

## 茉莉酸甲酯处理对天麻中天麻素和巴利森苷 E 生物合成关键基因的影响

陈 丽<sup>1,3</sup>, 刘祥宇<sup>1,3</sup>, 何元峰<sup>4</sup>, 向贵生<sup>3</sup>, 刀莉萍<sup>1,3</sup>, 田孟华<sup>5\*</sup>, 郝 冰<sup>1,2,3\*</sup>

1. 云南农业大学农学与生物技术学院, 云南 昆明 650201
2. 云南农业大学烟草学院, 云南 昆明 650201
3. 云南农业大学西南中药材种质创新与利用国家地方联合工程研究中心, 云南 昆明 650201
4. 南京农业大学中药材研究所, 江苏 南京 210095
5. 昭通天麻研究院, 云南 昭通 657000

**摘要:** **目的** 基于茉莉酸甲酯 (methyl jasmonate, MeJA) 处理下的天麻 *Gastrodia elata* 比较转录组测序, 筛选与天麻素及巴利森苷 E 化合物生物合成相关的关键酶基因。**方法** 以箭麻和共生白头麻为实验材料, 采用不同浓度 (100~500  $\mu\text{mol/L}$ ) MeJA 喷施处理不同时间 (0~72 h), 采用 HPLC 对天麻素和巴利森苷 E 的含量变化进行测定, 对最佳 MeJA 处理条件下的样品进行转录组和代谢组联合分析, 挖掘巴利森苷 E 生物合成途径的关键基因。**结果** 在 300  $\mu\text{mol/L}$  MeJA 处理 48 h 后, 2 个目标化合物含量均显著提升, 其中巴利森苷 E 由初始的 0.21 mg/g 显著增至 0.61 mg/g, 提升 2.90 倍, 故选定该处理条件进行转录组分析。测序共获得 432.79 Gb Clean Data, 检测到 18 886 个表达基因, 含 2 389 个新基因。差异分析共筛选出 5 704 个差异基因, 其中 2 635 个上调、3 069 个下调。KEGG 富集显示差异基因表达主要集中于苯丙素生物合成、植物信号转导等次生代谢相关通路。通过表达模式与化合物积累关联分析及同源比对, 筛选出可能参与巴利森苷 E 生物合成途径中关键基因 6 条, 糖基转移酶基因 (*GeUGT*)、柠檬酰辅酶 A 合成酶基因 (*GeCCS*) 和酰基转移酶基因 (*GeBAHD*) 各 2 条。**结论** 证实 MeJA 能有效调控天麻次生代谢, 并筛选出与天麻素及巴利森苷 E 生物合成可能相关的候选基因 (*GeUGTs*、*GeCCSs*、*GeBAHDs*), 为完整解析这些关键活性成分的生物合成途径奠定了分子基础。

**关键词:** 天麻; 巴利森苷 E; 茉莉酸甲酯; 天麻素; 组学分析; 生物合成

中图分类号: R283 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2026)06-2302-14

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2026.06.024

## Effects of methyl jasmonate treatment on key genes in biosynthesis of gastrodin and parishin E in *Gastrodia elata*

CHEN Li<sup>1,3</sup>, LIU Xiangyu<sup>1,3</sup>, HE Yuanfeng<sup>4</sup>, XIANG Guisheng<sup>3</sup>, DAO Liping<sup>1,3</sup>, TIAN Menghua<sup>5</sup>, HAO Bing<sup>1,2,3</sup>

1. College of Agronomy and Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China
2. College of Tobacco Science, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China
3. National and Local Joint Engineering Research Center for Germplasm Innovation and Utilization of Chinese Medicinal Materials in Southwest China, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China
4. Institute of Chinese Medicinal Materials, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China
5. Zhaotong *Gastrodia Elata* Research Institute, Zhaotong 657000, China

**Abstract: Objective** This study aimed to screen key enzyme genes associated with the biosynthesis of gastrodin and parishin E in *Gastrodia elata*. Through comparative transcriptome sequencing following methyl jasmonate (MeJA) treatment. **Methods** Using both the corm (MTE and the symbiotic tuber (IMTC) as experimental materials, different concentrations (100—500  $\mu\text{mol/L}$ ) of MeJA were sprayed for varying durations (0—72 h). The content changes of gastrodin and parishins E were determined by HPLC. Transcriptomic and metabolomic analyses were performed on samples treated under the optimal MeJA conditions to mine key genes in the parishin E biosynthetic pathway. **Results** After 48 h of treatment with 300  $\mu\text{mol/L}$  MeJA, the contents of all six target compounds were

收稿日期: 2025-11-02

基金项目: 云南省科技厅基础研究专项 (202201AT070274)

作者简介: 陈 丽, 硕士研究生, 研究方向为药用植物合成生物学。E-mail: 2728809640@qq.com

\*通信作者: 郝 冰, 教授, 博士生导师, 主要从事药用植物合成生物学的研究工作。E-mail: Bing.hao@hotmail.com

田孟华, 高级工程师, 主要从事天麻种质资源保护与开发利用, E-mail: tianmenghua@126.com

significantly increased. Specifically, the content of parishin E increased from 0.21 mg/g to 0.61 mg/g, representing an approximately 2.90-fold enhancement. Transcriptome sequencing generated 432.79 Gb of Clean Data and identified 18 886 expressed genes, including 2 389 novel genes. Differential expression analysis revealed 5 704 differentially expressed genes, with 2 635 up-regulated and 3 069 down-regulated. KEGG enrichment analysis showed significant enrichment in phenylpropanoid biosynthesis, plant signal transduction, and other secondary metabolism-related pathways. Through integrated analysis of expression patterns and compound accumulation trends, along with homology comparison, we identified two glycosyltransferase genes *GeUGT*, two citrate-CoA synthetase genes *GeCCS*, and two acyltransferase genes *GeBAHD* potentially involved in parishin E biosynthesis. **Conclusion** This study demonstrates that MeJA effectively regulates secondary metabolism in *G. elata* and identifies candidate genes (*GeUGTs*, *GeCCSs*, *GeBAHDs*) potentially associated with the biosynthesis of gastrodin and parishin E, providing a molecular foundation for elucidating the complete biosynthetic pathways of these key active compounds.

**Key words:** *Gastrodia elata* Bl.; parishin E; methyl jasmonate; gastrodin; omics analysis; biosynthesis

天麻 *Gastrodia elata* Bl. 又名赤箭、定风草等，是兰科 (Orchidaceae) 天麻属 *Gastrodia* L. 多年生草本植物，是我国传统的名贵中药材，有息风止痉、平抑肝阳、祛风通络等功效，临床常用于治疗肝风内动、惊痫抽搐、头痛眩晕、肢体麻木等症<sup>[1-3]</sup>。目前，已从天麻块茎中鉴定出 200 多种化学成分<sup>[4]</sup>，主要包括多酚类、有机酸类、多糖类及核苷酸类<sup>[5-6]</sup>，其中天麻素与巴利森苷 E 被视为其主要的活性成分<sup>[7]</sup>。天麻素又名天麻苷，其化学名为 4-羟甲基苯基- $\beta$ -D-吡喃葡萄糖苷 (C<sub>13</sub>H<sub>18</sub>O<sub>7</sub>)，为无色针状结晶，是天麻中含量最高的有效单体成分<sup>[8]</sup>。研究表明，天麻素能够增加心脑血管血流量、改善血管顺应性、降低外周阻力、发挥温和降压作用，并对心肌细胞和脑组织具有保护活性<sup>[9]</sup>。此外其还具备镇静、催眠、镇痛及免疫调节等功能，在临床上广泛用于治疗心脑血管疾病及相关神经系统症状，疗效显著，且无明显不良反应<sup>[10]</sup>。巴利森苷 E 化合物是一类结构复杂的多酚类及其衍生物，常由 1 分子柠檬酸与 1 分子天麻素基团缩合而成。研究表明，其具有多种药理活性，包括抗癫痫活性<sup>[11]</sup>，发挥关键抗抑郁作用<sup>[12]</sup>，姜制加工可提高其含量，从而增强神经保护作用<sup>[13]</sup>、促血管生成作用<sup>[14]</sup>，以及改善记忆、抗衰老、抗肿瘤等多种药理活性<sup>[15]</sup>。目前天麻入药主要依赖天麻素，但其生物利用度低，难以透过血脑屏障，临床需大剂量用药，易导致耐受问题<sup>[16]</sup>。而巴利森苷类成分则展现出更好的开发前景，其在药材中含量更高，并可作为前体药物在体内转化为天麻素<sup>[17-18]</sup>，从而改善其药动学特性，延长作用时间<sup>[19]</sup>。

随着合成生物学的发展，许多药用植物次生代谢物已能够借助微生物进行合成。天麻素和巴利森苷类化合物作为天麻的重要的活性成分<sup>[20]</sup>，目前，

天麻素的生物合成路径已较为明确，然而在天麻中负责合成天麻素的糖基转移酶基因尚未被鉴定。另一方面，巴利森苷 E 的获取主要依赖于植物提取和化学合成 2 种方式，提取产量低，且可能伴随一定的环境问题。因此，开发巴利森苷 E 化合物的生物合成路线具有重要意义。但目前，巴利森苷 E 的合成路径仍未明确，相关关键酶基因也尚未被发现。在天麻素的生物合成途径中，关键步骤是对羟基苯甲醇与尿苷二磷酸葡萄糖 (uridine diphosphate glucose, UDPG) 在 UGT 糖基转移酶作用下发生的糖基化反应。巴利森苷 E 是由天麻素及其衍生物与柠檬酸在羧基位点酯化形成的多酚类成分，其研究目前主要集中于化学结构、提取制备、稳定性及酶促转化方面<sup>[20]</sup>。生物合成中负责催化天麻素与柠檬酸之间酯键形成、从而组装巴利森苷 E 核心骨架的关键合成酶迄今尚未被发现。目前巴利森苷 E 生物合成研究仍存在以下关键空白：(1) 关键合成酶未知，尚未鉴定出能催化天麻素与柠檬酸缩合形成巴利森苷 E 的酰基转移酶；(2) 完整通路不明，从初级代谢到多种巴利森苷同系物的完整生物合成路径及调控机制尚未解析；(3) 合成生物学应用缺失，路径不明确限制了合成生物学策略在微生物中异源合成巴利森苷 E 的探索。

茉莉酸甲酯 (methyl jasmonate, MeJA) 是调控植物次生代谢的关键信号分子，能够通过信号转导途径激活或抑制特定转录因子，进而调控次生代谢相关酶基因的表达与活性，最终调控次生代谢产物的合成<sup>[21]</sup>。目前在兰科植物研究中，关于 MeJA 的研究主要集中在其作为内源性香气成分的生物合成途径<sup>[22-23]</sup>，外源施加 MeJA 以诱导特定化合物合成的研究已在兰科部分属中取得进展：在铁皮石斛 *Dendrobium officinale* Kimura & Migo 中，MeJA 诱导能显著促进芳樟醇合酶基因 (*DoLIS*) 的表达，从而

促进芳樟醇的合成<sup>[24]</sup>。在白及 *Bletilla striata* Rchb. f. 中 MeJA 能显著提高总酚及对羟基苯甲醇的含量, 并诱导苯丙氨酸解氨酶基因家族成员的表达<sup>[25]</sup>。相比之下, 关于外源 MeJA 处理对天麻属植物次生代谢物影响的研究尚无报道。本研究首次发现, MeJA 处理能显著促进天麻中天麻素及巴利森苷 E 成分的积累, 这一现象提示其可能通过转录调控激活相关合成途径。为验证这一假设并挖掘其中关键基因, 本研究在对 MeJA 诱导条件进行优化的基础上, 选取 300  $\mu\text{mol/L}$  MeJA 处理不同时间点的天麻进行转录组测序, 通过系统分析差异表达基因, 揭示 MeJA 的转录调控网络, 筛选出可能参与天麻素与巴利森苷 E 生物合成的关键候选基因, 为阐明其合成机制及药材品质改良提供理论依据。

## 1 材料与试剂

### 1.1 材料

以箭麻和共生白头麻为材料, 为人工栽培的‘滇乌一号’品种, 采集于云南省昆明市禄劝彝族自治县, 经中国科学院昆明植物研究所何俊研究员鉴定其为天麻 *G. elata* Bl.。

### 1.2 试剂

MeJA (批号 39924-52-2, 质量分数 $\geq 95\%$ ) 购自 Sigma-Aldrich 公司; 对照品天麻素 (批号 2024DC125, 质量分数 $\geq 98\%$ ) 和巴利森苷 E (批号 2025DC122, 质量分数 $\geq 98\%$ ) 购自云南西力生物技术股份有限公司; 反转录试剂盒 (PrimeScript<sup>TM</sup> RT reagent Kit with gDNA Eraser) 购自宝生物工程 (大连) 有限公司; RNA 提取试剂盒 (HiPure HP Plant RNA Mini Kit) 购自广州美基生物科技有限公司; qPCR 试剂盒 (ChamQ<sup>TM</sup> Universal SYBR QpcrMaster Mix) 购自南京诺唯赞生物科技股份有限公司; 其他试剂 (分析纯) 均购于百泰克公司和北京化工厂。

## 2 方法

### 2.1 MeJA 溶液配制与样品处理

**2.1.1 MeJA 溶液的配制** 取 MeJA 原液, 以 5% 乙醇水溶液为溶剂进行稀释, 分别配制成浓度为 100、200、300、400 及 500  $\mu\text{mol/L}$  的 MeJA 溶液, 4  $^{\circ}\text{C}$  保存备用。

**2.1.2 MeJA 处理与样品采集** 采用喷施的方法对箭麻皮层 (mature epidermis, MTE) 及共生白头麻横切 (immature cross-section, IMTC) 进行外源 MeJA 处理, 实验设置上述 5 个浓度梯度, 并以等量 5%

乙醇水溶液作为对照 (CK)。于处理后 0、12、24、48、72 h 采集样品, 迅速放入液氮中备用, 每个处理设置 3 个生物学重复。

### 2.2 天麻素和巴利森苷 E 的测定

**2.2.1 对照品溶液的制备** 分别称取 2 mg 天麻素和巴利森苷 E 对照品, 精密称定, 加入水溶解并定容制成对照品溶液, 溶液配制后各对照品质量浓度分别为 0.200、0.190 mg/mL, 置于 4  $^{\circ}\text{C}$  冰箱保存备用。

**2.2.2 供试品溶液的制备** 取鲜样加入液氮研磨, 称取 1 g 样品, 随后加入 10 mL 甲醇, 静置过夜后超声 1 h, 12 000 r/min 离心 15 min, 取上清经 0.22  $\mu\text{m}$  滤膜滤过后, 转移至 2 mL 棕色液相瓶中, 即得供试品溶液。

**2.2.3 色谱条件** 色谱柱为 InterSustain AQ-C<sub>18</sub> (250 mm $\times$ 4.6 mm, 5  $\mu\text{m}$ ), 柱温 30  $^{\circ}\text{C}$ , 紫外吸收波长为 220 nm, 流动相为 0.01% 甲酸溶液 (A) - 乙腈 (B)。梯度洗脱: 0~8 min, 99%~95% A; 8~15 min, 95%~90% A; 15~20 min, 90%~80% A; 20~25 min, 80%~75% A; 25~30 min, 75%~70% A; 30~35 min, 70%~55% A; 35~45 min, 55%~10% A; 45~45.01 min, 10%~99% A。体积流量 0.6 mL/min。进样量 10  $\mu\text{L}$ 。

**2.2.4 线性方程** 分别取天麻素和巴利森苷 E 对照品用水溶液溶解, 按照比例稀释后制成含天麻素和巴利森苷 E 质量浓度分别为 12.500、25.000、50.000、100.000、200.000  $\mu\text{g/mL}$  的对照品溶液, 分别取 10  $\mu\text{L}$  不同质量浓度的对照品溶液, 按照色谱条件测定, 以样品进样含量为横坐标 ( $X$ ), 吸收峰峰面积为纵坐标 ( $Y$ ), 绘制标准曲线方程, 得到天麻素的标准曲线方程为  $Y=28\ 648\ 200 X-19\ 248.9$ , 线性范围 0.125~2.000  $\mu\text{g/mL}$ ,  $R^2$  值为 0.999, 巴利森苷 E 的标准曲线方程为  $Y=23\ 154\ 900 X-2\ 256.90$ , 线性范围 0.125~2.000  $\mu\text{g/mL}$ ,  $R^2$  值为 0.999。

**2.2.5 精密度、稳定性、重复性、加样回收率试验<sup>[20]</sup>** 取 MTE、IMTC 2 部分进行检测。精密度试验中 MTE 中天麻素和巴利森苷 E 峰面积的 RSD 分别为 1.040%、1.050%, IMTC 中天麻素和巴利森苷 E 峰面积的 RSD 分别为 1.220%、1.180%。稳定性试验中, MTE 中天麻素和巴利森苷 E 峰面积的 RSD 分别为 2.730%、1.340%, IMTC 中天麻素和巴利森苷 E 峰面积的 RSD 分别为 3.210%、2.070%。重复性试验中, MTE 中天麻素和巴利森苷 E 质量分数的

RSD 分别为 6.440%、4.160%，IMTC 中天麻素和巴利森苷 E 质量分数的 RSD 分别为 5.260%、3.580%。加样回收率试验中，MTE 中天麻素和巴利森苷 E 平均加样回收率分别为 106.840%、99.620%，RSD 值分别为 6.130%、4.850%，IMTC 中天麻素和巴利森苷 E 平均加样回收率分别为 98.500%、101.200%，RSD 值分别为 4.210%、4.480%。

**2.2.6 样品的测定** 分别于 0~72 h 采集 MTE 与 IMTC 样品，取样后迅速置于液氮中速冻，随后转移至 -80 °C 超低温冰箱保存，用于含量验证分析及后续转录组测序分析。处理好的样品采用 HPLC 测定其天麻素和巴利森苷 E 的含量。

### 2.3 天麻转录组测序与分析

取经 300 μmol/L MeJA 溶液处理 (M 处理) 及用 5% 乙醇水溶液作为对照 (CK) 处理 0、6、12、24、48、72 h 的 MTE 和 IMTC 样品用于转录组测序。取样后，样品根据“材料-处理-时间”规则进行命名，例如“JM-M-6 h”代表 MTE 经 MeJA 处理 6 h 后的样品，“JM-CK-6 h”代表 MTE 经对照溶液处理 6 h 后的样品，以此类推，用于转录组测序。使用 Trizol Kit 试剂 (美国 Promega 公司) 提取样品总 RNA，分别检测其纯度和完整性，经检测合格后，委托天津诺禾致源科技有限公司完成转录组文库构建、测序及数据分析。使用 SkrTools (version 1.0) 计算测序产生的原始数据，通过 Trimmomatic (v0.39) 和 RiboDetector (v0.2.4) 过滤原始序列与去除原始数据中的 rRNA 序列后<sup>[26-27]</sup>，获得高质量的 clean reads；基于天麻全基因组的编码序列<sup>[28]</sup>，使用 Salmon 软件计算基因的表达式<sup>[29]</sup>；使用 DIAMOND v2.1.9 将 21 956 条基因与本地 Nr、KEGG、KOG、TrEMBL 和 SwissProt 等数据库进行比对<sup>[30]</sup>，使用 Pfamscan v1.6 程序 ([https://github.com/aziele/pfam\\_scan](https://github.com/aziele/pfam_scan)) 将所有基因注释到 Pfam 数据库 (<http://ftp.ebi.ac.uk/pub/databases/Pfam/>) ( $E$  值  $< 1 \times 10^{-5}$ )，使用 DESeq2 进行差异表达分析，筛选  $\log_2[\text{fold change}] > 1$  和 false  $P$  值  $< 0.5$  的基因为差异表达基因。

### 2.4 天麻素、巴利森苷 E 化合物生物合成相关基因的挖掘

为系统筛选参与天麻素与巴利森苷 E 化合物生物合成的候选基因，基于不同时间点的转录组数据开展了差异基因表达分析。首先，基于京都基因与基因组百科全书 (Kyoto encyclopedia of genes and genomes, KEGG) 对转录组进行功能注释，并归类到对应的代

谢通路模块，进一步结合不同时间点 MeJA 处理的基因表达数据与天麻素和巴利森苷 E 化合物含量动态变化，筛选表达模式与成分积累趋势显著相关的代谢模块。再基于已报道的阳性基因对筛选区域中的基因做进化关系分析，例如能够催化类似糖基化反应的阳性基因序列，包括红景天 *Rhodiola rosea* L. 中的 *RrUGT3*、拟南芥 *Arabidopsis thaliana* Heynh. 中的 *AtUGT*、蛇根木 *Rauvolfia serpentina* Benth. ex Kurz 中的 *AsUGT* 以及木蓝 *Indigofera tinctoria* L. 中的 *ItUGT2* 等以及能够催化酸乙酰化成酯的阳性基因序列，包括拟南芥 *Arabidopsis thaliana* Heynh. 中的 *AtDCF*、*AtASFT* 和 *AtHHT* 催化 16-羟基棕榈酸和阿魏酰 CoA 生成阿魏酸脂。初步鉴定潜在合成相关基因。为直观展示候选基因表达模式，使用 TBtools 软件中的 Text Block Extract 工具从转录组数据中提取出 FPKM 表达量，绘制表达量热图。所有筛选出的候选基因均通过实时荧光定量 PCR (qRT-PCR) 进行表达验证。

### 2.5 qRT-PCR 检测

以 MTE、IMTC 的 cDNA 为 qRT-PCR 模板，以  $\beta$ -actin 为内参基因<sup>[31]</sup>。qRT-PCR 使用候选基因特异性引物 (表 1)，反应体系：SYBR 混合物 10 μL，引物各 0.4 μL，cDNA 模板 1 μL (反转录后稀释至 20 倍)，加 ddH<sub>2</sub>O 补到总反应体系 20 μL。反应程序为：95 °C、1 min 预变性；95 °C、10 s 变性，60 °C、30 s 退火，40 个循环；在此程序后增加 95 °C、15 s，60 °C、1 min，95 °C、15 s 反应程序并收集荧光信号获得溶解曲线，用  $2^{-\Delta\Delta C_t}$  法计算相对表达量。

表 1 候选基因荧光定量引物

Table 1 Primers for quantitative real-time PCR of candidate genes

引物名称	引物序列 (5'-3')
<i>GeUGT2-F</i>	TCCCCCTTTCAGACATTCCC
<i>GeUGT2-R</i>	GGAGGATTGGAGGGTGTGAA
<i>GeUGT4-F</i>	AGAAGGCCAGAGAGCTTCAG
<i>GeUGT4-R</i>	AGAGCCATCTACACACGCTT
<i>GeCCS3-F</i>	GAAGGTGTTCCAGAGTCGGA
<i>GeCCS3-R</i>	ACCAGCTTGAATCCCCTCAA
<i>GeCCS4-F</i>	GGAGAATTGGATGACACGGC
<i>GeCCS4-R</i>	ACTTAAGGGGAGGCACTGGTC
<i>GeBAHD1-F</i>	TCGAGATTCTCTCCGCCTTC
<i>GeBAHD1-R</i>	GCACTGACGATGCAGATGAG
<i>GeBAHD6-F</i>	CCTTCCTTCCCTCACATCGA
<i>GeBAHD6-R</i>	GTGCGGGTGATGGTGAAAAT
$\beta$ -actin-F	GGGGATGAAGCACAGTCCAA
$\beta$ -actin-R	GCCGTGGTTGTGAAGGAGTA

### 3 结果与分析

#### 3.1 外源 MeJA 处理下天麻素和巴利森苷 E 含量变化

为确定 MeJA 诱导天麻次生代谢合成的最佳条件，本研究分析了不同浓度 MeJA (100~500  $\mu\text{mol/L}$ ) 处理下天麻素和巴利森苷 E 的含量动态变化 (图 1)。结果显示，200~400  $\mu\text{mol/L}$  MeJA 均可显著诱导这些化合物积累，其中 300  $\mu\text{mol/L}$  MeJA 在处理 72 h 后仍使化合物含量高于初始水平，表现出持续而稳定的诱导效应，因此被选作后续转录组机制研究的最佳浓度。当浓度提高至 500  $\mu\text{mol/L}$  时，所有化合物含量均下降，表明该浓度已对次生代谢产物的积累产生抑制作用，可作为本实验体系中 MeJA 有效诱导的浓度上限。

为探究 MeJA 对天麻不同组织次生代谢的调控作用，本研究分析了 300  $\mu\text{mol/L}$  MeJA 处理下 MTE 和 IMTC 中天麻素和巴利森苷 E 的含量变化。结果表明，MeJA 的诱导效应具有显著组织特异性 (图 2)。在 MTE 中，天麻素和巴利森苷 E 化合物均呈现双峰式积累动态，且第一次峰值出现时间 (6 h 和 12 h) 存在差异，而第 2 次积累高峰均集中于 48 h。相比之下，在 IMTC 中，天麻素和巴利森苷 E 均表现出同步且剧烈的双峰积累模式，第 1 次和第 2 次峰值分别统一出现在 6 h 和 48 h。总体而言，2 个部位对 MeJA 的响应强度依次为 IMTC > MTE。

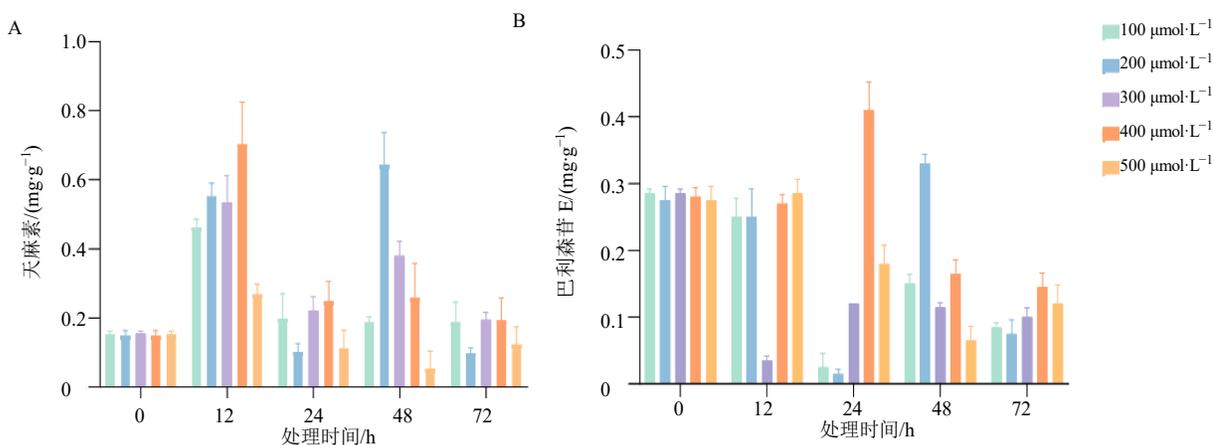


图 1 不同浓度 MeJA 处理后天麻素 (A) 和巴利森苷 E (B) 含量

Fig. 1 Diagram of contents of gastrodin (A) and parishin E (B) after treatment with different concentrations of MeJA

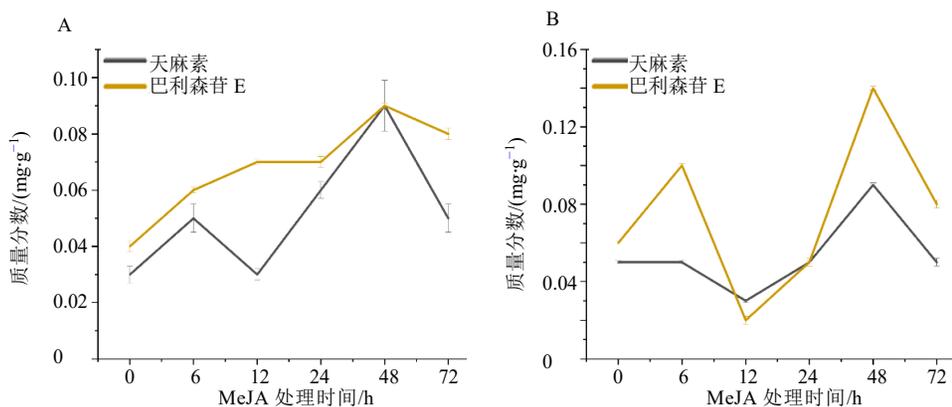


图 2 MTE (A) 和 IMTC (B) 中天麻素和巴利森苷 E 的含量变化趋势

Fig. 2 HPLC quantitative analysis and content change trends of gastrodin (A) and parishin E (B) in MTE and IMTC

300  $\mu\text{mol/L}$  MeJA 处理 48 h 后，天麻不同部位的主要化合物含量呈现显著变化 (图 3)。在 MTE 中，巴利森苷 E 和天麻素的增幅极大，分别达到初

始水平的 2.90、2.70 倍。在 IMTC 中，对 MeJA 响应更为强烈，巴利森苷 E 的积累最为突出，达到初始水平的 3.89 倍。

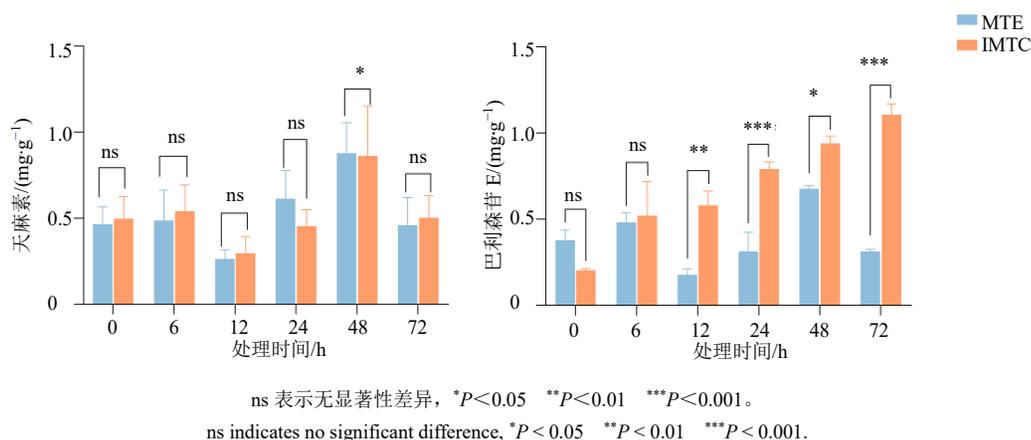


图3 300 μmol/L MeJA 处理下 MTE 与 IMTC 中天麻素和巴利森苷 E 含量比较分析

Fig. 3 Comparative analysis of contents of gastrodin and parishin E in MTE and IMTC under 300 μmol/L MeJA treatment

### 3.2 天麻转录组测序与组装结果

用 Illumina novaseq xplus 平台进行 MTE 与 IMTC 转录组的高通量测序, 共获得 432.79 Gb 高质量数据 (clean data), 各样本数据量均高于 5.87 Gb, 且 Q<sub>30</sub> 碱基百分比均大于 96.13%, 表明测序质量可靠, 适于后续分析 (表 2)。原始数据已提交至国家生物信息中心 (China National Center For Bionformation, NGDC), 登录号: PRJCA053927。

表 2 基因长度分布统计

Unigene 长度/bp	数量	占总数比例/%
<200	252	1.15
200~500	3 836	17.47
500~1 000	4 227	19.25
1 000~2 000	5 953	27.11
>2 000	7 688	35.02
总条量	21 956	100.00
总长度	421 322	
N <sub>50</sub> 长度	30 586	
N <sub>90</sub> 长度	23 292	
平均长度	1 918	

### 3.3 基因功能注释

基于已发表的天麻全基因组测序结果, 对获得的 21 956 条基因进行了功能注释, 共注释到 17 428 条基因, 注释率为 79.39%。京都基因与基因组百科全书 (Kyoto encyclopedia of genes and genomes, KEGG)、真核生物直系同源蛋白数据库 (clusters of orthologous groups for eukaryotic complete genomes, KOG)、非冗余蛋白质数据库 (non-redundant protein database, Nr)、蛋白质序列数据库 (Translated EMBL

nucleotide sequence data library, TrEMBL)、蛋白质序列数据库 (UniProtKB/Swiss-Prot, SwissProt)、蛋白质结构域家族数据库 (protein families database, Pfam)、KEGG 直系同源数据库 (KEGG orthology, KO) 和基因本体 (gene ontology, GO) 8 个数据库分别注释到了 17 191、16 061、17 388、17 367、12 614、13 791、6 949 和 11 947 条基因, 注释率分别为 98.64%、92.16%、99.77%、99.65%、72.38%、79.12%、39.87%和 68.55% (表 3)。

表 3 8 大数据库的注释结果

注释数据库	注释数量	注释百分比/%
KEGG	17 191	98.64
KOG	16 061	92.16
Nr	17 388	99.77
TrEMBL	17 367	99.65
SwissProt	12 614	72.38
Pfam	13 791	79.12
KO	6 949	39.87
GO	11 947	68.55
All	17 428	79.39
总计	21 956	

### 3.4 GO 功能富集分析

共有 21 956 条基因被注释到 GO 分类 (图 4), 其中, 样本基因数量在 1 000 条以上且功能在生物过程 (biological process, BP) 分类中主要聚集于细胞过程 (cellular process, 4 341 条); 在细胞组分 (cellular component, CC) 中主要聚集于细胞解剖结构 (cellular anatomical structure, 1 528 条); 而在分子功能 (molecular function, MF) 中

主要聚集于连接 (binding, 4 118 条) 和催化活性 (catalytic activity, 3 098 条)。

### 3.5 KEGG 代谢通路富集分析

通过比对, 在 KEGG 数据库中共有 8 990 条基因得到注释, 涉及到 5 条主通路: 细胞过程 (cellular

processes, C), 环境信息处理 (environmental information processing, E), 遗传信息处理 (genetic information processing, G), 代谢 (metabolism, M), 有机系统 (organismal systems, O); 25 条子通路。结果表明 (图 5), 全局与概述图谱 (Global and overview maps) 的

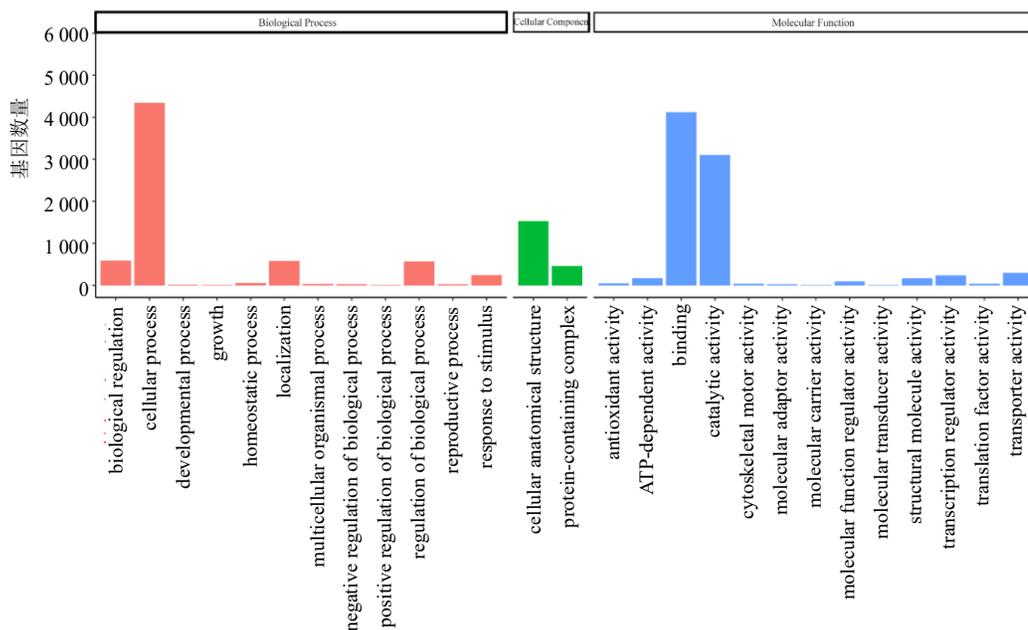
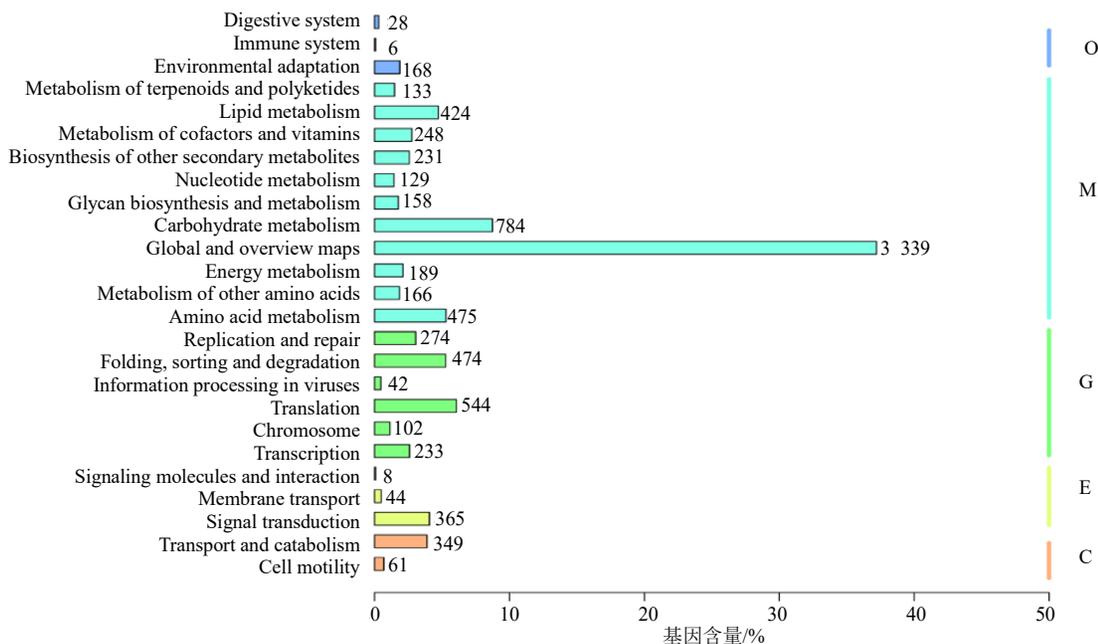


图 4 基因的 GO 分类结果

Fig. 4 GO classification results of genes



C-细胞过程; E-环境信息处理; G-遗传信息处理; O-生物体系统; M-新陈代谢。

C-cellular processes; E-environmental information processing; G-genetic information processing; O-organismal systems; M-metabolism.

图 5 基因的 KEGG 分类结果

Fig. 5 KEGG classification of assembled genes

最多,为333条;其次为碳水化合物代谢(carbohydrate metabolism)和翻译(translation),分别有784和544条;最少的是免疫系统(immune system),为6条。

### 3.6 差异表达基因的分析与鉴定

为解析 MeJA 对天麻转录组的动态调控,本研究根据  $FDR < 0.05$  且  $|\log_2FC| > 1$  的标准筛选差异表达基因,共筛选出 12 456 个差异基因(图 6),比较了各处理组与相应对照组的基因表达(表 4)。结果

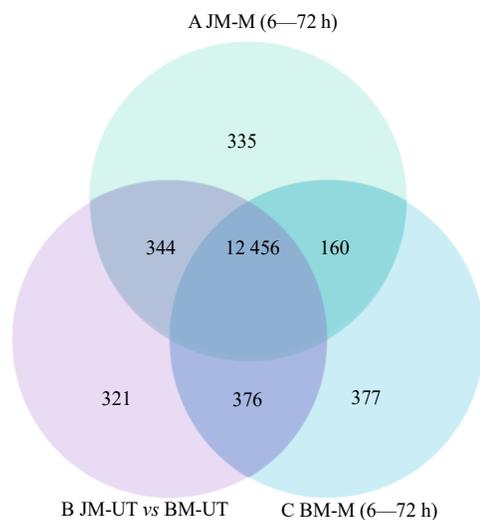


图 6 差异表达基因韦恩图

Fig. 6 Venn diagram of differentially expressed genes

表明, MeJA 在不同组织中引发了程度与模式各异的转录组重编程。MTE 对 MeJA 处理表现出强烈的早期响应,在处理 6 h 差异基因数量达到峰值(3 639 条),随后在 12 h 有所回落,并于 24 h 出现第 2 次响应高峰。在整个处理时间内, MTE 中上调基因数量普遍多于下调基因。相比之下, IMTC 的转录组响应较为和缓,差异基因总数显著低于 MTE,且随时间推移逐渐增加,在 72 h 达到峰值。同时, IMTC 中上调基因同样占主导地位。组织间本底差异分析发现,未处理的 MTE 与 IMTC 之间即存在大量差异表达基因(4 809 条)。经 MeJA 处理后,2 组织间的转录组差异持续维持在高位, MTE 中多数基因的表达水平仍显著高于 IMTC。说明本研究中 MeJA 处理下 MTE 中有更多的基因表达受到影响。

研究通过维恩图分析了天麻对 MeJA 响应的转录组特征,涉及 MTE 时间序列响应基因(A)、IMTC 时间序列响应基因(B)及组织本底差异基因(C)之间的关系。结果表明,天麻对 MeJA 的转录组响应可分为 3 个特征性模块。首先, A 和 B 集合中存在 160 个共有基因,构成了核心胁迫响应模块。这些基因在 2 个组织中均对 MeJA 响应,可能广泛参与茉莉酸信号传导及初级胁迫应答等保守生物过程。其次,组织特异性分析显示, MTE 与 IMTC 分别拥

表 4 差异表达基因分析

Table 4 Analysis of DEGs

比较组	差异基因表达数	上调差异基因表达数	下调差异基因表达数
JM-M 6 h vs JM-CK 6 h	3 639	2 087	1 552
JM-M 12 h vs JM-CK 12 h	2 228	1 065	1 163
JM-M 24 h vs JM-CK 24 h	3 618	1 749	1 869
JM-M 48 h vs JM-CK 48 h	3 245	1 852	1 393
JM-M 72 h vs JM-CK 72 h	2 426	1 376	1 050
BM-M 6 h vs BM-CK 6 h	684	413	271
BM-M 12 h vs BM-CK 12 h	448	242	206
BM-M 24 h vs BM-CK 24 h	1 055	540	515
BM-M 48 h vs BM-CK 48 h	1 169	680	489
BM-M 72 h vs BM-CK 72 h	1 259	587	672
JM-UT vs BM-UT	4 809	2 086	2 723
JM-M 6 h vs BM-M 6 h	5 129	2 749	2 380
JM-M 12 h vs BM-M 12 h	5 023	2 403	2 620
JM-M 24 h vs BM-M 24 h	3 966	1 853	2 113
JM-M 48 h vs BM-M 48 h	3 740	1 870	1 870
JM-M 72 h vs BM-M 72 h	3 864	1 907	1 957

JM-箭麻皮层; BM-共生白头麻横切; M-MeJA 处理; CK-对照处理; UT-未处理(0h); 图 10、11 同。

JM-mature Epidermis; BM-immature Cross-section; M-methyl jasmonate (MeJA) treatment; CK-control treatment; UT-untreated (0 h); Same as Fig.10, 11.

有 335 个和 377 个特异性响应基因。MTE 的特异性响应模块 (335 个基因) 可能编码调控天麻素和巴利森苷 E 合成的关键因子, 从转录组层面解释了 MTE 作为次生代谢主要场所的分子基础。此外, 组织本底差异基因 (C) 与诱导响应基因有广泛重叠: A 与 C 共享 344 个基因, B 与 C 共享 376 个基因。这表明, MeJA 诱导的转录组变化在很大程度上是对预先存在的组织本底差异的放大与修饰。该分析揭示了天麻对 MeJA 的响应由一个小的保守核心和大量组织特异性基因共同驱动, 其中 MTE 特异性表达的 335 个基因为其在次生代谢中的优势地位提供了关键线索。

### 3.7 差异表达基因的 GO 分类和富集分析

对关键比较组 (JM-M 48 h vs JM-CK 48 h) 的

差异表达基因进行 GO 功能富集分析 (图 7), MTE 响应 MeJA 分析表明, 差异基因显著富集在代谢过程的调控、含核碱基化合物代谢过程的调控、生物合成过程的调控与 DNA 模板化的转录调控等 BP。CC 则富集在外部包封结构膜的内在组分、染色质等相关区域, MF 方面, 主要富集转移酶活性、DNA 结合转录因子活性、氧化还原酶活性与序列特异性 DNA 结合。其中 MTE 中糖基转移酶活性等相关功能的富集值得关注。

### 3.8 差异表达基因的 KEGG 代谢通路分析

对关键比较组 (JM-M 48 h vs JM-CK 48 h) 的差异表达基因通过与 KEGG 数据库进行比对来探究天麻响应 MeJA 的代谢通路变化 (图 8), 结果显示, 差异

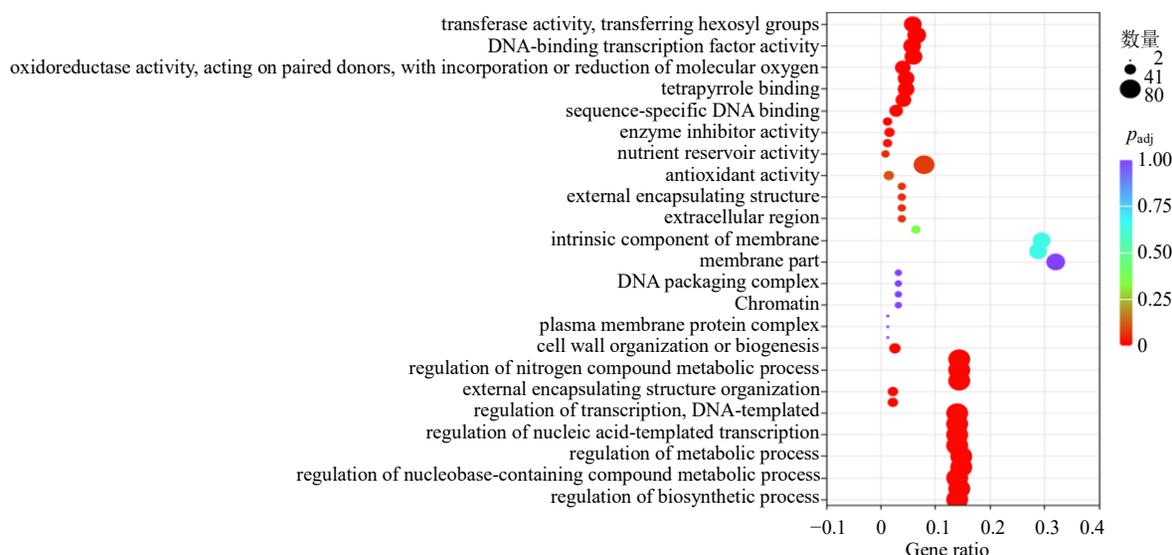


图 7 差异表达基因 GO 注释分类

Fig. 7 GO annotation of differentially expressed genes

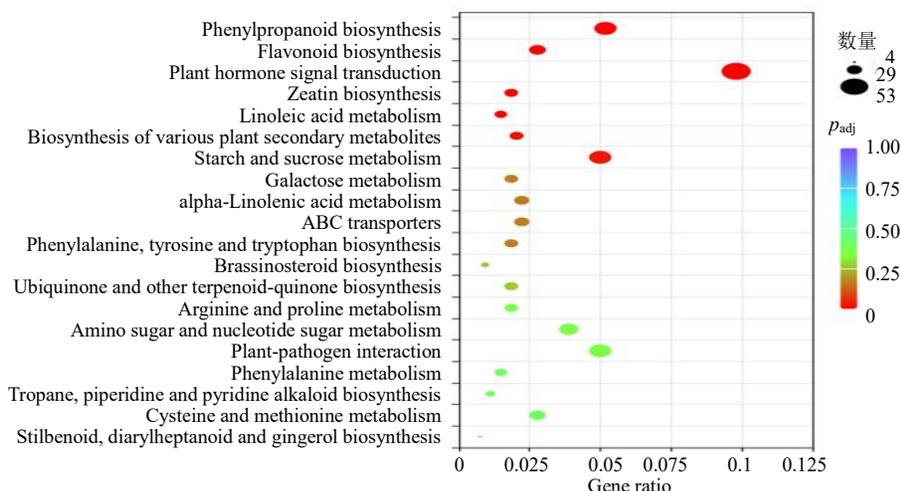


图 8 差异表达基因在 KEGG 中的分类统计富集

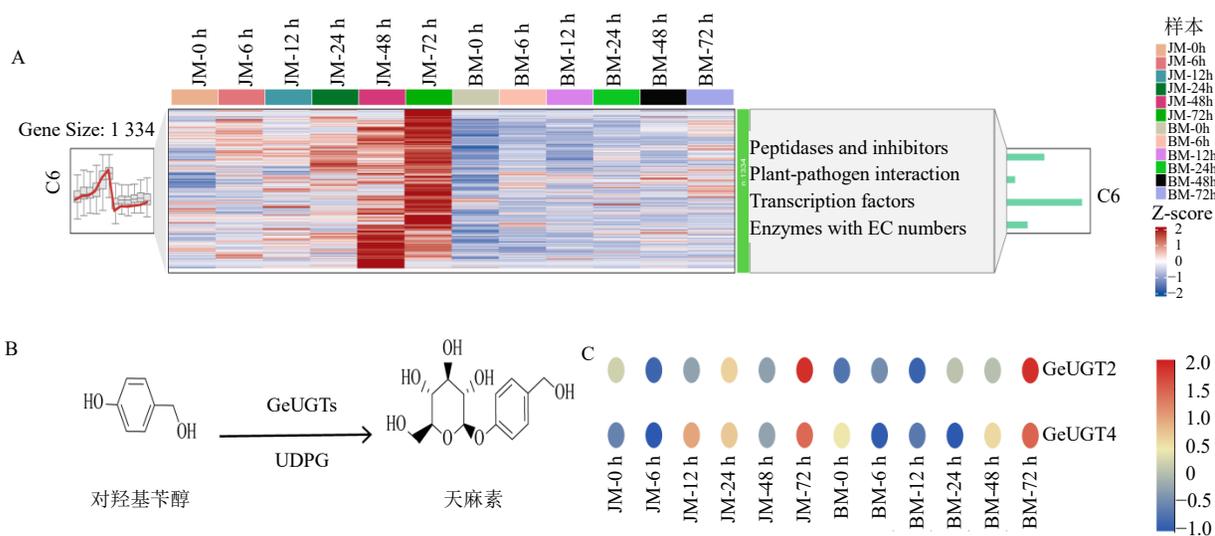
Fig. 8 KEGG pathway annotation of differentially expressed genes

基因主要富集在苯丙烷生物合成、类黄酮生物合成以及植物激素信号转导等通路,这表明 MeJA 主要通过调控苯丙烷/类黄酮次生代谢途径及植物激素信号转导网络,激活天麻的代谢响应。

### 3.9 天麻素生物合成关键基因的筛选

为挖掘天麻中可能参与天麻素生物合成的 UGT 糖基转移酶基因,本研究整合了转录组模块分析与代谢物含量动态。通过将差异基因表达模块与天麻素及其前体对羟基苯甲醇的含量变化趋势进

行关联分析,筛选出表达模式与代谢物积累趋势高度一致的候选模块(图 9-A)。在此基础上,对该模块中的 UGT 基因进行系统发育与同源比对分析。将初步确定的基因结合转录组表达量分析(图 9-C),最终筛选出 2 条结构相似且表达模式相符的天麻 UGT 基因,命名为 *GeUGT2* 和 *GeUGT4*。上述结果表明,*GeUGT2* 与 *GeUGT4* 是参与天麻素生物合成最后糖基化步骤的潜在关键酶,为后续功能验证提供了重要候选基因。



A 为表达模式图, B 为天麻素合成路径, C 为候选基因 (*GeUGT2*、*GeUGT4*) 表达量热图。

A is an expression pattern diagram, B is the gastrodin synthesis pathway, and C is a heat map of the expression levels of candidate genes (*GeUGT2*, *GeUGT4*).

图 9 差异基因模块分析和天麻素合成

Fig. 9 Analysis of differential gene modules and gastrodin synthesis

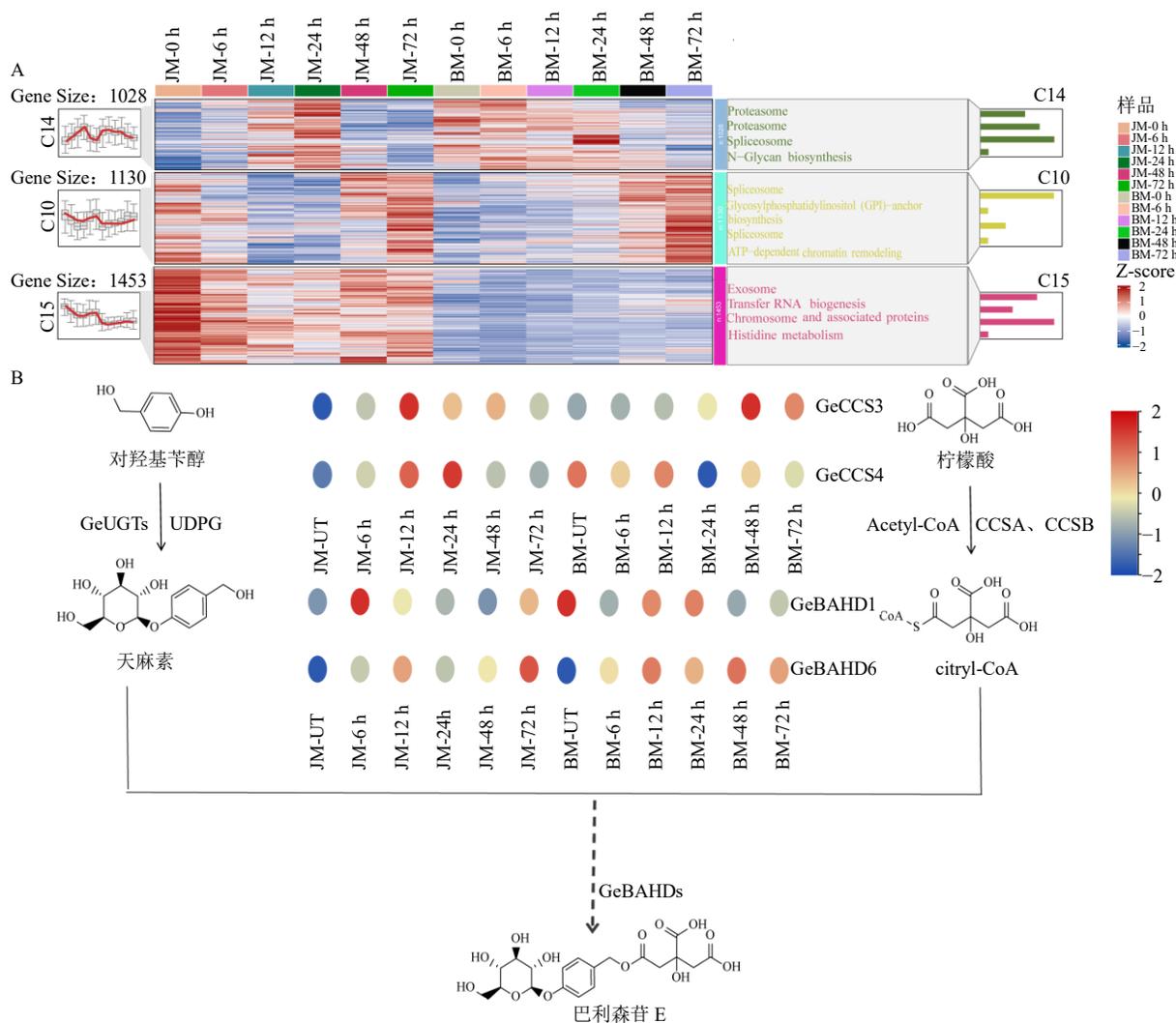
### 3.10 巴利森昔 E 化合物生物合成相关基因的筛选

根据前人相关研究及巴利森昔 E 的结构分析,拟定了天麻中巴利森昔 E 的生物合成途径(图 10-B),该途径起始于三羧酸循环中的柠檬酸,经柠檬酰辅酶 A 合成酶催化生成柠檬酰辅酶 A,进而由 BAHD 酰基转移酶家族成员催化其与天麻素发生酰化反应,最终形成巴利森昔 E。为筛选参与该途径的关键酶基因,本研究从 GenBank 数据库获取已表征的氢杆菌属嗜热菌 TK-6 来源的 CCS 蛋白序列作为参考<sup>[32]</sup>,通过 IQ-tree 软件构建最大似然系统发育树(bootstrap=1 000),并结合转录组表达量分析(图 9-B),最终筛选到 2 个可能参与柠檬酰辅酶 A 合成的 *GeCCS* 基因。参照已报道的合成毛蕊花苷的阳性基因序列<sup>[33]</sup>,同上述方法,最终筛选到 2 个可能负责酰化反应的 *GeBAHD* 基因。这些基因为

后续解析巴利森昔 E 的生物合成机制提供了重要的依据。

### 3.11 天麻素和巴利森昔 E 化合物生物合成途径中关键基因的 qRT-PCR 验证

为验证转录组数据的可靠性并进一步解析候选基因的表达特性,采用 qRT-PCR 对筛选获得的 6 个候选基因在 MTE 与 IMTC 中 0~72 h 的表达动态进行分析(图 11)。结果表明,qRT-PCR 与转录组测序结果高度一致,证实了数据的准确性。*GeUGT2* 与 *GeUGT4* 在 MTE 中表达显著高于 IMTC,均在 24 h 达到峰值,呈现先上升后下降的趋势;*GeCCS3* 与 *GeCCS4* 同样在 MTE 中表达较高,于 48 h 达到表达高峰;*GeBAHD1* 在 MTE 中整体呈下降趋势,而在 IMTC 中表现为先升后降的波动模式;*GeBAHD6* 在 MTE 中表达高于 IMTC,并



A 为表达模式图，B 为巴利森苷 E 合成路径及候选基因 (*GeCCS3*、*GeCCS4*、*GeBAHD1*、*GeBAHD6*) 表达量热图。  
A is an expression pattern diagram, B is a heat map of the synthesis pathway of parishin E and the expression levels of candidate genes (*GeCCS3*, *GeCCS4*, *GeBAHD1*, *GeBAHD6*).

图 10 差异基因模块分析和巴利森苷 E 生物合成途径

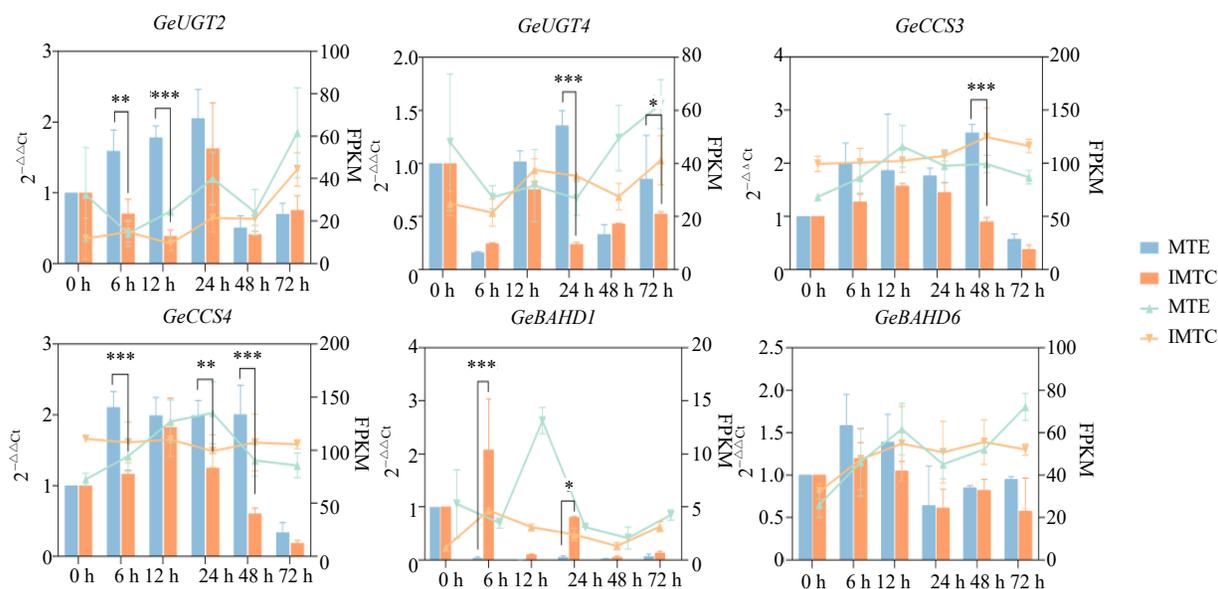
Fig. 10 Analysis of differential gene modules and biosynthesis pathway of parishin E

于 6 h 迅速达到峰值。上述表达模式表明，这些候选基因可能参与受时间与组织特异性调控的生物学过程，为进一步研究其在天麻素与巴利森苷 E 合成中的功能提供了表达层面的依据。

#### 4 讨论

MeJA 作为关键的植物胁迫信号分子，是增强药用植物次生代谢产物积累的有效诱导因子<sup>[34]</sup>。本研究证实，300 μmol/L MeJA 能有效地促进天麻活性成分的积累，尤其是对巴利森苷 E 的诱导效果最为显著 (图 3)。MeJA 诱导药用植物次生代谢产物含量变化的报道较多，如在兰科植物铁皮石斛 *Dendrobium officinale* 中，100 μmol/L MeJA 可显著

诱导多糖和石斛碱积累<sup>[35]</sup>，且诱导浓度效应趋势与本研究一致。MeJA 可显著促进桔梗 *Platycodon grandiflorus* A. DC. 三萜皂苷的生物合成并呈现“低促高抑”特征<sup>[36]</sup>，表明这种浓度相关性调控可能是 MeJA 调控植物次生代谢的共性机制。本研究首次报道了 MeJA 处理后天麻代谢应答特点，巴利森苷 E 相较于其他巴利森苷类化合物表现出更强的响应性，提示其生物合成途径中可能存在受茉莉酸信号特异调控的关键限速步骤。观察到高浓度 (500 μmol/L) MeJA 对所有检测成分均产生抑制效应，这可能是由于过强的胁迫信号超出了细胞的稳态调节范围，导致防御资源被过度分配给初级应激反应。



图为 MeJA 处理下候选基因 (*GeUGT2*、*GeUGT4*、*GeCCS3*、*GeCCS4*、*GeBAHD1*、*GeBAHD6*) 的表达模式，与 0h 比较：\**P* < 0.05 \*\**P* < 0.01 \*\*\**P* < 0.001。

The figure shows the expression patterns of candidate genes (*GeUGT2*、*GeUGT4*、*GeCCS3*、*GeCCS4*、*GeBAHD1*、*GeBAHD6*) under MeJA treatment. \**P* < 0.05 \*\**P* < 0.01 \*\*\**P* < 0.001 vs 0 h.

图 11 天麻素、巴利森苷 E 生物合成候选基因的定量 PCR 检测和表达模式分析

Fig. 11 Quantitative PCR detection and expression pattern analysis of candidate genes for biosynthesis of gastrodin and parishin E

KEGG 富集分析显示，差异基因显著富集于“苯丙素生物合成”和“植物激素信号转导”通路。表明 MeJA 影响了天麻的苯丙烷类代谢网络，为天麻素、对羟基苯甲醇等前体物的合成提供了原料基础。更为关键的是，巴利森苷 E 的累积优势表明，下游的特异性糖基化、酰基化等修饰步骤可能是决定终产物的关键。

转录组测序结果表明 MeJA 显著富集在苯丙素生物合成、植物信号传导和类黄酮生物合成通路中，苯丙素生物合成通路的显著性富集，为挖掘天麻素与巴利森苷 E 的合成基因提供了最直接的理论依据。天麻素前体化合物对羟基苯甲醇，其碳骨架直接来源于苯丙素途径的中间产物。该途径起始于苯丙氨酸，生成一系列肉桂酸衍生物和对香豆酰辅酶 A 等关键中间体，而对香豆酰-COA 更是苯丙素流向多个分支的枢纽。结果表明，编码苯丙氨酸解氨酶、肉桂酸-4 羟化酶和 4-香豆酰-COA 连接酶等关键酶的基因显著上调，这势必导致代谢流增加，为下游合成提供了充足的原料<sup>[37]</sup>。因此，在苯丙素通路被整体激活的背景下，寻找负责将前体转化为最终产物的下游修饰酶基因糖基转移酶和酰基转移酶基因尤为重要。为了进一步探索 MeJA 对天麻

素与巴利森苷 E 生物合成基因转录水平的调控模式，本研究基于转录组测序和 qRT-PCR 结果，分析了天麻素和巴利森苷 E 生物合成关键酶基因的表达水平，结果表明，*GeUGTs*、*GeCCSs* 和 *GeBAHD6* 对 MeJA 呈现出正向应答，而 *GeBAHD4* 却对 MeJA 呈负向应答。此外，候选基因的表达峰值快于主要化合物的含量积累峰值，这与基因表达上调先于终产物积累的典型生物合成时序规律相符。

虽然目前天麻素的生物合成路径已基本阐明<sup>[38]</sup>，但天麻中催化其关键糖基化反应的 *UGT* 基因仍未被成功鉴定，本研究筛选出的 *GeUGTs*，其表达模式与天麻素含量及 MeJA 处理高度相关，且与已知催化酚类糖基化的 *UGT* 亚家族聚枝，可能是天麻中合成天麻素的基因。目前对于巴利森苷 E 的生物合成途径尚不清楚。根据巴利森苷类化合物具有热不稳定性易降解为天麻素的特点<sup>[39]</sup>，以及关于酰基转移酶研究的文献参考<sup>[33]</sup>，推测了巴利森苷 E 生物合成途径从柠檬酸经柠檬酰辅酶 A 合成酶催化在羧基发生酰化生成柠檬酰辅酶 A，随后柠檬酰辅酶 A 与天麻素在 *BAHD* 催化下生成巴利森苷 E(图 10-B)。在筛选候选基因的过程中，首先筛选与天麻素、巴利森苷 E 积累曲线高度同步的共表达基因模块，

确保了候选基因在时序上与产物合成直接相关,排除了大量无关的胁迫响应基因。通过与已报道的其他植物中功能明确的阳性基因进行系统进化分析,进一步在序列同源性和蛋白结构保守性层面缩小范围。但目前关于巴利森昔 E 的生物合成研究极为有限,与已报道的催化其他植物中酚苷酰化(如绿茶中的茶氨酸合成)的 BAHD 酶相比<sup>[40]</sup>,本研究的 *GeBAHDs* 可能代表了催化天麻特异性酚苷-有机酸偶联反应的新成员。基于上述策略,各筛出 *GeUGTs*、*GeCCSs*、*GeBAHDs* 基因 2 条。后续研究需通过体外酶活实验、异源表达等,逐一验证这些候选基因的功能。特别需要关注的是, *GeUGTs* 与 *GeBAHDs* 之间可能存在复杂的转录调控或蛋白互作关系,共同构成巴利森昔 E 合成的代谢通道。上述结果为通过合成生物学策略在微生物或植物底盘中高效合成巴利森昔 E 提高可能性,具有一定的理论价值。

本研究结果表明 300  $\mu\text{mol/L}$  MeJA 处理可有效地促进天麻活性成分积累,其中巴利森昔 E 含量增高约 2.9 倍。MeJA 通过全局激活苯丙烷生物合成等通路调控次生代谢。通过转录代谢关联分析,筛选出 2 条 *GeUGTs*、2 条 *GeCCSs*、2 条 *GeBAHDs* 家族中可能参与巴利森昔 E 生物合成的关键候选基因。为最终解析天麻中巴利森昔 E 的生物合成途径提供了理论基础。

**利益冲突** 所有作者均声明不存在利益冲突

#### 参考文献

- [1] 中国药典 [S]. 一部. 2025: 89.
- [2] 于潇, 王贵阳, 侯宇东, 等. 中药抗脑缺血再灌注损伤的作用及其机制的研究进展 [J]. 中草药, 2021, 52(5): 1471-1484.
- [3] 付亚轩, 孟宪钰, 李明超, 等. 天麻抗抑郁药效物质及其作用机制研究进展 [J]. 中草药, 2020, 51(21): 5622-5630.
- [4] Zhang Z Y, Li X D, Zhang Y C, *et al.* Ecological factors impacting genetic characteristics and metabolite accumulations of *Gastrodia elata* [J]. *Chin Herb Med*, 2025, 17(3): 562-574.
- [5] Su Z H, Yang Y G, Chen S Z, *et al.* The processing methods, phytochemistry and pharmacology of *Gastrodia elata* Bl.: A comprehensive review [J]. *J Ethnopharmacol*, 2023, 314: 116467.
- [6] Zhou H B, Lu S Z, Yu Z S, *et al.* Mechanisms for the biological activity of *Gastrodia elata* Blume and its constituents: A comprehensive review on sedative-hypnotic, and antidepressant properties [J]. *Phytomedicine*, 2024, 123: 155251.
- [7] 于涵, 张俊, 陈碧清, 等. 天麻化学成分分类及其药理作用研究进展 [J]. 中草药, 2022, 53(17): 5553-5564.
- [8] 徐德宏, 崔培梧, 罗怀浩, 等. 天麻素生物合成的研究进展 [J]. 中草药, 2020, 51(22): 5877-5883.
- [9] 张志龙, 郜玉钢, 臧埔, 等. 天麻素、对羟基苯甲醇对中枢神经系统作用机制研究进展 [J]. 中国中药杂志, 2020, 45(2): 312-320.
- [10] 陈善军, 王欢, 胡凯庆, 等. 基于斑马鱼模型和代谢组学技术筛选天麻中潜在抗癫痫活性成分 [J]. 山东科学, 2024, 37(3): 1-9.
- [11] Liu P, Zhao Z H, Zhang H L, *et al.* A comprehensive pharmacology study reveals the molecular mechanisms underlying the antidepressant effects of *Gastrodia Rhizoma* [J]. *Phytomedicine*, 2025, 142: 156761.
- [12] Wang L L, Hu M, Fu Y, *et al.* Ginger processing remodels the metabolome profile of *Gastrodia elata* and potentiates its neuroprotective effects [J]. *Phytomedicine*, 2025, 148: 157469.
- [13] 张菊, 宋娜丽, 马克坚. 天麻中巴利森昔类成分药理作用、体内过程研究进展 [J]. 中成药, 2022, 44(7): 2223-2229.
- [14] 陈贵生. 天麻素药理作用研究进展 [J]. 中国药物经济学, 2015, 10(S1): 281-283.
- [15] 黄娟. 天麻素与天麻昔元肠吸收机制研究 [D]. 广州: 南方医科大学, 2012.
- [16] 谢淼, 邵明莎, 翟庆超, 等. 天麻中巴利森昔类成分研究进展 [J]. 广东化工, 2016, 43(22): 93-95.
- [17] 单鸣秋, 张丽, 于生, 等. HPLC-MS 法同时测定天麻饮片中 8 种活性成分 [J]. 中草药, 2015, 46(14): 2087-2091.
- [18] Tang C L, Wang L, Liu X X, *et al.* Comparative pharmacokinetics of gastrodin in rats after intragastric administration of free gastrodin, parishin and *Gastrodia elata* extract [J]. *J Ethnopharmacol*, 2015, 176: 49-54.
- [19] Fu Y, Xu Q Q, Zhang J Q, *et al.* Identifying the quality markers and optimizing the processing of *Gastrodiae Rhizoma* to treat brain diseases [J]. *Front Pharmacol*, 2024, 15: 1396825.
- [20] Chen R B, Li Q, Tan H X, *et al.* Gene-to-metabolite network for biosynthesis of lignans in MeJA-elicited *Isatis indigotica* hairy root cultures [J]. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 952.
- [21] 樊荣辉, 孔兰, 林榕燕, 等. 基于转录组测序的建兰花香相关基因挖掘及表达分析 [J]. 东南园艺, 2022, 10(6): 401-407.

- [22] Xu Q, Wang S T, Hong H Z, *et al.* Transcriptomic profiling of the flower scent biosynthesis pathway of *Cymbidium faberi* Rolfe and functional characterization of its jasmonic acid carboxyl methyltransferase gene [J]. *BMC Genomics*, 2019, 20(1): 125.
- [23] 林江波, 邹晖, 王伟英, 等. 铁皮石斛 DoLIS 基因克隆与茉莉酸甲酯诱导表达分析 [J]. 福建农业学报, 2020, 35(10): 1071-1077.
- [24] 罗才林. 水杨酸和茉莉酸甲酯胁迫下白及响应与苯丙氨酸解氨酶基因的克隆 [D]. 遵义: 遵义医科大学, 2019.
- [25] Bolger A M, Lohse M, Usadel B. Trimmomatic: A flexible trimmer for Illumina sequence data [J]. *Bioinformatics*, 2014, 30(15): 2114-2120.
- [26] Deng Z L, Münch P C, Mreches R, *et al.* Rapid and accurate identification of ribosomal RNA sequences via deep learning [J]. *Nucleic Acids Res*, 2022, 50(10): e60.
- [27] Xu Y X, Lei Y T, Su Z X, *et al.* A chromosome-scale *Gastrodia elata* genome and large-scale comparative genomic analysis indicate convergent evolution by gene loss in mycoheterotrophic and parasitic plants [J]. *Plant J*, 2021, 108(6): 1609-1623.
- [28] Chen Q L, Steinhauer L, Hammerlindl J, *et al.* Biosynthesis of phytosterol esters: Identification of a sterol o-acyltransferase in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2007, 145(3): 974-984.
- [29] Chen X L, Fang D M, Xu Y X, *et al.* *Balanophora* genomes display massively convergent evolution with other extreme holoparasites and provide novel insights into parasite-host interactions [J]. *Nat Plants*, 2023, 9(10): 1627-1642.
- [30] 刘云霞, 狄永国, 仇全雷, 等. 基于转录组测序初步揭示天麻生长代谢的分子机制 [J]. 中草药, 2021, 52(3): 827-837.
- [31] Aoshima M, Ishii M, Igarashi Y. A novel enzyme, citryl-CoA synthetase, catalysing the first step of the citrate cleavage reaction in *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6 [J]. *Mol Microbiol*, 2004, 52(3): 751-761.
- [32] Yang Y H, Xi D Y, Wu Y N, *et al.* Complete biosynthesis of the phenylethanoid glycoside verbascoside [J]. *Plant Commun*, 2023, 4(4): 100592.
- [33] 刘益宏, 聂江力, 裴毅. 诱导子对药用植物次生代谢产物积累的作用综述 [J]. 天津农林科技, 2024(5): 39-42.
- [34] Jiao C Y, Song C, Zheng S Y, *et al.* Metabolic profiling of *Dendrobium officinale* in response to precursors and methyl jasmonate [J]. *Int J Mol Sci*, 2018, 19(3): 728.
- [35] Zhang W H, Zhang J Z, Fan Y D, *et al.* RNA sequencing analysis reveals PgbHLH28 as the key regulator in response to methyl jasmonate-induced saponin accumulation in *Platycodon grandiflorus* [J]. *Hortic Res*, 2024, 11(5): uhae058.
- [36] Guo F Y, Zhou H, Yan F F, *et al.* A comprehensive multiomics approach illuminates the biosynthetic mechanism of scoparone in *Artemisia capillaris* [J]. *Plant Biotechnol J*, 2025. DOI:10.1111/pbi.70398.
- [37] Yin H, Hu T D, Zhuang Y B, *et al.* Metabolic engineering of *Saccharomyces cerevisiae* for high-level production of gastrodin from glucose [J]. *Microb Cell Fact*, 2020, 19(1): 218.
- [38] 吴克红, 谢颖, 曹皇亮, 等. 天麻中巴利森类物质的化学、药理和体内外代谢研究进展 [J]. 中草药, 2025, 56(13): 4841-4851.
- [39] Park M K, Choi B Y, Kho A R, *et al.* *L*-theanine ameliorates traumatic-brain-injury-induced hippocampal neuronal death in rats [J]. *Phytomedicine*, 2025, 139: 156457.

[责任编辑 时圣明]