋白、鞭毛内运输蛋白和动力蛋白这 3 类参与鞭毛生物合成与调控的蛋白基因，在银杏和其他缺失精子鞭毛结构的植物中呈现出明显的保留与缺失差异模式 [8]。此外，与多数被子植物不同，银杏及大多数裸子植物的授粉与受精在时间上相互分离。据此推测，花粉的抵达可能是促使胚珠进一步发育，并最终分化形成种皮的关键事件。D′apice 等 [10] 对授粉前后的银杏胚珠进行转录组学和代谢组学分析，推测授粉触发胚珠变化的时间远早于受精。近期研究通过 X 射线显微计算机断层扫描技术（micro-CT）发现，银杏成熟胚的茎尖分生组织中存在 7 个高度分化的叶原基（顶端叶芽与腋生叶芽），其胚轴和子叶中存在 2 个独立的管胞运输系统，代表胚胎发育的一种独特模式 [11]。进一步结合转录组和代谢组分析，推测与维管发育调控相关的转录因子（GbLBD25a 和 GbMYB74c）、纤维素合酶 2a 基因（*GbCESA2a*）和生长素外排转运蛋白基因（*GbPIN2*），以及参与分泌腔形成的 GbWRKY1、GbbHLH12a 和 GbJAZ4，在胚胎发育过程中起到关键作用。长链非编码 RNA（lncRNA）和微小 RNA（miRNA）均是植物生长发育的重要调控因子，但其在胚胎发育过程中的功能仍不清晰。Jiang 等 [12] 分析银杏胚胎早期、中期和晚期 3 个发育阶段的 RNA 测序数据集发现，共有 50、33 和 76 个 lncRNA 分别靶向植物激素信号转导、激素生物合成及昼夜节律调控相关基因，其中 lnc000823、lnc002072 和 lnc000866 可能通过结合 miR159 调控 MYB33 与 MYB101，进而参与种子成熟过程中脱落酸（ABA）信号的精细调控。

银杏主要依赖种子繁殖，以往的研究多集中于物理或化学处理对其萌发的影响 [13-15]。随着测序技术的发展，多组学技术为系统解析银杏种子萌发与休眠的调控网络提供了重要支持。例如，张斌等 [16] 研究表明，外源赤霉素（GA）处理能显著促进银杏胚的生长，提高发芽势和发芽率，丙酮酸脱羧酶基因（*GbPDC1* 和 *GbPDC2*）、6- 磷酸葡萄糖酸脱氢酶基因（*GbPGD2*）、柠檬酸合成酶基因（*GbACLA-3*）、苹果酸脱氢酶基因（*GbMDH1*）以及核糖 -5- 磷酸异构酶基因（*GbRPI3*）在该过程中起到关键作用。在种子休眠方面，miRNA 与转录组联合分析显示，银杏种子休眠不仅受 ABA/GA 平衡调控，还与胚胎形态发育相关的激素及基因表达密切相关，其中 miR156 被确定为调控形态生理休眠的关键因子 [17]。

2.2　银杏叶片发育

与被子植物叶片具有明显极性不同，银杏等裸子植物的叶片极性通常不明显。基因组分析表明，在银杏叶发育过程中，与叶片极性调控相关的多个转录因子（包括 KANADI、AS1、AS2、ARF3 和 ARF4），以及反式作用小干扰 RNA（ta-siRNA）均发生缺失；同时，在被子植物中发生显著扩张的 YABBY 和 HD-ZIPIII 转录因子家族，在银杏中仅保留了 1 ～ 2 个成员。这些参与极性形成途径的基因缺失，加上关键家族基因发生显著收缩，导致银杏的 3 条极性决定通路均无法正常运作，最终无法形成极性结构 [8]。除了叶片极性不明显这一特征之外，银杏的叶形还存在丰富的多样性变化，既有经典的扇形，也有喇叭形、开裂形以及罕见的松针形。Li 等 [18] 通过表型、光合生理与多组学联合解析银杏喇叭叶的形成与调控机制。结果显示，相较于正常扇形叶，喇叭叶的细胞数量减少，背腹表皮细胞形态差异显著，导致叶片卷曲且光合效率降低。在此过程中，AUX/IAA 转录因子、

小生长素上调 RNA 基因（*SAUR*）、赤霉素不敏感矮化 1 基因（*GID1*）和肉桂酸 -4- 羟化酶基因（*C4H*）的差异表达，改变了生长素与赤霉素等内源激素的平衡，并通过影响细胞分裂周期、细胞壁合成与修饰，最终导致银杏喇叭叶的形成。另有研究指出，bHLH、WRKY、ARF、IDD 和 TFIIIA 等转录因子在银杏叶片光合作用的发育调控中起到关键作用 [19]。15 个 lncRNA（MSTRG.5250.2、MSTRG.18854.1 和 MSTRG.38052.1 等）以及 9 个 lncRNA（MSTRG.8532.3、MSTRG.16029.2 和 MSTRG.44394.1 等）分别通过靶向类黄酮合成途径基因和光合作用途径基因参与银杏叶片发育过程 [20]。

除形态特征外，银杏叶片夏季呈淡绿色，秋季衰老转黄，呈现显著的季相变化。研究发现，银杏叶片衰老期间，叶绿素含量下降，类胡萝卜素在过渡期增加而在黄叶期减少，叶绿素代谢途径中的非黄化蛋白 / 类非黄化蛋白基因（*NYC/NOL*）、叶绿素酶 2 基因（*CLH2*）、脱镁叶绿素酶基因（*PPH*）和脱镁叶绿酸 a 加氧酶基因（*PAO*），类胡萝卜素合成途径的 ζ - 胡萝卜素异构酶基因（*Z-ISO*）、ζ- 胡萝卜素脱氢酶基因（*ZDS*）和 ε- 番茄红素环化酶基因（*LCYE*），以及 WRKY57/75 和 NAC53/56 转录因子的表达均发生了显著变化 [21]。此外，miR159-CLT3、miR167-ARF6/8 和 miR396-ABP1/PPR32 被认为可能是调控银杏叶片颜色的关键模块 [22-23]。夏笑 [20] 结合转录组与 lncRNA 测序，在银杏绿叶期、转色期以及黄叶期鉴定到 2 124 个 lncRNA，发现组间差异表达 lncRNA 的靶基因主要在代谢调控和次生代谢合成通路富集，推测 lncRNA 在叶片转色调控中发挥关键作用。

2.3 银杏垂乳的形成

垂乳是银杏树干、树枝或根颈处形成的树瘤结构，具有重要的种质特性 [24]。刘晓静 [25] 对分布于我国中东部 19 个省（自治区、直辖市）的 348 株垂乳银杏的调查表明，在年平均气温 14 ～ 16 ℃、年平均日照时数 1 000 ～ 2 500 h 及年降水量 1 100 ～ 1 400 mm 的气候条件下，垂乳银杏的分布更为广泛。差异表达基因（DEGs）分析显示，生长素活动、淀粉合成、脂质合成和细胞周期途径相关基因及 bHLH、B3、MYB 和 ERF 等转录因子可能参与银杏垂乳的发生过程。门晓妍 [26] 利用代谢组、转录组和超高效液相色谱串联质谱（LC-MS/ /MS）方法比较了基生垂乳与根、茎组织在转录和代谢水平上的差异。结果显示，与根和茎相比，银杏垂乳中 GA_3、茉莉酸甲酯（MeJA）、ABA 和水杨酸（SA）等激素以及多种氨基酸衍生物显著积累。与苯丙烷合成相关的咖啡酰 -CoA O- 甲基转移酶基因（*CCoAOMT*）和莽草酸 O- 羟基肉桂酰基转移酶基因（*HCT*），与茉莉酸合成相关的酰基辅酶 A 氧化酶基因（*ACOX*），与细胞分裂素合成相关的 UDP- 葡萄糖基转移酶 73C 基因（*UGT73C*），以及 ARF、GH3 和 MYC2 等转录因子可能参与银杏基生垂乳发育和胁迫调控。

3 银杏性别性状的组学研究进展

3.1 银杏古老性别决定与分化机制的解析

银杏作为雌雄异株裸子植物的古老孑遗谱系，为探究植物性别决定与分化机制提供了独特的进化视角。Zhang 等 [27] 和 Liao 等 [28] 基于雌雄银杏群体基因组重测序数据，证实其性别决定机制属于 XY 型，并将性别决定区域（SDR）定位于 2 号染色体。进一步整合雌雄特异性遗传图谱与基因组序列信息发现，SDR 位于 2 号染色体中部（约 222 Mb 区域），其起源至少可以追溯到白垩纪时期 [29]。在 SDR 内部及其周边约 50 Mb 的区域内，重组过程受到了显著抑制。转录组分析揭示，激素信号转导途径的蛋白磷酸酶 2C 基因（*PP2C*）、脱落酸受体 2 基因（*PYL*）、SNF1 相关蛋白激酶亚家族 2 基因（*SNRK2*）、*SAUR*、Gretchen Hagen3（*GH3*）、冠菌素不敏感蛋白 1 基因（*COI1*）、病程相关基因非表达子 1 基因（*NPR1*）和响应调节因子 2/12 基因（*RR2/12*），编码 DNA 甲基转移酶的基因（如 *MET1* 和 *COMT1*）以及转录因子（DELLA、EIN3 和 GbMADS18）可能在银杏性别决定与分化过程中发挥关键作用 [27-28,30]。此外，miR159、miR160 和 miR2950 等 miRNA 可通过靶向 MYB1、ARF18 和 AHP5 等转录因子，间接参与银杏球花性别分化过程 [31]。

3.2 银杏性别二态性的多组学解析

银杏雌雄株在生长发育、叶片黄酮含量、抗逆性和观赏价值等方面存在显著差异。Gao 等 [32] 对银杏 F_1 代杂交后代群体进行分析发现，雄株的营养生长能力显著强于雌株，而雌株的总黄酮和萜内酯含量则高于雄株。进一步基于杂交后代的 GBS 测序获得的 SNP 数据分析发现，雌性银杏的特异性基因主要富集在咖啡因代谢、氨酰 -tRNA 生物合成以及硒化合物代谢等通路，而雄性银杏

的特异性基因主要富集在硫胺素代谢、糖基磷脂酰肌醇锚定生物合成以及泛酸和辅酶 A 生物合成等通路。转录组分析显示，类黄酮途径关键基因（*CHS*、*CHI*、*F3'H*、*F3H*、*DFR*、*LAR*、*ANS* 和 *ANR*）以及参与多种真菌抗性反应的基因（*allergen V5*/*Tpx-1* 和 *thaumatin-like*）均在雌株中高表达，由此形成了雌雄个体间差异化的类黄酮积累与抗逆机制 [28,33]。此外，雌雄异株植物常伴有性别二态性微生物群落，这可能有助于提升其繁殖成功率。Lin 等 [34] 对银杏根际土壤、根系内部及叶片内部 3 个生态位在 3 个关键发育阶段的微生物群落进行分析后发现，银杏可通过介导筛选特定微生物功能群，驱动微生物群落组装过程，产生性别二态性。

4　银杏功能成分性状的组学研究进展

4.1　银杏类黄酮生物合成的调控网络

作为银杏叶提取物（EGb761）的主要活性成

表 1　组学技术在银杏形态建成性状上的应用

Table 1　Omics technologies applied to morphogenesis traits of *G. biloba*

序号 No.	研究主题 Research topic	技术及组学 Technology and omics	应用 Application	相关基因 Related genes	参考文献 References
1	精子鞭毛结构	基因组	解析鞭毛生物合成与调控基因的保留 / 缺失模式	—	[8]
2	胚珠发育	转录组和代谢组	解析授粉在控制银杏胚珠发育中的作用	—	[10]
3	胚胎发育	micro-CT、转录组和代谢组	解析银杏胚胎发生的独特模式	*GbLBD25a*、*GbMYB74c*、*GbCESA2a*、*GbPIN2*、*GbWRKY1*、*GbbHLH12a*、*GbJAZ4*	[11]
4	胚胎发育	lncRNA 测序和转录组	鉴定与胚胎发育相关的 lncRNA	*lnc000823*、*lnc002072*、*lnc000866*	[12]
5	种子发芽	生理生化测定和转录组	挖掘分析种子发芽相关基因	*GbPDC1*、*GbPDC2*、*GbPGD2*、*GbACLA-3*、*GbMDH1*、*GbRPI3*	[16]
6	种子休眠	miRNA 测序和转录组	揭示种子休眠的调控网络	*miR156*	[17]
7	叶片极性	基因组	解析叶片极性不明显的分子机制	*KANADI*、*AS1*、*AS2*、*ARF3*、*ARF4*、*ta-siRNA*、*YABBY*、*HD-ZIPIII*	[8]
8	叶片形状	表型 - 生理分析、转录组和代谢组	解析银杏喇叭叶的形成与调控机制	*AUX/IAA*、*SAUR*、*GID1*、*C4H*	[18]
9	叶片发育	表型 - 生理分析、转录组和代谢组	揭示叶片发育过程中光合作用的调控机制	*bHLH*、*WRKY*、*ARF*、*IDD*、*TFIIIA*	[19]
10	叶片发育	lncRNA 测序和转录组	鉴定参与叶片发育的 lncRNA	*MSTRG.5250.2*、*MSTRG.18854.1*、*MSTRG.38052.1*、*MSTRG.8532.3*、*MSTRG.16029.2*、*MSTRG.44394.1*	[20]
11	叶片呈色与衰老	生理生化测定和转录组	解析叶片呈色与衰老的分子机制	*NYC/NOL*、*CLH2*、*PPH*、*PAO*、*Z-ISO*、*ZDS*、*LCYE*、*WRKY57/75*、NAC53/56	[21]
12	叶色突变	miRNA 测序和转录组	鉴定叶片突变相关 miRNA	*miR159-CLT3*、*miR167-ARF6/8*、*miR396-ABP1/PPR32*	[22-23]
13	叶片转色	lncRNA 测序和转录组	鉴定在叶片转色过程中起调控作用的 lncRNA	—	[20]
14	垂乳发生	资源调查和转录组	调查垂乳银杏资源及解析银杏垂乳的发生机制	*bHLH*、*B3*、*MYB*、*ERF*	[25]
15	垂乳发育	LC-MS/ /MS、转录组和代谢组	解析银杏基生垂乳发育机制	*CCoAOMT*、*HCT*、*ACOX*、*UGT73C*、*ARF*、*GH3*、*MYC2*	[26]

表 2　组学技术在银杏性别性状上的应用

Table 2　Omics technologies applied to sex traits of *G. biloba*

研究主题 Research topic	技术及组学 Technology and omics	应用 Application	相关基因 Related genes	参考文献 References
性别决定系统 Gender determination system	基因组和转录组	定位 SDR 及解析其演化	—	[27-29]
	转录组	银杏性别决定与分化关键基因鉴定	*PP2C*、*PYL*、*SNRK2*、*GH3*、*COI1*、*NPR1*、*RR2/12*、*MET1*、*COMT1*、*DELLA*、*EIN3*、*GbMADS18*	[27-28,30]
	小 RNA、降解组和转录组	银杏球花性别分化关键 miRNA 及其靶基因鉴定	*miR159*、*miR160*、*miR2950*、*MYB1*、*ARF18*、*AHP5*	[31]
雌雄性状差异 Sexual dimorphism	基因组和转录组	银杏 F_1 代杂交后代雌雄株差异分析	—	[32]
	转录组	鉴定银杏雌雄个体类黄酮积累与抗逆差异关键基因	*CHS*、*CHI*、*F3'H*、*F3H*、*DFR*、*LAR*、*ANS*、*ANR*、*allergen V5/Tpx-1*、*thaumatin-like*	[28,33]
	微生物组	解析银杏微生物群性别二态性的时空格局及其组装机制	—	[34]

分之一，类黄酮结构类型丰富，涵盖黄酮、黄酮醇、异黄酮、黄烷酮、黄烷醇、二氢黄酮醇和花青素等[35-36]。多组学技术的应用为系统解析银杏类黄酮合成的代谢通路、转录调控机制及环境响应与表观遗传调控网络提供了有力支持。在合成生物学方面，Dai 等[37]首次在银杏中鉴定出细胞色素 P450 酶 GbCYP90J6，该酶能高效催化芹菜素在 C3’ 与 C8” 位发生分子间碳 - 碳键偶联，生成典型双黄酮 - 穗花杉双黄酮，并协同 O- 甲基转移酶（GbOMT1-4）参与多种双黄酮（如白果双黄酮、银杏素和异银杏素）的生物合成。将 *GbCYP90J6* 等关键基因导入工程化大肠杆菌，成功重建穗花杉双黄酮生物合成通路，产量达 4.75 mg/L，显著高于植物提取效率（0.059 mg/g DW），为双黄酮的高效规模化生产提供了新途径。

在调控机制层面，银杏类黄酮的生物合成受到多级别调控，其中转录调控是核心调控机制。目前，已在银杏中克隆获得多个类黄酮合成途径关键结构基因，包括苯丙氨酸解氨酶基因（*GbPAL*）[38]、肉桂酸 -4- 羟化酶基因（*GbC4H*）[39]、4- 香豆酰 -CoA 连接酶基因（*Gb4CL*）[40]、查耳酮合成酶基因（*GbCHS*）[41]、查耳酮异构酶基因（*GbCHI*）[42]、黄烷酮 -3- 羟化酶基因（*GbF3H*）[43]、黄酮醇合成酶基因（*GbFLS*）[44]、二氢黄酮醇 -4- 还原酶基因（*GbDFR*）[45-46]，以及参与下游修饰的糖基转移酶基因（*GbGT*）[47] 等。MYB、WD40、bZIP、WRKY、NAC 和 TCP 等多种转录因子通过结合结构基因启动子参与银杏类黄酮合成的转录调控[48-53]。此外，环境信号如红光、蓝光和 UV-B 以及褪黑素和水杨酸等激素处理，可调控 MYB、bHLH 和 bZIP 等转录因子的表达，进而影响银杏类黄酮的合成[54-58]。

除转录调控外，银杏类黄酮的生物合成还受转录后调控及翻译后修饰的精细调节。Ye 等[59] 基于 PacBio SMRT 测序构建了银杏高质量全长转录组，在类黄酮合成途径中共鉴定出 7 个可变剪接事件和 6 个融合基因。He 等[60] 研究发现，21 个类黄酮途径基因发生了可变剪接，其中包含 11 个内含子保留事件，且所有事件均发生于叶片，叶片可变剪接事件和类型远多于种子。转录后调控还涉及非编码 RNA 的参与[61]。Chu 等[62] 基于 miRNA 测序和转录组数据分析发现，UV-B 能显著诱导类黄酮合成途径基因及 MYB、bHLH 和 WD40 转录因子的表达，多个差异表达 miRNA 通过靶向上述关键基因，参与调控银杏类黄酮合成。交互网络分析进一步表明，miRN79-DELLA 与 miR535a-SPL 模块可能通过转录后调控机制参与类黄酮合成及衰老过程[63]。Liu 等[64] 在银杏叶中共鉴定出 198 个参与调控类黄酮合成的 lncRNA，推测其通过调节 *PAL*、*F3H*、*4CL*、*CHS*、*FLS*、*DFR* 和无色花青素还原酶（*LAR*）基因，以及 MYB、bHLH 和 WD40 转录因子的表达，从而影响类黄酮含量。此外，该研究还发现，lncRNA 可能作为 miR156a、miR172a、miR396a、miR828a 和 miR858a 的直接靶标，与 miRNA 和结构基因一起形成 lncRNA-miRNA- 结构基因调控网络，参与银杏类黄酮的生物合成。分子生物学功能验证进一步证实，lncRNA10 和 lncRNA11[65]、LncNAT3-GbMYB6 模块[66] 以及 miR396-GbMYB41 模块[67] 在银杏类黄酮生物合成途径中发挥重要功能。赖氨酸乙酰化作为一种可逆的翻译后修饰，参与调控植物多种生物过程。Liu 等[68] 通过整合转录组、代谢组、蛋白质组和乙酰化蛋白质组数据，在银杏不同组织中鉴定出 12 个可能与类黄酮合成相关的乙酰化蛋白，包括 CHI、香豆酸 -3- 羟化酶 1/2（C3H1/2）、花青素还原酶（ANR）、DFR、CCoAOMT1/2、F3H1/2、HCT、类黄酮 -3′,5′- 羟化酶（F3′5′H）及黄酮醇 -3-O- 葡萄糖苷鼠李糖基转移酶 2（FG2）。其中，CCoAOMT1 与 F3′5′H 的乙酰化修饰水平分别与高圣草素和二氢杨梅素的含量呈显著相关。

4.2 银杏萜内酯生物合成的调控网络

银杏萜内酯是银杏特有的关键活性成分，兼具高效的血小板激活因子拮抗活性，以及心血管保护、神经保护和代谢调节等重要药理功能，因此借助多组学技术系统解析其生物合成途径，并结合基因工程手段提升其产量，具有广阔的应用前景[69]。银杏萜内酯主要在须根和主根的周皮中合成，随后经由茎的韧皮部向上运输至叶片储存。其生物合成可分为上游前体合成和下游结构修饰 2 个阶段[70]。目前，上游途径中的多数关键基因已被克隆鉴定，包括乙酰 -CoA C- 乙酰转移酶基因（*AACT*）[71]、3- 羟基 -3- 甲基戊二酰辅酶 A 还原酶基因（*HMGR*）[72-73]、1- 脱氧 -D- 木醇糖 -5- 磷酸合酶基因（*DXS*）[74]、1- 脱氧 -D- 木醇糖 -5- 磷酸还原异构酶基因（*DXR*）[75]、羟甲基丁烯基 -4- 磷酸还原酶基因（*HDR*）[76]、法尼基二磷酸合酶基因（*FPS*）[77]、牻牛儿基牻牛儿基焦磷酸合酶基因（*GGPPS*）[78-79]、左旋海松二烯合酶基因（*LPS*）[80-81] 和甲羟戊酸焦磷酸脱羧酶基因（*MVD*）[82] 等。此外，JA 和 IAA 信号转导途径中的相关基因也参与银杏

萜内酯生物合成的调控。He 等 [83] 研究发现，外源 MeJA 处理显著促进了银杏叶中萜内酯的积累，*GbJAZ01*、*GbJAZ02*、*GbJAZ07* 和 *GbJAZ11* 的表达水平与萜内酯含量呈正相关。*SAUR* 基因是生长素信号转导途径中三大早期响应基因之一，其家族成员 *GbSAUR48* 在银杏根中呈现特异性高表达，过表达 *GbSAUR48* 可显著促进侧根的形成与萜内酯积累；反之，沉默该基因则会抑制侧根发育并降低萜内酯含量 [84]。

银杏萜内酯的生物合成还受到 CYP450、WRKY、ERF、MYC 和 bZIP 等转录因子及非编码 RNA 的间接调控。研究表明，WRKY、ERF 和 CYP450 转录因子是调控银杏萜内酯合成的关键候选因子 [85-87]。GbMYC2 能与 GbJAZ3/11 和 GbCOI1 蛋白相互作用，并通过结合 *GbLPS* 启动子上的 G-box 元件参与调控银杏萜内酯的合成 [88]。在烟草中，过表达 GbbZIP41 降低了萜类化合物的含量，并下调了 *DXS*、*DXR* 和 *GGPPS* 等基因的表达，推测其可能作为负调控因子，在萜内酯的合成途径中发挥作用 [89]。此外，Ye 等 [90] 通过分析 miRNA 测序、转录组和降解组数据发现，银杏萜内酯合成途径中的多个基因分别受到不同 miRNA 的靶向调控，具体对应关系为：*AACT* 是 miR167 的靶标，*GGPPS* 是 miR163e 的靶标，3- 羟基 -3- 甲基戊二酰辅酶 A 合酶基因（*HMGS*）是 miR_2924 的靶标，*HMGR* 是 miR_457 的靶标，甲羟戊酸激酶基因（*MK*）是 miR_218 的靶标，*MVD* 是 miR_2642 的靶标，*LPS* 是 miR_2432 的靶标。bHLH、WRKY 和 ERF 转录因子受到了 miR159、miR171 和 miR2600 等 miRNA 的调控。Zheng 等 [91] 研究发现，过表达 GbERF4 能显著提升烟草中萜类化合物的含量并上调 *HMGR*、*DXR* 和 *GGPPS* 等基因的表达，miR160 通过靶向 GbERF4 负调控萜类物质的积累。

4.3　银杏酚酸生物合成的调控网络

酚酸是一类主要富集于银杏外种皮中的酚脂类化合物，其中以 2- 羟基 -6- 十五烷基苯甲酸（GA 15:0）为主要成分，约占总含量的 50%[92]。该类化合物具有广谱抗菌、抗肿瘤及杀虫活性，在天然抗菌剂、癌症治疗候选药物及植物源农药开发中展现出重要的应用潜力 [93]。Feng 等 [94] 整合空间代谢组学与外种皮单细胞核测序技术，完成了银杏外种皮的空间代谢成像与细胞图谱绘制，明确分泌腔是银杏酚酸生物合成与积累的主要部位。该研究进一步基于目标细胞群的 DEGs 构建基因调控网络，结合体外互作实验证实：在外源茉莉酸诱导下，核心转录因子 GbWRKY35 通过结合 *GbAAE16* 基因的启动子，在银杏酚酸的生物合成途径中发挥核心正调控作用。Feng 等 [95] 研究发现，酮脂酰辅酶 A 合成酶基因（*GbKCS5*）和长链酰基辅酶 A 合成酶基因（*GbAcsl4* 和 *GbAcsl7*）与 GA 15:1 含量呈正相关，共表达分析进一步表明，这些基因可能受到 bHLH 转录因子的负调控和 MYB 转录因子的正调控。此外，银杏外种皮中内源茉莉酸水平与银杏酚酸相关候选基因及代谢物之间存在显著相关性，外源茉莉酸处理可上调 *GbMYB14*、*GbKCS5*、*GbAcsl4* 和 *GbAcsl7* 基因的表达，同时抑制多数 *GbbHLH* 基因的表达，最终显著提高银杏酚酸含量。

5　银杏抗逆性状的组学研究进展

5.1　盐胁迫和干旱胁迫

银杏具有极强的抗逆性，这一特性既源于其基因组中特有的抗性基因簇与抗衰老机制，也依赖于类黄酮、萜类化合物和木质素等次生代谢产物的防御功能 [7]。Xu 等 [96] 研究发现，银杏幼苗通过调控 ABA 信号基因、*CDPK/CIPK* 基因、丝裂原活化蛋白激酶信号基因、类黄酮合成途径基因（*PAL* 和 *FLS*）以及 NAC 转录因子来响应土壤盐胁迫，其中类黄酮起关键作用。还有研究发现，GbNAC2 通过整合调控类黄酮生物合成及生长素 -ABA 信号串扰，在银杏耐盐过程中发挥双重作用 [97]。此外，过表达 B-box 转录因子（GbBBX25）、WD40 转录因子（GbLWD1-like）和超氧化物歧化酶基因（*GbSOD8*）均能增强转基因植株的耐盐能力 [98-100]。Liu 等 [101] 基于 lncRNA 测序和转录组数据分析发现，LncNAT11-GbMYB11-GbF3′H/GbFLS 模块通过调控黄酮醇合成，缓解盐胁迫引发的活性氧积累。干旱胁迫同样是影响银杏生长的重要限制因素。研究人员在银杏中鉴定出多个响应干旱及复水过程的 ABA 信号通路基因（*PP2C*、*PYR*/*PYL* 和 *SnRK2*）以及 MYB、bHLH、AP2/ERF、NAC、WRKY 和 bZIP 等转录因子，系统解析了银杏响应水分胁迫的分子调控网络 [102-104]。

5.2　高温、紫外线等复合胁迫

植物在面临多种胁迫时，通常会激活一套相对保守的抗逆机制以应对复合环境压力。Chang 等 [105] 研究发现，干旱、盐和热胁迫均可影响银杏中脯氨酸等渗透调节物的积累和抗氧化酶活性，D- 甘

油酸、1,3- 二氨基丙烷和半乳糖酸等代谢物在不同胁迫下增加，GRAS、ARF、HSF 和 SPL 等转录因子以及 miRNA（miR156、miR160 和 miR172）参与了胁迫响应。在银杏愈伤组织中过表达 AP2 转录因子 GbTOE1a 显著促进了类黄酮积累，沉默该基因则会降低幼苗类黄酮含量，并会进一步加剧植株对盐胁迫与干旱胁迫的敏感性 [106]。此外，WRKY 家族成员 GbWRKY13、GbWRKY15 和 GbWRKY37 在银杏响应干旱、盐、高温及紫外线胁迫中均具有重要功能 [107]。

6 总结与展望

银杏凭借独特的形态建成（鞭毛结构的保留、叶形多样和垂乳发生）、雌雄异株的性别决定与分化机制、丰富的功能成分（类黄酮、萜内酯和酚酸类化合物等）以及极强的抗逆性（耐污染、抗病虫和耐极端环境），在性状演化、药用资源开发、生态修复与文化象征等方面展现出重要的研究价值与应用潜力。近年来，组学技术的快速发展，为解析银杏关键性状提供了多维数据支撑与系统性研究框架，但在技术、机制与应用层面仍面临综合制约（图 2）。具体来说：1）在技术层面，遗传转化体系效率偏低且稳定性不足，单细胞与空间组学等前沿技术尚未得到系统应用，制约了细胞特异性调控机制的精细解析；2）在机制层面，多组学数据整合深度有限，研究多聚焦单一胁迫或代谢通路，银杏独特形态建成、性别决定与分化、聚戊烯醇和多糖类生物合成，以及

表 3 组学技术在银杏功能成分性状上的应用

Table 3 Omics technologies applied to functional component traits of *G. biloba*

研究主题 Research topic	技术及组学 Technology and omics	应用 Application	相关基因 Related genes	参考文献 References
类黄酮合成 Flavonoid synthesis	HPLC、LC-MS/MS 和转录组	解析 CYP90Js 在双黄酮生物合成途径中的作用	*GbCYP90J6*、*GbOMT1-4*	[37]
	基因克隆和转录组	验证类黄酮合成途径相关基因功能	*GbPAL*、*GbC4H*、*Gb4CL*、*GbCHS*、*GbCHI*、*GbFLS*、*GbDFR*、*GbGT*、*MYB*、*WD40*、*bZIP*、*WRKY*、*NAC*、*TCP*	[38-53]
	基因克隆和转录组	解析转录因子在响应环境信号过程中对类黄酮合成的影响	*MYB*、*bHLH*、*bZIP*	[54-58]
	转录组	鉴定类黄酮合成途径中的可变剪接事件	—	[59-60]
	miRNA 测序和转录组	解析 miRNA-mRNA 网络响应 UV-B 辐射并调控类黄酮生物合成的分子机制	*MYB*、*bHLH*、*WD40*	[62]
	miRNA 测序和转录组	鉴定参与类黄酮合成和衰老通路的 miRNA	*miRN79-DELLA*、*miR535a-SPL*	[63]
	lncRNA 测序、miRNA 测序和转录组	鉴定调控叶片类黄酮生物合成的 lncRNA	*PAL*、*F3H*、*4CL*、*CHS*、*FLS*、*DFR*、*LAR*、*MYB*、*bHLH*、*WD40*、*miR156a*、*miR172a*、*miR396a*、*miR828a*、*miR858a*	[64]
	基因工程、lncRNA 测序、miRNA 测序和转录组	验证关键基因在类黄酮生物合成途径中的功能	*lncRNA10*、*lncRNA11*、*LncNAT3-GbMYB6*、*miR396-GbMYB41*	[65-67]
	转录组、代谢组、蛋白质组和乙酰化蛋白质组	解析乙酰化修饰在类黄酮生物合成中的调控作用	*CHI*、*C3H1/2*、*ANR*、*DFR*、*CCoAOMT1/2*、*F3H1/2*、*HCT*、*F3'5'H*、*FG2*	[68]
萜内酯合成 Synthesis of lactones	基因工程和转录组	验证萜内酯合成途径关键基因的功能	*AACT*、*HMGR*、*DXS*、*DXR*、*HDR*、*FPS*、*GGPPS*、*LPS*、*MVD*	[71-82]
	转录组	鉴定与萜内酯合成相关的 JAZ 转录因子	*GbJAZ01*、*GbJAZ02*、*GbJAZ07*、*GbJAZ11*	[83]
	基因工程和转录组	验证 *GbSAUR48* 在根系形态建成和萜类代谢途径中的功能	*GbSAUR48*	[84]
	转录组	鉴定参与萜内酯合成的转录因子	*WRKY*、*ERF*、*CYP450*	[85-87]
	基因工程和转录组	揭示 GbCOI1/GbJAZs/GbMYC2 模块在萜内酯生物合成中的调控作用	*GbMYC2*、*GbJAZ3/11*、*GbCOI1*、*GbLPS*	[88]
	基因工程和转录组	验证 GbbZIP41 在萜内酯生物合成中的功能	*GbbZIP41*、*DXS*、*DXR*、*GGPPS*	[89]
	miRNA 测序、转录组和降解组	鉴定参与萜内酯生物合成的 miRNA	*AACT*、*GGPPS*、*HMGS*、*HMGR*、*MK*、*MVD*、*LPS*、*bHLH*、*WRKY*、*ERF*、*miR167*、*miR163e*、*miR_2924*、*miR_457*、*miR_218*、*miR_2642*、*miR_2432*、*miR159*、*miR171*、*miR2600*	[90]
	基因工程、miRNA 测序和转录组	解析 gb-miR160-GbERF4 模块在萜内酯生物合成中的分子机制	*gb-miR160*、*GbERF4*、*HMGR*、*DXR*、*GGPPS*	[91]
酚酸合成 Phenolic acid synthesis	基因工程、单细胞测序、空间代谢组和转录组	解析银杏外种皮中银杏酸生物合成的调控机制	*GbWRKY35*、*GbAAE16*	[94]
	转录组和代谢组	揭示 GbKCS 和 GbMYB 在银杏酸生物合成中的作用	*GbKCS5*、*GbAcsl4*、*GbAcsl7*、*GbMYB14*、*GbbHLH*	[95]

表 4　组学技术在银杏抗逆性状上的应用

Table 4　Omics technologies applied to stress tolerance traits of *G. biloba*

序号 No.	研究主题 Research topic	技术及组学 Technology and omics	应用 Application	相关基因 Related genes	参考文献 References
1	耐盐性	生理生化测定和转录组	解析银杏耐盐性的分子机制	*CDPK/CIPK*、*PAL*、*FLS*、*NAC*	[96]
		转录组	解析 GbNAC2 在银杏盐胁迫响应中的作用	*GbNAC2*、*GbAREB3*	[97]
		基因工程和转录组	验证盐胁迫响应基因的耐盐功能	*GbBBX25*、*GbLWD1-like*、*GbSOD8*	[98-100]
		基因工程、lncRNA 测序和转录组	解析 LncNAT11-MYB11-F3′H/FLS 模块在调控银杏盐胁迫耐受性中的作用	*LncNAT11*、*GbMYB11*、*GbF3′H*、*GbFLS*	[101]
2	耐旱性	转录组	解析银杏应对水分胁迫的分子调控网络	*PP2C*、*PYR/PYL*、*SnRK2*、*MYB*、*bHLH*、*AP2/ERF*、*NAC*、*WRKY*、*bZIP*	[102-104]
3	耐旱 / 盐 / 热性	生理分析、转录组与代谢组	解析银杏对干旱、盐胁迫及热胁迫的应答与调控机制	*GRAS*、*ARF*、*HSF*、*SPL*、*miR156*、*miR160*、*miR172*	[105]
4	耐旱 / 盐性	基因工程和转录组	验证 GbTOE1a 在银杏盐和干旱胁迫耐受性中的功能	*GbTOE1a*	[106]
5	耐干旱 / 盐 / 高温 / 紫外线性	基因工程和转录组	解析 WRKY 转录因子在非生物胁迫中的功能	*GbWRKY13*、*GbWRKY15*、*GbWRKY37*	[107]

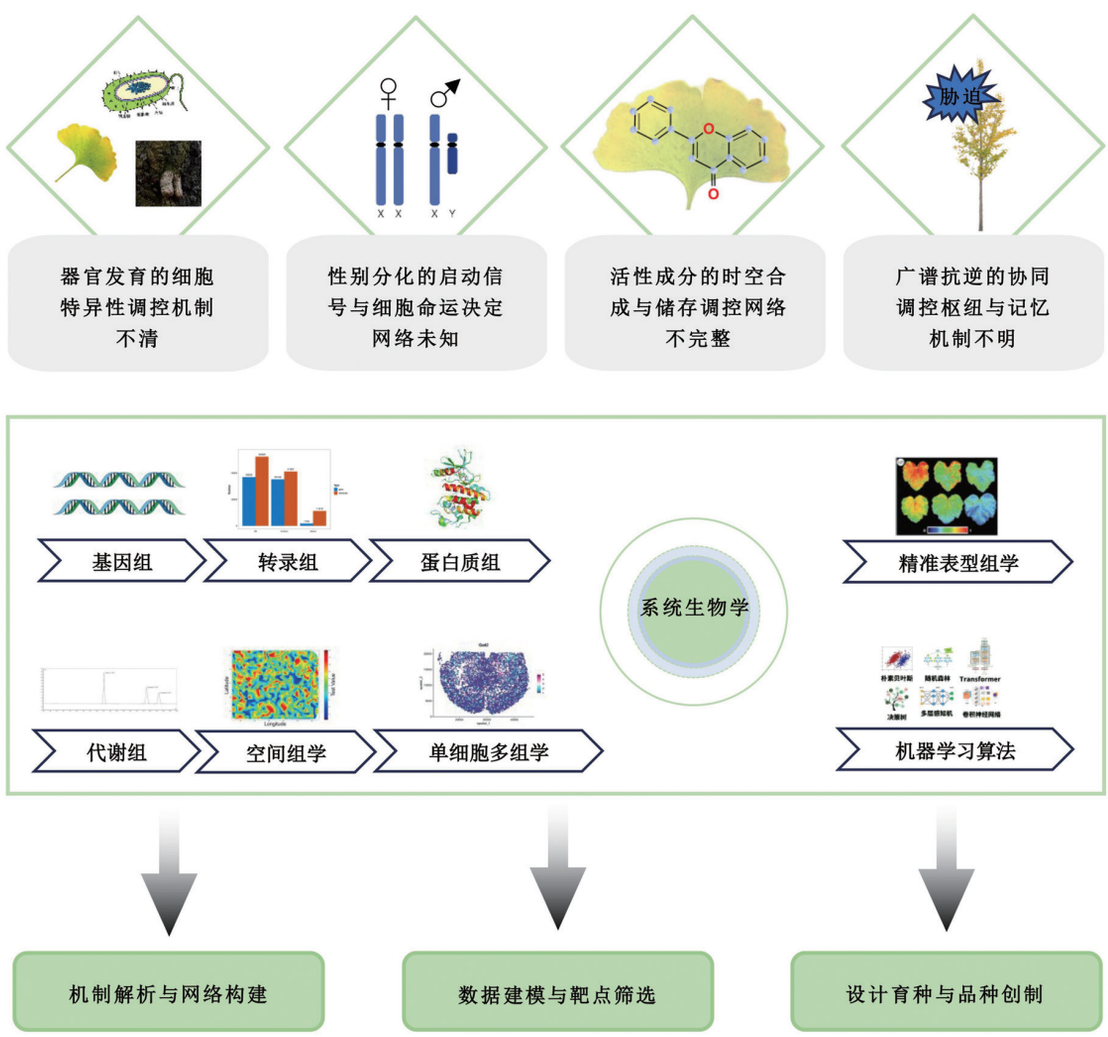


图 2　银杏重要性状研究痛点及展望

Fig. 2　Research pain points and prospects for key traits in *G. biloba*

复合抗逆的核心调控模块仍不清晰；3）在应用层面，组学研究向分子育种实践的转化路径尚未贯通，功能基因与分子标记的育种价值有待验证，多性状协同改良的设计育种体系亟需建立。

为突破上述瓶颈，实现银杏资源的高效挖掘与利用，未来还需从以下几个方面开展工作：1）基于单细胞多组学、空间组学等新兴组学数据，深度融合系统生物学与精准表型组学策略，在分子

和细胞层面精细解析银杏器官发育、活性物质合成及防御途径的细胞特异性调控机制，进而构建从基因到性状的完整调控网络；2）利用深度学习（如卷积神经网络）和随机森林等机器学习算法，整合分析大规模多组学数据，构建综合模型，从而筛选调控目标性状的关键基因，进一步结合CRISPR/Cas9等基因编辑技术和合成生物学手段进行功能验证，为银杏的农艺性状改良、性别调控及高活性成分品种选育提供精准分子靶点；3）聚焦主效基因和核心调控模块，开展多性状协同改良的设计育种实践，实现目标性状的定向改良与新品种创制，发展应用导向的分子设计育种，为园林绿化、高功能成分含量、多抗性等专用型银杏品种的选育提供理论与实践支撑。

参考文献：

[1] Zhou Z Y, Zheng S L. The missing link in *Ginkgo* evolution[J]. Nature,2003,423:821-822.

[2] Liu H L, Cao F L, Yin T M, et al. A highly dense genetic map for *Ginkgo biloba* constructed using sequence-based markers[J]. Frontiers in Plant Science,2017,8:1041.

[3] Zhao Y P, Paule J, Fu C X, et al. Out of China: distribution history of *Ginkgo biloba* L.[J]. TAXON,2010,59(2):495-504.

[4] 唐游 , 赵俊伟 , 孙兰茜 , 等 . 多组学技术在植物代谢通路解析中的联合应用 [J]. 生物技术通报 ,2025,41(4):76-87.
Tang Y, Zhao J W, Sun L X, et al. Combined application of multi-omics technologies in plant metabolic pathways resolution[J]. Biotechnology Bulletin,2025,41(4):76-87.

[5] Wang M C, Li R, Zhao Q. Multi-omics techniques in genetic studies and breeding of forest plants[J]. Forests,2023,14:1196.

[6] 曹福亮 . 中国银杏志 [M]. 北京 : 中国林业出版社 ,2007:73-80.
Cao F L. *Ginkgo* annals of China[M]. Beijing: China Forestry Publishing House,2007:73-80.

[7] Guan R, Zhao Y P, Zhang H, et al. Draft genome of the living fossil *Ginkgo biloba*[J]. GigaScience,2016,5:49.

[8] Liu H L, Wang X B, Wang G B, et al. The nearly complete genome of *Ginkgo biloba* illuminates gymnosperm evolution[J]. Nature Plants,2021,7:748-756.

[9] Zhao Y P, Fan G Y, Yin P P, et al. Resequencing 545 ginkgo genomes across the world reveals the evolutionary history of the living fossil[J]. Nature Communications,2019,10:4201.

[10] D′apice G, Moschin S, Araniti F, et al. The role of pollination in controlling *Ginkgo biloba* ovule development[J]. New Phytologist, 2021,232:2353-2368.

[11] Ma L Y, Hu Z J, Shen W W, et al. Three-dimensional reconstruction and multiomics analysis reveal a unique pattern of embryogenesis in *Ginkgo biloba*[J]. Plant Physiology,2024,196:95-111.

[12] Jiang H R, Jia Z C, Liu S A, et al. Identification and characterization of long non-coding RNAs involved in embryo development of *Ginkgo biloba*[J]. Plant Signaling & Behavior, 2019,14(12):e1674606.

[13] 刘文倩 . 不同置放方式及覆膜处理对银杏种子发芽的影响 [J]. 安徽林业科技 ,2025,51(1):41-43.
Liu W Q. Effects of different placement methods and film mulching treatments on the germination of *Ginkgo biloba* seeds[J]. Anhui Forestry Science and Technology,2025,51(1):41-43.

[14] 陈志伟 . 不同化学试剂对银杏种子萌发和幼苗生长的影响 [J]. 农业工程技术 ,2024,44(28):33-34.
Chen Z W. Effects of different chemical reagents on seed germination and seedling growth of *Ginkgo biloba*[J]. Agricultural Engineering Technology,2024,44(28):33-34.

[15] 陆维超 , 夏东进 , 杨帆 , 等 . 温度、盐分和 pH 值对银杏种子萌发的影响 [J]. 种子 ,2016,35(5):80-82.
Lu W C, Xia D J, Yang F, et al. Effects of temperature, salt and pH on *Ginkgo biloba* L. seed germination[[J]. Seed,2016,35(5):80-82.

[16] 张斌 , 袁志辉 . 银杏种子发芽相关基因的挖掘与分析 [J]. 核农学报 ,2024,38(11):2074-2082.
Zhang B, Yuan Z H. Exploration and analysis of germination related genes in *Ginkgo biloba* seeds[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences,2024,38(11):2074-2082.

[17] Jia Z C, Zhao B B, Liu S A, et al. Embryo transcriptome and miRNA analyses reveal the regulatory network of seed dormancy in *Ginkgo biloba*[J]. Tree Physiology,2021,41(4):571-588.

[18] Li X H, Kang X J, Zhang X Y, et al. Formation mechanism and regulation analysis of trumpet leaf in *Ginkgo biloba* L.[J]. Frontiers in Plant Science,2024,15:1367121.

[19] Guo Y, Wang T L, Fu F F, et al. Metabolome and transcriptome analyses reveal the regulatory mechanisms of photosynthesis in developing *Ginkgo biloba* leaves[J]. International Journal of Molecular Sciences,2021,22:2601.

[20] 夏笑 . 银杏叶片长链非编码 RNA 的鉴定和分析 [D]. 扬州 : 扬州大学 ,2018:33-36.
Xia X. Identification and analysis of long non-coding RNAs in *Ginkgo biloba* leaves[D]. Yangzhou: Yangzhou University,2018:33-36.

[21] Li W X, Wang L, He Z C, et al. Physiological and transcriptomic changes during autumn coloration and senescence in *Ginkgo biloba* leaves[J]. Horticultural Plant Journal,2020,6(6):396-408.

[22] Li W X, He Z C, Yang S B, et al. Construction and analysis of a library of miRNA in gold-coloured mutant leaves of *Ginkgo biloba* L.[J]. Folia Horticulturae,2019,31(1):81-92.

[23] Wu Y Q, Li X, Wang T L, et al. *Ginkgo biloba* microRNA profiling reveals new insight into leaf color mutation[J]. Scientia Horticulturae,2020,265:109189.

[24] 刘晓静 , 付兆军 , 邢世岩 , 等 . 中国垂乳银杏种质资源及生物学特性分析 [J]. 西南林业大学学报 ,2014,34(3):12-18.
Liu X J, Fu Z J, Xing S Y, et al. The germ plasma resources and biological characteristics analysis of Chinese chichied ginkgo[J]. Journal of Southwest Forestry University,2014,34(3):12-18.

[25] 刘晓静 . 中国垂乳银杏种质资源及垂乳发生转录组分析 [D]. 泰安 : 山东农业大学 ,2017:53-59.
Liu X J. The germ plasma resources of Chinese chichied ginkgo

and the ontogenesis of Chichi transcriptome analysis[D]. Taian: Shandong Agricultural University,2017:53-59.

[26] 门晓妍 . 基于激素和多组学的银杏基生垂乳发育机制研究 [D]. 泰安 : 山东农业大学 ,2021:100-108.
Men X Y. Study on the developmental mechanism of *Ginkgo biloba* L.basal chichi in based on hormones and multi-omics[D]. Taian: Shandong Agricultural University,2021:100-108.

[27] Zhang H, Zhang R, Yang X W, et al. Recent origin of an XX/XY sex-determination system in the ancient plant lineage *Ginkgo biloba*[J]. Cold Spring Harbor Laboratory,2019:517946.

[28] Liao Q G, Du R, Gou J B, et al. The genomic architecture of the sex-determining region and sex-related metabolic variation in *Ginkgo biloba*[J].The Plant Journal,2020,104:1399-1409.

[29] Gong W, Filatov D A. Evolution of the sex-determining region in *Ginkgo biloba*[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B,2022,377(1850):20210229.

[30] Du S H, Sang Y L, Liu X J, et al. Transcriptome profile analysis from different sex types of *Ginkgo biloba* L.[J]. Frontiers in Plant Science,2016,7:871.

[31] Liu X M, Cheng S Y, Ye J B, et al. Screening and identification of miRNAs related to sexual differentiation of strobili in *Ginkgo biloba* by integration analysis of small RNA, RNA, and degradome sequencing[J]. BMC Plant Biology,2020,20:387.

[32] Gao X G, Hu Y P, Li F D, et al. Sex identification and male-female differences in *Ginkgo biloba* hybrid F_1 generation seedlings[J]. Forests,2024,15:1636.

[33] 朱远方 . 基于转录组学的银杏差异表达基因研究 [D]. 广州 : 华南理工大学 ,2019:34-44.
Zhu Y F. Differentially expressed genes study in ginkgo genome by transcriptome sequencing[D]. Guangzhou: South China University of Technology,2019:34-44.

[34] Lin C F, Wu J J, Zhao Y P. Host-mediated selection drives sexual dimorphism of microbiota assembly in the dioecious living fossil *Ginkgo biloba*[J]. New Phytologist,2025,248:3208-3220.

[35] Van Beek T A, Taylor L T. Sample preparation of standardized extracts of *Ginkgo biloba* by supercritical fluid extraction[J]. Phytochemical Analysis,1996,7:185-191.

[36] Christen Y, Maixent J M. What is *Ginkgo biloba* extract EGb 761? An overview: from molecular biology to clinical medicine[J]. Cellular and Molecular Biology,2002,48(6):601-611.

[37] Dai X H, Zhu J M, Wang G Y, et al. Gymnosperm-specific CYP90Js enable biflavonoid biosynthesis and microbial production of amentoflavone[J]. Nature Communications,2025,16:7792.

[38] Zhang W W, Li J B, Xu F, et al. Isolation and characterization of a phenylalanine ammonia-lyase gene (PAL) promoter from *Ginkgo biloba* and its regulation of gene expression in transgenic tobacco plants[J]. Plant Omics,2014,7(5):353-360.

[39] Cheng S Y, Yan J P, Meng X X, et al. Characterization and expression patterns of a cinnamate-4-hydroxylase gene involved in lignin biosynthesis and in response to various stresses and hormonal treatments in *Ginkgo biloba*[J]. Acta Physiologiae Plantarum,2018,40:7.

[40] Zhou X, Cao J, Liu X M, et al. Cloning and functional analysis of *Gb4CL1* and *Gb4CL2* from *Ginkgo biloba*[J]. The Plant Genome, 2024,17(2):e20440.

[41] Xu F, Cheng S Y, Cheng S H, et al. Time course of expression of chalcone synthase gene in *Ginkgo biloba*[J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology,2007,33(4):309-317.

[42] Cheng H, Li L L, Cheng S Y, et al. Molecular cloning and function assay of a chalcone isomerase gene (*GbCHI*) from *Ginkgo biloba*[J]. Plant Cell Reports,2011,30:49-62.

[43] Shen G A, Pang Y Z, Wu W S, et al. Cloning and characterization of a flavanone 3-hydroxylase gene from *Ginkgo biloba*[J]. Bioscience Reports,2006,26:19-29.

[44] Xu F, Li L L, Zhang W W, et al. Isolation, characterization, and function analysis of a flavonol synthase gene from *Ginkgo biloba*[J]. Molecular Biology Reports,2012,39:2285-2296.

[45] Cheng H, Li L L, Cheng S Y, et al. Molecular cloning and characterization of three genes encoding dihydroflavonol-4-reductase from *Ginkgo biloba* in anthocyanin biosynthetic pathway[J]. PLoS One,2013,8(8):e72017.

[46] Ni J, Ruan R J, Wang L J, et al. Functional and correlation analyses of *dihydroflavonol-4-reductase* genes indicate their roles in regulating anthocyanin changes in *Ginkgo biloba*[J]. Industrial Crops and Products,2020,152:112546.

[47] Su X J, Shen G A, Di S K, et al. Characterization of *UGT716A1* as a multi-substrate UDP: flavonoid glucosyltransferase gene in *Ginkgo biloba*[J]. Frontiers in Plant Science,2017,8:2085.

[48] Wang C, Zhang W, Liao Y, et al. *Ginkgo biloba* flavonoids: analysis of functions, regulatory mechanisms, and extraction[J]. Plant Biology,2025,27(6):962-974.

[49] Xu F, Ning Y J, Zhang W W, et al. An R2R3-MYB transcription factor as a negative regulator of the flavonoid biosynthesis pathway in *Ginkgo biloba*[J]. Functional & Integrative Genomics, 2014,14:177-189.

[50] Zhang W W, Xu F, Cheng S Y, et al. Characterization and functional analysis of a *MYB* gene (*GbMYBFL*) related to flavonoid accumulation in *Ginkgo biloba*[J]. Genes & Genomics, 2018,40:49-61.

[51] Zheng J R, Liao Y L, Xu F, et al. Genome-wide identification of WD40 superfamily genes and prediction of WD40 genes involved in flavonoid biosynthesis in *Ginkgo biloba*[J]. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca,2021,49(2):12086.

[52] Han H, Xu F, Li Y T, et al. Genome-wide characterization of bZIP gene family identifies potential members involved in flavonoids biosynthesis in *Ginkgo biloba* L.[J]. Scientific Reports,2021,11: 23420.

[53] Yu L, Chen Q W, Zheng J R, et al. Genome-wide identification and expression pattern analysis of the TCP transcription factor family in *Ginkgo biloba*[J]. Plant Signaling & Behavior, 2022,17(1):e1994248.

[54] Zhao B B, Wang L, Pang S Y, et al. UV-B promotes flavonoid synthesis in *Ginkgo biloba* leaves[J]. Industrial Crops and Products, 2020,151:112483.

[55] Wang G P, Zhang L, Wang G B, et al. Growth and flavonol accumulation of *Ginkgo biloba* leaves affected by red and blue light[J]. Industrial Crops and Products,2022,187:115488.

[56] Liu S A, Gu X Y, Jiang Y B, et al. UV-B promotes flavonoid biosynthesis in *Ginkgo biloba* by inducing the *GbHY5-GbMYB1-GbFLS* module[J]. Horticulture Research,2023,10:uhad118.

[57] Zu Z, Zhang H, Wan P, et al. Mechanism of melatonin promotion of flavonoid biosynthesis in *Ginkgo biloba*[J]. Russian Journal of Plant Physiology,2024,71:49.

[58] Lu J K, Tong P X, Xu Y, et al. SA-responsive transcription factor GbMYB36 promotes flavonol accumulation in *Ginkgo biloba*[J]. Forestry Research,2023,3:19.

[59] Ye J B, Cheng S Y, Zhou X, et al. A global survey of full-length transcriptome of *Ginkgo biloba* reveals transcript variants involved in flavonoid biosynthesis[J]. Industrial Crops and Products,2019,139:111547.

[60] He B, Han X, Liu H L, et al. Deciphering alternative splicing patterns in multiple tissues of *Ginkgo biloba* important secondary metabolites[J]. Industrial Crops and Products,2022,181:114812.

[61] Yang K, Han H, Li Y, et al. Significance of miRNA in enhancement of flavonoid biosynthesis[J]. Plant Biology,2022,24:217-226.

[62] Chu Y, Zhang H, Wan P, et al. Combined analysis of transcriptome and small RNA sequencing reveals the mechanism of UV-B-promoted flavonoid biosynthesis in *Ginkgo biloba*[J]. Russian Journal of Plant Physiology,2024,71:61.

[63] Lu J K, Mao X Y, Xu Y, et al. MicroRNA identification and integrated network analyses for age-dependent flavonoid biosynthesis in *Ginkgo biloba*[J]. Forests,2023,14:1706.

[64] Liu S A, Wang L, Cao M, et al. Identification and characterization of long non-coding RNAs regulating flavonoid biosynthesis in *Ginkgo biloba* leaves[J]. Industrial Crops and Products, 2020,158:112980.

[65] Li Y T, Zhang X X, Ye J B, et al. The long noncoding RNAs lnc10 and lnc11 regulating flavonoid biosynthesis in *Ginkgo biloba*[J]. Plant Science,2024,339:111948.

[66] Liu S A, Qiu Y Y, Shuai Y L, et al. UV-B promotes flavonoid biosynthesis by regulating the *LncNAT3-GbMYB6* module in *Ginkgo biloba*[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2025,229:110591.

[67] Ye J B, Yang K, Geng W W, et al. A novel miR396-GbMYB41 module regulates flavonoid biosynthesis in *Ginkgo biloba*[J]. Industrial Crops and Products,2025,236:122096.

[68] Liu X M, Ye J B, Zhang X X, et al. Multi-omics explores the potential regulatory role of acetylation modification in flavonoid biosynthesis of *Ginkgo biloba*[J]. Tree Physiology,2024,44:tpae051.

[69] 冯邹娜 , 苏立城 , 冯嘉仪 , 等 . 氮磷钾配施对银杏叶片和营养元素含量的影响 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2024,44(11):40-48.
Feng Z N, Su L C, Feng J Y, et al. Effects of N, P, and K fertilization on leaf characters and nutrient elements of *Ginkgo biloba*[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2024,44(11):40-48.

[70] 杜金法 , 李萍 , 陆续 . 银杏内酯生物合成与代谢调控研究进展 [J]. 中国中药杂志 ,2021,46(13):3288-3297.
Du J F, Li P, Lu X. Advance in biosynthesis and metabolic regulation of ginkgolides[J]. China Journal of Chinese Materia Medica,2021,46(13):3288-3297.

[71] Chen Q W, Yan J P, Meng X X, et al. Molecular cloning, characterization, and functional analysis of acetyl-CoA C-acetyltransferase and mevalonate kinase genes involved in terpene trilactone biosynthesis from *Ginkgo biloba*[J]. Molecules, 2017,22:74.

[72] Shen G A, Pang Y Z, Wu W S, et al. Cloning and characterization of a root-specific expressing gene encoding 3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme a reductase from *Ginkgo biloba*[J]. Molecular Biology Reports,2006,33:117-127.

[73] Rao S, Meng X X, Liao Y L, et al. Characterization and functional analysis of two novel 3-hydroxy-3-methylglutaryl-coenzyme A reductase genes (*GbHMGR2* and *GbHMGR3*) from *Ginkgo biloba*[J]. Scientific Reports,2019,9:14109.

[74] Gong Y F, Liao Z H, Guo B H, et al. Molecular cloning and expression profile analysis of *Ginkgo biloba DXS* gene encoding 1-deoxy-D-xylulose 5-phosphate synthase, the first committed enzyme of the 2-C-methyl-D-erythritol 4-phosphate pathway[J]. Planta Medica,2006,72:329-335.

[75] Kim S M, Kuzuyama T, Chang Y J, et al. Identification of class 2 1-deoxy-D-xylulose 5-phosphate synthase and 1-deoxy-D-xylulose 5-phosphate reductoisomerase genes from *Ginkgo biloba* and their transcription in embryo culture with respect to ginkgolide biosynthesis[J]. Planta Medica,2006,72:234-240.

[76] Lu J, Wu W S, Cao S W, et al. Molecular cloning and characterization of 1-hydroxy-2-methyl-2-(E)-butenyl-4-diphosphate reductase gene from *Ginkgo biloba*[J]. Molecular Biology Reports,2008,35:413-420.

[77] Wang P, Liao Z H, Guo L, et al. Cloning and functional analysis of a cDNA encoding *Ginkgo biloba* farnesyl diphosphate synthase[J]. Molecules and Cells,2004,18(2):150-156.

[78] Liao Z H, Chen M, Gong Y F, et al. A new geranylgeranyl diphosphate synthase gene from *Ginkgo biloba*, which intermediates the biosynthesis of the key precursor for ginkgolides[J]. DNA Sequence,2004,15(2):153-158.

[79] Wang Q J, Zhao X Y, Jiang Y, et al. Isolation, expression and functional analysis of the *GbGGPPS1* gene in *Ginkgo biloba*[J]. Fruit Research,2023,3:44.

[80] Schepmann H G, Pang J H, Matsuda S P T. Cloning and characterization of *Ginkgo biloba* levopimaradiene synthase which catalyzes the first committed step in ginkgolide biosynthesis[J]. Archives of Biochemistry and Biophysics,2001,392(2):263-269.

[81] Kim J H, Lee K I, Chang Y J, et al. Developmental pattern of *Ginkgo biloba* levopimaradiene synthase (GbLPS) as probed by promoter analysis in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant Cell Reports, 2012,31:1119-1127.

[82] Liao Y L, Xu F, Huang X H, et al. Characterization and transcriptional profiling of *Ginkgo biloba* mevalonate diphosphate decarboxylase gene (*GbMVD*) promoter towards light and

exogenous hormone treatments[J]. Plant Molecular Biology Reporter,2016,34:566-581.

[83] He X, Liu X M, Zheng J R, et al. Identification and analysis of JAZ gene family in *Ginkgo biloba* reveals candidate genes for biosynthesis of terpene trilactones[J]. Forests,2022,13:781.

[84] Cui J W, Cui R, Bao H Y, et al. GbSAUR48 regulates root development and terpenoid biosynthesis in *Ginkgo biloba*[J]. Tree Physiology,2026,46:tpaf159.

[85] Sun S J, Li Y, Chu L H, et al. Full-length sequencing of ginkgo transcriptomes for an in-depth understanding of flavonoid and terpenoid trilactone biosynthesis[J]. Gene,2020,758:144961.

[86] Li L L, Yu J, Li L, et al. Treatment of *Ginkgo biloba* with exogenous sodium selenite affects its physiological growth, changes its phytohormones, and synthesizes its terpene lactones[J]. Molecules,2022,27:7548.

[87] Liu X M, Zhang X X, He X, et al. Identification and analysis of CYP450 family members in *Ginkgo biloba* reveals the candidate genes for terpene trilactone biosynthesis[J]. Scientia Horticulturae,2022,301:111103.

[88] Du J F, Zhao Z, Xu W B, et al. Comprehensive analysis of JAZ family members in *Ginkgo biloba* reveals the regulatory role of the GbCOI1/GbJAZs/GbMYC2 module in ginkgolide biosynthesis[J]. Tree Physiology,2024,44:tpad121.

[89] Wang N, Tu Y, Zeng S R, et al. The GbbZIP41 transcription factor participates in terpene trilactones biosynthesis in *Ginkgo biloba* L.[J]. Current Plant Biology,2025,41:100449.

[90] Ye J B, Zhang X, Tan J P, et al. Global identification of *Ginkgo biloba* microRNAs and insight into their role in metabolism regulatory network of terpene trilactones by high-throughput sequencing and degradome analysis[J]. Industrial Crops and Products,2020,148:112289.

[91] Zheng J R, He X, Zhou X, et al. The *Ginkgo biloba* microRNA160-ERF4 module participates in terpene trilactone biosynthesis[J]. Plant Physiology,2024,195:1446-1460.

[92] Li Q, Sun W, Jiang Y, et al. Extraction and biodegradation of ginkgolic acids from *Ginkgo biloba* sarcotestae[J]. Frontiers of Agricultural Science and Engineering,2017,4(4):465-472.

[93] Shao Y T, Chen Y, Zhu Q Y, et al. The pharmacology and toxicology of ginkgolic acids: secondary metabolites from *Ginkgo biloba*[J]. The American Journal of Chinese Medicine,2025,53(1):147-177.

[94] Feng Z, Yao Z, Wang Q Y, et al. Single-nucleus sequencing and spatial metabolomics analysis reveal the regulatory mechanism of ginkgolic acid biosynthesis in the episperm of *Ginkgo biloba*[J]. Horticulture Research,2026,13:uhag064.

[95] Feng Z, Fan K F, Yao Z, et al. Integrative metabolome and transcriptome analysis reveals *GbKCS* and *GbMYB* involved in the biosynthesis of ginkgolic acids[J]. Industrial Crops and Products,2024,220:119225.

[96] Xu N T, Liu S A, Lu Z G, et al. Gene expression profiles and flavonoid accumulation during salt stress in *Ginkgo biloba* seedlings[J]. Plants,2020,9:1162.

[97] Lu J K, Tang H, Li W, et al. Dual function of *GbNAC2* in flavonoid metabolism and hormonal pathways enhances salt tolerance in *Ginkgo biloba*[J]. Forestry Research,2025,5:e028.

[98] Huang S J, Chen C H, Xu M X, et al. Overexpression of *Ginkgo BBX25* enhances salt tolerance in transgenic *Populus*[J]. Plant Physiology and Biochemistry,2021,167:946-954.

[99] Xin Y, Wu Y Q, Han X, et al. Overexpression of the *Ginkgo biloba WD40* gene *GbLWD1-like* improves salt tolerance in transgenic *Populus*[J]. Plant Science,2021,313:111092.

[100] Song Y X, Xie X Y, Wang Y H, et al. Identification of superoxide dismutase (SOD) gene family in Ginkgo (*Ginkgo biloba* L.) and role of *GbSOD8* in response to salt stress[J]. Forests,2024,15:2141.

[101] Liu S A, Zhang H Y, Meng Z L, et al. The *LncNAT11*-MYB11-F3′H/FLS module mediates flavonol biosynthesis to regulate salt stress tolerance in *Ginkgo biloba*[J]. Journal of Experimental Botany,2025,76(4):1179-1201.

[102] Yu W W, Cai J F, Liu H M, et al. Transcriptomic analysis reveals regulatory networks for osmotic water stress and rewatering response in the leaves of *Ginkgo biloba*[J]. Forests,2021,12:1705.

[103] Ming M L, Zhang J, Tang J, et al. Transcriptome profiling revealed ABA signaling pathway-related genes and major transcription factors involved in the response to water shock and rehydration in *Ginkgo biloba*[J]. Forests,2024,15:1690.

[104] Ming M L, Zhang J, Zhang J M, et al. Transcriptome profiling identifies plant hormone signaling pathway-related genes and transcription factors in the drought and re-watering response of *Ginkgo biloba*[J]. Plants,2024,13:2685.

[105] Chang B, Ma K B, Lu Z G, et al. Physiological, transcriptomic, and metabolic responses of *Ginkgo biloba* L. to drought, salt, and heat stresses[J]. Biomolecules,2020,10:1635.

[106] Chang B, Qiu X Y, Yang Y, et al. Genome-wide analyses of the GbAP2 subfamily reveal the function of *GbTOE1a* in salt and drought stress tolerance in *Ginkgo biloba*[J]. Plant Science,2024,342:112027.

[107] 叶蕴灵 . 银杏 WRKY 家族分析及响应非生物胁迫研究 [D]. 扬州 : 扬州大学 ,2020:74-78.
Ye Y L. Analyses of WRKY family and its responses to abiotic stress in *Ginkgo biloba* L.[D]. Yangzhou: Yangzhou University,2020:74-78.

[本文编校：戴欧琳]