植物遗传资源学报 2025，26（5）：1042-1056
Journal of Plant Genetic Resources DOI：10.13430/j.cnki.jpgr.20241211001

籽粒茴香雄性不育材料创制及脂质成分差异分析

罗　庆[1]，张　浩[2]，钟秀来[1]，朱顺华[1]，熊爱生[3]，李梦瑶[4]，谭国飞[1]
（[1]贵州省农业科学院园艺研究所/贵州省园艺工程技术中心/农业农村部喀斯特山区作物基因资源与种质创新重点实验室，贵阳 550006；[2]贵州省农业科学院农作物品种资源研究所，贵阳 550006；[3]南京农业大学园艺学院/作物遗传与种质创新国家重点实验室/农业农村部华东地区园艺作物生物学与种质创制重点实验室，南京 210095；[4]四川农业大学园艺学院，成都 611130）

摘要：籽粒茴香为中国卤制品和烧烤重要香料之一，其雄性不育材料的缺乏严重限制了培育优质籽粒茴香品种的研究进程。本研究从贵州省地方品种可育材料（FvGZKY001）中筛选获得籽粒茴香雄性不育（FvGZBY001）材料，并对其不育性状进行观察和鉴定，以及对二者籽粒脂质成分差异进行液相色谱-质谱（LC-MS，liquid chromatograph-mass spectrometer）分析。结果表明，与可育材料FvGZKY001相比，FvGZBY001在植株形态上无明显差异，但其花丝无明显伸长，且花药中无花粉粒。在FvGZBY001和FvGZKY001籽粒中均检测出7类49个脂质分子小类，其脂质类物质分别为1353和1351种；二者中共鉴定出41种有显著差异的脂质类物质，其中29种脂质类物质在FvGZBY001材料中上调表达（以鞘磷脂为主），12种脂质类物质在FvGZKY001材料中上调表达（以甘油磷脂为主）。LION富集分析表明，41个差异脂质物主要富集在22个不同物质上，以含不同碳数的脂肪酸为主。推测茴香FvGZBY001为细胞核雄性不育，该不育特征可用于茴香杂交育种中，其与FvGZKY001籽粒脂质物成分的差异可用于茴香籽粒油品质的评价及利用。

关键词：茴香；雄性不育；脂质成分；LC-MS；差异分析

Creation of Male Sterile Materials of Seed Fennel and Difference Analysis of Lipid Composition

LUO Qing[1]，ZHANG Hao[2]，ZHONG Xiulai[1]，ZHU Shunhua[1]，XIONG Aisheng[3]，LI Mengyao[4]，TAN Guofei[1]
（[1]*Institute of Horticulture*，*Guizhou Academy of Agricultural Sciences/Hoticultural Engineering Technology Center of Guizhou/Key Laboratory of Crop Gene Resources and Germplasm Innovation in Karst Mounttain Area*，*Ministry of Agriculture and Rural Affairs*，*Guiyang 550006*；[2]*Institute of Crop Variety Resources*，*Guizhou Academy of Agricultural Sciences*，*Guiyang 550006*；[3]*College of Horticulture*，*Nanjing Agricultural University/State Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Enhancement/Ministry of Agriculture and Rural Affairs Key Laboratory of Horticultural Crop Biology and Germplasm Creation in East China*，*Nanjing 210095*；[4]*College of Horticulture*，*Sichuan Agricultural University*，*Chengdu 611130*）

Abstract：Seed fennel is one of the important spices in Chinese marinade and barbecue. The lack of male sterile material severely limits the research process of breeding high-quality seed fennel varieties. In this study，male sterile materials（FvGZBY001）of seed fennel were obtained from local fertility varieties（FvGZKY001）of Guizhou province. We observated and identificated the sterility characters of FvGZBY001，and analyzed the

收稿日期：2024-12-11　　**网络出版日期：**2025-02-11
URL：https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20241211001
第一作者研究方向为伞形科蔬菜分子生物学，E-mail：lqing985@foxmail.com
通信作者：熊爱生，研究方向为蔬菜分子生物学，E-mail：xiongaisheng@njau.edu.cn
李梦瑶，研究方向为蔬菜分子生物学，E-mail：limy@sicau.edu.cn
谭国飞，研究方向为伞形科蔬菜分子生物学，E-mail：tgfei@foxmail.com
基金项目：贵州省科学技术厅项目（黔科合服企［2022］014，黔科合服企［2024］003-1，黔科合服企［2024］003-2）；贵州省农业科学院项目（黔农科种质资源［2023］17号）；贵州省蔬菜产业技术体系（GZCYTX2025-0101）；贵州省高原特色蔬菜产业体系（GZMARS）
Foundation projects：Project of Guizhou Provincial Department of Science and Technology（Qiankehe Service Enterprise［2022］014，Qiankehe Service Enterprise［2024］003-1，Qiankehe Service Enterprise［2024］003-2）；Guizhou Academy of Agricultural Sciences Project（Qian Agricultural Science Genetic Resource［2023］No. 17）；Guizhou Province Vegetable Industry Technology System（GZCYTX2025-0101）；Guizhou Province Plateau Characteristic Vegetable Industry Technology System（GZMARS）

difference of lipid composition between the two grains by LC-MS（liquid chromatography-mass spectrometry）. The results show that there was no significant difference in plant morphology in FvGZBY001 compared with the fertile material FvGZKY001, the filaments of FvGZBY001didnot extend significantly and no pollen grains in anthers. There were 7 types of 49 lipid molecule subclasses detected in the seeds fennel both FvGZBY001 and FvGZKY001, which are 1353 and 1351 kinds of lipid substance respectively. A total of 41 lipid substances with significant differences were identified among them, which 29 lipids were up-regulated expression in FvGZBY001（mainly sphingomyelin）while 12 lipids was up-regulated expression in FvGZKY001（mainly glycerol phospholipids）. LION enrichment analysis showed that 41 lipid substances with significant differences were mainly concentrated in 22 different lipid substances, which the predominant lipid substances were fatty acids with different carbon numbers. We presumed that fennel FvGZBY001 is NMS（nuclear male sterility）, and the sterility characteristics can be used in crossbreeding of fennel. The difference of lipid composition with FvGZKY001 can be used for the quality evaluation and utilization of its seed oil.

Key words: fennel; male sterile; lipid composition; LC-MS; variation analysis

茴香（*Foeniculum vulgare* Mill.）（2n=2x=22）又名小茴香（籽粒/果实）、怀香、怀香子、茴香子等，为伞形科茴香属多年生草本植物，是重要的药食同源性蔬菜之一[1]。茴香的叶和籽粒均有特殊的香味，而全草（包括籽粒）均可入药，其性温、味辛，全株（特别是籽粒中）含有挥发油，具有抗氧化、抗癌、护肝、抑菌杀虫、镇痛、调节肠胃机能和增强免疫等功效[2-3]。茴香原产于地中海地区，距今已有千年栽培史[4]；在我国各地均有分布，如宁夏、内蒙古、山西、甘肃，是一种具有独特区域优势的经济作物[5]。茴香作为世界性香辛类蔬菜，营养价值较高，嫩茎叶中不仅蛋白质、粗纤维、脂肪含量丰富，还含有类胡萝卜素、钙、磷等营养元素[6]；籽粒中含有茴香酸、芥子酸、阿魏酸等多种脂肪酸[7]。茴香按照食用部位分类，主要分为球茎茴香和籽粒茴香。球茎茴香主要食用其膨大肉质的叶鞘，在欧洲国家食用较多。籽粒茴香主要食用其幼嫩的苗和籽粒，其籽粒为我国卤制品和烧烤的重要原料之一，需求量极大。据联合国粮食及农业组织（FAO，food and agriculture organization）统计，茴香作为菜、药、香料兼用型多用途芳香植物，每年产值约100亿美元[8]，具有广阔的市场。

伞形科作物，如芹菜（*Apium graveolens* L.）[9]、胡萝卜（*Daucus carota* L.）[10]、水芹［*Oenanthe javanica*（Blume）DC.］[11]等，普遍存在花两性、较小、发育不一致、杂交难度大等特点，这极大地限制了伞形科各蔬菜作物杂交育种的进程。雄性不育材料的发现和利用是伞形科作物杂交育种的关键，能极大地改善伞形科作物杂交育种瓶颈问题。自20世纪60年代末以来，国外育种工作者发现了球茎茴香雄性不育材料，使茴香育种得到了极大地突破，导致国外茴香商业95%以上均为杂交种[12-13]。目前，我国籽粒茴香种质资源丰富，但仅有少量栽培品种得以研究利用，且其他相关研究亦较基础，如栽培技术[14]、质量评价[5]、精油成分[9]、生物活性[15]等方面，而有关药理、育种、种质方面的研究相对较少，且不够深入。而籽粒茴香雄性不育材料还未有相关研究报道，这阻碍了我国茴香育种等相关产业的发展。

在植物中，脂质参与调节多种生命活动过程[16]，包括能量转换、物质运输、信息识别与传递、细胞发育和分化，以及细胞凋亡；且人体内脂质异常代谢与多种疾病发生、发展密切相关[15]，如动脉硬化症、糖尿病、肥胖症、阿尔茨海默病以及肿瘤等。因此，植物的脂质成分（如挥发油、脂肪酸等）是其加工、利用的主要依据[17-18]。茴香籽粒中含有挥发油成分，是其主要活性成分和香气来源[19]。国外茴香籽粒中发现多种营养物质成分，其中挥发油主要成分为对烯丙基茴香醚、柠檬烯、反式茴香脑、甲基胡椒粉、苯基丙酸及茴香酮[3,20-21]；酚类化合物主要为茴香酚、甲醚及草蒿脑[19,22]；脂肪酸主要为饱和脂肪酸和不饱和脂肪酸，而石油亚麻酸和亚油酸是最主要的不饱和脂肪酸[23]。这些物质使茴香籽粒具有较强的抗氧化性、生物活性等，成为食品、工业、加工等行业的重要的天然来源。我国籽粒茴香精油中，香气成分以烯萜类最多，如水芹烯、柠檬烯、α-蒎烯、δ-杜松萜烯和松油烯等[24]。有研究表明，茴香精油成分中的反式茴香脑对青霉菌具有抑菌效果[25]，同时芳樟醇、反式茴香脑、桉树脑、草蒿脑、α-蒎烯、d-香芹酮、柠檬烯、β-月桂烯等萜类物质

对茴香籽粒风味的形成有重要贡献[26]。因此，确定茴香籽粒脂质成分对其加工、利用有着重要的作用[27]。

脂质组学是一种基于液相色谱-质谱（LC-MS，liquid chromatograph-mass spectrometer）的高通量分析技术，高效研究脂类家族、脂质化合物在各种生物过程中的变化与功能，进而阐明其相关的生物活动机制与原理。目前，脂质组学已应用于油茶[28-29]、亚麻[30]等多种油料作物研究中。但关于籽粒茴香脂质全面系统的研究较少，特别是雄性不育籽粒茴香油脂成分分析还未有研究报道。为揭示茴香雄性不育与可育材料籽粒的差异脂质物，本研究利用LC-MS高通量分析技术，研究茴香雄性不育与可育材料籽粒的脂质成分，为更好的开发和利用茴香籽粒油奠定科学的理论基础，为强有力的茴香产业发展提供基础核心材料保障。

1 材料与方法

1.1 试验材料

2018年对茴香资源进行收集，利用化学诱变剂甲基磺酸乙酯方法[31]创制茴香雄性不育材料。在2019年7月茴香花期时，从诱变浓度为1.0 mol/L、诱变40 min的群体中筛选获得一株开花异常，且花药中无花粉粒的茴香雄性不育植株（命名为：FvGZBY001）。将茴香雄性不育材料FvGZBY001与未进行诱变的茴香可育材料（命名为：FvGZKY001）种植于贵州省农业科学院园艺研究所试验基地中。2019年7月-2023年7月花期，可育材料FvGZKY001自交留种；不育材料FvGZBY001使用FvGZKY001花粉授粉，杂交留种。2024年9月籽粒成熟期时，对FvGZBY001和FvGZKY001材料各随机选择3株分别收集种子并晾干，作为3次重复试验，进行脂质分析。

1.2 性状观察

在茴香花期，利用体视显微镜（M165C，上海徕卡仪器有限公司）观察2种材料，鉴定FvGZBY001与FvGZKY001的花瓣、花丝等结构和拍照，使用显微镜（SH11，北京海富达科技有限公司）进行花药中花粉粒观察和拍照。在大田中观察茴香FvGZBY001与FvGZKY001植株地上部分差异和拍照，育苗后分别对2种材料的幼苗植株进行对比观察和拍照。

1.3 籽粒脂质成分测定

分别取适量FvGZBY001与FvGZKY001籽粒（约50 mg）于2 mL离心管中，加入钢珠和750 μL氯仿甲醇（2∶1，v/v）溶液，涡旋混匀，2次50 Hz研磨60 s；置于冰上40 min，加入190 μL ddH_2O，混匀后置于冰上10 min；室温下，12000 r/min离心5 min，取上层溶液300 μL于新的2 mL离心管中，加入500 μL氯仿甲醇混合溶液（2∶1，v/v），涡旋混匀；室温下，12000 r/min离心5 min，取上层溶液400 μL于新的2 mL离心管中，在真空浓缩仪进行浓缩；加入200 μL异丙醇溶解样品后，用0.22 μm膜过滤，得到待测样本。

色谱柱使用ACQUITYUPLC® BEHC18（2.1×100 mm，1.7 μm，Thermo Fisher Scientific，美国）；柱温为50℃；自动进样器温度为8℃，流速为0.25 mL/min；流动相A为60%乙腈溶液+40%水+ 10 mmol/L甲酸铵+0.1%甲酸；流动相B为10%乙腈+90%异丙醇+10 mmol/L甲酸铵+0.1%甲酸；梯度洗脱程序为0~5 min，70~57% A；5~5.1 min，57%~50% A；5.1~14 min，50%~30% A；14~14.1 min，30% A；14.1~21 min，30%~1% A；21~24 min，1% A；24~24.1 min，1%~70% A；24.1~28 min，70% A。

在电喷雾离子源（ESI，electrospray ionization，Thermo Fisher Scientific，美国）的正、负离子电离模式下，使用参数为：正、负离子喷雾电压各为3.50 kV和2.50 kV，辅助气10 arb，鞘气30 arb，检测脂质物质成分。毛细管温度325℃和分辨率35000条件下进行全扫描，扫描范围为150~2000；碰撞电压为30 eV下，采用高碰撞解离（HCD，higher collisional dissociation）进行二级裂解，并采用动态排除去除无必要的MS/MS（Tandem mass spectrometry）信息后得到质谱数据。

1.4 数据分析

通过LipidSearch[32]软件（V4.2.28）（主要参数为bR.T.Tolerance=0.25，m-Score Threshold=3）将质谱数据逐个进行脂质注释，进行峰对齐、峰过滤等工作，得到质荷比、脂质、峰响应值和保留时间等信息，再采用总峰归一化对定量值进行矫正。

采用R语言（v4.0.3）Ropls软件包[33]分别对样本数据进行主成分分析、正交偏最小二乘判别分析等多元统计分析[34-35]。在变量对分组贡献值（VIP > 1）和显著性（P<0.05）条件下，筛选差异性脂质物。再通过R语言中Pheatmap程序包对数据集进行缩放，做层次聚类分析，结果以热图表示。采用lipidomeR[36]对获得的差异脂质结果进行结构特征的分析，计算脂质碳原子数目和饱和水平（双键数目）。采用LION脂质本体数据库[37]，使用R语言

LION软件包对其进行功能富集分析。

2　结果与分析

2.1　不同表型的比较观察

茴香FvGZBY001与FvGZKY001地上植株形态相近，茎均直立，光滑，圆柱形，高1.5~2.0 m，上部分枝，灰绿色；花为复伞形花序顶生，花小，金黄色；冬季地上部分枯萎后，基部周围发出新苗，为典型多年生籽粒茴香（图1A、D）。两者幼苗的根系发达，须根多；叶羽状分裂，小叶成丝状，叶面光滑，被有白色蜡粉（图1B、E）。均为双悬果，呈黄绿色，卵状长圆形，两头略尖（图1C、F）。

A：FvGZBY001植株；B：FvGZBY001幼苗；C：FvGZBY001种子；D：FvGZKY001植株；E：FvGZKY001幼苗；F：FvGZKY001种子

A：Plant of FvGZBY001；B：Seeding of FvGZBY001；C：Seeds of FvGZBY001；D：Plant of FvGZKY001；E：Seeding of FvGZKY001；F：Seeds of FvGZKY001

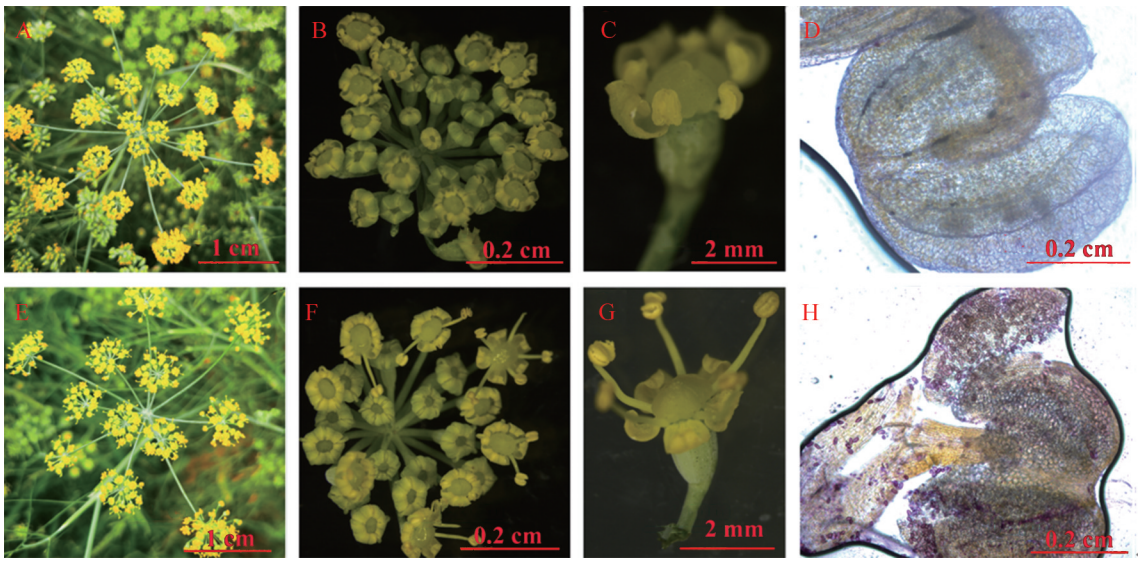
图1　茴香FvGZBY001与FvGZKY001不同表型的观察

Fig. 1　Observation of different phenotypes in fennel FvGZBY001 and FvGZKY001

对茴香FvGZBY001与FvGZKY001材料花期的花进行对比观察，发现茴香雄性不育材料FvGZBY001开花时出现异常，花丝不伸长，花药不明显，花药中未有花粉粒（图2A~D）；而茴香可育材料FvGZKY001其开花正常，花丝伸长，花药明显，花药中有大量的花粉粒，且能被碱性品种染色（图2E~H）。表明茴香FvGZBY001材料具有典型的雄性不育特征，可用于茴香杂交育种中。

2.2　籽粒脂质成分结构分析

正离子模式下，FvGZBY001共检测出1353种物质；而负离子模式下，FvGZKY001中共检测出1351种物质，以1351种物质作为共同物质数据基础进行后期相关分析（表1）。在茴香FvGZBY001与FvGZKY001籽粒中检测出7类49个脂质分子小类物质，分别为甾醇脂类（含8个脂质分子小类共56种物质）、甘油酯类（含3个脂质分子小类共366种物质）、甘油磷脂类（含20个脂质分子小类共371种物质）、鞘脂类（含8个脂质分子小类共374种物质）、糖脂类（含6个脂质分子小类共94种物质）、衍生脂质类（含3个脂质分子小类共40种物质）及其他脂类（含3个脂质分子小类共52种物质）。其中，甘油磷脂类、鞘脂类、甘油酯类物质为其主要的三类脂质物，均占总物质数量的27%左右。



A:FvGZBY001田间花;B:盛开期FvGZBY001花;C:盛开期FvGZBY001单个花;D:FvGZBY001花药中花粉粒;
E:FvGZKY001田间花;F:盛开期FvGZKY001花;G:盛开期FvGZKY001单个花;H:FvGZKY001花药中花粉粒

A: Field flower of FvGZBY001; B: Flower of FvGZBY001 in blooming period; C: Individual flower of FvGZBY001 in blooming period; D: Pollen grains in anthers of FvGZBY001; E: Field flower of FvGZKY001; F: Flower of FvGZKY001 in blooming period; G: Individual flower of FvGZKY001 in blooming period; H: Pollen grains in anthers of FvGZKY001

图2 茴香FvGZBY001与FvGZKY001花的观察

Fig. 2 Observation of flower in fennel FvGZBY001 and FvGZKY00

表1 茴香籽粒脂质物分类及功能分析

Table 1 Classification and function analysis of lipid composition in seeds of fennel

分类 Classification	脂质分子小类 Sub class of lipids	POS个数/占比(%) Number of POS/ Proportion	NEG个数/占比(%) Number of NEG / Proportion	属性和功能 Attributes and functions
甾醇脂类 Sterol lipids	乙酰化葡糖糖基菜油甾醇酯	7/0.52	7/0.52	含短链脂肪酸较多,为主要的储存脂类;主要有β-谷甾醇酯,豆甾醇酯,菜油甾醇酯3种成分;减低血浆总胆固醇和低密度脂蛋白胆固醇的作用;降血脂功能;用于食品加工和医疗行业
	乙酰化葡糖糖基谷甾醇酯	11/0.81	11/0.81	
	乙酰化葡糖糖基豆甾醇酯	6/0.44	6/0.44	
	乙酰化葡糖糖基酵母甾醇酯	3/0.22	3/0.22	
	胆固醇酯	5/0.37	5/0.37	
	谷甾醇酯	1/0.07	1/0.07	
	(植)豆甾醇酯	6/0.44	6/0.44	
	酵母甾醇酯	17/1.26	17/1.26	
甘油酯类 Glyceride	甘油一酯	4/0.30	4/0.30	不溶于水溶于有机质,食物脂肪主要成分,其所含脂肪酸的种类和链长的不同而具有不同的理化性质
	甘油二酯	79/7.97	79/7.99	
	甘油三酯	**283**/20.92	**282**/20.95	
甘油磷脂类 Glyceryl phosohatide	磷脂酰胆碱	79/7.97	79/7.99	最常见、含量最多的一类磷脂,极性脂;构成生物膜;是胆汁和膜表面活性物质等成分之一;参与细胞膜对蛋白质的识别和信号传导;优良的天然活性剂,无毒、无刺激,不污染环境;良好的抗氧化剂,用于医疗;磷脂酰甘油是其主要成分,一种酸性磷脂,主要在大肠杆菌等微生物中存在;是胡萝卜素脂生物合成的中间产物
	磷脂酰乙醇胺	51/5.15	51/5.16	
	磷脂酰甘油	50/5.05	50/5.06	
	溶血磷脂酸	1/0.07	1/0.07	
	溶血磷脂酰胆碱	11/0.81	11/0.81	
	溶血磷脂酰乙醇胺	3/0.22	3/0.22	
	溶血磷脂酰甲醇	4/0.30	4/0.30	
	溶血磷脂酰甘油	4/0.30	4/0.30	

表1（续）

分类 Classification	脂质分子小类 Sub class of lipids	POS个数/占比（%） Number of POS/ Proportion	NEG个数/占比（%） Number of NEG / Proportion	属性和功能 Attributes and functions
甘油磷脂类 Glyceryl phosohatide	心磷脂	32/2.37	32/2.37	
	磷脂酰肌醇	31/2.29	31/2.29	
	磷脂酰肌醇酸	2/0.15	2/0.15	
	二磷脂酰肌醇酸	1/0.07	1/0.07	
	磷脂酸	28/2.07	28/2.07	
	双溶血心磷脂	10/0.74	10/0.75	
	二甲基化磷脂酰乙醇	9/0.67	9/0.67	
	环磷脂酸	3/0.22	3/0.22	
	磷脂酰乙醇	8/0.59	8/0.59	
	磷脂酰丝氨酸	22/1.62	22/1.63	
	磷脂酰甲醇	15/1.11	15/1.11	
	溶血双磷脂酸	7/0.52	7/0.52	
鞘脂类 Sphingolipid	神经酰胺	**222**/16.41	**221**/16.36	包括鞘磷脂、脑苷脂和神经节苷脂；生物膜结构的重要组成成分；参与细胞生长、衰老等许多重要的信号传导过程；多是饱和脂肪酸或单元不饱和脂肪酸；碳链长度为16~26个碳原子
	单糖基神经酰胺	130/9.61	130/9.62	
	单糖基神经酰胺	8/0.59	8/0.59	
	单糖基神经酰胺	2/0.15	2/0.15	
	鞘磷脂	3/0.22	3/0.22	
	鞘氨醇	7/0.52	7/0.52	
	磷酸鞘氨醇	2/0.15	2/0.15	
	植物鞘氨醇	1/0.07	1/0.07	
糖脂类 Glycolipid	（植）二半乳糖基二酰基甘油	20/1.48	20/1.48	有甘油糖脂和鞘糖脂两类；是动植物细胞膜的重要成分；甘油糖脂具有抗氧化、抗病毒、抗菌、抗肿瘤、抗炎、抗动脉粥样硬化等多种生物活性；能量来源，提高免疫力
	（植）二半乳糖基酰基甘油	5/0.37	5/0.37	
	硫代异鼠李糖甘油二酯	24/1.77	24/1.78	
	硫代异鼠李糖甘油一酯	7/0.52	7/0.52	
	（植）单半乳糖二酰甘油	**31**/2.29	**32**/2.37	
	（植）单半乳糖基二酰基甘油	6/0.44	6/0.44	
衍生脂质类 Derived lipid	双-甲基化磷脂酸	8/0.59	8/0.59	重要的活性物质；有能量储存、保护作用；生物膜骨架成分
	溶血二甲基化磷脂酰乙醇胺	5/0.37	5/0.37	
	甲基化磷脂酰胆碱	27/2.00	27/2.00	
其他磷脂类 Other phospholipids	蜡酯	**34**/2.44	**33**/2.44	防止水分蒸发；抗心肌缺血作用；提高人体免疫力；抗氧化、延缓衰老、保肝等
	辅酶	4/0.30	4/0.30	
	O-2酰化（γ-羟基）脂肪酸	14/1.03	14/1.04	
总计 Total		1353	1351	

POS指在正离子模式下检测到的脂质数量；NEG指在负离子模式下检测到的脂质数量；加粗为有数量差异的脂质小类物质

POS refers to the amount of lipids detected in positive ion mode; NEG refers to the amount of lipids detected in negative ion mode; Bolded were lipid substances with quality variance

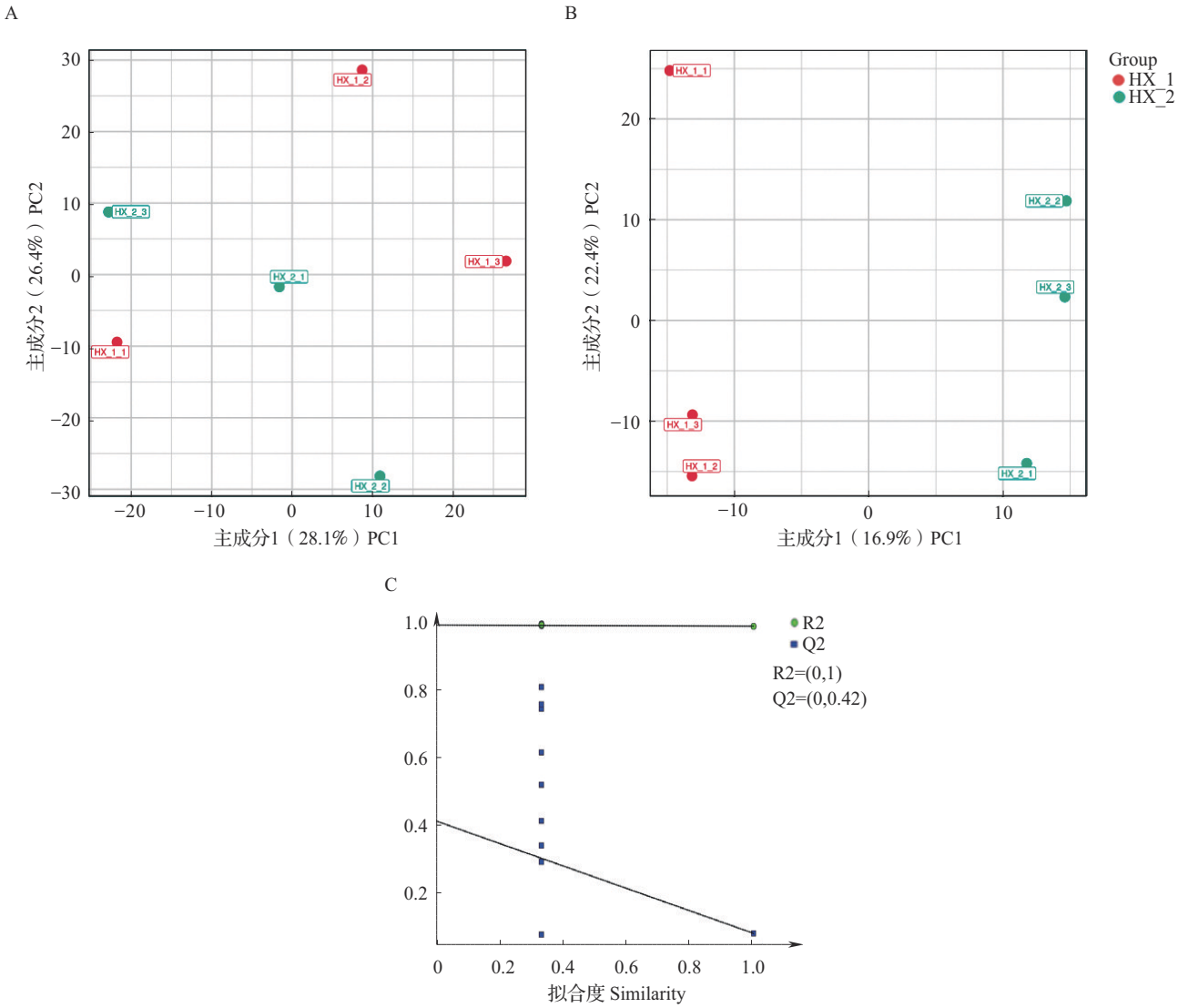
茴香FvGZBY001与FvGZKY001籽粒含量前10的脂质分子小类中，其含量从高到低依次为：甘油三酯（20.92%）> 神经酰胺（16.41%）> 单糖基神经酰胺（9.61%）> 磷脂酰胆碱（7.97%）> 甘油二酯（7.97%）> 磷脂酰乙醇胺（5.15%）> 磷脂酰甘油（5.05%）> 蜡酯（2.44%）> 心磷脂（2.37%）> 磷脂酰肌醇（2.29%）/（植）单半乳糖二酰甘油酯（2.29%）。结果表明，茴香FvGZBY001与FvGZKY00籽粒中不仅脂质及脂质小类成分丰富，且甘油酯类、甘油磷脂类及鞘脂类的含量较高，可作为油脂材料进行

提取、加工及利用。

甾醇脂类的(植)豆甾醇酯,糖脂类的(植)二半乳糖基二酰基甘油、(植)二半乳糖基酰基甘油、(植)半乳糖二酰甘油及(植)单半乳糖基二酰基甘油5种脂质物均为植物性成分。谷甾醇酯、溶血磷脂酸、二磷脂酰肌醇酸及植物鞘氨醇在2种茴香籽粒中均被检测到仅有1种脂质小类物质成分。此外,FvGZBY001与FvGZKY001中相互比较,正离子模式下,FvGZBY001中有1种(植)单半乳糖二酰甘油酯脂质物未检测到;负离子模式下,FvGZKY001中有3种脂质物未检测到,分别为甘油三酯、神经酰胺及蜡酯。目前,对于甘油三酯、神经酰胺及蜡酯的相关功能有相关研究,但(植)单半乳糖二酰甘油酯脂质物质的具体功能尚不清楚,是否影响或决定茴香的雄性不育,需进一步研究。

2.3 籽粒脂质组学差异分析

为了分析2种茴香果实之间的总体脂质差异和组内之间的变异度大小,采用主成分分析研究各组之间脂质组的分离趋势(图3A)。结果显示,第1主成分、第2主成分分别占比28.1%和26.4%,两者的和略大于50%,说明主成分分析结果可靠。2组样本在二维图上的分离趋势不太明显,组内间的数据



A：主成分分析;B：OPLS-DA得分;C:OPLS-DA置换检验;HX_1_1、HX_1_2、HX_1_3和HX_2_1、HX_2_2、HX_2_3分别表示FvGZBY001和FvGZKY001的3次重复试验,下同

A：Principal component analysis（PCA）；B：Score plot of orthogonal projections to latent structures discriminant analysis（OPLS-DA）；C：Permutation test of OPLS-DA model；HX_1_1,HX_1_2,HX_1_3 and HX_2_1,HX_2_2，HX_2_3 means 3 repeated tests of FvGZBY001 and FvGZKY001，respectively，the same as below

图3 2种茴香品种的主成分分析、OPLS-DA得分及OPLS-DA验证

Fig. 3 Principal component analysis，score plot of OPLS-DA and permutation test of OPLS-DA of two fennel varieties

点在得分图上未能明显区分。结果表明，茴香FvGZBY001和FvGZKY001样品中的脂质种类及表达量的差异不明显，未能从总体上反映出2组样品之间的脂质物质差异。

通过OPLS-DA模型对1351种脂质物质数据进行分析，茴香FvGZKY001果实样品分布在置信区间右侧，FvGZBY001果实样品分布在置信区间左侧（图3B），2组样品的区分效果明显。OPLS-DA置换检验发现，对Y变量的解释性R^2Y为0.993，模型的可预测性Q^2为0.42，Q^2值小于该原模型（0.84），说明该模型效果较佳；而Q^2的回归线与纵坐标交点小于0，说明此结果可靠有效，可根据VIP值分析筛选其差异代谢物（图3C）。

2.4　籽粒差异脂质物质的鉴定与分析

2种茴香籽粒中共筛选出41种差异表达的脂质分子物质，主要是甘油酯类（19种）、鞘脂类（13种）、甘油磷脂类（5种）、中性脂（2种）、衍生脂类（1种）及其他磷脂（1种）；其中，在茴香FvGZBY001和FvGZKY001上调表达分别为29种和12种（表2）。上调表达脂质物中，茴香FvGZKY001包括甘油酯类的6种甘油三酯、1种甘油二酯，鞘脂类的1种神经酰胺、1种鞘氨醇，甘油磷脂类的1种磷脂酸、1种磷脂酰胆碱及衍生脂类的1种甲基化磷脂酰胆碱；而茴香FvGZBY001包括甾醇脂类的1种乙酰化葡糖糖基酵母甾醇酯和1种酵母甾醇酯，鞘脂类的6种神经酰胺和4种单糖基神经酰胺，甘油酯类的8种甘油二酯和4种甘油三酯，甘油磷脂类的2种磷脂酰胆碱和1种磷脂酰甲醇，其他磷脂类的1种O-2酰化（γ-羟基）脂肪酸。41种差异表达脂质分子物质多以2~3个长脂肪酸链为主，每条链所含碳原子数差异较大，以碳16、18、20为主，少量物质为单数碳或短链。其中，甘油二酯中6种为2链，3种为单链，碳原子数范围为15~34；而10种甘油三酯均为3链，碳原子数范围为4~22。表明这些脂质物质不仅数量多，且种类丰富，为茴香籽粒脂质品质的分析打下了基础。

表2　2种茴香籽粒的显著差异脂质物质

Table 2　Significantly differential lipid compositions in seeds of two fennel varieties

序号 No.	脂质分子 Lipid molecules	*P*值 *P* value	变量投影重要度 Variable importance in the projection	差异倍数 Fold change	$\log_2$FC	显著性 Regulation
1	乙酰化葡糖糖基酵母甾醇酯（20:2）	3.20×10^{-2}	1.97	1.80	0.85	上调
2	神经酰胺（d18:2_25:4）	3.38×10^{-2}	2.02	0.04	−4.82	下调
3	神经酰胺（d19:2_18:1）	4.63×10^{-2}	1.90	1.81	0.85	上调
4	神经酰胺（d41:2+O）	3.53×10^{-2}	2.04	2.06	1.05	上调
5	神经酰胺（t18:1_21:0+O）	4.50×10^{-2}	2.03	1.51	0.59	上调
6	神经酰胺（t38:1+O）	4.42×10^{-2}	2.00	1.36	0.44	上调
7	神经酰胺（t40:1+O）	4.77×10^{-2}	1.99	1.40	0.48	上调
8	神经酰胺（t45:1+O）	2.75×10^{-2}	2.05	1.33	0.41	上调
9	甘油二酯（15:0_18:2）	1.02×10^{-2}	2.20	2.23	1.16	上调
10	甘油二酯（16:0_18:2）	4.87×10^{-2}	2.01	1.34	0.42	上调
11	甘油二酯（16:1_18:2）	1.57×10^{-2}	2.17	1.37	0.45	上调
12	甘油二酯（17:0_18:2）	9.26×10^{-3}	2.21	1.81	0.86	上调
13	甘油二酯（22:0_18:2）	4.07×10^{-2}	2.03	1.58	0.66	上调
14	甘油二酯（24:0_18:2）	4.99×10^{-2}	1.91	1.54	0.62	上调
15	甘油二酯（31:0e）	1.89×10^{-2}	2.12	0.89	−0.17	下调
16	甘油二酯（33:0e）	2.65×10^{-2}	2.04	1.37	0.45	上调
17	甘油二酯（34:5e）	3.16×10^{-2}	2.10	1.20	0.26	上调
18	单糖基神经酰胺（d35:2）	4.46×10^{-2}	2.00	1.81	0.85	上调

表2（续）

序号 No.	脂质分子 Lipid molecules	*P*值 *P* value	变量投影重要度 Variable importance in the projection	差异倍数 Fold change	log_2FC	显著性 Regulation
19	单糖基神经酰胺（t16:0_18:1）	3.42×10^{-2}	2.13	1.97	0.98	上调
20	单糖基神经酰胺（t18:1_26:0+O）	4.26×10^{-2}	2.04	1.29	0.36	上调
22	单糖基神经酰胺（t40:0）	7.15×10^{-4}	2.39	1.51	0.59	上调
23	甲基化磷脂酰胆碱（34:7）	2.72×10^{-2}	2.18	0.91	−0.14	下调
24	O-2酰化(γ-羟基)脂肪酸（20:0_22:0）	1.76×10^{-2}	2.15	1.94	0.95	上调
25	磷脂酸(18:3_18:2)	3.88×10^{-2}	2.09	0.39	−1.35	下调
26	磷脂酰胆碱（15:0_18:3）	2.97×10^{-2}	2.07	0.82	−0.29	下调
27	磷脂酰胆碱（18:2_21:0）	1.15×10^{-2}	2.24	1.44	0.52	上调
28	磷脂酰胆碱（19:1_18:1）	1.75×10^{-2}	2.22	1.35	0.44	上调
29	磷脂酰甲醇（17:1_18:1）	1.44×10^{-2}	2.24	2.22	1.15	上调
30	鞘氨醇（d16:0）	1.65×10^{-2}	2.09	0.63	−0.66	下调
31	甘油三酯（14:0_22:3_22:3）	2.28×10^{-2}	2.13	0.69	−0.54	下调
32	甘油三酯（15:0_16:1_18:2）	6.30×10^{-3}	2.22	0.87	−0.20	下调
33	甘油三酯（16:0_13:0_18:1）	2.22×10^{-2}	2.13	0.30	−1.76	下调
34	甘油三酯（16:0_16:0_20:2）	9.80×10^{-3}	2.19	0.24	−2.04	下调
35	甘油三酯（16:0_18:1_21:0）	3.76×10^{-2}	2.07	1.43	0.51	上调
36	甘油三酯（17:0_17:0_19:0）	4.74×10^{-2}	2.03	2.97	1.57	上调
37	甘油三酯（18:1_18:1_22:5）	3.57×10^{-2}	2.11	0.40	−1.33	下调
38	甘油三酯（18:4_16:1_18:4）	3.26×10^{-2}	2.06	1.77	0.83	上调
39	甘油三酯（19:1_17:1_18:3）	4.16×10^{-2}	2.11	0.62	−0.70	下调
40	甘油三酯（4:0_14:1_18:1）	2.65×10^{-2}	2.14	1.28	0.36	上调
41	酵母甾醇酯（20:3）	2.20×10^{-2}	2.18	1.76	0.82	上调

表中所列的均是差异显著的脂质分子的化学式，以甘油三酯（14:0_22:3_22:3）为例：属于一种脂质小类，括号内的数字表示连接在该脂质分子上的脂肪酸，如14:0_22:3_22:3表示该三酰基甘油分子上连接了3个脂肪酸，分别是1个十四碳烯酸（14:0）和2个二十二碳烯酸（22:3）；上调表达为不育材料中某物质含量相对高于可育材料，反之则为下调表达

Listed in this table were the chemical formulas of lipid molecules with significant differences, taking triglyceride（14:0_22:3_22:3）as an example: itbelongs to a lipid subclass, and the fatty acids in parentheses represent the fatty acids attached to the lipid molecule, for example, 14:0_22:3_22:3 means that one fatty acids were attached to the triacylglycerols molecule, were two tetradecenoic acids（14:0）and two docoenoic acid（22:3）, respectively; Up-regulation indicates that the content of a substance in sterility material higher than that of fertility, otherwise is down-regulation

FvGZBY001中，磷脂酰胆碱（18:2_21:0）、甘油二酯（16:1_18:2）、单糖基神经酰胺（t39:0）及单糖基神经酰胺（t40:0）等在3个重复样品中的相对含量较多，神经酰胺（t18:1_21:0+O）及乙酰化葡糖糖基酵母甾醇酯（20:2）在2个重复样品中的相对含量较多，而甘油三酯（17:0_17:0_19:0）、甘油二酯（16:0_18:2）及甘油二酯（34:5e）这3个脂质物中有1个重复样品的相对含量较少。FvGZKY001中，甘油三酯（16:0_13:0_18:1）、甘油三酯（16:0_16:0_20:2）在3个重复样品中相对含量较多，神经酰胺（d18:2_25:4）中1个重复样品的相对含量较少；此外，甘油三酯（18:1_18:1_22:5）、甘油三酯（19:1_17:1_18:3）、甲基化磷脂酰胆碱（34:7）及磷脂酸（18:3_18:2）这3个物质相对含量高于FvGZBY001，与表2结果相反（图4）。表明各脂质物质含量在不同材料间及其3个样品中均差异明显，与表2中结果大体一致。

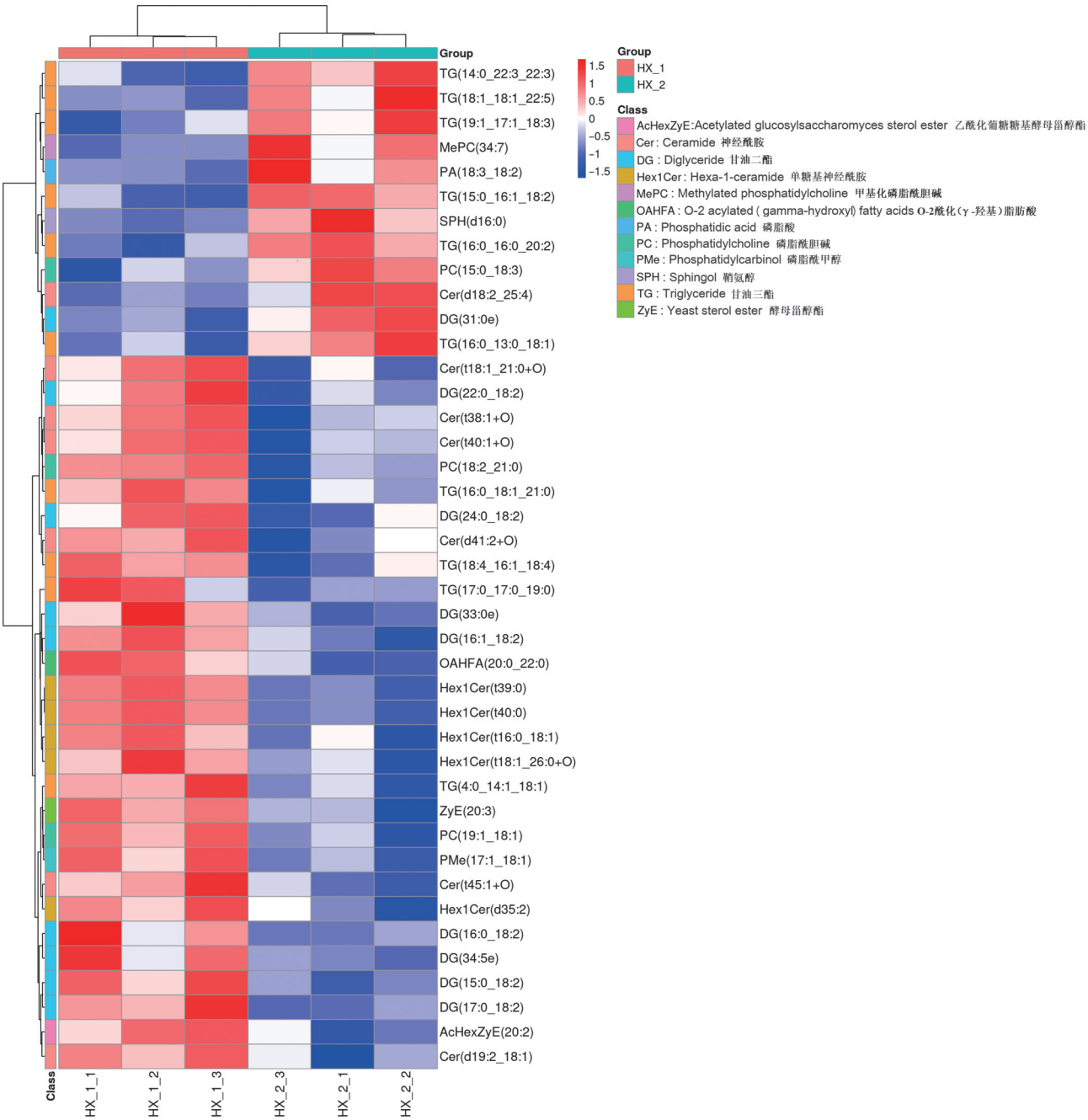
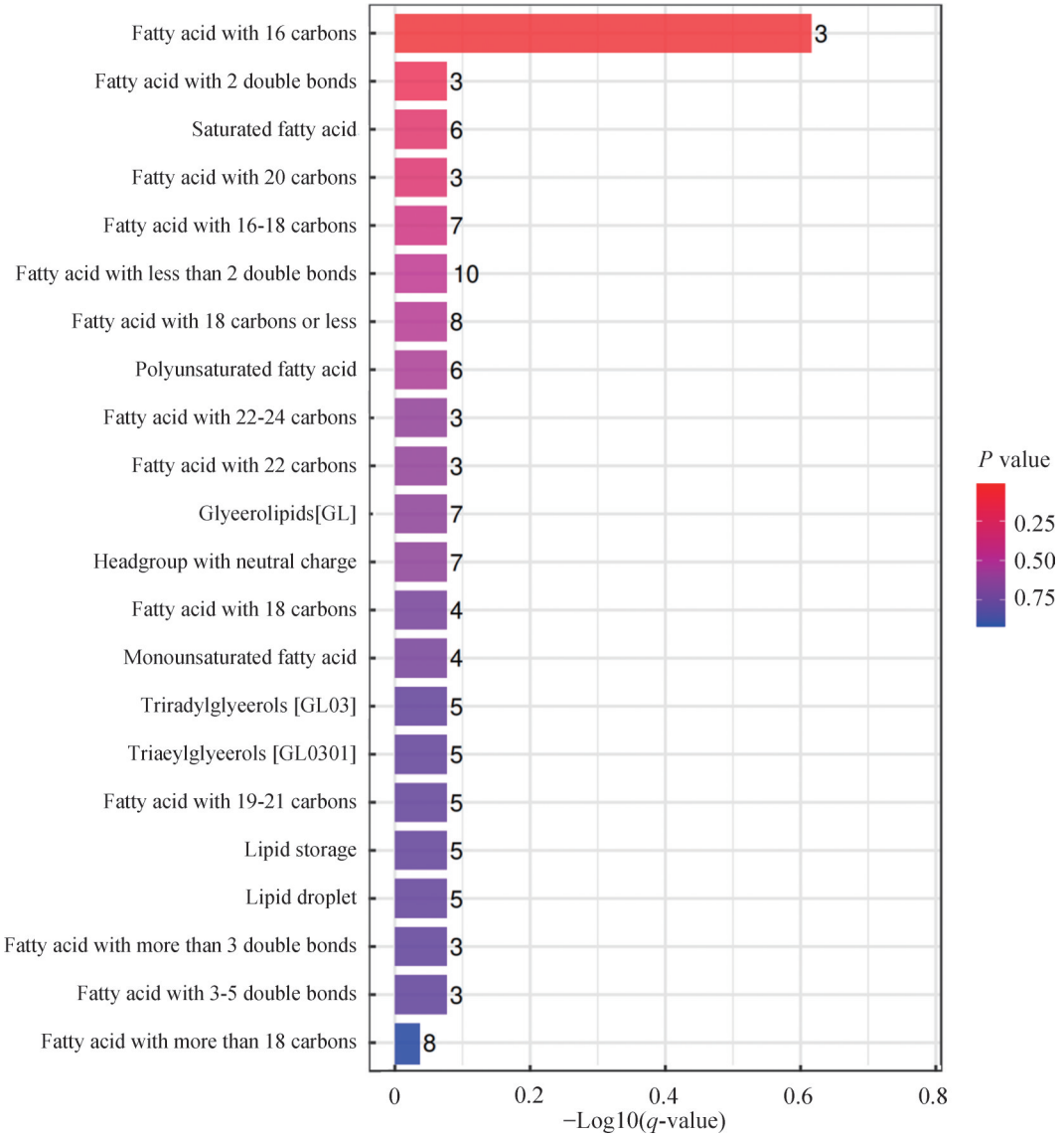


图4　2种茴香籽粒差异脂质聚类

Fig. 4　Hierarchical clustering of differential lipid metabolites in seed of two fennel varieties

2.5　差异脂质物LION富集分析

通过LION数据库对鉴定出的41种差异脂质物进行富集分析(图5)，主要富集在22个不同物质上，主要以含不同碳数的脂肪酸为主，小部分为糖脂、甘油酯、带中性电荷的头团、脂质沉积和脂滴等物质。其中，3种含有16个碳的脂肪酸物质(Fatty acid with 16 carbons)富集效果最显著；其次，3种含有两个双键的脂肪酸(Fatty acid with 2 double bonds)、6种饱和脂肪酸(Saturated fatty acid)、3种含有20个碳的脂肪酸(Fatty acid with 20 carbons)、7种含有16~18个碳的脂肪酸(Fatty acid with 16-18 carbons)及10种双键少于2个的脂肪酸(Fatty acid with less than 2 double bonds)物质富集效果较显著；而超过18个碳的脂肪酸(Fatty acid with more than 18 carbons)物质富集效果最不显著。本研究中，获得的1300余种脂质物均具有脂质物的常规属性，如获得的280余种甘油三酯脂质物质与自然界里甘油三酯的含碳原子数相一致，均以16、18和20个碳原子为最常见[38]。而糖脂、甘油酯、带中性电荷的头团、脂质沉积和脂滴等物质富集效果一般，这对茴香籽粒脂质物质功能的进一步分析提供了基础。



柱形上数字为不同脂质物的数量

The number on the column is the number of different lipids

图5 茴香籽粒差异脂质物质的LION富集

Fig. 5 LION enrichment of differential expressed lipids in fennel seeds

3 讨论

3.1 茴香雄性不育的研究利用

雄性不育，即一种不能产生有活力或可育花粉的母性遗传现象，包括胞质雄性不育类型、核不育类型和核质互作不育类型[39]。若杂交母本具有雄性不育性，则可以免除人工去雄，节约人力，降低制种成本，且可以保证种子纯度。以上3种雄性不育类型中，因胞质雄性不育育种相对简单，只需要两系配套（即不育系和恢复系），被越来越多的应用到各类蔬菜育种中，特别是叶用和根用蔬菜，如白菜〔*Brassica campestris* L. ssp. *pekinesis*（Lour）Olsson〕[40]、甘蓝（*Brassica oleracea* var. *captata* L.）[41]、胡萝卜[42]、芹菜[43]等。

雄性不育材料的发现，极大地推进了伞形科蔬菜作物的杂交育种进程；而雄性不育材料的利用、雄性不育遗传机制的确定，将进一步为杂交育种及其分子机理提供理论基础。有研究发现，胡萝卜雄性不育主要由线粒体基因控制，如*atp6*、*atp8*、*atp9*、*cox1*等[10,44]。2例芹菜雄性不育材料的代表，01-3A[43]和QCBU-001[45]，被发现其雄性不育均由线粒体*cox1*基因控制，这亦促进了芹菜杂交育种和制种。水芹亦有2份雄性不育材料被研究报道，分别为水芹种［*Oenanthe javanica*（Blume）DC.］（命名为：OJBY001）[46]和多裂叶水芹种（*Oenanthe thomsonii* C. B. Clarke）（命名为：OtBY001）[11]，而OJBY001不

育性可能为母系遗传，OtBY001可能为单基因控制的隐性遗传[47]。本研究中，推测FvGZBY001为细胞核雄性不育，该不育性可用于茴香杂交育种，但其不育性状遗传机制需进一步深入研究、确定。

国外对茴香雄性不育制种、品质、分子等相关的研究较早、较多、较深入，筛选出多种优良茴香品种[48-51]；研究还表明，其雄性不育与线粒体基因*atp6*突变有关[52]。我国对茴香的相关研究较晚、较浅，种植的茴香品种均为常规制种获得的种子；因无雄性不育材料而导致其制种难，无法获得杂交优势、高品质的茴香品种，导致本土优良茴香品种相当缺乏。因此，确定茴香FvGZBY001材料的雄性不育遗传机制，结合我国丰富的茴香种质资源进行传统、分子等相关手段育种，为我国创制多种性状优良的籽粒茴香新品种提供可能，亦对我国茴香育种、制种及其产业有着重大的意义。

3.2　茴香籽粒脂质成分的利用

目前，脂质组学[28]、代谢组学[53]已越来越多的用于作物营养物质分析及加工利用。本研究中，茴香FvGZBY001和FvGZKY001籽粒中脂质物质种类丰富，其主要的活性物质成分以常见的甘油酯类、甘油磷脂类及鞘脂类物质居多（总含量约占80%），与油脂类作物结果相一致[29-30]。且多以2~3个长链为主，每条链所含碳原子数差异范围较大，使其具有不同的理化性质，为茴香籽粒脂质成分的提取提供了保障，使其可用于食品、医药、工业及加工业等各个行业。其中，甘油酯是构成食物脂肪的主要成分[54]；甘油磷脂是构成生物膜的主要成分[55]；鞘脂类具有参与细胞生长、调控等多种信号传导功能[56]；中性脂具有降血脂的功效[57]；糖脂类物质具有抗氧化、抗炎、抗动脉粥样硬化等多种生物活性[58]；衍生脂质具有能量储存的功效[59]；蜡酯是由长链的高级脂肪酸和高级脂肪醇所形成的酯，具有生物可降解性，是良好的润滑剂，但不宜食用[60]。（植）单半乳糖二酰甘油酯在微生物酶作用下释放出游离氨基酸而被消化吸收，可作为医疗的特殊成分使用[54]。此外，甾醇脂中的乙酰化葡糖糖基菜油甾醇酯、乙酰化葡糖糖基谷甾醇酯、乙酰化葡糖糖基酵母甾醇酯这3类脂质物质，其具体功能尚未有相关研究，需进一步深入研究以为其加工利用奠定基础。

本研究中，在茴香FvGZBY001和FvGZKY001中检测出（植）单半乳糖二酰甘油酯脂质小类物质，分别含有31种（2.29%）、32种（2.37%）脂质物质；还检测出蜡酯脂质成分，分别含有34种（2.44%）、33种（2.44%）脂质物质；同时，鉴定出衍生脂质类的双-甲基化磷脂酸、溶血二甲基化磷脂酰乙醇胺及甲基化磷脂酰胆碱，其他磷脂的O-2酰化（γ-羟基）脂肪酸等脂质物质，但其具体功能尚不清楚。而FvGZBY001中共有29种脂质小类物质上调表达，且有1种单半乳糖二酰甘油酯脂质物未检测到；FvGZKY001中只有12种脂质小类物质上调表达，且甘油三酯、神经酰胺及蜡酯中共有3种脂质物未检测到；这些差异表达和未检测到的脂质小类物质与茴香雄性不育是否有影响或决定性作用，仍需进一步深入研究。

茴香作为调料，在各类餐饮、食品加工以及家庭消费中得到了广泛的使用[61-62]。同时，国际市场对优质茴香调料的需求增长，为我国茴香调料出口也带来了新机遇。茴香籽粒中的脂质成分是其重要的经济指标，决定其品质的优劣及加工利用的方向。本研究筛选获得了茴香雄性不育材料FvGZBY001，为我国茴香制种提供了材料保障；同时利用LC-MS对茴香FvGZBY001和FvGZKY001籽粒的脂质成分进行了分析，其种类丰富，挥发油含量相对较高，特殊成分较多，可作为其籽粒提取油的加工、利用的基础条件。

参考文献

[1] 刘昆言，禹双双，刘琪龙，祝腾辉，廖桂瑜，吴宇平，郑绍儒. 小茴香研究进展. 农产品加工，2020，17(9)：67-73
Liu K Y，Yu S S，Liu Q L，Zhu T H，Liao G Y，Wu Y P，Zheng S R. Progress in research on fennel. Farm Products Processing，2020，17(9)：67-73

[2] Ibrahim N，Moussa A Y. A comparative volatilomic characterization of florence fennel from different locations：Antiviral prospects. Food and Function，2021，12(4)：1498-1515

[3] Khammassi M，Loupassaki S，Tazarki H，Mezni F，Slama A，Tlili N，Zaouali Y，Mighri H，Jamoussi B. Variation in essential oil composition and biological activities of *Foeniculum vulgare* Mill. populations growing widely in Tunisia. Journal of Food Biochemistry，2018，42(3)：e12532

[4] Noreen S，Tufail T，Ain H B U，Awuchi C G. Pharmacological，nutraceutical，functional and therapeutic properties of fennel（*Foeniculum vulgare*）. International Journal of Food Properties，2023，26(1)：915-927

[5] 梁焕，安岳. 不同主产区小茴香药材质量评价. 中国农学通报，2023，39(19)：148-152
Liang H，An Y. The quality evaluation of *Foeniculi fructus* from different production origin. Chinese Agricultural Science Bulletin，2023，39(19)：148-152

[6] Izadi-Darbandi A, Akbari A, Bahmani K, Warner R, Ebrahimi M, Ramshini H. Fatty acid profiling and oil content variation among Iranian fennel (*Foeniculum vulgare* Mill. var. vulgare) landraces. International Journal of Horticultural Science and Technology, 2022, 10(3): 193-202

[7] Akbari F, Izadi-Darbandi A, Bahmani K, Farhadpour M, Ebrahimi M, Ramshini H, Esmaeili Z. Assessment of phenolic profile, and antioxidant activity in developed breeding populations of fennel (*Foeniculum vulgare* Mill). Biocatalysis and Agricultural Biotechnology, 2023, 48: e102639

[8] Jadid N, Widodo A F, Ermavitalini D, Sa'adah N N, Gunawan S, Nisa C. The medicinal Umbelliferae plant fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.): Cultivation, traditional uses, phytopharmacological properties, and application in animal husbandry. Arabian Journal of Chemistry, 2023(16): e104541

[9] 谭国飞,钟秀来,罗庆,王天文.芹菜线粒体*atp6*基因的克隆及在花发育过程中的表达.贵州农业科学,2019, 47 (7): 110-116
Tan G F, Zhong X L, Luo Q, Wang T W. Clone and expression of mitochondrial *atp6* gene in celery during flowers development. Guizhou Agricultural Sciences, 2019, 47 (7): 110-116

[10] 罗庆,钟秀来,王天文,谭国飞.胡萝卜雄性不育研究及展望.西南农业学报,2019, 32 (S1): 310-318
Luo Q, Zhong X L, Wang T W, Tan G F. Advance and study on male sterility of carrot. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2019, 32 (S1): 310-318

[11] 陈志峰,罗庆,张新圻,熊爱生,朱顺华,钟秀来,谭国飞.多裂叶水芹雄性不育材料的发现与鉴定.中国野生植物资源, 2024, 43 (5): 52-57
Chen Z F, Luo Q, Zhang X Q, Xiong A S, Zhu S H, Zhong X L, Tan G F. Identification and analysis of male sterile materials of *Oenanthe thomsonii* C. B. Clarke. Chinese Wild Plant Resources, 2024, 43(5): 52-57

[12] Dashora A, Sharma R K, Sastry E V D, Singh D. Varietal cross diallel analysis for seed yield and its components in fennel. Acta Agronomica Hungarica, 2009, 57 (3): 383-387

[13] Akbari A, Izadi-Darbandi A, Ramshini H, Ebrahimi M. Evaluation of heterosis and heritability of quantitative traits and grouping of new cultivars and genotypes of fennel (*Foeniculum vulgare*. Mill). Iranian Journal of Field Crops Research, 2023, 21(2): 173-188

[14] 吴之涛,高正睿,张英英,王兴宏,杨克泽,马金慧,任宝仓,魏玉杰.不同药剂对小茴香根腐病的田间防治效果.西北农业学报,2021, 30 (10): 1588-1594
Wu Z T, Gao Z R, Zhang Y Y, Wang X H, Yang K Z, Ma J H, Ren B C, Wei Y J. Field efficacy of various fungicides in controlling root rot of fennel. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica, 2021, 30(10): 1588-1594

[15] 杨平,董海萍.小茴香干热敷对腹部手术患者胃肠症状及肠功能恢复的影响分析.四川中医,2019, 37 (7): 199-202
Yang P, Dong H P. Effect of dry hot compress of fennelon gastrointestinal symptoms and intestinal function recovery for patients undergoing abdominal surgery. Journal of Sichuan of Traditional Chinese Medicine, 2019, 37(7): 199-202

[16] Okorska S, Dabrowska J A, Głowacka K, Pszczółkowska A, Jankowski K J, Jastrzebski J P, Oszako T, Okorski A. The fungicidal effect of essential oils of fennel and hops against Fusarium disease of pea. Applied Sciences, 2023, 13: e6282

[17] Kamte S L N, Ranjbarian F, Cianfaglione K, Sut S, Dall' Acqua S, Bruno M, Afshar F H, Iannarelli R, Benelli G, Cappellacci L, Hofer A, Maggi F, Petrelli R. Identification of highly effective antitrypanosomal compounds in essential oils from the Apiaceae family. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2018, 156 (1): 154-165

[18] Afifi S M, El-Mahis A, Heiss A G, Farag M A. Gas chromatography-mass spectrometry-based classification of 12 fennel (*Foeniculum vulgare* Miller) varieties based on their aroma profiles and estragole levels as analyzed using chemometric tools. ACS Omega, 2021, 6(8): 5775-5785

[19] Napoli E M, Curcuruto G, Ruberto G. Screening the essential oil composition of wild Sicilian fennel. Biochemical Systematics and Ecology, 2010, 38(2): 213-223

[20] Ferioli F, Giambanelli E, D' Antuono F. Fennel (*Foeniculum vulgare* Mill. subsp. piperitum) florets, a traditional culinary spice in Italy: Evaluation of phenolics and volatiles in local populations, and comparison with the composition of other plant parts. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2017, 97 (15): 5369-5380

[21] Hosseini E, Majidi M M, Ehtemam M H, Ghanadian M. Genetic variability for phytochemical components in fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.) genotypes. Crop Science, 2021, 61 (6): 4081-4086

[22] Khammassi M, Mighri H, Mansour M B, Amri I, Jamoussi B, Khaldi A. Metabolite profiling and potential antioxidant activity of sixteen fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.) populations growing wild in Tunisia. South African Journal of Botany, 2022, 148(Suppl C): 407-414

[23] Akbari A, Bahmani K, Kafkas N E, Bilgin O F, Hamijo T, Darbandi A I, Farhadpour M. Evaluation of seed yield, essential oil compositions, and fatty acid profiles in advanced fennel (*Foeniculum vulgare* Mill) breeding populations. Biocatalysis and Agricultural Biotechnology, 2024 (57): e103118

[24] 高颖,李雪梅.6个不同产地小茴香精油香气成分及感官分析研究.中国调味品,2024, 49(3): 157-160
Gao Y, Li X M. Study on aroma components and sensory analysis of essential oils of fennels from six different places of origin. China Condiment, 2024, 49(3): 157-160

[25] 姜楠楠,陈小亮,董娜,王建清.小茴香精油成分测定及性能研究.中国调味品,2019, 44(11): 162-166
Jiang N N, Chen X L, Dong N, Wang J Q. Composition determination and property research of fennel essential oils. China Condiment, 2019, 44(11): 162-166

[26] 李婷，李洁芝，范智义，张其圣，李恒，王芳，卢付青，陈功，王泽亮，蒋四强，李龙，李雄波，邓维琴．不同产地小茴香挥发性成分差异性研究．食品与发酵研究，2024，60（4）：1-7，14
Li T，Li J Z，Fan Z Y，Zhang Q S，Li H，Wang F，Lu F Q，Chen G，Wang Z L，Jiang S Q，Li L，Li X B，Deng W Q. Study on the differences of volatile components of fennel in different production areas. Food and Fermentation Science and Technology，2024，60（4）：1-7，14

[27] 苏慧慧，詹璐璐，马矜烁．小茴香挥发油提取、成分分析及其在畜牧生产中的应用．黑龙江畜牧兽医，2022（15）：37-40，46
Su H H，Zhan L L，Ma J S. Extraction，component analysis of volatile oil from *Foeniculi Fructus* and its application in animal husbandry. Heilongjiang Animal Science and Veterinary Medicine，2022（15）：37-40，46

[28] 王溢，黄润生，程俊森，李永泉，张庆威，张晖．基于UPLC-MS/MS的油茶种仁成分差异分析及其油脂抗氧化活性研究．中国食品学报，2023，23（8）：329-341
Wang Y，Huang R S，Cheng J S，Li Y Q，Zhang Q W，Zhang H. Differential composition analysis of seed kernels between two *Camellia* species by UPLC-MS/MS and the antioxidant activity research of seed kernels oil. Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology，2023，23（8）：329-341

[29] 李庆杨，沈丹玉，莫润宏，舒金平，汤富彬，刘毅华．基于脂质组学的油茶籽油脂质轮廓与功能特性分析．中国粮油学报，2023，38（7）：133-139
Li Q Y，Shen D Y，Mo R H，Shu J P，Tang F B，Liu Y H. Lipid profile and functional analysis of camellia oil based on lipidomics. Journal of the Chinese Cereals and Oils Association，2023，38（7）：133-139

[30] 廖敏和，任皓威，金日天，康佳欣，商佳琦，宁雪楠，姚思含，刘宁．采用UHPLC-QTOF-MS技术筛选亚麻籽油脂质分子标志物．农业工程学报，2021，37(24)：338-346
Liao M H，Ren H W，Jin R T，Kang J X，Shang J Q，Ning X N，Yao S H，Liu N. Screening lipid molecular markers of flaxseed oils by UHPLC-QTOF-MS technology. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering，2021，37（24）：338-346

[31] 江群，凌溪铁，唐兆成，周珍珍，张保龙．EMS诱变创制水稻抗乙酰辅酶A羧化酶抑制剂类除草剂种质．江苏农业学报，2023，39（2）：305-312
Jiang Q，Ling X T，Tang Z C，Zhou Z Z，Zhang B L. EMS mutagenesis to create rice anti-acetyl-CoA carboxylase inhibitor-her-bicide germplasm. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences，2023，39（2）：305-312

[32] Taguchi R，Ishikawa M. Precise and global identification of phospholipid molecular species by an Orbitrap mass spectrometer and automated search engine Lipid Search. Journal of Chromatography A，2010，1217(25)：4229-4239

[33] Thévenot E A，Roux A，Xu Y，Ezan E，Junot C. Analysis of the human adult urinary metabolome variations with age，body mass index，and gender by implementing a comprehensive workflow for univariate and OPLS statistical analyses. Journal of Proteome Research，2015，14(8)：3322-3335

[34] Anne-Laure B，Korbinian S. Partial least squares：A versatile tool for the analysis of high-dimensional genomic data. Briefings in Bioinformatics，2007，8(1)：32-44

[35] Trygg J，Wold S. Orthogonal projections to latent structures（O-PLS）. Journal of Chemometrics，2010，16(3)：119-128

[36] Villumsen S O，Benfeitas R，Knudsen A D，Gelpi M，Høgh J，Thomsen M T，Murray D，Ullum H，Neogi U，Nielsen S D. Integrative lipidomics and metabolomics for system-level understanding of the metabolic syndrome in long-term treated HIV-infected individuals. Frontiers in Immunology，2022，12：e742736

[37] Molenaar M R，Jeucken A，Wassenaar T A，Lest C H A，Helms J B. LION/web：A web-based ontology enrichment tool for lipidomic data analysis. Gigascience，2019，8(6)：giz061

[38] Cosge B，Kiralan M，Gurbuz B. Characteristics of fatty acids and essential oil from sweet fennel（*Foeniculum vulgare* Mill. var. dulce）and bitter fennel fruits（*F. vulgare* Mill. var. *vulgare*）growing in Turkey. Natural Product Research，2008，22(12)：1011-1016

[39] Sharma P，Nair S A，Sharma P. Male sterility and its commercial exploitation in hybrid seed production of vegetable crops：A review. Agricultural Reviews，2019，40(4)：261-270

[40] Liu C，Liu Z Y，Li C Y，Zhang Y，Feng H. Comparative transcriptome analysis of fertile and sterile buds from a genetically male sterile line of Chinese cabbage. In Vitro Cellular and Developmental Biology-Plant，2016，52（2）：130-139

[41] Leino M. Mitochondrial genetics of alloplasmic male-sterile *Brassica napus* lines. Uppsala：Swedish University of Agricultural Sciences，2005

[42] 罗庆，孟平红，钟秀来，王天文，李彤，熊爱生，谭国飞．种子无刺毛野生胡萝卜雄性不育材料的创制与鉴定．植物遗传资源学报，2021，22(1)：268-273
Luo Q，Meng P H，Zhong X L，Wang T W，Li T，Xiong A S，Tan G F. Creation and identification of wild carrot male sterile material with hairless seed. Journal of Plant Genetic Resources，2021，22（1）：268-273

[43] Cheng Q，Wang P，Li T T，Liu J K，Zhang Y H，Sun L，Shen H L. Complete mitochondrial genome sequence and identification of a candidate gene responsible for cytoplasmic male sterility in celery（*Apium graveolens* L.）. International Journal of Molecular Sciences，2021，22(16)：e8584

[44] Tan G F，Wang F，Zhang X Y，Xiong A S. Different lengths，copies and expression levels of the mitochondrial *atp6* gene in male sterile and fertile lines of carrot（*Daucus carota* L）. Mitochondrial DNA Part A，2018，29（3）：446-454

[45] 谭国飞，李梦瑶，罗庆，赵倩，钟秀来，孟平红，熊爱生．芹菜雄性不育的创制及线粒体不育候选基因鉴定．植物遗传资源学报，2022，23(6)：1807-1815

Tan G F, Li M Y, Luo Q, Zhao Q, Zhong X L, Meng P H, Xiong A S. Creation of a male sterility line and identification of its candidate mitochondrial male sterile gene in celery. Journal of Plant Genetic Resources, 2022, 23(6): 1807-1815

[46] 朱顺华,罗庆,李梦瑶,孟平红,钟秀来,王堃,陈志峰,谭国飞,熊爱生. 水芹雄性不育材料的鉴定及营养品质分析. 植物科学学报,2023, 41(3): 343-348
Zhu S H, Luo Q, Li M Y, Meng P H, Zhong X L, Wang K, Chen Z F, Tan G F, Xiong A S. Identification and analysis of nutritive quality of male sterile material of *Oenanthe javanica* (Blume) DC. Plant Science Journal, 2023, 41(3): 343-348

[47] 谭国飞,李梦瑶,罗庆,钟秀来,朱顺华,王堃,熊爱生. 多裂叶水芹线粒体特征及雄性不育候选基因的鉴定. 南京农业大学学报, 2024, http://kns. cnki. net/kcms/detail/32.1148. S. 20241012.1716.002.html
Tan G F, Li M Y, Luo Q, Zhong X L, Zhu S H, Wang K, Xiong A S. Identification of mitochondrial characteristics and candidate male sterile genes in *Oenanthe thomsonii* C. B. Clarke. Journal of Nanjing Agricultural University, 2024, http://kns. cnki. net/kcms/detail/32.1148. S. 20241012.1716.002. html

[48] Rajput S S, Singhania D L, Singh D, Raje R S. Combining ability in fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.) for yield and quality. Journal of Spices and Aromatic Crops, 2005, 14(1): 42-46

[49] Bahmani K, Darbandi A I, Noori S A S, Jafari A A. Assessment of the genetic diversity in Iranian fennels by RAPD markers. Journal of Herbs, Spices and Medicinal Plants, 2013, 19 (3): 275-285

[50] Bahmani K, Izadi-Darbandi A, Noori S A S, Jafari A A, Moradi N. Determination of interrelationships among phenotypic traits of Iranian fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.) using correlation, stepwise regression and path analyses. Journal of Essential Oil Bearing Plants, 2012, 15 (3): 424-444

[51] Bahmani K, Akbari A, Darbandi A I, Warner R M. Development of high-yielding fennel synthetic cultivars based on polycross progeny performance. Agricultural Research, 2023, 12(4): 357-363

[52] Palumbo F, Vitulo N, Vannozzi A, Magon G, Barcaccia G. The mitochondrial genome assembly of fennel (*Foeniculum vulgare*) reveals two different *atp6* gene sequences in cytoplasmic male sterile accessions. International Journal of Molecular Sciences. 2020,21(13):1-14

[53] 李祥栋,潘虹,陆秀娟,魏心元,石明,周美亮. 薏米萌芽过程的代谢组学变化及特征分子筛选. 植物遗传资源学报,2022, 23 (4):1155-1165
Li X D, Pan H, Lu X J, Wei X Y, Shi M, Zhou M L. Metabonomics profiles and distinctive molecular selection during adlay seed generation. Journal of Plant Genetic Resources, 2022, 23 (4):1155-1165

[54] Jr R V F, Walther T C. Glycerolipid synthesis and lipid droplet formation in the endoplasmic reticulum. Cold Spring Harbor Perspectives in Biology, 2023, 15(5):a041246

[55] Kuksis A, Breckenridge W C, Marai L, Stachnyk O. Quatitative gas chromatography in the structural characterization of glyceryl phosphatides. Journal of the American Oil Chemists Society, 1968, 45(8): 537-546

[56] Jia W T, Yuan J Y, Zhang J B, Li S, Lin W F, Cheng B B. Bioactive sphingolipids as emerging targets for signal transduction in cancer development. Biochimica et Biophysica Acta-Reviews on Cancer, 2024, 1879(5): e189176

[57] Mirarchi A, Mare R, Musolino V, Nucera S, Mollace V, Pujia A, Montalcini T, Romeo S, Maurotti S. Bergamot polyphenol extract reduces hepatocyte neutral fat by increasing beta-oxidation. Nutrients, 2022, 14(16):e3434

[58] Long Y, Yang J J, Ji H F, Han X, Fan Y T, Dai K Y, Ji H Y, Yu J. Preparation process optimization of glycolipids from dendrobium officinale and the difference in antioxidant effects compared with ascorbic acid. Nutrients, 2024, 16(21): e3664

[59] Kılıç E R, Aydogan A, Aydin A A. Lipid-derived cetyltrimethylammonium salts as renewable phase change materials for thermal energy storage. Solar Energy Materials and Solar Cells, 2023, 250:e112102

[60] 杨璞,徐冬丽,陈晓鸣,刘魏魏,巩中军,胡艳红. 蜡酯合成途径及关键酶的研究进展. 中国细胞生物学学报,2012, 34 (7): 695-703
Yang P, Xu D L, Chen X M, Liu W W, Gong Z J, Hu Y H. Research progress on wax ester biosynthetic pathway and the related key enzymes. Chinese Journal of Cell Biology, 2012, 34(7):695-703

[61] Biliaa A R, Flaminib G, Tagliolia V, Morellib I, Vincieri F F. GC-MS analysis of essential oil of some commercial fennel teas. Food Chemistry, 2002, 76(3): 307-310

[62] Sayed-Ahmad B, Talou T, Saad Z, Hijazi A, Merah O. The Apiaceae: Ethnomedicinal family as source for industrial uses. Industrial Crop and Products, 2017, 109: 661-671