

药食同源植物水芹的研究进展

罗庆¹, 张新圻^{1,2}, 李梦瑶³, 朱顺华¹, 熊爱生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贵州大学农学院, 贵阳 550006; ³四川农业大学园艺学院, 成都 611130; ⁴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)

摘要: 水芹 [*Oenanthe javanica* (Bl.) DC.] 是伞形科水芹属多年生水生蔬菜植物, 其营养成分丰富、富含多种功能性生物活性成分, 也是一种具有保健功能的药食同源蔬菜。我国水芹种质资源丰富, 其利用涉及食用、药用、污水净化、提取加工等方面, 但育种及其分子机理方面的研究较少。本文综述了近 20 年来水芹种质资源、营养品质、生理生化、育种、基因及组学研究的进展, 具体内容包括: (1) 伞形科植物及水芹种质资源研究; (2) 水芹营养品质及生长调控研究; (3) 水芹生理生化及次生代谢物质研究; (4) 水芹功能基因及组学 (包括基因组学、转录组学、代谢组学及蛋白质组学) 研究, 旨在为我国水芹资源创新和保护、遗传育种、基因挖掘、加工、栽培及环境治理等方面的进一步研究利用提供理论依据。

关键词: 水芹; 种质资源; 生理生化; 基因功能; 组学

Advances in Research Medicinal and Edible Homologous Plant of *Oenanthe javanica*

LUO Qing¹, ZHANG Xinqi^{1,2}, LI Mengyao³, ZHU Shunhua¹, XIONG Aisheng⁴, TAN Guofei¹

(¹Institute of Horticulture, Guizhou Academy of Agricultural Sciences/Horticultural Engineering Technology Research of Guizhou Key Laboratory of Crop Gene Resources and Germplasm Innovation in Karst Mountain Area of Agriculture and Rural Ministry, Guiyang 550006; ²College of Agriculture, Guizhou University, Guiyang 550006; ³College of Horticulture, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130; ⁴State Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Enhancement/Ministry of Agriculture Key Laboratory of Biology and Germplasm Enhancement of Horticultural Crops in East China/College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095)

Abstract: *Oenanthe javanica* (Bl.) DC. is a perennial aquatic vegetable plant in *Oenanthe* L. of Umbelliferae. It is rich in nutrients composition and a variety of functional bioactive ingredients, and it's also a medicinal and edible vegetable with health benefits. China has abundant germplasm resources of *O. javanica*, whose utilization involves edible, medicinal, sewage purification, extraction and processing and other aspects. But there are few researches on breeding and its molecular mechanism. The paper summarized the progress in germplasm

收稿日期: 2024-01-08 网络出版日期: 2024-07-03

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20240108005>

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

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: 贵州省农业科学院项目 (黔农科博士基金 [2024] 03 号); 贵州省科学技术厅项目 (黔科合服企 [2022] 005 号); 贵州省科学技术厅中引地项目 (黔科合中引地 [2023] 033); 南京农业大学三亚研究院引导资金项目 (NAUSY-MS33); 贵阳市科技计划项目 (筑科合同 [2021] 5-1 号); 贵州省高原特色蔬菜产业技术体系 (GZMARS)

Foundation projects: Guizhou Academy of Agricultural Sciences Project (Qian Agricultural Science Doctoral Fund [2024] No. 03); Project of Guizhou Provincial Department of Science and Technology (Qiankehe Service Enterprise [2022] 005); Guizhou Provincial Department of Science and Technology's Central Land Diversion Project (Qiankehe Central Land Diversion [2023] 033); Nanjing Agricultural University Sanya Research Institute Guidance Fund Project (NAUSY-MS33); Guiyang Science and Technology Plan Project (Zhuke Contract [2021] No. 5-1); Guizhou Province Plateau Characteristic Vegetable Industry Technology System (GZMARS)

resources, nutritional quality, physiology and biochemistry, breeding, genetics, and omics research of *O. javanica* in the past 20 years. The contents include: (1) the research on the Umbelliferae plants and *O. javanica* germplasm resources; (2) the study on nutritional quality and growth regulation of *O. javanica*; (3) the physiology, biochemistry and secondary metabolites of *O. javanica*; (4) the study on functional genes and omics of *O. javanica*, which include genomics, transcriptomics, metabolomics and proteomics. This study aims to provide theoretical basis for resource innovation and protection, genetic breeding, gene mining, processing, cultivation, and environmental governance of *O. javanica* in China.

Key words: *Oenanthe javanica*; germplasm resources; physiology and biochemistry; gene function; omics

水芹 [*Oenanthe javanica* (Bl.) DC.] (2n=42) 是伞形科水芹属多年水生宿根草本植物^[1], 是一种常见的水生蔬菜(图 1A-D), 英文名称为 water dropwort, 别名水芹菜、水英、小叶芹、牛草、楚葵、野芹菜等, 属于“水八仙”之一。其营养价值高, 不仅含有大量的蛋白质、多糖、维生素、膳食纤维等营养成分, 还含有钙、磷、铁等矿质营养成分, 并富含抗坏血酸、甾醇类、醇类、黄酮类、芹菜素、挥发油类、脂肪酸类、多酚类、氨基酸等多种生物功能活性成分^[2-3]。水芹具有多种药理保健功能, 如降血糖、抗氧化、增强免疫力、抗疲劳、降尿酸、抗炎、抑制病毒、护肝、解酒等, 作为具有保健功能的药食同源蔬菜被广泛应用于功能性食品和药品的生产^[4-6]; 但野生水芹具有一定的毒性, 食用需注意^[7]。水芹原产于亚洲东部, 在亚洲热带和温带地区已种植数千年。我国自古食用水芹, 早在《诗经》和《吕氏春秋》中就有记载, 以食用地上嫩茎叶为主^[8]。明代李时珍《本草纲目》中有水芹“生江湖陂泽之涯”的记载^[9], 与其根系发达、适应性强、生长迅速、易扦插繁殖、个体生物量大等特点相关联^[10](图 1A-B)。同时, 水芹对水体和土壤中的重金属表现出较强的富集能力, 被广泛用于环境污染修复^[11-12]。目前, 水芹在我国中部与南部栽培较多, 其中江苏、江西、安徽、浙江、广东、云南、贵州和海南等地的栽培面积较大^[13], 具有很大的发展潜力。

1 种质资源与育种

1.1 伞形科植物

伞形科是一类大型被子植物家族, 是开花植物的主要类群之一, 包括许多药用、食用和香料物种, 在世界各地的日常生活中发挥着重要作用^[14]。伞形科植物的花通常为两性, 包括5个萼片和5个花瓣, 以及2个花柱组合形成的一个扩大花盘, 并形成明显的平顶伞形花序(图 1C)^[15-16]。伞形科主要分为4个亚科: Azorella、Centella、Apioideae 和 Eryngium, 有

400多个属, 近4000种植物^[17-18]。我国伞形科植物有90个属1500余种, 其中药用植物有60多个属200多个种^[13], 包括天胡荽属(*Hydrocotyle sibthorpioides* Lam.)^[19]、棱子芹属(*Pleurospermum* Hoffm.)^[20]、茴芹属(*Pimpinella* L.)^[21]、当归属(*Angelica* L.)^[22]、柴胡属(*Bupleurum* L.)^[23]、矮泽芹属(*Chamaesium* H. Wolff)^[24]、阿魏属(*Ferula* L.)、独活属(*Heracleum* L.)^[25]、山芹属(*Ostericum* Hoffm.)^[26]、鸭儿芹属(*Cryptotaenia* DC.)^[27]、积雪草属(*Centella* L.)^[28]等。

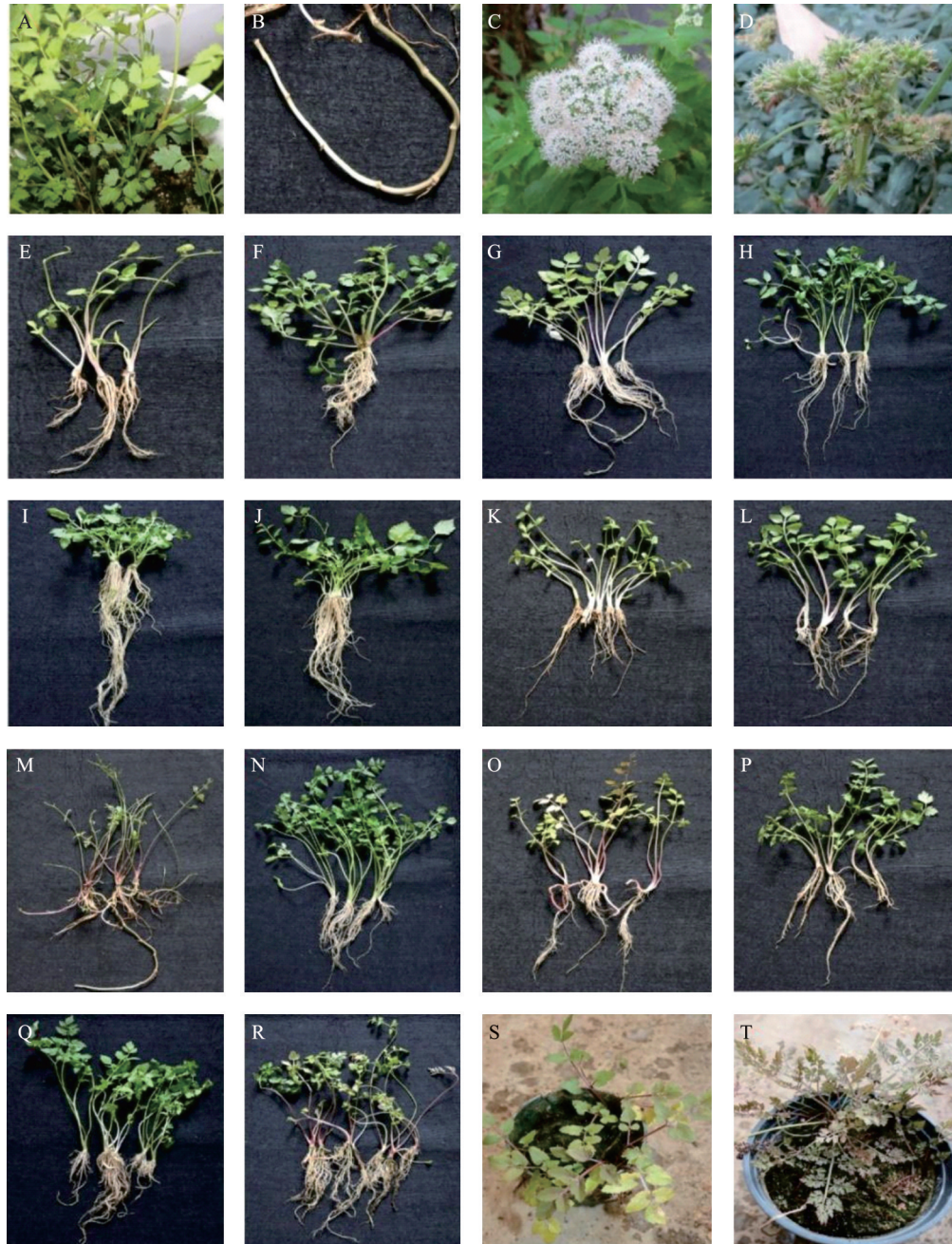
伞形科植物中, 芹亚科(Apioideae)包括了多种重要蔬菜, 如胡萝卜(*Daucus carota* var. *sativa*)^[29]、芹菜(*Apium graveolens* L.)^[30]、欧芹(*Petroselinum crispum* (Mill.) Fuss)^[31]、水芹(*O. javanica* L.)^[2]、芫荽(*Coriandrum sativum* L.)^[32]、茴香(*Foeniculum vulgare* Mill.)^[33]等。水芹在《中国植物志》分类中共有9个种和1个变种, 分别为: 短福水芹(*O. benghalensis* Benth. et Hook.)、高山水芹(*O. hookeri* C. B. Clarke in Hook. f.)、卵叶水芹(*O. javanica* subsp. *rosthornii* (Diels) F. T. Pu)、水芹、中华水芹(*O. sinensis* Dunn)、线叶水芹(*O. linearis* Wall. ex DC.)、蒙自水芹(*O. linearis* subsp. *rivularis* (Dunn) C. Y. Wu et F. T. Pu)、多裂叶水芹(*O. thomsonii* C. B. Clarke)、西南水芹(*O. dielsii* de Boiss. var. *dielsii*)及其变种细叶水芹(*O. dielsii* de Boiss. var. *stenophylla* de Boiss.)^[34]。其中, 水芹和中华水芹在我国常用作蔬菜栽培种, 也是主要的2个水芹种。

1.2 种质资源

我国水芹种质资源丰富, 但对其种质资源、育种及分子方面的研究相对缺乏^[35-36]。国家种质武汉水生蔬菜资源圃已收集保存国内及日本、越南等国的水芹资源146份, 其中普通水芹119份、中华水芹26份、卵叶水芹1份, 按《水芹种质资源描述规范和数据标准》对其分类和主要特征特性进行了描述^[37]。目前, 本课题组已收集全国多个地区的水芹种质资源, 如河南信阳(图 1E)、湖南(图 1F)、江苏

溧阳(图 1 G)、辽宁(图 1 H)、陕西杨凌及宝鸡(图 1 I~J)等,其性状各具特点。还搜集到水芹变种材料,如中华水芹(图 1 K)和西南水芹(图 1 L),可被用于水芹的各项研究。同时,搜集到贵州几个地区的水芹种质资源,如安顺、独山、榕江及威宁(图 1 M~P)等,其他各地材料仍在搜集中。这些材料具有不同的优良

性状,如陕西杨凌和宝鸡的材料根系发达(图 1 I~J),贵州安顺水芹地下茎发达(图 1 M)、分蘖能力强、地上茎实心,野生材料茎叶绿色(图 1 Q)、红色(图 1 R~T),湖南的材料叶型为多裂(图 1 F)、种子和叶香味独特、抗病性较强、雄性不育等,极大地丰富了我国水芹种质资源。



A: 地上茎叶; B: 地下茎; C: 花; D: 种子; E: 河南信阳; F: 湖南; G: 江苏溧阳; H: 辽宁; I: 陕西杨凌; J: 陕西宝鸡; K: 中华水芹; L: 西南水芹; M: 贵州安顺; N: 贵州独山; O: 贵州榕江; P: 贵州威宁; Q~T: 野生材料
A: Aerial stem and leaf; B: Subterranean stem; C: Flower; D: Seeds; E: Henan Xinyang; F: Hunan; G: Jiangsu Liyang; H: Liaoning; I: Shaanxi Yangling; J: Shaanxi Baoji; K: *O. sinensis* Dunn; L: *O. dielsii* de Boiss. var. *dielsii*; M: Guizhou Anshun; N: Guizhou Dushan; O: Guizhou Rongjiang; P: Guizhou Weining; Q-T: Wild materials

图 1 水芹器官及其种质资源

Fig. 1 Organs and germplasm resources of *O. javanica*

傅劭^[36]测定了170份水芹种质资源(包括水芹、中华水芹和西南水芹),共鉴定出53个核转录间隔区(ITS, internal transcribed spacer)单倍体,单倍型倾向于 *O. mildbraedii* 和 *O. sarmentosa* 两个物种而不是水芹种(*O. javanica*)这一物种;显微镜观察发现其叶表皮表型分类多样化,且不同资源间花粉形态多样化,推测其属内有更为复杂的物种多样性。Ji等^[38]通过表型性状将158份水芹资源分为线形叶水芹和深裂叶水芹两类;线形叶水芹的遗传多样性水平($\pi=0.1902$)略低于深裂叶水芹($\pi=0.2174$),平均遗传多样性为0.1818~0.2318,两者遗传分化程度均较低($F_{st}=0.0471$),且聚类分析结果与此相一致。王月等^[39]基于低拷贝基因 *MCM5* 和 *AOX1* 对采自南京的水芹野生种和太湖流域6个地方品种进行了遗传多样性分析,结果显示,在 *MCM5* 基因中检测到33个单核苷酸多态性(SNP, single nucleotide polymorphism)位点, *AOX1* 基因中检测到7个InDel位点和22个SNP位点,且6个品种最大似然法(ML, maximum likelihood)遗传关系树的支持率相对较高;此外,简单序列间重复序列(ISSR, inter-simple sequence repeat)标记在品种玉祁红芹单株中扩增得到特异性条带,此标记为水芹及其他地方品种的鉴定、保存和利用提供了参考。

1.3 杂交育种

水芹种子因存在休眠现象,其发芽率极低,但扦插、分蘖等无性繁殖能力强^[40]。因此,水芹在生产和栽培上多以无性繁殖为主。水芹花小、花两性,多为异花授粉,自交率低,导致其杂交育种难度大^[36,41]。尹淦来等^[42]选择不同熟性、抗逆性和植物学性状差异大的品种作为亲本材料,配置了常熟白芹×玉祁红芹、常熟白芹×车坊白芹、玉祁红芹×江阴青芹及玉祁红芹×金坛朱林镇无节芹4个杂交组合,最终获得2个高产优质新品系(常熟白芹×玉祁红芹杂交种和玉祁红芹天然结实种子实生苗)。

雄性不育材料的发现是解决小花作物杂交创制新材料的有利手段,在芹菜^[43]和胡萝卜^[44]中研究成果较显著。本课题组利用辐射诱变获得一份芹菜雄性不育材料(命名为QCBU-001),其不育性状稳定,已用于芹菜杂交育种和制种中^[45];利用野生胡萝卜种子无刺毛材料(命名为武野-无毛)与胡萝卜雄性不育材料(命名为武野-不育)进行杂交,筛选出胡萝卜种子无刺毛的雄性不育材料(命名为武野-雄无毛)^[46]。此外,本课题组在野外发现了雄蕊退化的水芹雄性不育材料(命名为OJBY001),其特征

为侧枝多,叶片及叶柄深绿色,花丝萎缩、花药干瘪,柱头伸长,能够分泌蜜液及接收外来水芹花粉,隶属于水芹种(*O. javanica* L.),此材料将被用于水芹杂交育种选育^[47]。

2 营养品质及生长调控

2.1 营养品质

大量研究表明,水芹具有较高的营养价值和食用价值。秦玉莲^[48]的研究表明水芹食用器官中膳食纤维含量较高,且属于优质的膳食纤维。刘恒蔚等^[49]发现野生水芹含有丰富的蛋白质和钙,可溶性糖、维生素C、磷、铁含量比芹菜高,且黄酮类物质含量是芹菜的2倍。Hwang等^[50]测定发现水芹粗灰矿物成分中钾含量最高,其次是钙、磷和镁,表明水芹为碱性植物;还含有总酚、总黄酮、没食子酸、儿茶素、绿原酸、咖啡酸等生物活性物质。易雪静等^[51]分析发现野生水芹中有15种氨基酸,其中天冬氨酸和谷氨酸含量最高,蛋氨酸含量最低。朱顺华等^[47]研究发现,相较于可育水芹(OJKY002),水芹不育材料(OJBY001)在茎和叶柄中的干物质以及走茎中的维生素C、可溶性糖及类黄酮含量显著或极显著高于OJKY002中的含量。

2.2 生长调控

对野生水芹进行人工驯化和规模化栽培是满足市场需求的有效途径,对解决冬春季蔬菜市场供应缺口有一定的补充作用^[52]。对水芹喷施赤霉素(GA/GA_3)后,水芹株高提高,其细胞长度增加^[53]。水芹在遮阴处理下叶绿素含量急速下降^[54];水芹品种V11E0012在黄化处理下具有较高的抗氧化性且营养物质含量高^[55];V11E0022在胁迫处理下具有较强的耐盐性^[56-57]。光照时间的控制^[58]、有机肥的使用^[59]、水分的管理^[60]和营养液的使用^[61]均能提高水芹产量与综合营养品质。同时,调控处理后的水芹,其体内渗透液(如脯氨酸)、抗氧化剂(如多酚类和黄酮类)和抗氧化酶(如过氧化物酶和过氧化氢酶)等含量增加,使其具有良好的抗氧化能力。

3 生理生化及次生代谢物质

3.1 生理生化功能

伞形科植物大都具有稳定的非酶类清除自由基物质及抗氧化的作用。水芹总黄酮物质对羟自由基具有清除能力^[62],多酚类物质具有抗氧化活性^[6]。黄志强等^[63]在水芹黄酮粗提物中分离出芹菜素单体,其对DPPH自由基、羟自由基及超氧阴离子

自由基具有一定的清除能力。王岁楼等^[64]证实了水芹类胡萝卜素对羟自由基、DPPH 自由基、超氧负离子均具有一定的体外清除能力。张静等^[65]研究表明,随着镉离子(Cd^{2+})浓度逐渐增高,水芹叶片中 O_2^- 、丙二醛(MDA)、过氧化氢(H_2O_2)含量均显著上升,过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性表现为先上升后下降,而超氧化物歧化酶(SOD)与 Cd^{2+} 浓度呈反比例关系。张帅等^[66]在富营养化水体中栽培水芹,发现体内 SOD 和 POD 活性均保持较高水平,MDA 含量和电解质渗透率均维持在较低水平,使其具有较强的抗氧化能力。罗庆华等^[67]以黄酮含量不同的 2 个水芹材料为试验对象,发现高黄酮含量水芹品种根、茎及叶中的玉米素+玉米素核苷(Z+ZR)、生长素(IAA)、1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)、腐胺(put)、亚精胺(spd)和精胺(spm)含量相对更高,低黄酮含量水芹品种的 Z+ZR、IAA、ACC、put、spd 及 spm 含量相对更低,而脱落酸(ABA)在

2 个材料中含量均较低。王方园等^[12]发现水芹在砷、汞胁迫下,叶片中叶绿素含量均显著低于同期对照组,叶片中 MDA 含量呈增长的趋势,POD 活性呈先升后降的趋势,CAT 活性呈先降后升的趋势。齐晓花等^[68]通过相关性分析表明,11 种水芹多酚组分中芦丁、芹菜素、没食子酸和槲皮素与多酚抗氧化能力呈显著相关。

3.2 次生代谢物质

水芹的药食同源性与其次生代谢物质成分密不可分,而这些物质对调节人体健康具有一定的效果(表 1)。随着研究的深入,水芹次生代谢物质不仅数量增多(从 3 个糖苷到 17 个挥发性萜类),种类也逐渐丰富(糖苷、芳香活性、精油、挥发性物质等),甚至部分物质(如 β -石竹烯)的功效被得到证实^[69-78](表 1)。其中,水芹风味特有物质为 β -石竹烯及 γ -松油烯^[75];挥发油物质成分中的柠檬烯和大根香叶烯增加了其药用价值^[76];新发现的 3 个黄酮木

表 1 水芹次生代谢物质种类及成分

Table 1 Category and composition of secondary metabolites of *O. javanica*

年份 Year	物质种类 Substance types	新物质成分 New material composition	功效 Function	参考文献 References
1995	糖苷	2,3-亚甲基二氧基-5-烯基苯基 β -D-葡萄糖苷、丁香基 β -D-葡萄糖苷、松脂醇 β -D-葡萄糖苷		[69]
2005	芳香活性化合物	α -异松油烯(最强烈)、对异丙基甲苯、异松油烯、 α -萜品烯、石竹烯、 α -金合欢烯、乙醛、乙醇醇、苯乙醛、2-壬烯醛、乙酸龙脑酯、 γ -萜品烯	香气特性与不同物质及其浓度有关,如柠檬味、木质味、蜂蜜味,或呈绿色、煤油状等	[70]
2008	化学成分	异鼠李素、尿嘧啶、腺苷、桃苷、尿苷		[71]
2009	挥发油化学成分	苯氧乙酸烯丙酯(主要成分)、萜类化合物:桉叶、11-二烯、2,3-二氢-3-甲基-3-苯并咪唑甲醇、柠檬烯	精油	[72]
2011	精油香气成分	倍半萜类化合物: α -古巴烯、Z-石竹烯,香松烯型二萜化合物:香松素、香松醇	精油	[73]
2012	化学成分	异欧前胡素、 β -谷甾醇、二氢欧山芹素、欧前胡素、6,7-二羟基香豆素、芹菜素、5-反式香豆酰基奎宁酸、阿魏酸-对羟基苯乙醇酯、8-甲氧基-5-羟基补骨脂素、半月苔素、东莨菪素、异鼠李素-3-O- β -D-葡萄糖苷	12 个不同物质成分呈现出不同的晶体结构,如针晶和粉末	[74]
2019	挥发性物质	23 种萜类物质、1 种萜、3 种烷烃类物质、1 种苯类物质和 1 种酸,包括特征风味物质石竹烯、 γ -松油烯	不同部位的物质对风味的贡献不同	[75]
2019	挥发油化学成分	63 个化合物,共有 8 种成分:乙酸正丙酯、大根香叶烯 D、柠檬烯、香橙烯、 α -芹子烯、广藿香烷、6,10-二甲基-2-十一烷酮、叶绿醇	柠檬烯和大根香叶烯 D 具有较强的药用价值	[76]
2021	黄酮木脂素衍生物	3 个新 Oenanthenoid A、Oenanthenoid B、Oenanthenoid C	抗炎	[77]
2023	挥发性萜类	8 种倍半萜类和 9 种单萜类物质: α -松萜、桉烯、 β -松萜、 β -香叶烯、伞花烯、二戊烯、罗勒烯、 γ -萜品烯、萜品油烯、 α -古巴烯、 β -石竹烯、 α -蛇麻烯、大根香叶烯 D、(Z,E)- α -金合欢烯、 α -金合欢烯、 δ -杜松萜烯、芹菜脑	β -石竹烯的生物合成受 <i>OjTPSI</i> 基因调控	[78]

脂素成分同样具有抗炎作用^[77]。这些物质成分极大地丰富了水芹次生代谢物质种类,为其相关功效的研究奠定了基础。

4 基因及组学研究

4.1 基因/转录因子

伞形科植物基因方面的研究起步较晚,研究多集中在花青素、木质素、萜类生物合成调控的相关基因。近些年,水芹逐渐开展了基因/转录因子的功能研究。

目前,水芹中有9个基因被克隆研究^[78-87],包括

1个水芹花青素转录因子 *OjMYB1*、1个光合相关基因 *Lhcb1*、2个木质素相关基因 *OjCAD*和 *OjCC_oAOMT*、2个萜类相关基因 *OjHMGS*和 *OjTPS1*、1个致病相关蛋白基因 *OJPR*、1个类黄酮基因 *OjF3'HI*和1个热激蛋白基因 *OjHSP90*。其中, *OjTPS1*、*OjHSP90*、*OjMYB1*、*OjHMGS*基因都具有其家族的典型基序或结构域,与其他植物具有高度同源性;萜类β-石竹烯合成酶基因 *OjTPS1*的表达促进β-石竹烯的大量合成;花青素生物合成转录因子 *OjMYB1*在水芹花青素合成中也发挥重要作用(表2)。

表2 水芹基因/转录因子的克隆及表达特征

Table 2 Cloning and expression characteristic of genes/transcription factors of *O. javanica*

名称 Name	基因/转录因子 Genes/transcription factors	蛋白特征 Protein characterization	表达特征 Expression features	参考文献 References
<i>OjTPS1</i>	开放阅读框 1692 bp, 氨基酸长度 563 aa, 相对分子量 33805.95, 等电点 5.86	萜类β-石竹烯合成酶, 属于 TPS-a 亚家族, 含有多个 TPS 家族的典型基序	定位于细胞质, 花中表达量最高, 过表达促进β-石竹烯大量合成	[78]
<i>Lhcb1</i>	开放阅读框 795 bp, 氨基酸长度 264 aa, 相对分子量 28217.90, 等电点 5.14	编码光收集叶绿素-蛋白质复合体 II, 同源三聚体, 每个单体含 5 个螺旋片段, 其中 3 个可能是跨膜螺旋, 有 15 个叶绿素结合位点	冷、热、盐和干旱胁迫下表达上调	[79]
<i>OjHSP90</i>	开放阅读框 2100 bp, 氨基酸长度 699 aa, 相对分子量约 80300, 等电点 5.01	热激蛋白及亲水蛋白, 含α-螺旋和β-折叠, 保守结构域 YSNKEIFLRE	在高温胁迫中起重要作用	[80-81]
<i>OjMYB1</i>	开放阅读框 912 bp, 氨基酸长度 303 aa, 相对分子量 10648.33, 等电点 5.66	花青素生物合成相关转录因子, 核蛋白, R2R3-MYB 转录因子, 含有 bHLH-相互作用基序和 ANDV 基序	与 AtTT8 和 AtEGL3 蛋白相互作用, 其过表达使糖基转移酶活性增加	[82]
<i>OjF3'HI</i>	开放阅读框 1575 bp, 氨基酸长度 524 aa, 相对分子量 58292.59, 等电点 6.77	类黄酮 3'-羟化酶, 属于细胞色素 P450 家族 (CYP450, cytochrome P450), 疏水蛋白, 高度保守, 含α-螺旋和β-折叠	在花青素合成中发挥重要作用, 品种表达具有差异性, 紫色品种表达更高	[83]
<i>OjCAD</i>	开放阅读框 1074 bp, 氨基酸长度 357 aa, 相对分子量 39143.10, 等电点 6.91	肉桂醇脱氢酶, 属 MDR 家族, 高度保守, 编码疏水蛋白, 7 个α-螺旋和 17 个β-折叠	与木质素生物合成有关, 具有品种和组织特异性, 叶中高表达	[84]
<i>OjCC_oAOMT</i>	开放阅读框 726 bp, 氨基酸长度 241 aa, 相对分子量 27111, 等电点 5.38	芹咖啡酰辅酶 A-O-甲基转移酶, 疏水蛋白, 较高的保守性, 8 个α-螺旋和 7 个β-折叠	与木质素代谢有关, 具有品种、组织特异性, 在 4℃ 条件下表达量最高	[85]
<i>OJPR</i>	开放阅读框 465 bp, 氨基酸长度 154 aa, 相对分子量 16283.32, 等电点 4.75	致病相关蛋白, 具有 1 个甘氨酸丰富的 PR-10 特征环	可转导 TLR4 介导的信号转导调节宿主防御反应	[86]
<i>OjHMGS</i>	开放阅读框 1401 bp, 氨基酸长度 466 aa, 相对分子量 51176.30, 等电点 5.91	3-羟基-3-甲基戊二酰辅酶 A 合酶, 属于 HMGC _o A 家族	与萜类合成相关, 在花中表达量最高, 定位在细胞质	[87]

4.2 组学研究

基因组学、转录组学、蛋白质组学和代谢组学等组学分析,能够对物种生物信息进行全面的了解^[88],为水芹基因的挖掘、基因功能的验证及代谢物成分发现提供了有利的手段。

4.2.1 基因组学

水芹基因组于 2021 年发表,组装

后的基因组大小为 1.28 Gb, 包含 42270 个基因,其中 93.92% 基因功能被注释, 25 个基因家族发生扩增现象,一些基因与表型和分化有关;在水分胁迫下, *Oja15472* 和 *Oja47040* 表达量显著升高^[89]。Ji 等^[38]通过水芹基因组 SNP 标记,分析鉴定出了 11493 个高质量的单核苷酸多态性。Liu 等^[1]分析得

出水芹基因组大小为990.83 Mb, N50长度为47.67 Mb, 54711个蛋白编码基因被注释, 经历 γ 三倍复制事件和三轮全基因组重复(WGD, whole-genome duplication)事件; WGD事件导致其基因家族扩增, 包括纤维素和木质素生物合成中起作用的基因家族; 进化分析得出, 水芹与胡萝卜、芹菜、香菜的进化关系最近。

Zhang等^[90]研究表明水芹叶绿体基因组序列全长为154246 bp, 分为4个不同的区域, 如大单拷贝区(84142 bp), 小的单复制区(17238 bp)和一对反向重复区(26433 bp和26433 bp); 基因组注释了123个基因, 包括85个蛋白质编码基因、36个tRNA基因、8个rRNA基因; 遗传进化分析表明其与茴香(*Foeniculum vulgare* Mill.)亲缘关系最近, 与毒芹(*Cicuta virosa* L.)、鸭儿芹(*Cryptotaenia japonica* Hassk.)关系也较近。Li等^[91]组装的水芹线粒体基因组图谱为384074 bp的圆形结构, 包含28个tRNA基因、3个rRNA基因和34个蛋白质编码基因, 共检测到87个SSR位点, 其中99%为回文重复和正向重复; 密码子偏好分析表明, 水芹偏好编码亮氨酸、异亮氨酸和丝氨酸的密码子, 且偏好A/U端密码子; 系统发育分析表明, 水芹与柴胡属、芹属(*Apium* L.)、当归属、胡萝卜属(*Daucus* L.)等植物亲缘关系较近, 与防风(*Saposhnikovia divaricata*)和芹菜的亲缘关系最近。

4.2.2 转录组学 Jiang等^[92]在非生物胁迫(热、冷、盐和干旱)下分析水芹转录组: 核苷酸总数为1440321408 bp, 被组装成58072个转录本和40208个unigenes, 鉴定出1233个SSRs位点; 并鉴定出29个候选unigenes和10个miRNAs作为候选基因, 参与非生物胁迫。Kumar等^[56]对耐盐水芹品种(V11E0022)转录组学分析发现, 在盐胁迫下, 差异表达基因参与碳水化合物代谢、脂质代谢及激素信号转导通路, 降低蒸腾速率、 H_2O_2 和氧化应激, 增加抗氧化酶活性; 精氨酸、脯氨酸及类黄酮途径分别刺激了脯氨酸和类黄酮的生物合成, 并提高了水芹的耐盐性。水芹遮阴后, 在光合作用、固碳、叶绿素代谢等途径中的基因下调表达较多, 激素信号转导通路基因(乙烯、茉莉酸、油菜素内酯和吲哚-3-乙酸)上调表达的较多, 转录因子的编码基因(ERF、BHLH、MYB、zinc-finger、bZIP及WRKY)上调表达的也较多; 而这些基因和途径影响水芹的光合作用和生长^[93]。Kumar等^[94]还发现水芹苯丙素和类黄酮生物合成途径中的许多重要基因下调表达, 与其体内的多酚和类黄酮含量降低呈正相关关系; 而维

生素A、 B_1 、 B_2 和C的含量和抗氧化活性显著提高。Liu等^[89]发现水芹2个miRNAs(miR408和miR171)在水分胁迫下调控显著。Feng等^[95]构建了水芹的长、短转录组, 获得了57743个非冗余的高质量转录本, 从中鉴定出28514个SSRs(其中单核苷酸重复序列最丰富); 通过lncRNAs及差异表达基因分析, 在萜类生物合成途径中富集的基因有22个, 其中12个基因在水芹遮阴处理下表达下调。

4.2.3 代谢组学 孙林鹤等^[96]对水芹种植水中的代谢物进行了检测分析, 共检测到306种代谢物, 其中参与植物反硝化细菌富集过程、抗冻和化感作用的13种重要代谢物(包括甜菜碱、硬脂酸和芥酸酰胺等)在水中的相对含量均超过1%; 112种代谢物存在显著差异, 与环境修复相关的代谢物至少存在23种, 其中9种化感物质(壬二酸、硬脂酸、儿茶酚、肉豆蔻酸、阿魏酸、3,5-二羟基苯甲酸、苯甲酸、水杨酸、咖啡酸)含量之间具有高度相关性($r>0.6$, $P<0.01$), 存在协同作用。Feng等^[53,78]在水芹培养液中检测到485种代谢物, 其中黄酮类化合物的种类最丰富; 同时黄酮类化合物受赤霉素(GA_3)调控, 而赤霉素含量可通过上调赤霉素代谢基因GAOX的表达来增加, 且大多数类黄酮生物合成途径相关基因(如PAL、CAH、CHS、CHI、F3H、DFR、UGT等)也上调表达。

4.2.4 蛋白质组学 刘青川等^[97]运用网络药理学手段选取了水芹7个活性成分(绿原酸、咖啡酸、芦丁、懈皮素、山奈酚、异鼠李素、金丝桃苷), 获取了活性成分-疾病靶点60个; GO富集分析发现, 其生物过程涉及细胞凋亡(Apoptosis)、免疫应答(Immune response)、炎症反应(Inflammatory response)等; KEGG富集分析发现, 其潜在信号通路有Toll样受体(Toll-like receptors)、PI3K-Akt信号通路(PI3K-Akt signaling pathway)和肿瘤坏死因子TNF(Tumor necrosis factor)等信号通路, 预测水芹活性成分可能通过Toll样受体、TNF信号通路影响病毒关键靶蛋白的表达, 发挥免疫调节、抗病毒、抗感染等作用。

5 讨论与展望

我国水芹种质资源丰富, 品种功能用途多样(如食用、药用、提取加工、调味等), 但可利用的品种较少。水芹雄性不育材料(OJBY001), 其花具有典型的雄性不育特征, 且雄性不育性状稳定遗传, 隶属于水芹种。雄性不育的利用将加快我国本土

水芹品种的选育,不仅能够选育出不同功能的雄性不育后代材料,如地上茎实心栽培雄性不育材料、抗炎药用类雄性不育材料、调味加工类雄性不育材料、环境治理类雄性不育材料等,还将丰富、完善水芹及伞形科作物育种方面的相关研究。

Jiang 等^[98]研究了水芹在激素刺激(赤霉素、水杨酸、茉莉酸甲酯和脱落酸)和非生物胁迫(热、冷、盐和干旱)下的表达,系统分析了9个候选内参基因(*eIF-4a*、*ACT7*、*TIP41*、*GAPDH*、*SAND*、*EF-1a*、*PP2A*、*TBP*和*TUB*)的表达及其稳定性,在非生物胁迫条件下,*ACT7*和*PP2A*基因的稳定性最高,而*PP2A*和*SAND*基因在激素刺激下最稳定,因此不同试验处理应使用不同类型的水芹内参基因。Liu 等^[11]通过高质量的基因组序列分析发现,基因 *Os0507490.1* (*OsG8H*)在水芹纤维素和木质素代谢中发挥着潜在作用。Feng 等^[53]通过水芹基因组分析得出,赤霉素处理后,与其细胞壁形成相关的差异表达基因显著富集,其中参与纤维素合成的基因共22个,为赤霉素调控水芹生长提供参考。He 等^[99]利用黄瓜花叶病毒(CMV, cucumber mosaic virus)诱导基因沉默技术,将赤霉素不敏感矮秆 cDNA 的保守序列 *GID1* (Gibberellin insensitive dwarf) 克隆到 CMV 载体中并接种到水芹植株,发现感染后的水芹植株高度降低、叶片变长变细;将水芹中的 *miR319* 和 *miR396* 克隆到 CMV 载体中,感染植物同样表现出不同的表型。组学的发展为水芹分子研究带来了极大的潜力及发展空间,而 CMV 诱导的基因沉默技术将促进水芹功能基因组的研究,为水芹分子水平研究奠定坚实的基础。

目前,在江苏、贵州等部分地区,水芹已开始规模种植(图2)。水芹是江苏省重点发展的水生蔬菜之一,其种植面积逐年扩大,朝着规模化、机械化和商品化稳步发展。机械化技术的推广应用有效解决了水芹生产用工难、劳动力短缺、劳动力成本高等问题,使水芹真正实现了从催芽育苗、田间管理、采收到包装保鲜的机械化一条龙服务^[100-101]。因此,未来主要是加强水芹种质资源的收集与保护,增强水芹种质资源的创新与开发利用,选育更多的优良栽培品种;建立更有效的育种平台和技术,将传统育种与现代分子技术充分结合,挖掘水芹重要农艺性状相关的基因组变异位点,用于探索水芹的基因信息和生物活性物质;大力推广水芹机械化技术服务,促进水芹种植产业转型升级高质量发展,为水芹及伞形科作物研究提供理论和实践基础。



图2 水芹产业化种植与采集

Fig.2 Industrial planting and collecting of *O. javanica*

参考文献

- [1] Liu J X, Liu H, Tao J P, Tan G F, Dai Y, Yang L L, Feng K, Wang H, Li T, Liu Y H, Duan A Q, Fang F, Shu S, Xiong A S. High-quality genome sequence reveals a young polyploidization and provides insights into cellulose and lignin biosynthesis in water dropwort (*Oenanthe sinensis*). *Industrial Crops and Products*, 2023, 193:e116203
- [2] 欧开翔, 谷荣辉. 水芹的化学成分、药理活性及其功能性食品研究进展. *食品工业科技*, 2022, 43(1):435-444
Ou K X, Gu R H. Research progress of chemical compounds, pharmacological effects and functional food of *Oenanthe javanica*. *Science and Technology of Food Industry*, 2022, 43(1):435-444
- [3] Lu C L, Li X F. A review of *Oenanthe javanica* (blume) DC. as traditional medicinal plant and its therapeutic potential. *Evidence-based Complementary and Alternative Medicine*, 2019(5):e6495819
- [4] Park J H, Cho J H, Kim I H, Ahn J H, Lee J C, Chen B H, Shin B N, Tae H J, Yee K Y, Hong S K, Kang I J, Won M H, Kim J D. *Oenanthe javanica* extract protects against experimentally induced ischemic neuronal damage via its antioxidant effects. *Chinese Medical Journal*, 2015, 128(21):2932-2937
- [5] Ahn H, Lee G S. Isorhamnetin and hyperoside derived from water dropwort inhibits inflammasome activation. *Phytomedicine*, 2017, 24:77-86
- [6] Ai G, Huang Z M, Liu Q C, Han Y Q, Chen X. The protective effect of total phenolics from *Oenanthe javanica* on acute liver failure induced by d-Galactosamine. *Journal of Ethnopharmacology*, 2016, 186:53-60
- [7] 王雨, 吴克枫, 俞红, 高敏, 刘佳, 张人华. 野生水芹的毒理学安全性评价. *食品研究与开发*, 2016, 37(22):196-201

- Wang Y, Wu K F, Yu H, Gao M, Liu J, Zhang R H. Toxicological security evaluation of *Oenanthe javanica*. Food Research and Development, 2016, 37(22):196-201
- [8] 孙芳芳, 鲍忠洲, 尹渝来, 陈虎根, 游永宁, 刁英, 胡中立. 水芹品种的观察、评价和利用. 长江蔬菜, 2012 (16):41-44
Sun F F, Bao Z Z, Yin Y L, Chen H G, You Y N, Diao Y, Hu Z L. Observation, evaluation and utilization of water dropwort cultivars. Journal of Changjiang Vegetables, 2012 (16):41-44
- [9] 黄正明, 杨新波, 曹文斌. 水芹的本草考证. 中草药, 2001, 32 (1):59-62
Huang Z M, Yang X B, Cao W B. Textual study on *Oenanthe javanica* documented in ancient Chinese medicinal literatures. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2001, 32(1):59-62
- [10] 贾晓玲, 余徐润, 王枫, 李岩, 蒋倩, 熊爱生. 水芹和旱芹营养器官结构和叶片光合特性的比较分析. 南京农业大学学报, 2014, 37(2):21-25
Jia X L, Yu X R, Wang F, Li Y, Jiang Q, Xiong A S. Comparison and analysis of the nutritional organ structure and photosynthetic characters in cress and celery. Journal of Nanjing Agricultural University, 2014, 37(2):21-25
- [11] Gao J Q, Yang L, Zhong R, Chen Y, Zhang J S, Gao J L, Cai M, Zhang J L. Comparison of nitrogen and phosphorus removal efficiency between two types of baffled vertical flow constructed wetlands planted with *Oenanthe javanica*. Water Science and Technology, 2020, 81(9):1-10
- [12] 王方园, 杨倩, 王娟, 申艳冰, 叶辉, 施佳燕, 马玺斌, 舒宇峰. 砷和汞对水芹毒性影响及其吸收富集效应. 浙江师范大学学报:自然科学版, 2020, 43(4):430-437
Wang F Y, Yang Q, Wang J, Shen Y B, Ye H, Shi J Y, Ma X B, Shu Y F. Effects of arsenic and mercury on the toxicity of *Oenanthe javanica* and its absorption and enrichment effect. Journal of Zhejiang Normal University: Natural Science Edition, 2020, 43(4):430-437
- [13] 韦瑾, 高玉珍, 周静, 刘振稳. 中国伞形科药用植物资源信息的收集及整理. 中国中药杂志, 2019, 44(24):5329-5335
Wei J, Gao Y Z, Zhou J, Liu Z W. Collection and sorting of medicinal plants in Chinese Apiaceae (Umbelliferae). China Journal of Chinese Materia Medica, 2019, 44(24):5329-5335
- [14] Thiviya P, Gamage A, Piumali D, Merah O. Apiaceae as an important source of antioxidants and their applications. Cosmetics, 2021, 8:e111
- [15] Ajani Y, Bull-Herenu K, Claßen-Bockhoff R. Patterns of flower development in Apiaceae-Apioideae. Flora, 2016, 221:38-45
- [16] Baczyński J, Celep F, Spalik K, Claßen-Bockhoff R. Flower-like meristem conditions and spatial constraints shape architecture of floral pseudanthia in Apioideae. Evo Devo, 2022, 13(1):e19
- [17] Downie S, Katz-Downie D, Watson M. A phylogeny of the flowering plant family Apiaceae based on chloroplast DNA rpl16 and rpoC1 intron sequences: Towards a suprageneric classification of subfamily Apioideae. American Journal of Botany, 2000, 87:273-292
- [18] Wang X J, Luo Q, Li T, Meng P H, Pu Y T, Liu J X, Zhang J, Liu H, Tan G F, Xiong A S. Origin, evolution, breeding, and omics of Apiaceae: A family of vegetables and medicinal plants. Horticulture Research, 2022, 9:uhac076
- [19] 曹萍, 褚小兰, 范崔生. 天胡荽属三种药用植物果实的形态组织结构特征. 中国野生植物资源, 2005, 24(1):55-57
Cao P, Zhu X L, Fan C S. Morphological and structural characteristics of fruits of three medicinal plants of *Hydrocotyle*. Chinese Wild Plant Resources, 2005, 24(1):55-57
- [20] 魏雪莹, 刘玫, 茹剑, 王宇婷, 王超群, 郭诗琪. 中国伞形科棱子芹属果实微形态及其分类学研究. 草业学报, 2016, 25 (4):111-120
Wei X Y, Liu M, Ru J, Wang Y T, Wang C Q, Guo S Q. Taxonomy of *Pleurospermum* (Apiaceae) species in China based on micromorphology of fruit. Acta Prataculturae Sinica, 2016, 25(4):111-120
- [21] 蒲吉霞, 何兴金, 张雪梅, 陈薇薇. 横断山区伞形科4种7个居群植物的核型研究. 西北植物学报, 2006, 26(10):1989-1995
Pu J X, He X J, Zhang X M, Chen W W. Karyotypes of seven populations belonging to four species of Umbelliferae in Hengduan Mountains. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2006, 26(10):1989-1995
- [22] 杨明乐, 廖晨阳. 北美洲当归属(伞形科)植物花粉形态特征研究. 西北植物学报, 2023, 43(7):1236-1250
Yang M L, Liao C Y. Palynological research on the *Angelica* species (Apiaceae) from North America. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2023, 43(7):1236-1250
- [23] 王长宝, 马祥光, 何兴金. 伞形科柴胡属部分物种的果实特征及系统学意义. 植物科学学报, 2011, 29(4):399-408
Wang C B, Ma X G, He X J. Fruit features of some *Bupleurum* species (Apiaceae) and their systematical implication. Plant Science Journal, 2011, 29(4):399-408
- [24] 郭先林, 于换喜, 白娟, 何兴金. 中国伞形科矮泽芹属植物叶表皮形态特征的研究. 西北植物学报, 2017, 37(3):486-496
Guo X L, Yu H X, Bai J, He X J. Morphological features of leaf epidermis of Chinese *Chamaesium* species (Apiaceae). Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2017, 37(3):486-496
- [25] 李国旗, 花君霞. 伞形科阿魏属和独活属花粉形态的比较研究. 中国农学通报, 2006, 22(9):114-118
Li G Q, Hua J X. A comparison study on pollen morphology between *Ferula* and *Heracleum* of Umbellifera. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2006, 22(9):114-118
- [26] 张诗怡, 廖晨阳, 李曼凌, 陈一, 周波. 伞形科山芹属8种17个居群的植物花粉形态研究. 西北植物学报, 2018, 38(12):2224-2235
Zhang S Y, Liao C Y, Li M L, Chen Y, Zhou B. Research on pollen morphologies of *Ostericum* Hoffm. (Apiaceae) of eight species from seventeen populations. Acta Botanica Boreali-

- Occidentalia Sinica, 2018, 38(12):2224-2235
- [27] 牟颖,刘启新.鸭儿芹不同器官分泌道结构及分布的比较解剖研究.植物资源与环境学报,2009(2):1-8
Mou Y, Liu Q X. Comparative anatomy on structure and distribution of secretory canals in different organs of *Cryptotaenia japonica* Hassk. (Apiaceae). Journal of Plant Resources and Environment, 2009(2):1-8
- [28] 李曼曼.积雪草的性状和显微鉴别研究.亚太传统医药,2020,16(7):65-67
Li M M. Study on the macroscopic and microscopic characteristics of *Centellae Herba*. Asia-Pacific Traditional Medicine, 2020, 16(7):65-67
- [29] Que F, Hou X L, Wang G L, Xu Z S, Tan G F, Li T, Wang Y H, Khadr A, Xiong A S. Advances in research on the carrot, an important root vegetable in the Apiaceae family. Horticulture Research, 2019, 6(1):860-874
- [30] Song X M, Sun P C, Yuan J Q, Gong K, Li N, Meng F B, Zhang Z K, Li X Y, Hu J J, Wang J P, Yang Q H, Jiao B B, Nie F L, Liu T, Chen W, Feng S Y, Pei Q Y, Yu T, Kang X, Zhao W, Cui C L, Yu Y, Wu T, Shan L X, Liu M, Qin Z J, Lin H, Varshney R K, Li X Q, Paterson A H, Wang X Y. The celery genome sequence reveals sequential paleo-polyploidizations, karyotype evolution, and resistance gene reduction in apiales. Plant Biotechnology Journal, 2021, 19: 731-744
- [31] 曾琼瑶,张鹏丽,王超琴,苏云平,刘嘉娜,常仁杰.亚临界流体萃取欧芹籽精油工艺的优化及成分分析.中国食品添加剂,2023,34(5):249-255
Zeng Q Y, Zhang P L, Wang C Q, Su Y P, Liu J N, Chang R J. Optimization of subcritical fluid extraction process of parsley seeds essential oil and its component analysis. China Food Additives, 2023, 34(5):249-255
- [32] Song X M, Wang J P, Li N, Yu J G, Meng F B, Wei C D, Liu C, Chen W, Nie F L, Zhang Z K, Gong K, Li X Y, Hu J J, Yang Q H, Li Y X, Li C J, Feng S Y, Guo H, Yuan J Q, Pei Q Y, Yu T, Kang X, Zhao W, Lei T Y, Sun P C, Wang L, Ge W N, Guo D, Duan X Q, Shen S Q, Cui C L, Yu Y, Xie Y Q, Zhang J, Hou Y, Wang J Y, Wang J Y, Li X Q, Paterson A H, Wang X Y. Deciphering the high-quality genome sequence of coriander that causes controversial feelings. Plant Biotechnology Journal, 2020, 18(6):1444-1456
- [33] Khodadadi E, Fakheri B A, Aharizad S, Emamjomeh A, Norouzi M, Komatsu S. Leaf proteomics of drought-sensitive and-tolerant genotypes of fennel. Biochim Biophys Acta-Proteins Proteom, 2017, 1865:1433-1444
- [34] 中国科学院中国植物志编辑委员会.中国植物志:第55卷第3期.北京:科学出版社,1985:199-209
Editorial Committee of Flora of China, Chinese Academy of Sciences. Flora of China: Vol 55, Issue 3. Beijing: Science Press, 1985:199-209
- [35] 赵书花.水芹种质资源亲缘关系分析.扬州:扬州大学,2010
Zhao S H. Phylogenetic analysis of germplasm resources of water dropwort. Yangzhou: Yangzhou University, 2010
- [36] 傅劭.水芹种质资源的系统学及繁殖生态学研究.武汉:武汉大学,2015
Fu S. Study on the systematics and reproductive ecology of the germplasm resources of *Oenanthe javanica*. Wuhan: Wuhan University, 2015
- [37] 叶元英,柯卫东.水芹种质资源描述规范和数据标准.北京:中国农业出版社,2006
Ye Y Y, Ke W D. Descriptive specification and data standard for germplasm resources of water dropwort. Beijing: China Agriculture Press, 2006
- [38] Ji Q, Zhu H L, Huang X F, Zhou K, Liu Z W, Sun Y L, Wang Z X, Ke W D. Uncovering phylogenetic relationships and genetic diversity of water dropwort using phenotypic traits and SNP markers. PLoS ONE, 2021, 16(7):e0249825
- [39] 王月,刘佳,陈闽,张艳梅,孙小芹,杭悦宇,周广灿.基于 *AOX1* 和 *MCM5* 基因水芹地方品种的遗传关系分析及‘玉祁红芹’ISSR-SCAR标记建立.植物资源与环境学报,2021,30(4):50-59
Wang Y, Liu J, Chen M, Zhang Y M, Sun X Q, Hang Y Y, Zhou G C. Analysis on genetic relationship of local cultivars of *Oenanthe javanica* based on *AOX1* and *MCM5* genes and establishment of ISSR-SCAR marker for ‘Yuqihongqin’. Journal of Plant Resources and Environment, 2021, 30(4): 50-59
- [40] 杨雪鹏,周留柱,马科,崔君竹,叶建斌.维生素吡咯喹啉醌对水芹种子萌发的生理效应.轻工学报,2019,34(4):1-7
Yang X P, Zhou L Z, Ma K, Cui J Z, Ye J B. Physiological effects of vitamin pyrroloquinoline quinone on the germination of cress seeds. Journal of Light Industry, 2019, 34(4):1-7
- [41] 傅劭,许林,李清源,王湛昌,陈宝林,叶安华.水芹花药发育中 Ca^{2+} 分布特征研究.植物生理学报,2018,54(2):325-334
Fu S, Xu L, Li Q Y, Wang Z C, Chen B L, Ye A H. Distribution characteristics of calcium of *Oenanthe stolonifera* during the anther development. Plant Physiology Journal, 2018, 54(2):325-334
- [42] 尹渝来,鲍忠洲,蒋树德,林惠民.水芹杂交育种初报.长江蔬菜,2010(14):36-37
Yin Y L, Bao Z Z, Jiang S D, Lin H M. Preliminary report on cross breeding of water dropwort. Changjiang Vegetables, 2010(14): 36-37
- [43] Cheng Q, Wang P, Li T T, Liu J K, Zhang Y X, Wang 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, 29:446-454
- [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] 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
- [47] 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 nutritional quality analysis of male sterile material of *Oenanthe javanica* (Blume) DC. *Plant Science Journal*, 2023, 41(3):343-348
- [48] 秦玉莲. 江苏省主要水芹品种重要品质成分分析及赤霉素对水芹的栽培调控研究. 扬州:扬州大学, 2006
- Qin Y L. Study on important quality components and cultivation and regulation of gibberellin on main water dropwort varieties of Jiangsu province. Yangzhou: Yangzhou University, 2006
- [49] 刘恒蔚, 高梦祥, 饶贵珍. 野生水芹与旱芹的营养成分比较分析. 中国野生植物资源, 2007, 26(1):36-38
- Liu H W, Gao M X, Rao G Z. A comparison of nutritive components in *Apium graveolens* and wild *Oenanthe javanica* plants. *Chinese Wild Plant Resources*, 2007, 26(1):36-38
- [50] Hwang S J, Park S J, Kim J D. Component analysis and antioxidant activity of *Oenanthe javanica* extracts. *Korean Journal of Food Science and Technology*, 2013, 45(2):227-234
- [51] 易雪静, 周石柔, 邓兰青, 徐中海. 高效液相色谱法测定东洞庭湖区野生水芹茎叶中氨基酸. 应用化工, 2015, 44(9):1751-1753
- Yi X J, Zhou S R, Deng L Q, Xu Z H. Study on amino acids from wild *Oenanthe javanica* in Dongting lake area. *Applied Chemical Industry*, 2015, 44(9):1751-1753
- [52] 钟秀来, 罗庆, 王堃, 朱顺华, 文林宏, 谭国飞. 野生蔬菜水芹栽培技术. 农技服务, 2022, 39(10):22-24
- Zhong X L, Luo Q, Wang K, Zhu S H, Wen L H, Tan G F. Cultivation techniques of wild water dropwort. *Agricultural Technology Service*, 2022, 39(10):22-24
- [53] Feng K, Li X B, Yan Y J, Liu R Z Y, Li Z X, Sun N, Yang Z Y, Zhao S P, Wu P, Li L J. Integrated morphological, metabolome, and transcriptome analyses revealed the mechanism of exogenous gibberellin promoting petiole elongation in *Oenanthe javanica*. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14:e1225635
- [54] Zhang X Y, Li T, Tan G F, Huang Y, Wang F, Xiong A S. Effects of dark treatment and regular light recovery on the growth characteristics and regulation of chlorophyll in water dropwort. *Plant Growth Regulation*, 2018, 85(2):293-303
- [55] Kumar S, Li G J, Huang X F, Ji Q, Zhou K, Hou H W, Ke W D, Yang J J. Phenotypic, nutritional, and antioxidant characterization of blanched *Oenanthe javanica* for preferable cultivar. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12:e639639
- [56] Kumar S, Li G J, Yang J J, Huang X F, Ji Q, Zhou K, Kuliman S, Ke W D, Hou H W. Investigation of an antioxidative system for salinity tolerance in *Oenanthe javanica*. *Antioxidants*, 2020, 9:e940
- [57] Kumar S, Li G J, Yang J J, Huang X F, Ji Q, Liu Z W, Ke W D, Hou H W. Effect of salt stress on growth, physiological parameters, and ionic concentration of water dropwort (*Oenanthe javanica*) cultivars. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12:e660409
- [58] 李政璞, 佟静, 王素娜, 李炎艳, 王丽萍, 梁浩, 武占会. 光周期对植物工厂水芹产量和品质的影响. 中国农学通报, 2022, 38(31):38-42
- Li Z P, Tong J, Wang S N, Li Y Y, Wang L P, Liang H, Wu Z H. Effect of photoperiod on yield and quality of water dropwort in plant factory. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2022, 38(31):38-42
- [59] 李伟明, 黄忠阳, 魏猷刚, 吴洋, 殷宏宝, 姜志忠, 吴旭东, 王克春, 郭荣, 王东升. 生物有机肥对水芹生长及品质的影响. 中国瓜菜, 2021, 34(1):65-68
- Li W M, Huang Z Y, Wei Y G, Wu Y, Yin H B, Jiang Z Z, Wu X D, Wang K C, Guo R, Wang D S. Effects of bioorganic fertilizer on growth and quality of *Oenanthe javanica*. *China Cucurbits and Vegetables*, 2021, 34(1):65-68
- [60] 龙梦千, 冯洁, 李振东, 黄凯丰, 朱俊豪, 何佩云. 不同水分处理对水芹生长及产量的影响. 中国瓜菜, 2022, 35(5):81-84
- Long M Q, Feng J, Li Z D, Huang K F, Zhu J H, He P Y. Different water treatments affect growth and yield of watercress. *China Cucurbits and Vegetables*, 2022, 35(5):81-84
- [61] Feng K, Kan X Y, Liu Q, Yan Y J, Sun N, Yang Z Y, Zhao S P, Wu P, Li L J. Metabolomics analysis reveals metabolites and metabolic pathways involved in the growth and quality of water dropwort [*Oenanthe javanica* (Blume) DC.] under nutrient solution culture. *Plants*, 2023, 12:e1459
- [62] 吴娜怡郁, 郭晓青, 陈晓靓, 代甜甜. 水芹与家芹总黄酮含量测定及清除羟基自由基研究. 广州化工, 2019, 47(6):99-100
- Wu N Y Y, Guo X Q, Chen X J, Dai T T. Study on determination of total flavonoids in cress and celery and scavenging of hydroxyl radicals. *Guangzhou Chemical Industry*, 2019, 47(6):99-100
- [63] 黄志强, 吴娜梅, 唐明明, 孙汉巨, 李延红, 何述栋, 刘和平, 郜四羊. 水芹中芹菜素的提取纯化与抗氧化活性研究. 农产品加工, 2019, 1(2):4-10
- Huang Z Q, Wu N M, Tang M M, Sun H J, Li Y H, He S D,

- Liu H P, Gao S Y. Study of extraction and purification and antioxidant activity of apigenin in water dropwort. *Farm Products Processing*, 2019, 1(2):4-10
- [64] 王岁楼,张沛.水芹类胡萝卜素粗提物的分离纯化,结构鉴定及抗氧化活性研究. *食品工程*, 2020(4):33-36
Wang S L, Zhang P. Isolation, purification, structure identification and antioxidant activity determination of crude carotenoids from water celery. *Food Engineering*, 2020(4):33-36
- [65] 张静,任君,蒋业林,侯冠军,卢文轩.镉对水芹幼苗生理指标及叶绿体超微结构的影响. *安徽农学通报*, 2015, 21(18):28-30,36
Zhang J, Ren J, Jiang Y L, Hou G J, Lu W X. Effects of cadmium on physiological indexes and ultrastructure in chloroplast in cress seedlings. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 2015, 21(18):28-30,36
- [66] 张帅,雷代东,王晨,熊瑞,刘明鹏,贾永霞.富营养化水体对水芹抗氧化系统和营养品质的影响. *西北植物学报*, 2018, 38(3):510-516
Zhang S, Lei D D, Wang C, Xiong R, Liu M P, Jia Y X. Effect of eutrophic water body on antioxidant system and nutritional quality of *Oenanthe javanica* DC.. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, 38(3):510-516
- [67] 罗庆华,刘昌敏,黄凯丰.水芹内源激素含量及其与产量和黄酮的关系初探. *分子植物育种*, 2019, 17(9):3040-3045
Luo Q H, Liu C M, Huang K F. Preliminary study on the endogenous hormone content in water dropwort and its relationship with yield and flavonoid. *Molecular Plant Breeding*, 2019, 17(9):3040-3045
- [68] 齐晓花,陈国华,侯顺超,贾宝华,季正捷,李良俊,徐强,陈学好,千春录.干燥方式对水芹多酚组分及抗氧化能力的影响. *扬州大学学报:农业与生命科学版*, 2020, 41(6):90-95
Qi X H, Chen G H, Hou S C, Jia B H, Ji Z J, Li L J, Xu Q, Chen X H, Qian C L. Effects of drying process on the polyphenol ingredients and antioxidant ability of *Oenanthe javanica* DC.. *Journal of Yangzhou University: Agricultural and Life Science Edition*, 2020, 41(6):90-95
- [69] Fujita T, Kadoya Y, Aota H, Nakayama M. A new phenylpropanoid glucoside and other constituents of *Oenanthe javanica*. *Bioscience Biotechnology and Biochemistry*, 1995, 59(3):526-528
- [70] Seo W H, Bake H H. Identification of characteristic aroma-active compounds from water dropwort (*Oenanthe javanica* DC.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2005, 53(17):6766-6770
- [71] Jo H W, Lee S H, Nam D H, Kim J Y, Lim S Y, Lee J S, Park J C. Antioxidant activity and phytochemical study on the aerial parts of *Oenanthe javanica*. *Korean Journal of Pharmacogn*, 2008, 39(2):142-145
- [72] 张兰胜,董光平,刘光明.水芹挥发油化学成分的研究. *时珍国医国药*, 2009, 20(2):350-351
Zhang L S, Dong G P, Liu G M. Study on the chemical constituents of essential oil in *Oenanthe javanica* (BL.) DC. *Lishizhen Medicine and Materia Medica Research*, 2009, 20(2):350-351
- [73] Pattiram P D, Lasekan O, Tan C P, Zaidul I S M. Identification of the aroma-active constituents of the essential oils of water dropwort (*Oenanthe javanica*) and 'kacip fatimah' (*Labisia pumila*). *International Food Research Journal*, 2011, 18(3):1021-1026
- [74] 张俭,李胜华,谷荣辉.水芹的化学成分研究. *中草药*, 2012, 43(7):289-292
Zhang J, Li S H, Gu R H. Chemical constituents in *Oenanthe javanica*. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 2012, 43(7):289-292
- [75] 李瑞,吴鹏,王燕,李良俊.GC-MS法分析水芹挥发性成分. *扬州大学学报:农业与生命科学版*, 2019, 40(2):113-118
Li D, Wu P, Wang Y, Li L J. Analysis of volatile compounds in different tissues of water dropwort by using GC-MS. *Journal of Yangzhou University: Agricultural and Life Science Edition*, 2019, 40(2):113-118
- [76] 王虹,余金明,龚力民,刘宏伟,任旻琼,魏来.湖南异地水芹挥发油化学成分的气质联用比较分析. *海峡药学*, 2019, 31(8):90-93
Wang H, She J M, Gong L M, Liu H W, Ren M Q, Wei L. GC-MS analysis of essential oil components in *Oenanthe javanica* (BL.) DC. from different origin of Hunan. *Strait Pharmaceutical Journal*, 2019, 31(8):90-93
- [77] Wei R R, Ma Q G. Flavonolignan 2, 3-dehydroderivatives from *Oenanthe javanica* and their anti-inflammatory activities. *Zeitschrift für Naturforschung C*, 2021, 76(11-12):459-465
- [78] Feng K, Kan X Y, Yan Y J, Wang Y, Sun N, Yang Z Y, Zhao S P, Wu P, Li L J. Identification and characterization of terpene synthase *OjTPS1* involved in β -caryophyllene biosynthesis in *Oenanthe javanica* (Blume) DC. *Industrial Crops and Products*, 2023, 192:e115998
- [79] Jiang Q, Xu Z S, Wang F, Li M Y, Ma J, Xiong A S. Effects of abiotic stresses on the expression of *Lhcb1* gene and photosynthesis of *Oenanthe javanica* and *Apium graveolens*. *Biologia Plantarum*, 2014, 58(2):256-264
- [80] 胡艳平,李德明,朱白婢,黄文枫,周曼,蔡兴来,王敏.水芹 *OjHSP90* 基因克隆及生物信息学分析. *分子植物育种*, 2016, 14(11):2959-2963
Hu Y P, Li D M, Zhu B B, Huang W F, Zhou M, Cai X L, Wang M. Cloning and bioinformation analysis of *OjHSP90* gene from cress (*Oenanthe javanica*). *Molecular Plant Breeding*, 2016, 14(11):2959-2963
- [81] 胡艳平,蔡兴来,周曼,王敏,朱白婢,黄文枫,廖道龙,陈贻诵.水芹 *HSP90* 基因的原核表达及条件优化. *分子植物育种*, 2019, 17(9):2886-2891
Hu Y P, Cai X L, Zhou M, Wang M, Zhu B B, Huang W F, Liao D L, Chen Y S. Prokaryotic expression and condition optimization of *HSP90* gene from *Oenanthe javanica* (Blume) DC. *Molecular Plant Breeding*, 2019, 17(9):2886-2891
- [82] Feng K, Xu Z S, Que F, Liu J X, Wang F, Xiong A S. An

- R2R3-MYB* transcription factor, *OjMYB1*, functions in anthocyanin biosynthesis in *Oenanthe javanica*. *Planta*, 2017, 247:301-315
- [83] 康美玲,冯凯,段希,王柯文,王枫,熊爱生.水芹类黄酮3'-羟化酶基因的克隆与表达特性分析.植物生理学报,2018,54(2):282-290
Kang M L, Feng K, Duan X, Wang K W, Wang F, Xiong A S. Cloning and expression analysis of flavonoid 3'-hydroxylase in *Oenanthe javanica*. *Plant Physiology Journal*, 2018, 54(2):282-290
- [84] 仇亮,朱胜琪,王永鑫,冯凯,刘洁霞,熊爱生.水芹肉桂醇脱氢酶基因的克隆与表达特性分析.西北植物学报,2018,38(6):1003-1009
Qiu L, Zhu S Q, Wang Y X, Feng K, Liu J X, Xiong A S. Cloning and expression characteristics analysis of *OjCAD* gene in *Oenanthe javanica*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, 38(6):1003-1009
- [85] 朱胜琪,徐德宝,王永鑫,冯凯,刘洁霞,仇亮,熊爱生.水芹咖啡酰辅酶A-O-甲基转移酶基因的克隆与表达特性分析.南京农业大学学报,2019,42(1):51-58
Zhu S Q, Xu D B, Wang Y X, Feng K, Liu J X, Qiu L, Xiong A S. Cloning and expression characteristics analysis of caffeoyl-CoA O-methyltransferase gene in *Oenanthe javanica*. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2019, 42(1):51-58
- [86] Jo B R, Yu J M, Jang S, Ahn J W, Joo S S. Cloning, expression, and purification of a pathogenesis-related protein from *Oenanthe javanica* and its biological properties. *Biological and Pharmaceutical Bulletin*, 2020, 43(1):158-168
- [87] 金楠,阚夏月,严雅洁,赵书平,吴鹏,李良俊,冯凯.水芹萜类合成相关*OjHMGS*基因克隆与表达分析.植物生理学报,2022,58(11):2079-2087
Jin N, Kan X Y, Yan Y J, Zhao S P, Wu P, Li L J, Feng K. Cloning and expression analysis of *OjHMGS* gene related to terpenoid biosynthesis in *Oenanthe javanica*. *Plant Physiology Journal*, 2022, 58(11):2079-2087
- [88] Veenstra T D. Omics in systems biology: Current progress and future outlook. *Proteomics*, 2021, 21:e2000235
- [89] Liu J X, Jiang Q, Tao J P, Feng K, Li T, Duan A Q, Wang H, Xu Z S, Liu H, Xiong A S. Integrative genome, transcriptome, microRNA, and degradome analysis of water dropwort (*Oenanthe javanica*) in response to water stress. *Horticulture Research*, 2021, 8:e262
- [90] Zhang Z, Dong H Z, Yuan M, Yu Y. The complete chloroplast genome of *Oenanthe javanica*. *Mitochondrial DNA Part B*, 2020, 5(3):3169-3171
- [91] Li X Y, Han Q J, Li M Y, Luo Q, Zhu X H, Zheng Y X, Tan G F. Complete mitochondrial genome sequence, characteristics, and phylogenetic analysis of *Oenanthe javanica*. *Agronomy*, 2023, 13:e2103
- [92] Jiang Q, Wang F, Tan H W, Li M Y, Xu Z S, Tan G F, Xiong A S. *De novo* transcriptome assembly, gene annotation, marker development, and miRNA potential target genes validation under abiotic stresses in *Oenanthe javanica*. *Molecular Genetics and Genomics*, 2015, 290(2):671-683
- [93] Kumar S, Huang X F, Li G J, Ji Q, Zhou K, Zhu G P, Ke W D, Hou H W, Zhu H L, Yang J J. Comparative transcriptomic analysis provides novel insights into the blanched stem of *Oenanthe javanica*. *Plants*, 2021, 10:e2484
- [94] Kumar S, Huang X F, Ji Q, Qayyum A, Zhou K, Ke W D, Zhu H L, Zhu G P. Influence of blanching on the gene expression profile of phenylpropanoid, flavonoid and vitamin biosynthesis, and their accumulation in antioxidants in *Oenanthe javanica*. *Antioxidants*, 2022, 11(3):e470
- [95] Feng K, Kan X Y, Li R, Yan Y J, Zhao S, Wu P, Li L J. Integrative analysis of long- and short-read transcriptomes identify the regulation of terpenoids biosynthesis under shading cultivation in *Oenanthe javanica*. *Frontiers in Genetics*, 2022, 13:e813216
- [96] 孙林鹤,常雅军,韩士群,崔键,刘晓静,姚东瑞.浮床水芹不同生长阶段水体活性物质代谢组学分析.环境科学研究,2021,34(8):1860-1875
Sun L H, Chang Y J, Han S Q, Cui J, Liu X J, Yao D R. Metabolomics analysis of bioactive compounds in culture water planting floating bed water dropwort in different development stages. *Research of Environmental Sciences*, 2021, 34(8):1860-1875
- [97] 刘青川,曹文斌,杨新波,王仁杰,王蒙蒙,黄正明.水芹治疗新型冠状病毒肺炎的网络药理学预测和分析.中国医药导报,2021,18(6):172-176
Liu Q C, Cao W B, Yang X B, Wang R J, Wang M M, Huang Z M. Prediction and analysis of *Oenanthe javanica* in the treatment of coron avirus disease 2019 based on network pharmacology. *China Medical Guide*, 2021, 18(6):172-176
- [98] Jiang Q, Wang F, Li M Y, Ma J, Tan G F, Xiong A S. Selection of suitable reference genes for qPCR normalization under abiotic stresses in *Oenanthe javanica* (bi.) DC. *PLoS ONE*, 2014, 9(3):e92262
- [99] He Z, Sheng S Y, Wang L Q, Dong T T, Zhang K, Li L J. Cucumber mosaic virus-induced gene and microRNA silencing in water dropwort (*Oenanthe javanica* (Blume) DC.). *Plant Methods*, 2024, 20:e6
- [100] 李冬霞,张凡,王涓,南建.水芹贮藏保鲜和开发利用研究进展.农产品加工,2023(2):66-69
Li D X, Zhang F, Wang W, Nan J. Research progress of preservation and utilization of *Oenanthe javanica*. *Farm Products Processing*, 2023(2):66-69
- [101] 胡双燕,孙龙霞,高阳,胡宏.江苏省水芹生产机械化技术应用探析.江苏农机化,2023(3):25-28
Hu S Y, Sun L X, Gao Y, Hu H. Study on the application of mechanization technology in production of water dropwort in Jiangsu province. *Jiangsu Agricultural Mechanization*, 2023(3):25-28