

野生与栽培鸟巢蕨次生代谢组学差异分析

赵王瑞¹, 毕建祥¹, 董诗浪¹, 黄文龙¹, 张才安¹, 王步天¹,
谢 纯¹, 曲 鹏¹, 葛 宇¹, 杜华波¹, 周春燕²

(1. 云南农业大学热带作物学院 云南普洱 665099; 2. 景洪市种业发展中心 云南景洪 666106)

摘 要:为探究野生和栽培两种模式下鸟巢蕨次生代谢物差异,采用超高效液相色谱-四级杆飞行时间串联质谱(UHPLC-QTOF-MS/MS)技术,对原生环境(B组)与栽培环境(C组)鸟巢蕨叶片开展广泛靶向代谢组学分析。通过正交偏最小二乘判别分析(OPLS-DA)筛选差异代谢物,并进行相关性分析和KEGG代谢通路富集分析。结果表明,野生型和栽培型鸟巢蕨共鉴定出代谢物647个,其中,莽草酸及苯丙酸类占比最高(37%),其次为萜类(19%)、生物碱类(16%)等。PCA与OPLS-DA分析结果显示,野生组与栽培组在代谢水平上存在显著分离;共筛选出326种差异代谢物,其中栽培组上调146种,下调180种,主要集中于莽草酸及苯丙酸类、生物碱类和萜类。KEGG通路富集分析显示,共有15条代谢通路显著富集,其中黄酮和黄酮醇生物合成、ABC转运蛋白通路及氨基酸代谢相关通路富集程度最高。研究结果为优化鸟巢蕨栽培条件、提升活性成分含量及药用价值评估提供了代谢组学依据,并为后续解析其代谢调控机制及开发应用奠定了基础。

关键词:鸟巢蕨;次生代谢组;正交偏最小二乘判别分析;人工栽培

中图分类号:S647

文献标志码:A

文章编号:1673-2871(2025)10-048-08

Differential analysis of secondary metabolomics between wild and cultivated *Asplenium nidus*

ZHAO Wangrui¹, BI Jianxiang¹, DONG Shilang¹, HUANG Wenlong¹, ZHANG Caian¹, WANG Butian¹,
XIE Chun¹, QU Peng¹, GE Yu¹, DU Huabo¹, ZHOU Chunyan²

(1. College of Tropical Crops, Yunnan Agricultural University, Puer 665099, Yunnan, China; 2. Jinghong Seed Industry Development Center, Jinghong 666106, Yunnan, China)

Abstract: To investigate the differences in secondary metabolites of *Asplenium nidus* between wild and cultivated modes, a widely targeted metabolomics analysis was performed on leaf samples of *A. nidus* from native (Group B) and cultivated (Group C) environments using ultra-high-performance liquid chromatography-quadrupole time-of-flight tandem mass spectrometry (UHPLC-QTOF-MS/MS). Differential metabolites were screened by orthogonal partial least squares discriminant analysis (OPLS-DA), followed by correlation analysis and KEGG metabolic pathway enrichment analysis. The results showed that a total of 647 metabolites were identified in wild and cultivated *A. nidus*, among which shikimic acid and phenylpropanoids accounted for the highest proportion (37%), followed by terpenoids (19%) and alkaloids (16%). Principal component analysis (PCA) and OPLS-DA results indicated a significant separation in metabolic levels between the wild group and the cultivated group. A total of 326 differential metabolites were screened, including 146 up-regulated and 180 down-regulated, mainly concentrated in shikimales and phenylpropanoids, alkaloids, and terpenoids. KEGG pathway enrichment analysis revealed 15 significantly enriched metabolic pathways, among which flavonoid and flavonol biosynthesis, ABC transporter pathways, and amino acid metabolism-related pathways showed the highest enrichment levels. The findings provide a metabolomic basis for optimizing the cultivation conditions of *A. nidus*, improving the content of active components, and evaluating its medicinal value, and also lay a foundation for subsequent exploration of its metabolic regulation mechanisms and development applications.

收稿日期:2025-03-03;修回日期:2025-04-29

基金项目:国家天然橡胶产业技术体系普洱综合试验站(CARS-33-YN4);云南省黄华孙专家工作站(202305AF150125);孟连县农民院士科技服务站;云南农业大学本科教学改革工程项目(YNAUJG2024010);云南农业大学热带作物学院教育教学改革研究项目(202405)

作者简介:赵王瑞,女,在读硕士研究生,研究方向为热带作物栽培及林下资源创新利用。E-mail:2422694531@qq.com

通信作者:杜华波,男,教授,研究方向为热带作物栽培及林下资源创新利用。E-mail:421808830@qq.com

Key words: *Asplenium nidus*; Secondary metabolome; Orthogonal partial least squares discriminant analysis; Cultivated artificially

鸟巢蕨(*Asplenium nidus*)作为铁角蕨科多年生蕨类植物,在我国南方地区既是传统药用资源,又因其嫩叶富含多糖、膳食纤维等成分被广泛食用^[1]。现代药理学研究表明,抗氧化与抗炎活性与黄酮类、酚酸类等次生代谢产物密切相关^[2]。这些化合物不仅是植物适应复杂生境的重要化学防御物质,更是决定其药理活性的关键物质基础^[3]。野生群体在长期进化过程中,通过应对干旱、紫外线、病虫害等生物与非生物胁迫^[4],可能形成独特的代谢物积累模式,其中黄酮类化合物的合成通路往往被显著激活^[5]。然而,在人工栽培模式下,集约化管理的目标多聚焦于生物量提升与病虫害抗性改良^[6]。研究表明,这种人为选择压力可能导致代谢表型偏移,即栽培群体中初生代谢产物(如糖类、氨基酸)占比显著增加,而部分次生代谢物含量下降^[7-8]。这种现象在大豆、防风等作物的野生与栽培品种对比中已得到验证,如野生大豆异黄酮含量较栽培品种高30%以上,野生防风的人参炔醇含量显著优于栽培品种^[9]。目前针对鸟巢蕨的研究多局限于单一群体的代谢物定性分析,尚未见系统性比较野生与栽培群体代谢谱的研究报道,这种知识空白可能影响其资源开发策略的制定^[10]。为了解决上述问题,笔者在本研究中创新性地采用了广泛靶向代谢组学技术。该技术结合了非靶向代谢组学的广覆盖和靶向代谢组学的高灵敏度及精确定量能力,通过高分辨率质谱对样品进行超高效覆盖率的二级质谱扫描,从而实现对代谢物的准确定性和相对定量^[11]。该技术的优势在于能够同时检测大量已知和未知的代谢物,提供丰富的代谢信息,有助于深入理解植物的代谢网络和生物学功能^[12-13]。此外,该技术还能够为植物的品质改良、药用价值评估以及栽培技术的制定提供重要的理论依据和方法参考^[14]。广泛靶向代谢组学技术目前已广泛应用于多种植物的研究^[15],如鸡骨草的化学成分分析^[16]、中药紫花地丁的黄酮碳苷类化学成分研究等^[17]。

鉴于此,笔者通过超高效液相色谱-四极杆飞行时间质谱(UPLC-Q-TOF/MS)等高通量检测平台,结合多元统计分析,全面解析了野生与栽培鸟巢蕨的代谢物组成特征,筛选出具有显著丰度差异的次生代谢物,并通过KEGG通路富集分析,揭示调控差异代谢物的关键生物合成通路,以期为蕨类

蔬菜的人工栽培和驯化提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 材料

野生样品于2024年8月(雨季中期)在云南高黎贡山(垂直海拔500~1000 m,土壤湿度约65%~70%,林下光照PAR 210~280 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)采集(B组, $n=3$),该时间窗口对应鸟巢蕨年际孢子成熟高峰期。栽培样品于同年9月取自普洱市孟连县现代设施农业基地,同步孢子成熟期与野生组一致(C组, $n=3$)。样品采集后,经液氮速冻成冻干粉后保存。将样品冷冻干燥处理后再进行研磨(45 Hz, 60 s),准确称取25 mg样品加入2 mL离心管中,再加入1000 μL 提取液(甲醇、水体积比3:1,含内标)涡旋振荡30 s后,40 Hz匀浆4 min,冰水浴超声5 min,重复匀浆超声3次,在混匀仪上4 $^{\circ}\text{C}$ 过夜后,将混合液在4 $^{\circ}\text{C}$ 、12 000 $\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$ 条件下离心15 min获得上清液,采用0.22 μm 微孔滤膜过滤后转移至2 mL样瓶中,每个样品各取等体积混合成QC样品。

1.2 质谱参数

色谱条件:本项目使用EXION LC System (SCIEX)超高效液相色谱仪,通过UPLC Kinetex C18 (2.1 mm $\times$ 100 mm, 2.6 μm)色谱柱对目标化合物进行色谱分离。液相色谱A相为0.01%乙酸溶液,B相为50%乙腈/异丙醇。柱温箱温度为25 $^{\circ}\text{C}$,自动进样器温度为4 $^{\circ}\text{C}$,进样体积为2 μL ,流速0.3 $\text{mL}\cdot\text{min}^{-1}$ 。

本项目使用装备IonDrive Turbo V ESI离子源的SCIEX 6500 QQQ三重四极杆质谱仪,以多反应监测(MRM)模式进行质谱分析。离子源参数设置如下:离子喷雾电压为5500 V(正离子模式)/-4500 V(负离子模式),气帘气压力为241.15 kPa,离子源温度为400 $^{\circ}\text{C}$,离子源气体(GS1/GS2)压力为344.50 kPa。在多反应监测(MRM)模式下采集。碰撞气体设置为氮气,碰撞能量设为中等。确定各MRM离子对的最佳去簇电压和碰撞能量参数,根据各时间段内洗脱的代谢物成分,在每个时间段内选择性地监测一组特定的MRM离子对。

1.3 代谢物定性定量分析

质谱数据的采集与定量分析通过上海百趣生物医学科技有限公司开发的自动化数据处理平台

Biobud (Version 3.1) 完成, 其核心流程包括: 原始数据导入→代谢物峰提取→基于自建标准品数据库的色谱峰对齐与注释→目标化合物定量。在此过程中, 系统通过动态基线校正与噪声过滤 ($S/N > 10$) 确保峰检测的准确性, 并采用保留时间 (RT)-质荷比 (m/z) 匹配算法对 726 个初始提取峰进行初步鉴定 ($\Delta m/z < 5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)。原始数据集包含 3 个 QC 样本 (用于监测仪器稳定性) 及 6 个试验样本, 所有数据经 Biobud 内置的 QC 样本校正模块执行信号漂移校正后, 进入数据预处理阶段。

1.4 数据处理与多元统计分析

在质谱数据分析前, 通过严格的质量控制, 包括过滤离群值和填补缺失值, 并对数据进行标准化处理, 最终保留了 647 个有效代谢物特征峰。然后将 647 个代谢物定量, 并利用 R 语言进行分析和绘图, 展示代谢物的分类和差异。通过 PCA 消除量纲差

异, 结合 OPLS-DA 分析区分组别差异, 并利用 VIP 值及 P -value 筛选出关键差异代谢物。这些差异代谢物使用 R 语言进行分析绘图, 进一步揭示其表达特征和变化趋势, 并通过相关性分析揭示代谢物间的协同变化关系。最后, 利用 KEGG Pathway 数据库进行注释分析, 通过富集和拓扑分析筛选出关键通路。

2 结果与分析

2.1 鸟巢蕨叶片次生代谢产物

在野生和栽培鸟巢蕨样本中共检测到 726 个代谢物, 对其进行标准化处理后保留的 647 个有效代谢物中包括莽草酸及苯丙酸类 (236 种) 占比 37%、萜类 (122 种) 占比 19%、生物碱类 (100 种) 占比 16%、聚酮类 (35 种) 占比 5%、氨基酸及短肽类 (38 种) 占比 6%、脂肪酸 (34 种) 占比 5%、碳水化合物 (28 种) 占比 4%、其他 (54 种) 占比 8% (图 1)。

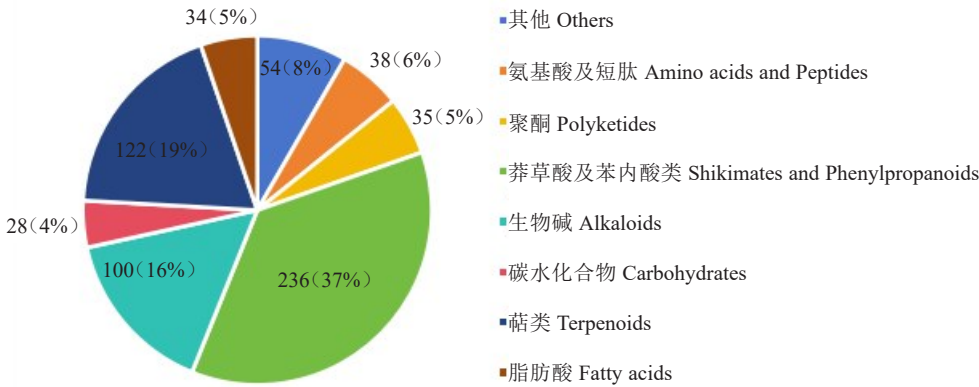


图 1 代谢物组成分析
Fig. 1 Metabolite composition analysis

对 726 个代谢物进行定量分析, 筛选出相对含量超过 1% 的化合物, 结果显示, 野生组中聚酮类物质特异性富集, 代表分子 Undulatoside A, 此外, 野生组中黄酮类物质相对其他物质含量更高, 而栽培组中脂肪酸及衍生物含量较高, 其中最多的是 DL - β -高苯丙氨酸 (图 2)。

2.2 野生型与栽培型鸟巢蕨代谢物的差异分析

对野生型和栽培型进行 PCA 主成分分析, 如图 3-A 所示, PC1、PC2 共解释了 87.3% 的数据方差, 其中 PC1 解释了 82.1%, 主导了组间分离, 说明两组间差异显著, PC2 的微小贡献可能反映组内变异 (如栽培条件的微环境差异)。

进一步的 OPLS-DA 分析表明, 预测成分 $t[1]P$ 和正交成分 $t[1]O$ 分别解释了 66.6% 和 9.67% 的方差, 样本在 $t[1]P$ 轴上明显分为两簇, 而 $t[1]O$ 轴上

分布重叠, 凸显了组间显著差异和较小的组内变异 (图 3-B)。200 次置换检验结果显示, 原模型的 $R^2Y=1.000$ 和 $Q^2=0.993$ 显著高于随机置换分布 ($P < 0.05$), 验证了模型的可靠性和稳健性, 排除了过拟合风险 (图 3-C)。这些分析结果为后续代谢标志物的筛选和生物学功能解析奠定了坚实基础。

2.3 野生型与栽培型鸟巢蕨差异成分的筛选

通过上述分析之后, 结合单元变量和多元变量统计分析结果, 筛选出差异代谢物。根据差异代谢物筛选条件: VIP 大于 1 且 P -value 小于 0.05, 共筛选出 326 个差异代谢物, 与野生组相比, 栽培组中显著上调差异代谢物 146 个, 下调 180 个。326 个差异代谢物中, 莽草酸及苯丙酸类、生物碱类以及萜类差异变化显著 (图 4)。

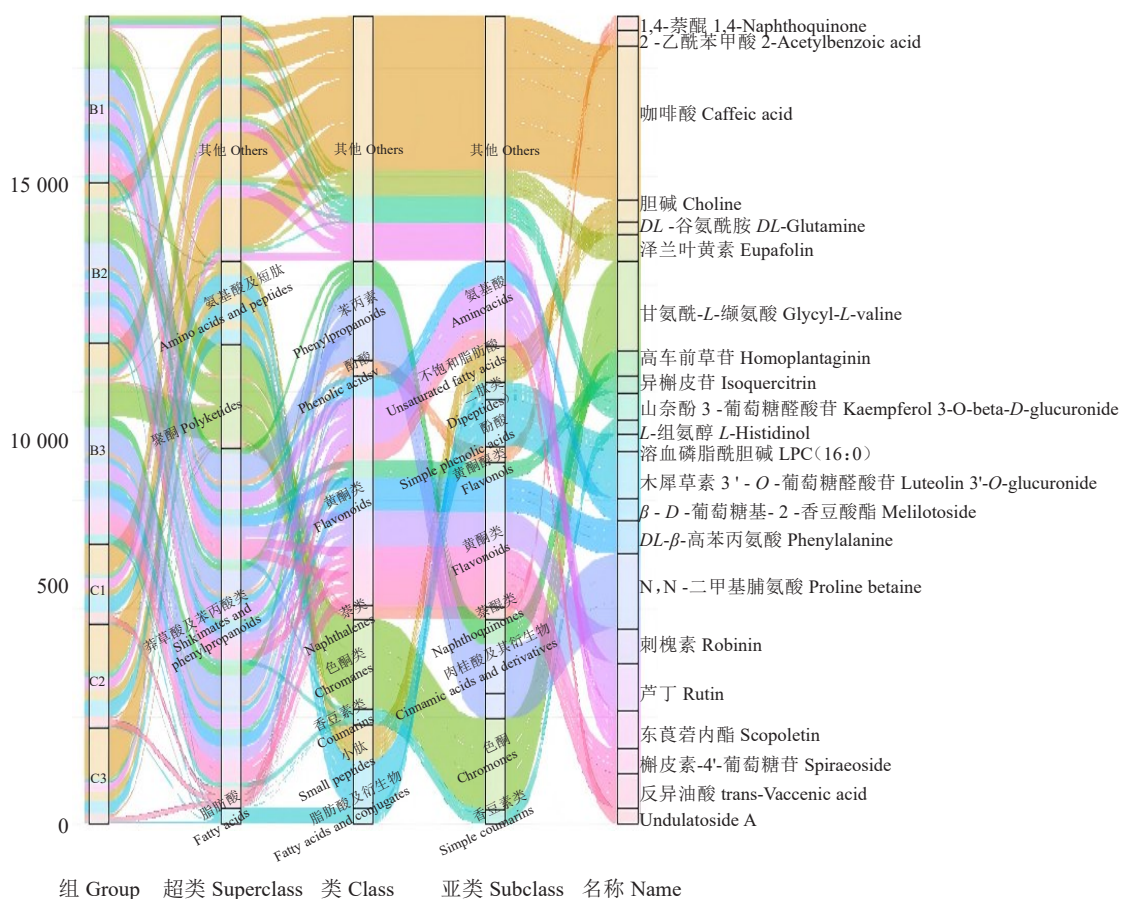


图2 代谢物含量对比图(桑基图)

Fig. 2 Metabolite concentration comparison (sankey diagram)

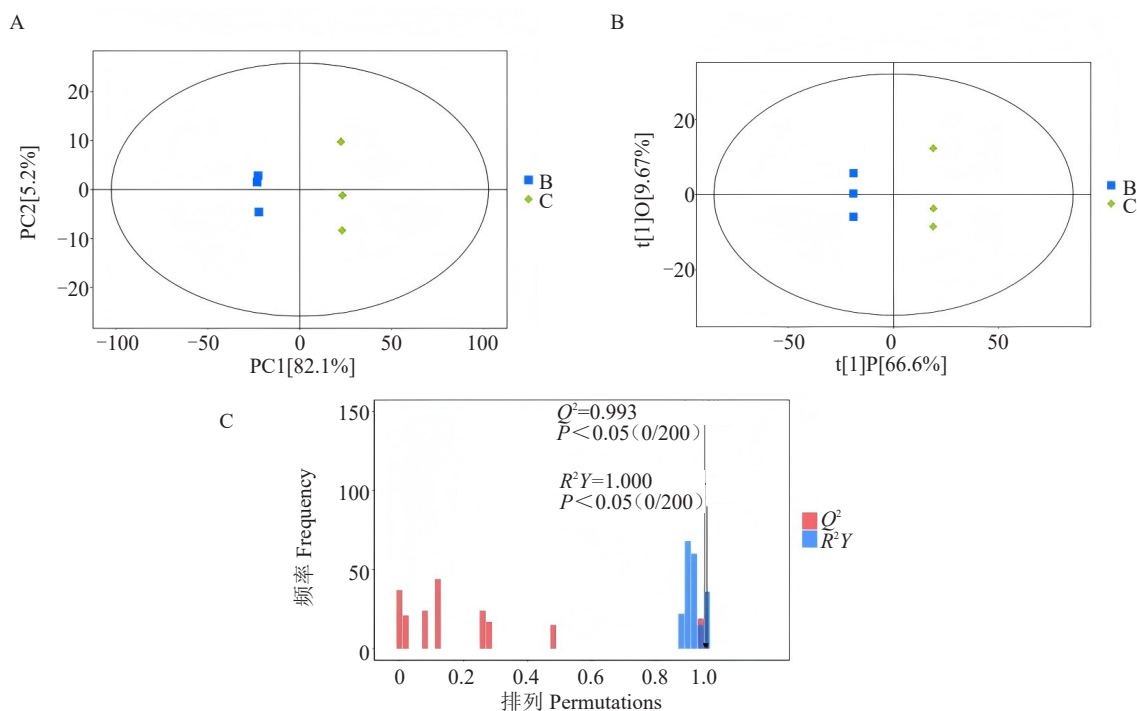


图3 PCA 模型得分散点图(A)、OPLS-DA 得分散点图(B)、OPLS-DA 模型的置换检验图(C)

Fig. 3 PCA score plot(A), OPLS-DA score plot(B), and OPLS-DA model permutation test plot(C)

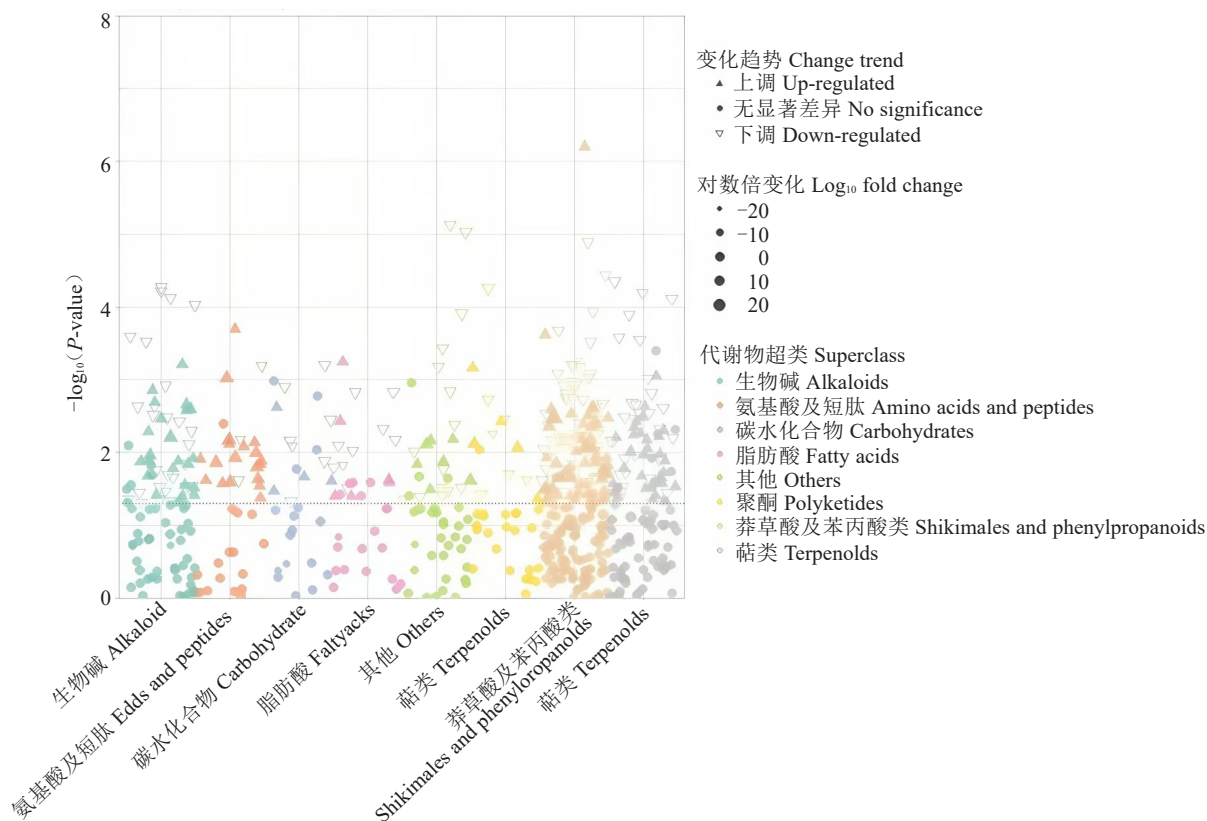


图 4 差异代谢物分析
Fig. 4 Differentiated metabolome analysis

2.4 野生型与栽培型鸟巢蕨差异成分分析

为进一步确定野生型和栽培型鸟巢蕨中关键差异代谢物,比较上调和下调差异倍数(log₂ FC)前 10 的代谢物(图 5)。结果显示,上调代谢物中黄酮类 4 个(泽兰叶黄素、3-甲氧基木犀草素、山奈酚 3, 7-双鼠李糖苷、漆黄素),小肽类 4 个(甘氨酸-L-缬氨酸、D-脯氨酸、肌基琥珀酸、2-氨基-3-羟基吡啶),其他化合物 2 个(3-氨基-2-哌啶酮、4-对香豆酰基奎宁酸)。下调代谢物中黄酮类 7 个(木犀草素 3'-O-葡萄糖醛酸苷、芦丁、异槲皮苷、槲皮素-4'-葡萄糖苷、山奈酚 3-葡萄糖醛酸苷、高车前草苷、木犀草素 7-葡萄糖醛酸苷),苯丙素类 2 个(咖啡酸、β-D-葡萄糖基-2-香豆酸酯),香豆素类 1 个(东莨菪内酯)。

2.5 KEGG 通路富集分析

基于 KEGG 通路富集分析(图 6),栽培型与野生型鸟巢蕨次生代谢物显著富集,共富集到 15 条显著代谢途径(P<0.05,富集因子>0.05)。其中,代谢物主要富集在黄酮和黄酮醇的生物合成途径、ABC 转运蛋白、精氨酸和脯氨酸代谢、精氨酸生物合成及 D-氨基酸代谢等通路中。其中黄酮和黄酮醇类(富集因子最大,且富集显著性水平最低)共注

释到代谢物 10 个,包含 5 个上调差异代谢物(牡荆素、三叶豆苷、芦丁、山奈酚 3-O-槐糖苷、木犀草素 7-葡萄糖醛酸苷)和 2 个下调差异代谢物(异槲皮苷、槲皮素);ABC 转运蛋白通路注释到代谢物 10 个,包括 3 个上调差异代谢物(缬氨酸、2'-脱氧腺苷、木二糖)和 3 个下调差异代谢物(胆碱、鸟氨酸、肌醇);氨基酸生物合成通路注释到 6 个代谢物,包括 2 个上调差异代谢物(鸟氨酸、莽草酸)和 2 个下调差异代谢物(缬氨酸、N-乙酰-L-谷氨酸)。

3 讨论与结论

蕨类植物富含丰富多样的次生代谢物,对其生物活性特性和在医学中的潜在应用至关重要。这些代谢物包括琥珀酸、苯丙酸、萜类化合物和生物碱,对植物的生长、防御机制和药理活性均有显著贡献^[17]。笔者对野生和栽培鸟巢蕨样本进行检测并标准化处理后,保留的 647 个有效代谢物中,莽草酸及苯丙酸类、萜类和生物碱类占比较大,分别达到 37%、19%和 16%。这一结果与蕨类植物丰富的次生代谢产物多样性特征相符^[18]。莽草酸及苯丙酸类化合物作为植物次生代谢的重要前体物质,参与了多种具有生物活性物质的合成^[19];萜类化合物在

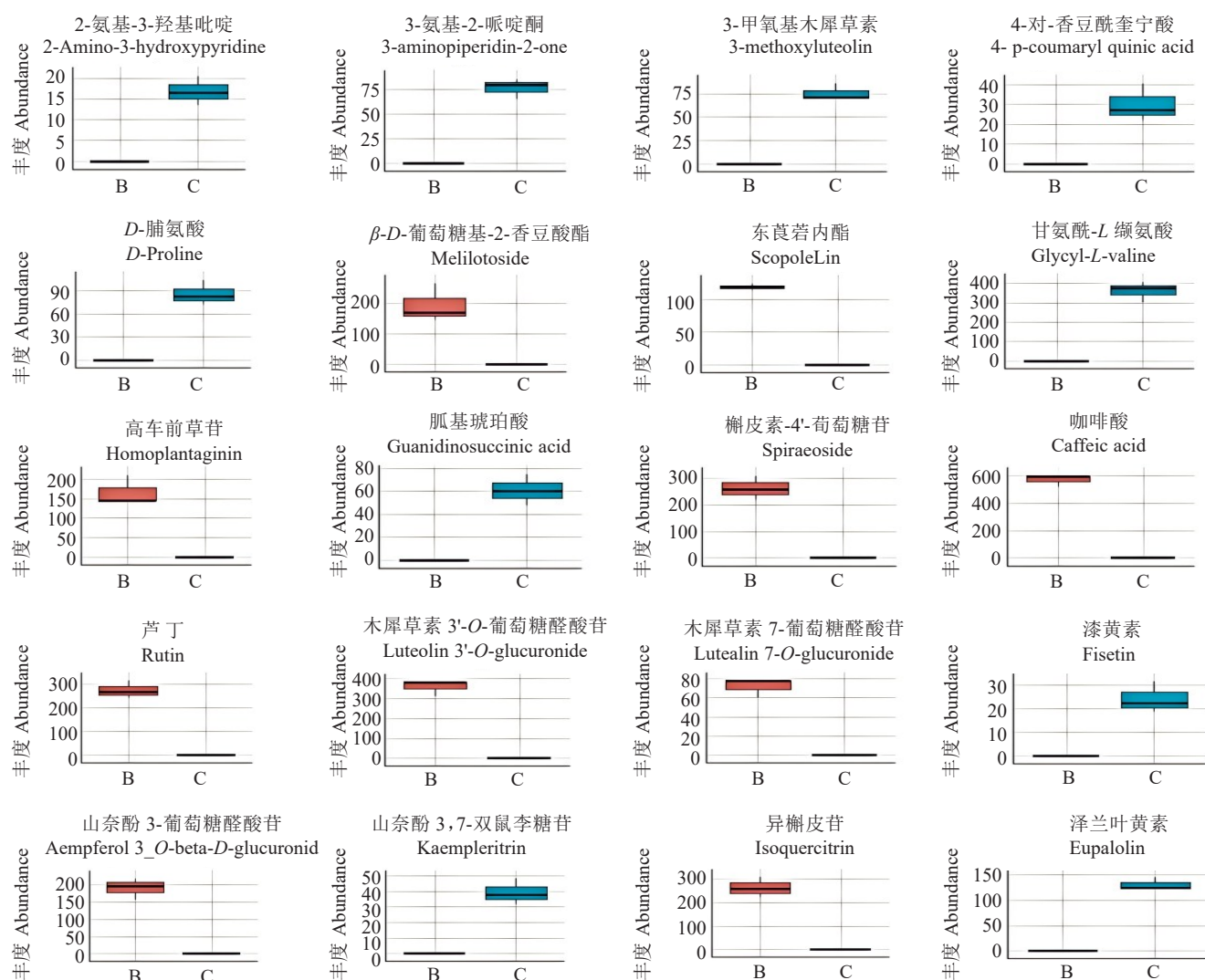


图5 B组对C组的Boxplot图

Fig. 5 Boxplot analysis for group B vs group C

植物的生长发育、防御反应以及药用价值方面发挥着重要作用^[18];生物碱类则具有较高的药理活性^[20]。这些主要代谢物类群的存在,表明鸟巢蕨蕴含着丰富的生物活性成分和潜在的应用价值。

差异代谢物分析发现,与野生组相比,栽培组中显著上调差异代谢物 146 个,下调 180 个,其中莽草酸及苯丙酸类、生物碱类以及萜类差异变化显著。具体来看,栽培组中黄酮类和小肽类显著上调,野生组中黄酮类物质广泛下调。黄酮类化合物具有抗氧化、抗炎、抗菌等多种生物活性,在植物应对环境胁迫和防御机制中发挥重要作用^[21]。栽培样本中生物碱和萜类化合物比野生样本中显著增多可能与栽培环境中的光胁迫和施肥有关^[22]。这些环境因素可能诱导了次生代谢的增强,导致这些化合物积累^[23]。类黄酮化合物在植物中具有多种生物活性,包括抗氧化、抗炎和抗病虫害等作用^[24]。萜类化

合物也具有类似的生物活性,能够增强植物的防御能力^[25]。

与野生环境相比,栽培条件下光照强度、空气湿度及土壤养分等生态因子均发生了显著变化,这可能引发鸟巢蕨体内代谢调控机制的适应性重塑,进而影响黄酮类物质的合成途径^[26]。在本研究中,栽培组中泽兰叶黄素和 3-甲氧基木犀草素等黄酮类代谢物显著上调,推测植物为应对人工环境刺激,增强了抗氧化与抗炎能力的代谢响应,可能进一步影响其药用活性。此外,栽培组中多种脂肪酸及其衍生物的含量亦明显升高,尤其是 *DL*-β-高苯丙氨酸积累最为显著。脂肪酸作为细胞膜结构的重要组成部分,同时参与能量代谢与信号转导,其水平变化可能与人工条件下营养供给和生长模式的调节密切相关,提示栽培环境可能促进了脂质代谢途径的激活^[27]。

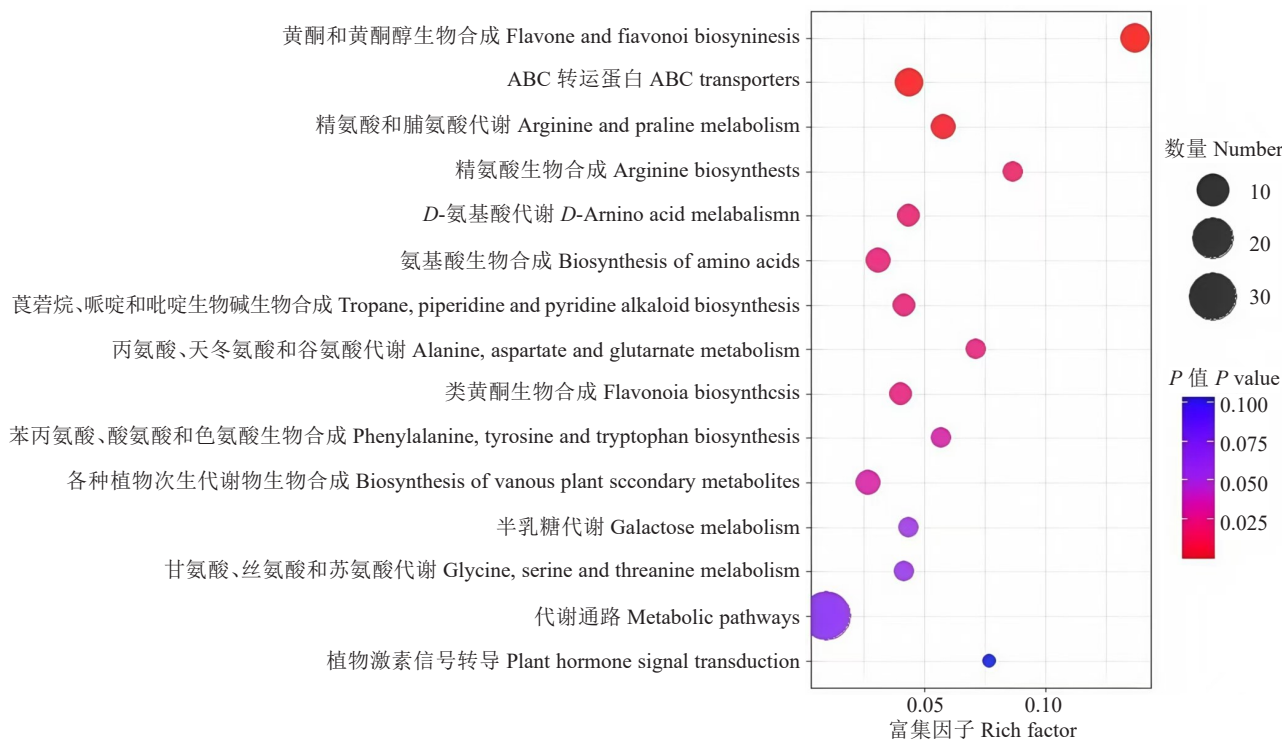


图 6 B 组对 C 组的差异代谢物 KEGG 富集图
Fig. 6 KEGG enrichment for group B vs group C

栎皮素-3-龙胆二糖苷在野生鸟巢蕨叶片的特异性富集,表明其抗氧化防御系统的活跃性。黄酮苷类化合物广泛参与植物对紫外线辐射、病原菌感染及氧化胁迫的响应^[24]。元宝槭树叶中分离的多种黄酮苷(如槲皮素苷)具有清除自由基、抑制脂质过氧化的功能^[22],这与野生环境中紫外线较强、病原菌压力大的特性相符^[28]。野生群体中 *N*-乙酰-*L*-天冬氨酸(神经保护标志物)的高表达,暗示其可能参与植物对逆境胁迫的响应机制。虽然该物质在植物中的功能研究较少,但类比三七中非精氨酸(如三七素)的神经保护作用^[28],推测其可能通过调控细胞渗透压或信号转导增强抗逆性,如在干旱或盐胁迫下维持细胞稳态^[27]。

野生鸟巢蕨在类黄酮代谢通路中表现出显著的富集,这可能与其在自然环境中的抗氧化防御需求密切相关^[24]。黄酮和黄酮醇类的富集因子数量最大且富集显著性水平(*P* 值)最低,共注释到代谢物 10 个(包含 7 个差异代谢物),这进一步强调了黄酮和黄酮醇生物合成途径在野生与栽培鸟巢蕨代谢分化中的核心地位。黄酮类化合物的生物合成受到多种因素调控,包括光照、温度、激素等,人工栽培环境与野生环境的差异可能显著影响了该途径

中相关基因的表达和酶活性,从而导致黄酮类物质含量的变化^[28-29]。ABC 转运蛋白通路注释到 10 个代谢物(6 个差异代谢物),该通路代谢物的跨膜运输和细胞内稳态调节密切相关^[30-31],其差异富集可能反映了野生和栽培鸟巢蕨在物质运输和细胞调控机制上的不同,这种差异可能与植物对环境的适应以及次生代谢产物的积累和分布有关^[32-33]。氨基酸生物合成通路注释到 6 个代谢物(含 4 个差异代谢物)。氨基酸作为蛋白质合成的基本单位,同时也参与多种生物活性物质的合成^[34],其代谢途径的变化可能与鸟巢蕨的生长发育、抗逆性以及次生代谢产物的合成密切相关^[35]。在人工栽培条件下,营养供应和生长环境的改变可能影响了氨基酸代谢相关基因的表达和代谢流的分配,进而导致氨基酸及其衍生物含量的变化。

综上所述,笔者运用代谢组学技术,系统地比较了野生与栽培鸟巢蕨的代谢物差异,共筛选出 326 个差异代谢物,主要涉及莽草酸及苯丙酸类、生物碱类和萜类等关键次生代谢产物,表明人工栽培显著改变了鸟巢蕨的代谢谱,导致黄酮类和小肽类物质上调,脂肪酸代谢增强,而野生样本则呈现黄酮类物质的特异性富集。多元统计分析和模型验

证实了两组样本间存在显著的代谢差异,代谢物相关性分析揭示了复杂的代谢调控网络,KEGG 通路富集分析确定了黄酮和黄酮醇生物合成途径等多条关键代谢通路在代谢差异中的重要作用。研究结果不仅为鸟巢蕨的人工栽培优化提供了理论依据,有助于通过调控栽培环境来定向改变鸟巢蕨的代谢产物组成,提高目标活性成分的含量;而且也为鸟巢蕨活性成分开发及药用价值评估提供了重要的代谢组学数据支持,为后续深入研究其药理活性和开发相关药物奠定了基础。此外,笔者还为蕨类植物代谢调控机制的深入研究提供了范例,未来研究可进一步结合转录组学、蛋白质组学和代谢流分析等多组学技术,全面解析鸟巢蕨代谢差异的分子调控机制,并探索关键代谢物在医药、农业和生态等领域的潜在应用。

参考文献

- [1] 杜高齐,孟静,胡本湘,等.鸟巢蕨孢子体试管外诱导与移栽基质筛选[J].湖南农业科学,2021(12):9-12.
- [2] 康亚兰,裴瑾,蔡文龙,等.药用植物黄酮类化合物代谢合成途径及相关功能基因的研究进展[J].中草药,2014,45(9):1336-1341.
- [3] 孟祥才,孟兆平,由亚非,等.基于植物逆境生理生态的栽培药材质量提升途径的探讨[J].中国实验方剂学杂志,2024,30(12):203-208.
- [4] 姚银安,祖艳群,李元.紫外线 B 辐射与植物体内酚类次生代谢的关系[J].植物生理学通讯,2003(2):179-184.
- [5] 刘晓海,茹月蓉,张雪春,等.103 种药食两用植物化学成分分析及功能活性评价[J].中国食品学报,2024,24(8):385-402.
- [6] 王亚鹏,袁长胜,钱锦秀,等.野生与栽培中药材品质对比的研究进展与相关建议[J].中国实验方剂学杂志,2024,30(1):1-20.
- [7] 高丽君,崔建华,刘风云,等.植物次生代谢物的应用和开发[J].生物学通报,2004,39(7):15-17.
- [8] 李彦,周晓东,楼浙辉,等.植物次生代谢产物及影响其积累的因素研究综述[J].江西林业科技,2012(3):54-60.
- [9] WANG L. Comparison of several character between *Glycine soja* and *Glycine max* and its utilization in soybean breeding[J]. Soybean Science, 2010, 29(4):575-579.
- [10] 梁晓华,肖敏丹,李学美,等.铁角蕨属与鸟巢蕨属 8 种植物的形态解剖特征研究[J].广东农业科学,2017,44(7):41-47.
- [11] 周宗贤,何洪源,赵霞,等.基于液相色谱-质谱联用法的食品代谢组学研究进展[J].食品与发酵工业,2023,49(22):348-356.
- [12] BONCAN D A T, TSANG S S K, LI C D, et al. Terpenes and terpenoids in plants: Interactions with environment and insects[J]. International journal of molecular sciences, 2020, 21(19):7382.
- [13] 刘贤青,罗杰.植物代谢组学技术研究进展[J].科技导报,2015,33(16):33-38.
- [14] 阿基业.代谢组学数据处理方法:主成分分析[J].中国临床药理学与治疗学,2010,15(5):481-489.
- [15] 郭忠会,郑雪莹,梁洁,等. UPLC-Q-TOF/MS 技术结合 UNIFI 平台快速鉴定鸡骨草化学成分[J].中国药房,2022,33(23):2852-2857.
- [16] 刘诚军.基于化学成分分析与代谢组学的鸡骨草抗非酒精性脂肪肝病作用机制与药效物质初探[D].南宁:广西师范大学,2024.
- [17] 秦艳,尹建兵,杜冬生,等.中药紫花地丁黄酮碳苷类化学成分的高效液相色谱-电喷雾离子源-四极杆飞行时间串联质谱研究[J].分析测试学报,2017,36(1):9-17.
- [18] CAO H, CHAI T T, WANG X, et al. Phytochemicals from fern species: Potential for medicine applications. [J]. Phytochemistry Reviews, 2017, 16(3):379-440.
- [19] BAJRACHARYA G B, BAJRACHARYA B. A comprehensive review on Nepalese wild vegetable food ferns[J]. Heliyon, 2022, 8(11):e11687.
- [20] SIREESHA B, REDDY B V, BASHA S. A review on pharmacological activities of alkaloids[J]. World Journal of Current Medical and Pharmaceutical Research, 2019, 1(6):230-234.
- [21] SZYPUŁA W J, PIETROSIUK A. Biology, phytochemistry, pharmacology, and biotechnology of European ferns, club mosses, and horsetails: A review[J]. Medicinal Plants, 2021(2):605-660.
- [22] 延玺,刘会青,邹永青,等.黄酮类化合物生理活性及合成研究进展[J].有机化学,2008(9):1534-1544.
- [23] 谢百波,许福泉,李良波,等.元宝槭树叶中的黄酮苷[J].云南植物研究,2005(3):232-234.
- [24] 赵熙,赵洋,杨培迪,等.茶树种质资源汝城白毛茶的代谢物差异研究[J].热带作物学报,2023,44(1):83-91.
- [25] 葛诗蓓,张学宁,韩文炎,等.植物类黄酮的生物合成及其抗逆作用机制研究进展[J].园艺学报,2023,50(1):209-224.
- [26] DONG N Q, LIN H X. Contribution of phenylpropanoid metabolism to plant development and plant - environment interactions[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2021, 63(1):180-209.
- [27] SHI Y S, YANG L, YU M F, et al. Seasonal variation influences flavonoid biosynthesis path and content, and antioxidant activity of metabolites in *Tetrastigma hemsleyanum* Diels and Gilg. [J]. PloS One, 2022, 17(4):e0265954.
- [28] 刘俊羽,杨帆,毛爽,等.植物脂质应答逆境胁迫生理功能的研究进展[J].生物工程学报,2021,37(8):2658-2667.
- [29] 王莹,褚扬,李伟,等.三七中皂苷成分及其药理作用的研究进展[J].中草药,2015,46(9):1381-1392.
- [30] 马晓云,冯梦楠,王强,等.植物激素信号通路参与调控黄花草花蕾大小的作用机制[J].生物工程学报,2024,40(10):3629-3648.
- [31] 刘艳青,赵永芳. ABC 转运蛋白结构与转运机制的研究进展[J].生命科学,2017,29(3):223-229.
- [32] 赵胡,李裕红.植物 ABC 转运蛋白研究综述[J].海峡科学,2012(2):13-16.
- [33] 王洪荣,季昀.氨基酸的生物活性及其营养调控功能的研究进展[J].动物营养学报,2013,25(3):447-457.
- [34] MIRIAM T, PEDRO A D, MARTA C. Oncogenic regulation of tumor metabolic reprogramming[J]. Oncotarget, 2016, 7(38):62726-62753.
- [35] WU F M, SUN C L, ZHU Z Y, et al. A multiprotein regulatory module, MED16 - MBR1&2, controls MED25 homeostasis during jasmonate signaling[J]. Nature Communications, 2025, 16(1):772.