

菥蓂的资源开发利用与脂质代谢工程改良研究进展

李蓉, 曹梦, 李妍逸, 陈吉丽, 张红林, 朱耀顺, 刘娟, 刘涛, 徐笑宇

(云南农业大学农学与生物技术学院/云南农业大学对外合作交流处, 昆明 650201)

摘要: 菥蓂 (*Thlaspi arvense* L.) 属于十字花科菥蓂属, 是一种兼具药食同源功效的草本植物, 生态适应能力强, 种子富含油脂, 具备较高的资源开发利用价值。近年来, 随着现代生命科学研究的不断进步, 菥蓂的诸多优势得以被发掘, 国内外已陆续开展了关于菥蓂的基础和应用研究。目前国内的报道多集中于菥蓂的功能活性物质提取及其在临床医疗上的作用, 国外研究则偏向于探索菥蓂在农业生产循环中的生态价值与脂质代谢调控机制。大量研究表明, 菥蓂具备开发生物柴油和补充油料生产的优异潜质, 也是新型药物开发的良好备选原料。同时, 得益于菥蓂全基因组信息的公布, 对菥蓂开展分子育种改良已成为可能, 例如通过基因编辑技术改变其种子脂肪酸构成以获得更符合食用油需求的品质, 以及挖掘菥蓂的其他重要功能基因用于提高作物生产和抗逆性。利用代谢工程手段优化菥蓂的脂质特性以制备新型植物油甚至异源生产高价值脂肪酸(神经酸等)将潜力巨大, 是菥蓂最具前景的开发方向之一。本文综述并展望了近年来菥蓂在资源开发利用和脂质代谢工程研究等方面的报道, 以期对菥蓂在我国的基础研究和推广应用提供参考。

关键词: 菥蓂; 资源开发利用; 脂质; 代谢工程

Research Progress of Resource Development and Lipid Metabolism Engineering Improvement on Pennycress

LI Rong, CAO Meng, LI Yanyi, CHEN Jili, ZHANG Honglin, ZHU Yaoshun, LIU Juan, LIU Tao, XU Xiaoyu
(College of Agronomy & Biotechnology, Yunnan Agricultural University/International Cooperation and Exchange Department, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201)

Abstract: Pennycress (*Thlaspi arvense* L.) belongs to the *Thlaspi* genus of the *Cruciferae* family, which is a dual-role herb plant with both medical and food usages. Pennycress has strong ecological adaptability and can accumulate abundant oil in the seed, hence displaying great values in the resource development and utilization. In recent years, with the rapid progress made in the modern life science research, advantages of pennycress were broadly investigated, a variety of fundamental and application researches have thus been conducted. In this respect, the domestic reports about pennycress in China were mainly focused on the extraction of functional active substances and their clinical effects, while the studies developed abroad preferred to explore its ecological value in the agricultural production cycle and the lipid metabolism regulatory mechanisms. Numerous researches have both indicated that pennycress not only possess great potentials in the biodiesel preparation and support the

收稿日期: 2023-10-09 网络出版日期: 2024-01-09

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20231009005>

第一作者研究方向为菥蓂种质资源评价与利用, E-mail: 2253726104@qq.com; 曹梦为共同第一作者

通信作者: 徐笑宇, 研究方向为植物脂质代谢工程, E-mail: 1431740754@qq.com

刘涛, 研究方向为作物种质发掘和品质创新改良, Email: 52133490@qq.com

基金项目: 云南省农业基础研究联合专项面上项目(202301BD070001-198); 云南省基础研究专项青年项目(202201AU070186); 云南省科学技术协会海智计划工作站项目; 云南省兴滇英才产业创新人才项目; 云南省作物生产与智慧农业重点实验室开放基金课题一般项目(2022ZHNY06)

Foundation projects: General Project of the Joint Program on Fundamental Agricultural Study of Yunnan Province(202301BD070001-198); Youth Project of the Fundamental Research Program of Yunnan Province (202201AU070186); Service Center for Overseas Professionals Project of Yunnan Association for Science and Technology; Xingdian Talent Industrial Innovation Project of Yunnan Province; Normal Project of the Key Laboratory for Crop Production and Smart Agriculture of Yunnan Province (2022ZHNY06)

oil supplement, but also could serve as a favorable candidate in the novel medicine development. Meanwhile, being benefited from the publishing of the whole genome information of pennycress, it has become possible to carry out the molecular breeding improvement. For example, the genome editing technology was successfully applied to alter the pennycress seed fatty acid composition to achieve a more desirable trait to meet the edible oil demand, not to mention the mining of other useful functional genes within pennycress that may assist the crop production and stress resistance amelioration. Metabolic engineering of the pennycress lipid property in order to develop novel vegetable oil, or even heterologously produce high-value fatty acid (e.g. nervonic acid etc.) has shown great prospect as one of the pennycress development directions. This paper therefore summarized and envisaged the recent progresses of the resource development and utilization and the lipid metabolic engineering on pennycress, aiming to provide reference for the study, popularization and application of pennycress in China.

Key words: pennycress; resource development and utilization; lipid; metabolic engineering

菥蓂 (*Thlaspi arvense* L.) 属于十字花科菥蓂属, 是一种一年生的药食同源草本植物^[1], 在我国民间俗称败酱草、遏蓝菜等, 生长周期通常为 150~160 d, 植株形态表现为基生叶、总状花序顶生、短角果倒卵形, 种子呈黑褐色细小椭圆长形(图 1)。菥蓂的全草和嫩苗皆可食用或入药, 因含有芥子油苷、黑芥

子苷及多种多糖和多酚类黄酮化合物, 在中医临床上被认为具有清肝明目、和中利湿、解毒消肿的功效^[2]。同时, 菥蓂的种子还富含油脂(27%~39%), 可用于制作肥皂和润滑油, 被视为制备高品质生物柴油的优势候选原料^[3]。



A: 幼苗期(播种后 80~90 d); B: 结果期(幼苗期后 23~30 d); C: 成熟期(结果期后 22~29 d); D: 收获期种子(成熟期后 1~8 d)

A: Seedling period (80-90 days after sowing); B: Fruiting period (23-30 days after the seedling stage);

C: Maturing period (22-29 days after the fruiting period); D: Harvested seeds (1-8 days after maturity)

图 1 菥蓂植株的生长形态

Fig.1 Growth morphology of the pennycress plant

菥蓂的种质资源丰富,在全球范围内均有分布,生态适应性强,耐寒能力出色,能够广泛生长于不同的地域和生境^[4],但由于一定程度上受传统杂草观念的影响,菥蓂的产业应用与研究开发力度在我国还较为薄弱^[5],目前主要集中于中成药制品的生产方面,例如藏药十三味菥蓂丸等^[6]。相比之下,在部分发达国家,菥蓂已被作为一种专用型的特色经济作物开发使用,例如经人工驯化改良后的菥蓂现已成为美国中部温带地区的主要越冬覆盖作物^[7],既能够有效保持土壤养分和调节瘠薄土地的可耕性,又可作为新型植物油和畜牧饲料的补充开发备选,平均每公顷菥蓂种子可提取出790~840 kg的油脂和约1.5 t的油粕,产业潜力巨大^[8]。

近年来,在基础研究的推动下,菥蓂的植物资源开发利用价值越来越受到重视,国外研究已开始利用代谢工程(Metabolic engineering)等现代基因改造技术对菥蓂进行定向的生产品质改良,例如通过改善菥蓂种子油脂中的脂肪酸构成以提高其功能特性和附加值^[9]。本文综述并展望了近年来针对菥蓂资源开发利用和脂质代谢工程改良等方面的研究,以期对菥蓂的产业应用研究提供参考。菥蓂虽然属于小众化的植物生产资料,但具备种植季节不与主粮作物冲突、环境耐受性强等多种生产优势^[10],对保障粮油安全、促进现代农业生产的多样化发展具有积极意义。

1 菥蓂的资源开发利用

菥蓂的药食两用兼高抗逆特性为其带来了丰富的资源开发利用价值。《神农本草经》将菥蓂记载为第四十二味药:“味辛,微温。主明目,目痛泪出;除痹;补五脏,益精光。久服轻身不老。”菥蓂的药用功效由此可见,因此一直都是制备传统藏族、蒙古族、朝鲜族等民族药材的关键原料^[1]。于金英^[11]研究了菥蓂活性提取物对黄嘌呤致小鼠高尿酸模型的作用,发现剂量为2.5 g/kg的水提液能够显著降低小鼠体内尿酸的合成,抗痛风效果明显,通过液质联用分析共鉴定出10个芥子油苷类成分、15个黄酮类成分和11个有机酸类成分,反映出菥蓂化学成分复杂,具有广泛的生物活性。此外,菥蓂还具有抗炎、抗氧化^[12]、抗肿瘤、抗抑郁等多种功效^[13],但大多都还停留在临床观察阶段,尚未有深入的机理分析报道^[1]。许晓燕等^[14]初步探索了菥蓂种子乙醇提取物对动物神经细胞的作用,发现其能够通过多个途径有效抑制H₂O₂所致的细胞内活性氧水平升

高和线粒体膜电位下降,进而减少细胞凋亡的发生和细胞氧化损伤,因此在神经细胞氧化保护方面具有较好的应用前景,可作为一种治疗神经性疾病的新颖药物来源。

除了药用之外,菥蓂的食用价值也是其传统资源利用的重要体现。菥蓂在我国南方一直是特色的蔬菜补充,例如在上海嘉定地区,菥蓂的嫩叶经腌制后能够长期保存,别名“南翔罗汉菜”,营养价值丰富,口感爽脆,备受当地居民的欢迎。在江浙一带,当地人自明代以来就流行吃“苦斋”,其实就是俗称“白花败酱草”的菥蓂,由于菥蓂中含有三萜皂苷、内酯、香豆素、生物碱等次生代谢成分^[15],故食用时具有苦味,但保健效果甚佳,客家人的谚语“苦斋花香,常吃身体硬邦邦;苦斋叶苦,常吃好比人参补”即来源于此。在川藏地区,菥蓂被称为“红军菜”,是一种经济实用的战备救荒植物资源,在革命时期发挥了重要的口粮补充作用。

现阶段我国对菥蓂的资源开发利用研究总体上偏向于化学成分分析和药用活性鉴定,但目前已有部分研究开始逐步探索菥蓂在农业生产和生态中的应用。李娜娜^[16]利用水培法研究了菥蓂在不同生长时期对不同浓度NaCl的胁迫响应,发现菥蓂在50~100 mmol/L的高盐浓度下依然具有极强的生长耐受性,作为提高盐碱土地生产利用效率的候选植物资源开发潜力巨大。杨柳青等^[17]研究了菥蓂作为伴生植物对新疆干旱地区农田生态系统的影响,指出菥蓂的生长发育受农田中作物生物组织腐解后释放的化学物质影响,合理种植利用可有效调节农田的物种多样性和生态稳定性。还有研究者发现菥蓂具有重金属富集作用,可广泛用于对受重金属污染农田和土地的生态修复^[18],同时在植被稀少的早春季节,菥蓂还能够为景观提供必要的生态系统服务,例如减少土壤侵蚀和养分浸出、抑制春季杂草、作为昆虫栖息地和传粉媒介的早期食物来源等^[19]。

国外的大量研究指出,菥蓂种子的高油脂含量能够为生物柴油和植物油产业带来新的发展机遇,是一种适用性较强的油料植物资源,进入工业用油和食用油市场的可行性极高^[20-21]。由于能够在越冬期生长,菥蓂的季节性生产可极大丰富油脂来源^[22],同时还不会干扰正常的农作,作为接力双季种植系统中的覆盖作物,不仅可以生产在经济上可行的终端产品,如直接提取油脂后用于工业用油或生物柴油制备^[3],或经深加工处理后补充食用型植

物油的生产^[22], 同时还能提供农业生态循环中所需的其他环境服务。当前, 现代农业的密集化管理使许多田间物种变得越来越稀有, 因而导致农业生态系统生物多样性下降^[23], 长远看这不利于农业的全面发展, 而种植兼具药食价值且种子油脂含量丰富的菥蓂将可能有助于调节农业生态平衡, 同时带来额外的社会和经济效益。综上, 增强菥蓂的资源开发利用对农业经济增长和可持续绿色发展具有十分积极的意义。

2 菥蓂的基因组学研究

基因组学研究是使用高通量 DNA 测序和生物信息学等技术来系统组装和分析特定物种的整体基因组结构和功能的方法, 能够揭示物种基因的结构组成, 发现基因的位置并注释其功能^[24], 以及探索物种的进化历程^[25], 对作物育种驯化改良和产业开发应用意义重大^[26]。因此, 开展菥蓂基因组学层面的研究能够为其资源的开发利用提供重要的支撑线索。

Dorn 等^[27]首次绘制了菥蓂的基因组草图, 以产自美国明尼苏达州的冬作一年生野生菥蓂群体 MN106 为材料, 揭示了菥蓂的基因组大小为 539 Mb, 总共包含 7 条染色体 ($2n=14$), 属于典型的自交二倍体结构。通过 Illumina 和 PacBio 平台混合测序, 共获得了 47 Gb 大小的 DNA 测序读数, MAKER 管道分析确定了 27390 个可预测的蛋白质编码基因, 经与拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 的基因组比较后发现, 几乎所有这些可预测到的肽段都与拟南芥蛋白质具有显著的序列相似性。在此基础上, 又继续与其他十字花科芸薹属物种的基因组进行了比较, 结果显示菥蓂在涉及硫代葡萄糖苷生物合成、代谢和运输途径上具有更高的序列保守性, 这将有助于绘制更加精细的菥蓂空间基因组图谱, 并且借助芸薹属物种基础研究中获得的信息将能够更高效地识别菥蓂中涉及遗传发育、初生和次生代谢等的关键基因靶点^[27]。此外, 基因组研究还证实了菥蓂在进化中与盐芥 (*Eutrema salsugineum*) 关系密切, 经历了与拟南芥类似的全基因组复制过程, 这与盐芥和拟南芥之间的基因组比较一致^[28]。另外, 即使在混合的自然种群中, 菥蓂的自交繁殖模式也能够使单个植物保持高度纯合的状态, 这无疑对菥蓂的驯化和遗传改良具有突破性的意义^[8]。

McGinn 等^[4]进一步通过 Illumina HiSeq 2500 平台, 并借助已绘制的菥蓂基因组草图, 对命名为

Spring 32-10 的菥蓂自交系材料的纯化基因组 DNA 开展了第二代测序分析, 发现菥蓂与拟南芥的直系同源基因之间大多都存在一对一的对应关系, 其中大约有 86% 的比例能够通过拟南芥基因组直接注释到, 表明两者在进化上同源水平较高, 这为菥蓂的基因操作研究提供了十分有利的依据。Nunn 等^[29]根据上述研究结果, 对 MN106 野生菥蓂群体中的一个变种进行了染色体水平上的基因组组装改进, 并利用重新注释后的基因组来分析比较由 MN106 系统选育得到的新品系 MN108 和 Spring 32-10 之间的基因结构差异, 并结合 40 份野生菥蓂材料的重测序数据, 从非编码 RNA、假基因和转座元件的角度对菥蓂种群中出现的全基因组遗传变异提出了新的见解, 强调了其中存在的组织特异性表达和甲基化模式, 这与 Geng 等^[30]之前的研究结论类似。

目前, 美国明尼苏达大学的马克斯实验室已将菥蓂的全基因组信息公布 (<https://pennycress.umn.edu>), 并持续在更新中, 这为菥蓂物种的系统发育和分子改良研究提供了高分辨率的可靠工具。作为一种自交二倍体, 菥蓂生命周期短, 易于遗传操作, 因此在基础研究领域将会是遗传学和表观遗传学上的一个优异模式物种^[31]。高质量的菥蓂参考基因组不仅有助于更好地理解十字花科植物的生理学和进化史, 而且还能辅助后续针对菥蓂物种的遗传改良, 例如优异功能基因挖掘鉴定、高效稳定的遗传转化平台建立、转基因和加速人工驯化进程等, 同时也可作为菥蓂的实验室和田间试验提供准确的参考信息。

3 菥蓂的生态适应性研究

菥蓂是一种生态适应能力极强的植物, 能够在海拔近 4500 m 的范围内生长存活^[30]。孙帅^[32]研究了西藏地区不同群落结构下菥蓂的形态、生理和光合特性, 发现在高光照强度和低土壤水分条件下菥蓂依然能够保持正常的生长发育, 而水分增加则会降低种群密度, 表明菥蓂的高抗旱性是其生态适应能力的必要条件^[33]。袁祯^[34]研究了菥蓂种子响应外界变化的萌发特性, 结果显示在不同化学激素和环境条件的刺激下, 菥蓂种子的萌发效率和后期生长中生物量的积累及农艺性状形成等均会受到显著影响, 指出菥蓂对环境多样化的应答机制是保障自身生存和繁育的关键。常娜^[35]对早花型菥蓂进行了三代的盐胁迫处理, 发现非生物胁迫能够诱导

菥蓂 DNA 甲基化变异水平升高并保留短期的表观遗传记忆,可能是菥蓂适应不同环境的遗传基础。Geng 等^[36]进一步通过高通量测序技术分析了两个高海拔和两个低海拔菥蓂种群共 40 份个体的基因组差异,并结合花期、种子休眠、泛素化过程、DNA 修复等具体性状,系统阐明了菥蓂适应海拔梯度环境差异的分子调控机制,证实了表观遗传变异是菥蓂能够快速适应自然选择和不同类型生态条件的核心。

黄志慧等^[37]用不同强度的 UV-B 辐射增补处理 2 个月龄的菥蓂幼苗,分析了相关生理特性和次生代谢产物的变化,发现菥蓂能够通过提高植株中总黄酮、总酚、可溶性蛋白和可溶性糖的积累、叶绿素含量以及超氧化物歧化酶等抗逆相关酶的活性来有效抵御紫外胁迫的影响,从而表现出较其他植物物种更强的生存能力。超强的生态适应性也因此成为菥蓂具有“杂草”特征的主要因素,但这并不影响菥蓂资源的开发利用,由于菥蓂种子的休眠期较

长,通过合理的遗传改良可有助于去除其杂草性^[7]。Chopra 等^[38]利用基因诱变技术创制了菥蓂的突变体库,结合高通量表型筛选和比较基因组分析等方法,筛选出了一批具备早花早熟、低落粒性等对生产具有重要现实意义的突变体,从遗传水平上直接改良了菥蓂的生长发育机制,同时还能够作为野生植物的遗传学和表观遗传学研究模型,为菥蓂良种选育和生产应用提供了重要借鉴。

4 菥蓂种子的脂质特征

菥蓂的脂质主要在种子中合成积累^[39]。本课题组搜集了 8 份来自我国不同地区的菥蓂种子,通过气相色谱技术分析总脂质含量和脂肪酸组成(表 1),发现各菥蓂材料的总脂质含量差异较显著,其中福建的最高(10.14 mg/g)、山东的最低(6.21 mg/g),但在脂肪酸构成上基本一致,共有 11 种植物中链脂肪酸能够被检测到,链长分布在 16~22 个碳原子之间(表 1)。其中,以芥酸(二十二碳-13-烯酸,

表 1 8 份来自我国不同地区菥蓂种子的脂肪酸组成和总脂质含量

Table 1 Fatty acid composition and total lipid content 8 pennycress seeds from different regions of China (%)

序号 No.	来源 Sources	棕榈酸 C16:0	棕榈油酸 C16:1	硬脂酸 C18:0	油酸 C18:1	亚油酸 C18:2	亚麻酸 C18:3	花生酸 C20:0
1	浙江	2.19±0.14b	0.55±0.01b	0.08±0.06c	1.41±0.15c	5.06±0.14c	2.35±0.05c	0.31±0.02c
2	广东	2.03±0.03c	0.62±0.16a	0.21±0.15a	2.47±1.45a	5.42±0.12b	2.50±0.13b	0.46±0.31b
3	吉林	2.36±0.35b	0.49±0.01c	0.14±0.04b	1.56±0.21c	5.38±0.17b	2.46±0.09b	0.73±0.67a
4	福建	2.54±0.17b	0.55±0.17b	0.14±0.07b	1.68±0.30c	5.03±0.92c	3.31±0.49a	0.26±0.46d
5	安徽	1.76±0.60d	0.51±0.02b	0.16±0.02b	1.91±0.22b	5.71±0.15a	2.63±0.05b	0.36±0.03c
6	山东	2.99±0.25a	0.48±0.01c	0.21±0.01a	2.15±0.27b	5.97±0.18a	2.44±0.02c	0.46±0.05b
7	江苏	1.92±0.17c	0.28±0.17d	0.05±0.07d	1.26±0.30c	4.81±0.92d	2.20±0.49d	0.65±0.46a
8	甘肃	1.64±0.14d	0.40±0.01c	0.09±0.06c	0.98±0.15d	4.49±0.14d	2.12±0.05d	0.40±0.02c

序号 No.	来源 Sources	蓖麻油酸 C20:1	花生二烯酸 C20:2	山嵛酸 C22:0	芥酸 C22:1	其他 Others	总脂质含量(mg/g) Total lipid content
1	浙江	17.02±0.04b	3.08±0.62c	0.33±0.04d	64.96±1.12b	2.65±0.51b	6.85±1.66d
2	广东	17.11±0.36b	3.03±0.09c	0.74±0.54b	63.21±2.08c	2.20±0.15c	8.32±0.14c
3	吉林	17.12±0.07b	2.94±0.07c	0.55±0.21c	63.35±1.80c	2.92±0.56a	8.19±0.54c
4	福建	15.69±2.49c	3.35±0.13a	0.74±0.21b	64.47±3.83b	2.25±0.37c	10.14±2.33a
5	安徽	17.28±0.10a	3.02±0.13c	0.57±0.01c	63.80±0.23c	2.29±0.67c	7.86±1.32c
6	山东	16.97±0.07b	2.82±0.02d	0.67±0.24b	63.09±0.22c	1.76±0.13d	6.21±2.33d
7	江苏	15.85±2.49c	2.94±0.13d	4.40±0.21a	67.47±3.83b	2.18±0.37c	8.78±0.68b
8	甘肃	13.82±0.04d	3.20±0.62b	0.46±0.04d	70.13±1.12a	2.29±0.51c	9.22±1.32b

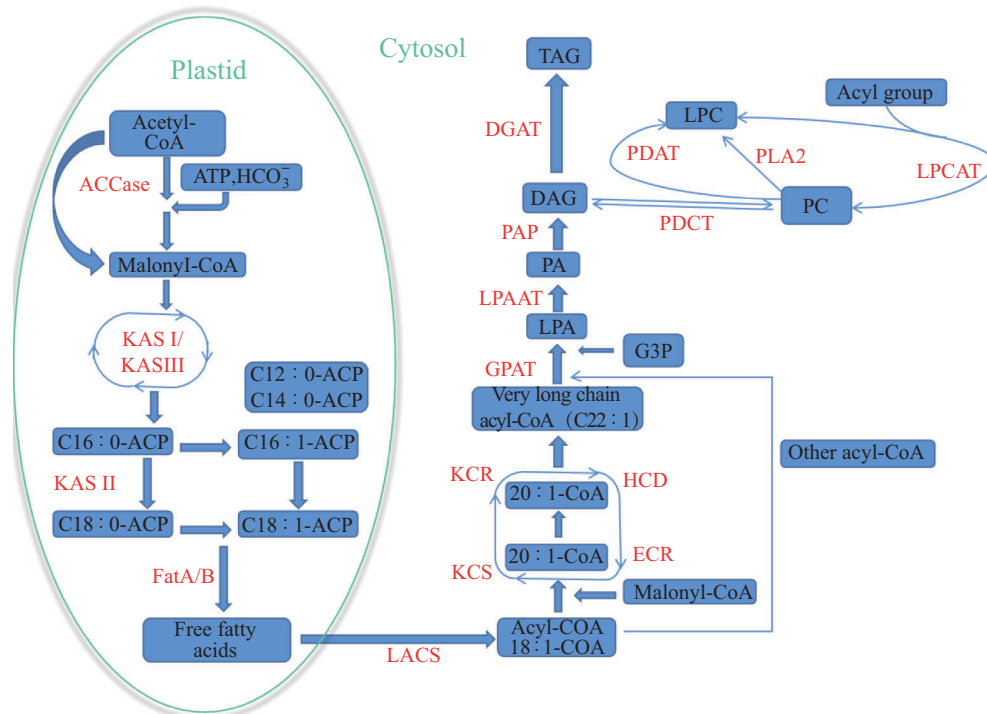
Others 表示 C16~C22 脂肪酸以外的其他脂肪酸比例总和,不同字母表示各材料在同一种脂肪酸类别和总脂质含量上差异显著($P < 0.05$)

Others represent the sum of other fatty acids besides the C16~C22 fatty acids, different letters under the same fatty acid category and total lipid content of each material are significantly different ($P < 0.05$)

C22:1) 为代表的中长链单不饱和脂肪酸占据了 60% 以上的比例, 这与过去的研究报道一致, 表明不饱和脂肪酸是苜蓿种子脂质的主要组分, 但脂质的含量在一定程度上受到遗传背景的影响^[8]。

苜蓿种子的脂质类别构成主要包括甘油三酯、磷脂和部分甾醇类物质, 以甘油三酯居多, 这与其他十字花科油料植物相似^[40]。芥酸作为苜蓿脂质中的主要脂肪酸成分, 能够以甘油酯芥酸的形式被稳定储存于甘油三酯分子内^[41], 其生物合成主要依赖于质体中的脂肪酸从头合成和内质网中的酰基

依赖途径开展(图 2)^[42]。芥酸在轻工业和生物燃油产业中已被广泛应用^[43], 可用作铸钢、航天、航海等工业的高级润滑油和塑料工业的填充物、金属热处理的淬火油等, 因此苜蓿油脂的工业价值早已得到了认可^[3]。然而从食用的角度, 研究表明过高的芥酸摄入对人体健康易产生多种不良影响^[44], 会引起心肌纤维化病变^[45]、体重增加缓慢、发育不全以及生殖力降低等症^[46], 因此改良苜蓿种子油中的脂肪酸构成, 可有效提高其作为食用型植物油的开发价值。



Plastid: 质体; Acetyl-CoA: 乙酰辅酶 A; ACCase (Acetyl-CoA carboxylase): 乙酰辅酶 A 羧化酶; Malonyl-CoA: 丙二酰辅酶 A; KAS: 3-酮脂酰-ACP 合酶; FatA/B: 酰基-ACP 硫酯酶; Free fatty acids: 游离脂肪酸; Cytosol: 细胞质; LACS: 长链酰基辅酶 A 合酶; KCS: 3-酮脂酰辅酶 A 合酶; KCR: 3-酮脂酰辅酶 A 还原酶; HCD: 3-羟酰辅酶 A 脱水酶; ECR: 反式-2,3-烯酰辅酶 A 还原酶; Very long chain acyl-CoA (C22:1): 极长链酰基辅酶 A (芥酸); G3P: 3-磷酸甘油; GPAT: 3-磷酸甘油酰基转移酶; LPA (lysophospholipids): 溶血磷脂; LPAAT: 溶血磷脂酰基转移酶; PA: 磷脂酸; PAP: 磷脂酸磷酸化酶; DAG: 二酰基甘油; DGAT: 二酰基甘油酰基转移酶; TAG: 甘油三酯; PDAT: 磷脂二酰基甘油酰基转移酶; PC (phosphatidylcholine): 磷脂酰胆碱; LPC: 溶血磷脂酰胆碱; PDCT: 磷脂酰胆碱二酰基甘油磷酸胆碱转移酶; LPCAT: 溶血磷脂酰胆碱酰基转移酶; PLA2: 磷脂酶 A2; Acyl group: 酰基; 红色字体表示基因, 黑色字体表示物质, 绿色字体表示细胞器

The red font represents genes, the black font represents substances, and the green font represents organelles

图 2 植物中芥酸 (C22:1) 在甘油三酯内的富集过程

Fig.2 Enrichment of erucic acid (C22:1) in TAG within plants

5 苜蓿的脂质代谢工程改良

植物油是重要的农业商品, 全球人口的过快增长导致了植物油消费的显著增加^[47], 预计全球对植物油的总需求量将在 2050 年翻倍, 因此探索新型的植物油生产来源对弥补未来可能的植物油短缺变得愈发重要^[48]。甘油三酯是植物油的主要成分, 其在植物中的生产效率及富集的脂肪酸类型对植物

油的品质和用途影响巨大^[49]。

Claver 等^[50]研究发现苜蓿的 WR11 (WRINKLED1) 转录因子是调控种子油脂生物合成的关键, *TaWR11* 在种子发育早期阶段就显现出的高表达特性使苜蓿种子能够快速富集甘油三酯, 而与之协同表达的脂肪酸延长酶 1 型 (*TaFAE1*, fatty acid elongase 1) 基因则是苜蓿高芥酸特性形成的主要因素。Johnston 等^[51]对高含油量和低含油量的苜蓿种子进行了转

录组和代谢组比较,发现高油种子中因蛋白质泛素化系统改变而引起的细胞过程增强是促进高含油量苜蓿种子有效生产甘油三酯的重要因素之一,可作为未来进一步改良苜蓿甚至其他同源十字花科油料作物中种子含油量的新型代谢靶点。同样,García 等^[52]也在苜蓿中发现了一组特殊的候选蛋白质编码基因,其中7个与脂质代谢高度相关,在正选择压力下显示出了对苜蓿种子甘油三酯合成积累的较大促进作用,为苜蓿的植物油生产育种改良和基因组优化研究提供了重要的分子依据。

在苜蓿的脂肪酸改良上,McGinn 等^[4]利用 CRISPR-Cas9 基因编辑技术特异突变下调了 *TaFAE1* 在苜蓿种子中的表达,使芥酸含量显著降低至 2% 以下,达到了与菜籽油相当的品质。Jarvis 等^[8]利用相同的技术改良了苜蓿脂质中的油酸(顺式十八碳-9-烯酸, C18:1^{Δ9})含量,通过同时敲除调控油酸生物合成的脂肪酸去饱和酶 2 型(*FAD2*, fatty acid desaturase 2)和油酸酯还原酶 1 型(*ROD1*, reduced oleate desaturation1)基因,油酸含量从 12% 提高到 90%,同时芥酸含量从 35% 降到了接近 0。作为一种人体必需的 Omega-9 类单不饱和脂肪酸,油酸具备高抗氧化、耐高温油炸和耐久储等多种优异特性,提高其在整体脂质中的占比能够更好地改良苜蓿油脂的应用附加值^[53]。以上研究成功实现了在分子层面上对苜蓿脂质代谢调控机制的精准解析与改良,反映出苜蓿的脂质代谢工程已具备较高的可行性,而且应用创新潜力巨大。

6 苜蓿脂质代谢改良的潜在新方向

苜蓿基础研究的不断充实为利用分子手段提高其应用和经济价值奠定了良好基础,有效促进了苜蓿的资源开发利用。结合苜蓿的脂质特征,神经酸(二十四碳-顺-15-烯酸, C24:1^{Δ15c})将极有可能成为苜蓿脂质代谢改良的新方向之一。

神经酸是动物脑苷脂的关键组分,最初在鲨鱼脑组织中被发现^[54],研究认为神经酸具有治疗和预防神经损伤、修复脑细胞再生、缓解阿尔茨海默氏病、帕金森病等多种功效,对人类神经性疾病的预防和医疗极为有益^[55]。目前神经酸的生物合成机制已明晰,主要是由 *KCS* 基因催化芥酸在其碳链上进一步增加两个碳原子后合成,随后同芥酸一样能够被整合到甘油三酯分子内稳定储存^[56]。然而,由于神经酸多来源于深海动物的脂肪组织,在陆生植物中相对稀有,仅被发现存在于少部分木本油料植

物如蒜头果 (*Malania oleifera*) 和元宝枫 (*Acer truncatum*) 等的果实中,以及草本植物如银扇草 (*Lunaria annua*) 和碎米荠 (*Cardamine graeca*) 等的种子中^[57]。因此天然的动物和植物源神经酸常受生产周期和开发成本等因素的限制,市场价格高昂^[58]。若能够利用苜蓿种子中原本就含有的高芥酸底物开展神经酸的异源合成,将有利于扩大神经酸的可持续生产来源。

此外,苜蓿与其他十字花科大宗油料作物如油菜 (*Brassica napus*)、亚麻荠 (*Camelina sativa*) 等在进化上具有较高的同源性^[59],但这些作物在合成极长链脂肪酸上还缺乏相应的功能^[60],因此苜蓿在这方面能够提供分子设计育种层面上的借鉴。例如通过对苜蓿中调控极长链脂肪酸代谢的分子路径开展深刻解析,克隆得到其中的关键功能基因进行融合表达研究^[54],成功应用于相关大宗油料作物中将可实现兼具高经济和健康价值的极长链脂肪酸的低成本规模化生产,如神经酸、二十碳五烯酸 (EPA, C20:5n3) 和二十二碳六烯酸 (DHA, C22:6n6) 等^[61]。这将有助于提高食用型植物油的生产效益,同时对大健康产业和农业现代化的创新发展具有积极的促进作用。

7 总结与展望

全球生物多样性在过去半个世纪锐减明显^[62],由于气候和生态的恶化,可耕作土地资源日益减少,严重影响着人类命运共同体的发展^[63]。在这一背景下,加快加强对植物资源的多样化开发利用意义重大^[64]。苜蓿在我国一直是传统中医药产业的组成部分,如今,基础研究的快速进步使苜蓿的诸多优势得以被更好地认识,越来越受到关注。对苜蓿开展更为精准的人工育种驯化和生产农艺性状的定向改良将是未来苜蓿研究和应用的核心^[31],苜蓿自交结实、二倍体、基因组小等优势将有助于其高质量快速开发的实现。

我国对苜蓿的总体研究起步较晚,虽然国内具有丰富的种质资源储备,但目前重视程度还不够高,研究人数也较少,这无疑限制了我国苜蓿产业的突破。国外对苜蓿的研究早在 20 世纪 90 年代初期就已开展,持续至今已建立起较为系统的产学研应用体系^[7],因此我国还需进一步提升苜蓿在农业研究和生产中的地位,综合兼顾其作为传统中药材和新型油料作物的战略性开发价值,使苜蓿更加有效地融入进农业生产循环中。随着现代生命科学

研究技术的不断成熟,未来对菥蓂的基础和应用研究也将从药用和脂质利用层面拓展到更为多样的领域,让这一植物资源发挥出更丰富的用途。

参考文献

- [1] 刘静果,张宝山,张玉红,郑宝江. 中草药菥蓂的研究现状及展望. 江苏农业科学, 2020, 48(22): 15-21
Liu J G, Zhang B S, Zhang Y H, Zheng B J. Research status and prospect of *Thlaspi arvense* L.. Jiangsu Agricultural Sciences, 2020, 48(22): 15-21
- [2] 李雪娇. 菥蓂提取物及 8 种黄酮成分的抗炎活性研究. 南宁: 广西大学, 2020
Li X J. Study on anti-inflammatory activity of *Thlaspi arvense* L. extract and 8 flavonoids. Nanning: Guangxi University, 2020
- [3] Zanetti T, Isbell T A, Gesch R W, Evangelista R L, Alexopoulou E, Moser B, Monti A. Turning a burden into an opportunity: Pennycress (*Thlaspi arvense* L.) a new oilseed crop for biofuel production. Biomass and Bioenergy, 2019, 130: 105354
- [4] McGinn M, Phippen W B, Chopra R, Bansal S, Jarvis B A, Phippen M E, Dorn K M, Esfahanian M, Nazareus T J, Cahoon Edgar B, Durrett T P, Marks M D, Sedbrook J C. Molecular tools enabling pennycress (*Thlaspi arvense*) as a model plant and oilseed cash cover crop. Plant Biotechnology Journal, 2019, 17(4): 776-788
- [5] 赵茹. 绿色化学理念下菥蓂草资源的多级利用研究. 哈尔滨: 东北林业大学, 2021
Zhao R. Research on multi-level utilization of *Thlaspi arvense* L. resources based on green chemistry concept. Harbin: Northeast Forestry University, 2021
- [6] 次旦多吉, 巴桑卓嘎, 达娃卓玛. 十三味菥蓂丸质量标准的提升. 中成药, 2019, 41(11): 2748-2752
Ci D D J, Ba S Z G, Da W Z M. The improvement of quality standard of thirteen kinds of herbs. Chinese Patent Medicine, 2019, 41(11): 2748-2752
- [7] Cubinsl J A, Wellsl M S, FrelsK, Ott M A, Forcella F, Johnson G A, Walia M K, Becker R L, Gesch R W. Management of pennycress as a winter annual cash cover crop. A review. Agronomy for Sustainable Development, 2019, 39(5): 1-11
- [8] Jarvis B A, Romsdahl T B, McGinn M G, Nazareus T J, Cahoon E B, Chapman K D, Sedbrook J C. CRISPR/Cas9-induced *fad2* and *rod1* mutations stacked with *fae1* confer high oleic acid seed oil in pennycress (*Thlaspi arvense* L.). Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 652319
- [9] Christopher J, Tatiana L N G, Emmanuel O, Trevor B R, Athanas G, Kent D C, Erich G, Ana P. Effective mechanisms for improving seed oil production in pennycress (*Thlaspi arvense* L.) highlighted by integration of comparative metabolomics and transcriptomics. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 943585
- [10] 刘戈宇, 柴团耀, 孙涛. 超富集植物遏蓝菜对重金属吸收、运输和累积的机制. 生物工程学报, 2010, 26(5): 561-568
Liu G Y, Chai T Y, Sun T. Heavy metal absorption, transportation and accumulation mechanisms in hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*. Journal of Bioengineering, 2010, 26(5): 561-568
- [11] 于金英. 复方菥蓂胶囊治疗痛风的药学研究. 成都: 成都中医药大学, 2015
Yu J Y. Study on compound ximing capsulein in the treatment of gout. Chengdu: Chengdu University of Traditional Chinese Medicine, 2015
- [12] 李雪娇, 刘洪, 王立升. 菥蓂提取物抗炎活性研究. 广西大学学报: 自然科学版, 2022, 47(4): 1099-1103
Li X J, Liu H, Wang L S. Study on the anti-inflammatory activity of extracts of *Thlaspi arvense* L.. Journal of Guangxi University: Natural Science Edition, 2022, 47(4): 1099-1103
- [13] 薛亚, 张立超, 胡薇, 贾婷婷, 朱剑敏, 朱为康, 朱海青. 关于菥蓂的本草考证. 上海中医药杂志, 2023, 57(10): 48-53
Xue Y, Zhang L C, Hu W, Jia T T, Zhu J M, Zhu W K, Zhu H Q. Herbal textual research of *Thlaspi herba*. Shanghai Journal of Traditional Chinese Medicine, 2023, 57(10): 48-53
- [14] 许晓燕, 余梦瑶, 魏巍, 江南, 罗霞. 菥蓂子乙醇提取物对 H₂O₂ 诱导 PC12 细胞损伤的保护作用. 四川中医, 2016, 34(7): 58-61
Xu X Y, Yu M Y, Wei W, Jiang N, Luo X. Protective effect of *Thlaspi arvense* L. seed ethanol extract on damage PC12 cell induced by H₂O₂. Sichuan Traditional Chinese Medicine, 2016, 34(7): 58-61
- [15] 李英哲, 李佳东, 黄梦龙, 周明哲, 吴毅. 菥蓂配方颗粒特征图谱及含量测定研究. 中国药业, 2023, 32(6): 60-66
Li Y Z, Li J D, Huang M L, Zhou M Z, Wu T. Characteristic chromatograms and content determination of *Thlaspi herba* formula granules. China Pharmaceutical, 2023, 32(6): 60-66
- [16] 李娜娜. 外源 NO 对盐胁迫下菥蓂生理及次生代谢产物的影响. 哈尔滨: 东北林业大学, 2022
Li N N. Effects of exogenous NO on the physiological and secondary metabolites of *Thlaspi arvense* L. under salt stress. Harbin: Northeast Forestry University, 2022
- [17] 杨柳青. 实葶葱与伴生植物协同和竞争关系. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2021
Yang L Q. Synergistic and competitive relationships between *Allium galanthum* and associated plants. Urumqi: Xinjiang Agricultural University, 2021
- [18] 赵月婉. 镉胁迫条件下菥蓂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. 昆明: 云南大学, 2022
Zhao Y W. Within-and Transgenerational plasticity under cadmium stress in *Thlaspi arvense*: Multi-level responses of morphology, physiology, and gene expression. Kunming: Yunnan University, 2022
- [19] Royo-Esnal A, Necajeva J, Torra J, Recasens J, Gesch R W. Emergence of field pennycress (*Thlaspi arvense* L.): Comparison of two accessions and modelling. Industrial Crops

- and Products, 2015,66:161-169
- [20] Liu J G, Zhang Z W, Yu Z Y, Tang S J, Sun Y M, Zhang Y H, Zheng B J. Ultrasound-assisted production of biodiesel from field pennycress (*Thlaspi arvense* L.) seeds: Process optimization and quality evaluation. *Industrial Crops & Products*, 2023,203:117224
- [21] Isbell T A, Evangelista R, Glenn S E, Devore D A, Moser B R, Cermak S C, Rao S. Enrichment of erucic acid from pennycress (*Thlaspi arvense* L.) seed oil. *Industrial Crops and Products*, 2015,66:188-193
- [22] Altendorf K, Isbell T, Wyse D L, Anderson J A. Significant variation for seed oil content, fatty acid profile, and seed weight in natural populations of field pennycress (*Thlaspi arvense* L.). *Industrial Crops and Products*, 2019,129:261-268
- [23] 乔卫华,张宏斌,郑晓明,陈宝雄,陈彦清,李焱奎,程云连,张丽芳,方涛,孙玉芳,杨庆文.我国作物野生近缘植物保护工作近20年的成就与展望. *植物遗传资源学报*,2020,21(6):1329-1336
- Qiao W H, Zhang H B, Zheng X M, Chen B X, Chen Y Q, Li Y K, Cheng Y L, Zhang L F, Fang W, Sun Y F, Yang Q W. Achievements of the conservation of wild relatives of crops in the past 20 years and the prospects in China. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2020,21(6):1329-1336
- [24] 张学勇,郝晨阳,焦成智,李甜,毛龙,刘旭.种质资源学与基因组学相结合-破解基因发掘与育种利用的难题. *植物遗传资源学报*,2023,24(1):11-21
- Zhang X Y, Hao C Y, Jiao C Z, Li T, Mao L, Liu X. Integration of germplasmics and genomics: Bridging up crop gene discovery and breeding. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2023,24(1):11-21
- [25] Seehausen O, Butlin R K, Keller I, Wagner C E, Boughman J W, Hohenlohe P A, Peichel C L, Saetre G P, Bank C, Brännström A, Brelsford A, Clarkson C S, Eroukhmanoff F, Feder J L, Fischer M C, Foote A D, Franchini P, Jiggins C D, Jones F C, Lindholm A K, Lucek K, Maan M E, Marques D A, Martin S H, Matthews B, Meier J I, Möst M, Nachman M W, Nonaka E, Rennison D J, Schwarzer J, Watson E T, Westram A M, Widmer A. Genomics and the origin of species. *Nature Reviews Genetics*, 2014,15(3):176-192
- [26] 侯祥英,崔运鹏,刘娟.深度学习在植物基因组学与作物育种中的应用现状与展望. *农业图书情报学报*,2022,34(8):4-18
- Hou X Y, Cui Y P, Liu J. Applications and prospect analysis of deep learning in plant genomics and crop breeding. *Agricultural Library and Information Journal*, 2022,34(8):4-18
- [27] Dorn K M, Fankhauser J D, Wyse D L, Marks M D. A draft genome of field pennycress (*Thlaspi arvense*) provides tools for the domestication of a new winter biofuel crop. *DNA Research*, 2015,22(2):121-131
- [28] Yang R, Jarvis D E, Chen H, Beilstein M A, Grimwood J, Jenkins J, Shu S, Prochnik S, Xin M, Ma C, Schmutz J, Wing R A, Mitchell-Olds T, Schumaker K S, Wang X. The reference genome of the halophytic plant *Eutrema salsugineum*. *Frontiers in Plant Science*, 2013,4:4,46
- [29] Nunn A, Rodríguez-Arévalo I, Tandukar Z, Frels K, Contreras-Garrido A, Carbonell-Bejerano P, Zhang P, Ramos-Cruz D, Jandrasits K, Lanz C, Brusa A, Mirouze M, Dorn K M, Galbraith D W, Jarvis B A, Sedbrook J C, Wyse D L, Otto C, Langenberger D, Stadler P F, Weigel D, Marks M D, Anderson J A, Becker C, Chopra R. Chromosome-level *Thlaspi arvense* genome provides new tools for translational research and for a newly domesticated cash cover crop of the cooler climates. *Plant Biotechnology Journal*, 2022,20(5):944-963
- [30] Geng Y P, Chang N, Zhao Y W, Qin X Y, Lu S G, Crabbe M, James C, Guan Y B, Zhang T C. Increased epigenetic diversity and transient epigenetic memory in response to salinity stress in *Thlaspi arvense*. *Ecology and Evolution*, 2020,10(20):11622-11630
- [31] Chopra R, Johnson E B, Daniels E, McGinn M, Dorn K M, Esfahanian M, Folstad N, Amundson K, Altendorf K, Betts K, Frels K, Anderson J A, Wyse D L, Sedbrook J C, David M M. Translational genomics using *Arabidopsis* as a model enables the characterization of pennycress genes through forward and reverse genetics. *The Plant Journal*, 2018,96(6):1093-1105
- [32] 孙帅.群落组成对苜蓿种群特征和个体形态及抗性的影响.南充:西华师范大学,2019
- Sun S. Effects of community composition on population characteristics, individual morphology and resistance of *Thlaspi arvense* L. Nanchong: China West Normal University, 2019
- [33] 王光野,蔡立格,张静菊,付艳平.苜蓿(*Thlaspi arvense* L.)抗旱适应结构研究. *长春师范学院学报:自然科学版*,2009,28(4):54-56
- Wang G Y, Cai L G, Zhang J J, Fu Y P. Research on characteristics of *Thlaspi arvense* L. which adapt to the arid environment. *Journal of Changchun Normal University: Natural Science Edition*, 2009,28(4):54-56
- [34] 袁祯.苜蓿(*Thlaspi arvense*)种子萌发特性及其对母本环境的响应.兰州:兰州大学,2020
- Yuan Z. Response to maternal environment of *Thlaspi arvense*. Lanzhou: Lanzhou University, 2020
- [35] 常娜.苜蓿表观遗传多样性对盐胁迫的响应及其短期表观遗传记忆.昆明:云南大学,2020
- Chang N. Increased epigenetic diversity and transient epigenetic memory in response to salinity stress in *Thlaspi arvense*. Kunming: Yunnan University, 2020
- [36] Geng Y P, Guan Y B, Qiong L, Lu S G, An M, Crabbe M J C, Qi J, Zhao F Q, Qiao Q, Zhang T C. Genomic analysis of field pennycress (*Thlaspi arvense*) provides insights into mechanisms of adaptation to high elevation. *BMC Biology*, 2021,19(1):1-14
- [37] 黄志慧,张一宁,李娜娜,郑宝江,张玉红.增补UV-B辐射对

- 苜蓿生理特性及次生代谢产物的影响. 植物研究, 2022, 42 (6): 1079-1087
- Huang Z H, Zhang Y N, Li N N, Zheng B J, Zhang Y H. Responses of supplemental UV-B radiation to physiological properties and secondary metabolites of *Thlaspi arvense*. Plant Research, 2022, 42 (6): 1079-1087
- [38] Chopra R, Johnson E, Emenecker R, Cahoon E B, Joe L, Kliebenstein D J, Daniels E, Dorn K M, Esfahanian M, Folstad N, Frels K, McGinn M, Ott M, Gallaher C M, Altendorf K R, Berroyer A, Ismail B, Anderson J A, Wyse D L, Ulmasov T, Sedbrook J C, Marks M D. Identification and stacking of crucial traits required for the domestication of pennycress. Nature Food, 2020, 1 (1): 84-91
- [39] Moser B R. Biodiesel from alternative oilseed feedstocks: Camelina and field pennycress. Biofuels, 2012, 3(2): 193-209
- [40] Wang D, Xiao H M, Lv X W, Hong C, Wei F. Mass spectrometry based on chemical derivatization has brought novel discoveries to lipidomics: A comprehensive review. Critical Reviews in Analytical Chemistry, 2023, DOI: <https://doi.org/10.1080/10408347.2023.2261130>
- [41] 韩凤英, 王津, 胡馨月, 徐劲松, 许本波, 张学昆, 赵福永. 不同超长链脂肪酸延长酶基因 *FAEI* 芥酸合成功能的比较. 植物遗传资源学报, 2023, 24(2): 569-583
- Han F Y, Wang J, Hu X Y, Xu J S, Xu B B, Zhang X K, Zhao F Y. Comparison of erucic acid biosynthesis of the *FAEI* genes encoding the very-long-chain fatty acid elongase from different plant species. Journal of Plant Genetic Resources, 2023, 24 (2): 569-583
- [42] Wang P D, Xiong X J, Zhang X B, Wu G, Liu F. 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*). Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 899076
- [43] 杨哲, 徐志浩, 赵艳涛, 张永民. 芥酸基表面活性剂的合成及性能研究. 中国洗涤用品工业, 2021(3): 36-44
- Yang Z, Xu Z H, Zhao Y T, Zhang Y M. Synthesis and properties of erucic acid based surfactant. Chinese Detergent Industry, 2021(3): 36-44
- [44] 罗远洲. 甘油三酯中芥酸位置对健康的影响. 油脂科技, 1985 (3): 50-53
- Luo Y Z. Health effects of erucic acid position in triglycerides. Grease Technology, 1985 (3): 50-53
- [45] Vaughan D A, Balazs E, Heslop-Harrison J S. From crop domestication to super-domestication. Annals of Botany, 2007, 100(5): 893-901
- [46] 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.). Plant Science, 2014, 227: 122-132
- [47] Xu X Y, Yang H K, Singh S P, Sharp P J, Liu Q. Genetic manipulation of non-classic oilseed plants for enhancement of their potential as a biofactory for triacylglycerol production. Engineering, 2018, 4 (4): 523-533
- [48] Vanhercke T, Dyer J M, Mullen R T, Kilaru A, Mahbubur Rahman M, Petrie J R, Green A G, Yurchenko O, Singh S P. Metabolic engineering for enhanced oil in biomass. Progress in Lipid Research, 2019, 74 : 103-129
- [49] Chao H B, Kilaru A, Liu L Z. Editorial: Genetics, breeding and engineering to enhance oil quality and yield. Frontiers in Plant Science, 2023, 14 : 1265897
- [50] Claver A G, Hernández del Rey R, López M V, Picorel R, Alfonso M. Identification of target genes and processes involved in erucic acid accumulation during seed development in the biodiesel feedstock pennycress (*Thlaspi arvense* L.). Journal of Plant Physiology, 2017, 208: 7-16
- [51] Johnston C, García Navarrete L T, Ortiz E, Romsdahl T B, Guzha A, Chapman K D, Grotewold E, Alonso A P. Effective mechanisms for improving seed oil production in pennycress (*Thlaspi arvense* L.) highlighted by integration of comparative metabolomics and transcriptomics. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 943585
- [52] García Navarrete T, Arias C, Mukundi E, Alonso Ana P, Grotewold E. Natural variation and improved genome annotation of the emerging biofuel crop field pennycress (*Thlaspi arvense*). G3: Genes, Genomes, Genetics, 2022, 12(6): 84
- [53] Dar A A, Choudhury A R, Kancharla P K, Arumugam N. The *FAD2* gene in plants: Occurrence, regulation, and role. Frontiers in Plant Science, 2017, 8 : 1789
- [54] 王婕, 施嘉仪, 高盈玺, 张文静, 胡雄杰, 李群生, 周智勇, 任钟旗. 神经酸来源及分离方法的研究进展. 中国油脂, 2024, 49 (3): 41-46
- Wang J, Shi J Y, Gao Y X, Zhang W J, Hu X J, Li Q S, Zhou Z Y, Ren Z Q. Research progress on sources and separation methods of nervonic acid. China Oils and Fats, 2024, 49 (3) : 41-46
- [55] Ntoumani E, Strandvik B, Sabel K G. Nervonic acid is much lower in donor milk than in milk from mothers delivering premature infants—of neglected importance. Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids, 2013, 89(4): 241-244
- [56] Liu F, Wang P, Xiong X J, Zeng X H, Zhang X B, Wu G. A review of nervonic acid production in plants: Prospects for the genetic engineering of high nervonic acid cultivars plants. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 626625
- [57] Yang T, Yu Q, Xu W, Li D Z, Chen F, Liu A Z. Transcriptome analysis reveals crucial genes involved in the biosynthesis of nervonic acid in woody *Malania oleifera* oilseeds. BMC Plant Biology, 2018, 18(1): 1-13
- [58] 乔青青, 顾晖, 于有伟, 王向东. 遏蓝菜神经酸的提取与微乳化作用研究. 农产品加工, 2011(2): 28-31
- Qiao Q Q, Gu H, Yu Y W, Wang X D. Extraction and micro-emulsion of nervonic acid on pennycress. Processing of Agricultural Products, 2011 (2) : 28-31
- [59] Zou X F, Suppanz I, Raman H, Hou J L, Wang J, Long Y,

- Jung C, Meng J L. Comparative analysis of FLC homologues in brassicaceae provides insight into their role in the evolution of oilseed rape. PLoS ONE, 2012, 7 (9):45751
- [60] Thambugala D, Ragupathy R, Cloutier S. Structural organization of fatty acid desaturase loci in linseed lines with contrasting linolenic acid contents. Functional & Integrative Genomics, 2016, 16 (4):429-439
- [61] Petrie J R, Zhou X, Leonforte A, McAllister J, Shrestha P, Kennedy Y, Belide S, Buzza G, Gororo N, Gao W X, Lester G, Mansour M P, Mulder R J, Liu Q, Tian L J, Silva C, Cogan N O I, Nichols P D, Green A G, de Feyter R, Devine M D, Singh S P. Development of a *Brassica napus* (Canola) crop containing fish oil-like levels of DHA in the seed oil. Frontiers in Plant Science, 2020, 11:727
- [62] Yue Q B, Zhang J L, Qin R N, Huang J L, He J H. Analysis on the loss path and cooperative protection of global biodiversity based on input-output model. Journal of Cleaner Production, 2023, 419 :138232
- [63] 陈红,杨润佳,叶艳妹.中国土地资源的可耕性评价及其保护策略.农业工程学报,2023,39(5):192-200
- Chen H, Yang R J, Ye Y M. Cultivability evaluation and conservation strategies of land resources in China. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2023, 39 (5): 192-200
- [64] 刘浩,周闲容,于晓娜,杨修仕,刘三才,么杨,任贵兴.作物种质资源品质性状鉴定评价现状与展望.植物遗传资源学报, 2014, 15(1):215-221
- Liu H, Zhou X R, Yu X N, Yang X S, Liu S C, Yao Y, Ren G X. Evaluation of quality traits in crop germplasm resources . Journal of Plant Genetic Resources, 2014, 15 (1): 215-221