

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.24104

CSTR: 32231.14.PSJ.2095-0837.24104

周笑如, 周昱成, 刘学, 刘春环, 杨成. MeJA 对薰衣草细胞中抗氧化物质合成影响的代谢组学分析[J]. 植物科学学报, 2025, 43 (2): 230~241

Zhou XR, Zhou YC, Liu X, Liu CH, Yang C. Metabolomic analysis of the effects of MeJA on antioxidant compound synthesis in *Lavandula angustifolia* Mill. cells[J]. *Plant Science Journal*, 2025, 43 (2): 230~241

## MeJA 对薰衣草细胞中抗氧化物质合成影响的代谢组学分析

周笑如, 周昱成, 刘学\*, 刘春环, 杨成

(江南大学化学与材料工程学院, 江苏无锡 214122)

**摘要:** 为了探究茉莉酸甲酯 (MeJA) 对薰衣草 (*Lavandula angustifolia* Mill.) 叶片悬浮细胞中抗氧化活性物质合成的影响, 采用不同浓度的 MeJA 处理悬浮细胞, 筛选出能够促进抗氧化物质合成的最佳条件, 并通过非靶向代谢组学技术分析了 MeJA 对细胞代谢物合成的作用。结果显示: 8 mg/L 的 MeJA 显著抑制了薰衣草叶片悬浮细胞的生长和抗氧化活性; 而 2 mg/L 的 MeJA 显著促进了抗氧化活性物的合成; 与对照组相比, ABTS 自由基清除率和 FRAP 值分别提高了 1.30 和 2.56 倍, 总酚、总黄酮和总三萜含量分别增加了 1.45、1.59 和 1.24 倍。利用超高效液相色谱-四极杆飞行时间质谱 (UHPLC-Q-TOF-MS) 技术, 对未处理组 (CK) 和 2 mg/L MeJA 处理组 (MJ) 进行代谢组学分析, 共鉴定出 1 403 种代谢物, 其中 151 种在两组间有显著差异。差异代谢物涉及 177 条代谢通路, 主要富集于代谢信号转导通路和 ABC 转运蛋白通路。因此, MeJA 可能主要通过影响代谢信号转导和调节 ABC 转运蛋白的功能影响薰衣草悬浮细胞中抗氧化活性物质的合成。

**关键词:** 薰衣草; 悬浮培养; 茉莉酸甲酯; 抗氧化; 代谢组学

中图分类号: Q942.6

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837 (2025) 02-0230-12

## Metabolomic analysis of the effects of MeJA on antioxidant compound synthesis in *Lavandula angustifolia* Mill. cells

Zhou Xiaoru, Zhou Yucheng, Liu Xue\*, Liu Chunhuan, Yang Cheng

(School of Chemical and Material Engineering, Jiangnan University, Wuxi, Jiangsu 214122, China)

**Abstract:** The effects of methyl jasmonate (MeJA) on the synthesis of antioxidant compounds in *Lavandula angustifolia* Mill. leaf suspension cells were investigated by introducing varying concentrations of MeJA into the culture medium. The optimal conditions for enhancing antioxidant synthesis were determined, and non-targeted metabolomics was employed to analyze the impact of MeJA on metabolite production. Results demonstrated that 8 mg/L MeJA inhibited both cell growth and antioxidant activity, whereas 2 mg/L MeJA significantly promoted the biosynthesis of antioxidant compounds. Compared with the untreated group, cells treated with 2 mg/L MeJA exhibited a 1.30-fold increase in ABTS radical scavenging activity and a 2.56-fold increase in ferric reducing antioxidant power (FRAP). Additionally, total phenol, flavonoid, and triterpene contents were elevated by 1.45-fold, 1.59-fold, and 1.24-fold, respectively. Metabolomic profiling using UHPLC-Q-TOF-MS identified 1 403 metabolites, with 151 showing significant differences between untreated and MeJA-treated cells. These differential metabolites were associated with 177 metabolic pathways,

收稿日期: 2024-04-19, 接受日期: 2024-06-22。

基金项目: 江苏省自然科学基金项目 (BK20221069)。

作者简介: 周笑如 (1999-), 女, 硕士研究生, 研究方向为植物组培活性成分 (E-mail: [xiaoru0901@163.com](mailto:xiaoru0901@163.com))。

\* 通信作者 (Author for correspondence. E-mail: [xueliu@jiangnan.edu.cn](mailto:xueliu@jiangnan.edu.cn))。

predominantly enriched in metabolic pathways and ABC transporter pathways. These findings suggest that MeJA modulates antioxidant biosynthesis in *L. angustifolia* suspension cells primarily by influencing metabolic signal transduction and regulating ABC transporter activity.

**Key words:** *Lavandula angustifolia*; Suspension culture; MeJA; Antioxidant; Metabolomics

薰衣草 (*Lavandula angustifolia* Mill.) 是唇形科薰衣草属 (*Lavandula*) 植物, 原产于地中海、欧洲等地, 是常用的芳香和药用植物之一。薰衣草的活性成分主要包括挥发油、黄酮类、酚酸类、苯丙素类等<sup>[1]</sup>, 具有抗氧化<sup>[2]</sup>、抗菌<sup>[3]</sup>等生物活性, 有极高的应用价值。我国的薰衣草种植多集中于新疆伊犁地区, 限制了其扩繁和研究; 同时, 现阶段对薰衣草的开发主要聚焦于花萼中的精油, 缺少对叶片中活性成分的研究, 造成了叶片资源的浪费。植物组织培养技术为这一问题提供了解决方案。

相较于成体植株, 通过组织培养得到的细胞合成的次生代谢产物具有多样性<sup>[4, 5]</sup>, 更利于调控细胞内次生代谢产物的合成, 如利用红豆杉属 (*Taxus*) 植物的细胞生产抗癌药物紫杉醇<sup>[6]</sup>, 利用人参 (*Panax ginseng* C. A. Mey.) 细胞富集人参皂苷<sup>[7]</sup>等已经实现了商业化生产。茉莉酸甲酯 (MeJA) 是茉莉酸类诱导子之一, 作为一类信号分子广泛存在于高等植物体内, 它可以通过影响信号传导、酶活性、基因表达和激素水平等多个方面来调控次生代谢产物的合成<sup>[8]</sup>, 已有文献报道 MeJA 可以提高植物中抗氧化物质的含量<sup>[9]</sup>。然而, 有关调控薰衣草悬浮细胞内次生代谢产物合成的研究鲜见报道。

由于植物体中初生代谢物和次生代谢物种类繁多、成分复杂, 传统的检测方法很难分析其全部成分, 代谢组学不仅能够对生命系统中存在的所有代谢物进行全面、快速的定性/定量分析, 还提供了对所研究生物体生化状态和基因功能的注释<sup>[10]</sup>, 因此可以利用代谢组学方法, 分析出 MeJA 影响薰衣草悬浮细胞中次生代谢物合成的分子机制。

为了开发具有高抗氧化活性的薰衣草叶片悬浮细胞, 本实验在建立增殖稳定的薰衣草悬浮细胞培养体系基础上, 选取 MeJA 作为诱导子, 调控薰衣草叶片悬浮细胞中抗氧化活性物的合成, 并利用代谢组学方法分析 MeJA 对薰衣草悬浮细胞代

谢物和代谢通路的影响, 以期为深入开发薰衣草资源提供理论基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

以薰衣草无菌苗的叶片为组培材料, 继代培养至 10 代以上, 获得薰衣草叶片的愈伤组织。

### 1.2 实验方法

#### 1.2.1 悬浮细胞培养

培养基为 MS (不加琼脂) +2 mg/L 6-BA+0.5 mg/L 2,4-D+30 g/L 蔗糖 (pH 值=5.85~5.88), 接种量为 1 g/30 mL, 置于摇床上振荡培养, 培养条件为 25 ℃, 全黑暗培养, 转速为 100 r/min, 每 7 d 用 100 μm 无菌筛网过滤后继代培养。

#### 1.2.2 实验方法

将处于指数生长期的悬浮细胞接种到添加不同浓度 MeJA 的液体培养基中, MeJA 的浓度设置为: 0.125、0.250、0.500、1、2、4、8 mg/L, 以不添加 MeJA 培养 (0 mg/L) 的细胞为对照组, 培养 7 d 后, 用 100 μm 无菌滤网过滤, 收集细胞称重, 即为鲜质量。细胞冻干后称重, 即为干质量。

#### 1.2.3 抗氧化活性检测

悬浮细胞提取: 取 10 mg 悬浮细胞冻干粉末于植物组织研磨器中, 加入无水乙醇 1 mL, 10 000 r/min 研磨 1 min, 37 ℃ 超声提取 30 min, 离心取上清液, 冷藏备用。

ABTS (2,2'-azino-bis(3-ethylbenzothiazoline-6-sulfonic acid)) 自由基抑制率检测<sup>[11]</sup>: 用 2.45 mmol/L 过硫酸钾溶液制备 7 mmol/L ABTS 浓溶液, 反应 16 h 后用水将 ABTS 浓溶液稀释至 734 nm 处吸光度约为 0.7, 在 96 孔板中加入 50 μL 细胞提取液和 150 μL ABTS 稀释液室温下反应, 每组 3 平行, 记为  $A_1$ 。对照组用乙醇代替提取液, 记为  $A_0$ 。反应 15 min 后, 酶标仪检测 734 nm 处吸光度, ABTS 自由基抑制率计算公式如下:

$$ABTS = [(1 - A_1/A_0)] \times 100\%$$

式中,  $A_1$  为样品组吸光度;  $A_0$  为对照组吸光度。

FRAP (Ferric reducing ability of plasma) 检测<sup>[12]</sup>: 称取 31.2 mg TPTZ 和 34  $\mu\text{L}$  的浓盐酸, 加水定容至 10 mL, 即为 10 mmol/L TPTZ 母液, 再按照 0.3 mol/L pH 值 3.6 的醋酸盐缓冲液: 10 mmol/L 的 TPTZ 母液: 20 mmol/L 三氯化铁溶液=10:1:1 的比例, 将其稀释为 TPTZ 工作液。于 96 孔板中, 加入 10  $\mu\text{L}$  样品和 190  $\mu\text{L}$  TPTZ 工作液, 37  $^{\circ}\text{C}$  反应 10 min, 593 nm 测量吸光度。以硫酸亚铁作为标准品, 样品的抗氧化能力用亚铁离子的浓度表示, 单位为  $\mu\text{mol/L}$ 。

#### 1.2.4 抗氧化成分含量检测

##### 1.2.4.1 总酚含量检测

总酚含量检测采用福林酚比色法<sup>[13]</sup>。将 20  $\mu\text{L}$  的提取液加入到 100  $\mu\text{L}$  的 0.1 mol/L 福林酚溶液中, 10 min 后与 80  $\mu\text{L}$  7.5%  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  混合, 2 h 后测定 760 nm 处的吸光度。以没食子酸作为标准品, 总酚含量以每克细胞干质量的没食子酸含量表示。

##### 1.2.4.2 总黄酮含量检测

总黄酮含量检测采用亚硝酸钠-氯化铝-氢氧化钠法<sup>[14]</sup>。60  $\mu\text{L}$  待测样品溶液/标准溶液中加入 20  $\mu\text{L}$  5%  $\text{NaNO}_2$  混匀, 反应 5 min, 再加入 20  $\mu\text{L}$  10%  $\text{AlCl}_3$  混匀, 反应 5 min 后加入 4%  $\text{NaOH}$ , 反应呈现红色, 在 510 nm 处测量其吸光度。以芦丁作为标准品, 总黄酮含量以每克细胞干质量的芦丁含量表示。

##### 1.2.4.3 总三萜含量检测

总三萜含量检测采用香草醛-冰醋酸-高氯酸法<sup>[15]</sup>。在 96 孔板中加入 40  $\mu\text{L}$  待测样品溶液/标准溶液, 放入 60  $^{\circ}\text{C}$  烘箱中挥发干溶剂后, 加入 20  $\mu\text{L}$  5% 香草醛-冰醋酸溶液和 80  $\mu\text{L}$  高氯酸, 置于 60  $^{\circ}\text{C}$  烘箱中反应 15 min, 最后冰浴 5 min 终止显色反应, 546 nm 处检测吸光度。以熊果酸作为标准品, 总三萜含量以每克细胞干质量的熊果酸含量表示。

#### 1.2.5 代谢物检测

样品制备: 取适量样本加入预冷甲醇/乙腈/水溶液 (2:2:1, V/V), 涡旋混合, 低温超声 30 min, -20  $^{\circ}\text{C}$  静置 10 min, 4  $^{\circ}\text{C}$  离心 20 min, 取上清真空干燥, 质谱分析时加入 100  $\mu\text{L}$  乙腈水溶液 (乙腈: 水=1:1, V/V) 复溶, 涡旋, 取上清液进样分析, 每组 6 平行。

色谱条件: 样品采用 Agilent 1290 Infinity LC

超高效液相色谱系统 (UHPLC) 进行分离; ACQUITY UPLC BEH Amide 色谱柱 (1.7  $\mu\text{m}$ ×2.1 mm×100 mm); 柱温 25  $^{\circ}\text{C}$ , 流速 0.5 mL/min, 进样量 2  $\mu\text{L}$ ; 流动相为 A 相 (水+25 mmol/L 乙酸铵+25 mmol/L 氨水) 和 B 相 (乙腈); 采用梯度洗脱, 程序如下: 0~0.5 min, 95% B; 0.5~7 min, 95%~65% B; 7~8 min, 65%~40% B; 8~9 min, 40% B; 9~9.1 min, 40%~95% B; 9.1~12 min, 95% B。

质谱条件: 采用 Thermo Scientific Orbitrap Exploris™ 480 质谱仪进行质谱分析, 分别采用电喷雾电离 (ESI) 正离子和负离子模式进行检测, ESI 源条件为离子源温度 350  $^{\circ}\text{C}$ , 喷雾电压 (ISVF) 正离子模式 3 500 V, 负离子模式 2 800 V; 一级质荷比检测范围: 70~1 200 Da, 分辨率: 60 000, 扫描累积时间: 100 ms, 二级采用分段式采集方法, 扫描范围是 70~1 200 Da, 二级分辨率: 60 000, 扫描累积时间: 100 ms, 动态排除时间: 4 s。

##### 1.2.6 数据分析

采用 SPSS 22 软件进行单因素分析 (ANOVA), 对细胞生长量、ABTS 自由基抑制率、总酚含量、总黄酮含量、总三萜含量等数据进行显著性检验,  $P<0.05$  (\*) 表示与对照组相比, 存在显著差异;  $P<0.01$  (\*\*) 表示极显著差异;  $P<0.001$  (\*\*\*) 表示非常显著差异。使用 Origin 2021 软件作图。

UHPLC-Q-TOF-MS 原始数据经 ProteoWizard 转换成 .mzXML 格式, 然后采用 XCMS 软件进行峰对齐、保留时间校正和提取峰面积, 对 XCMS 提取得到的数据与中科新生命植物代谢组数据库中代谢物的分子质量、保留时间、二级碎裂谱图等信息进行匹配, 鉴定代谢物结构。合并正、负离子模式检测出的代谢物数据, 使用 OmicShare (<http://www.omicshare.com/tools>) 工具进行主成分分析 (Principal component analysis, PCA)、正交偏最小二乘判别分析 (Orthogonal partial least squares-discriminant analysis, OPLS-DA) 和  $t$  检验。PCA 是一种非监督的数据分析方法, 用来表现样本组的总体分布趋势和差异性<sup>[16]</sup>。OPLS-DA 是一种有监督的判别分析统计方法, 运

用偏最小二乘回归建立代谢物表达量与样本类别之间的关系模型, 寻找显著变量并建立判别模型<sup>[17]</sup>。应用 HMDB 数据库<sup>[18]</sup> (Human Motion Database, <https://hmdb.ca/>) 和 KEGG 数据库<sup>[19]</sup> (Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes, <http://www.genome.jp/kegg/pathway.html>) 对显著差异代谢物进行 KEGG 注释和代谢通路分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 MeJA 对悬浮细胞生长状态、生长量的影响

已有研究表明, MeJA 会影响植物细胞的生长<sup>[20]</sup>。本研究发现 (图 1), 在培养 7 d 后, 不同浓度 MeJA 会对细胞生长形态产生影响, 随着浓度的上升, 细胞颜色变深。此外, 不同浓度 MeJA 也会对细胞生长量产生影响 (图 2), MeJA 浓度在 0.125~2 mg/L 时, 细胞能够正常生长, 而在 4 mg/L 和 8 mg/L 时, 细胞生长受到显著抑制 ( $P<0.001$ ), 说明高浓度的 MeJA 会抑制薰衣草叶片悬浮细胞的生长。添加 MeJA 诱导培养得到细胞的干质量与对照组相比, 并未有显著差异, 可能是悬浮细胞含水量较大, 脱水处理后, 细胞干质量较小, 因而在数据处理中无显著差异。

### 2.2 MeJA 对悬浮细胞抗氧化活性和抗氧化成分含量的影响

ABTS 法可用于检测亲脂性和亲水性物质的抗氧化能力, 因而被广泛应用在抗氧化活性评价中<sup>[21]</sup>。在不同浓度 MeJA 的刺激下, 悬浮细胞提取物的 ABTS 自由基清除率整体呈现出先升后降的趋势 (图 3), 在 0.25~4 mg/L 的 MeJA 浓度范围内 ABTS 自由基清除率显著高于未添加诱导子组 (CK); 2 mg/L MeJA 条件下, 细胞的 ABTS 自由基清除率可提升 1.3 倍。FRAP 检测的结果与 ABTS 的趋势基本一致, 随着 MeJA 浓度的上升, FRAP 值先上升后下降, 在 0.5~4 mg/L 的 MeJA 浓度范围内, FRAP 值相较于对照组均得到显著提高; 在 2 mg/L MeJA 作用下, 可提升 2.56 倍。浓度达到 8 mg/L 时, 细胞提取物的抗氧化活性并未提高, 说明高浓度 MeJA 无法促进薰衣草叶片悬浮细胞中抗氧化物质的合成。

酚类和黄酮类化合物以及萜类化合物是多数植物中具有抗氧化活性的代谢物, 结果表明, MeJA 均会影响这 3 类物质在薰衣草悬浮细胞中的合成 (表 1), 随着 MeJA 浓度的增加, 3 类物质含量整体呈现出先上升后下降的趋势。总酚含量在

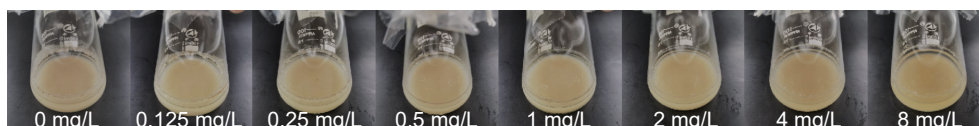


图 1 MeJA 对于叶片悬浮细胞生长状态的影响

Fig. 1 Effects of MeJA on growth status of leaf suspension cells

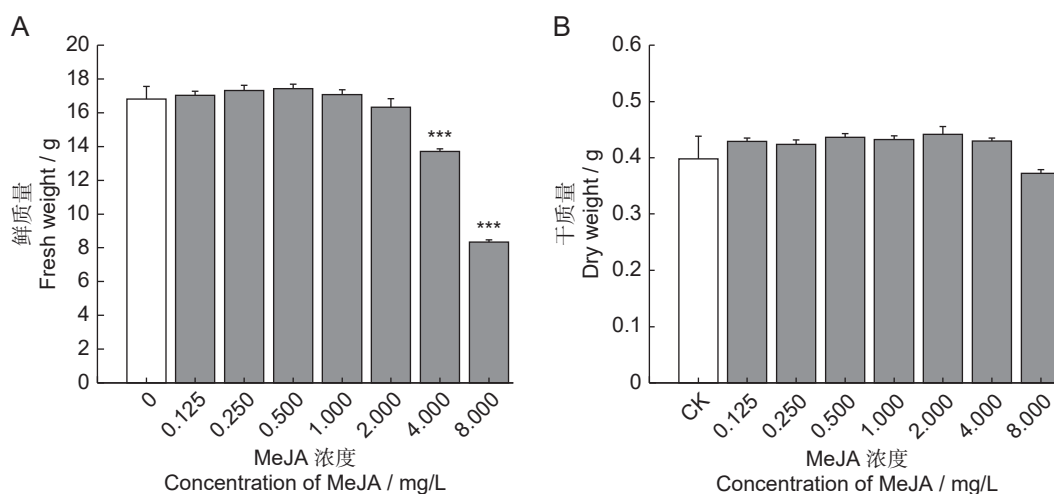
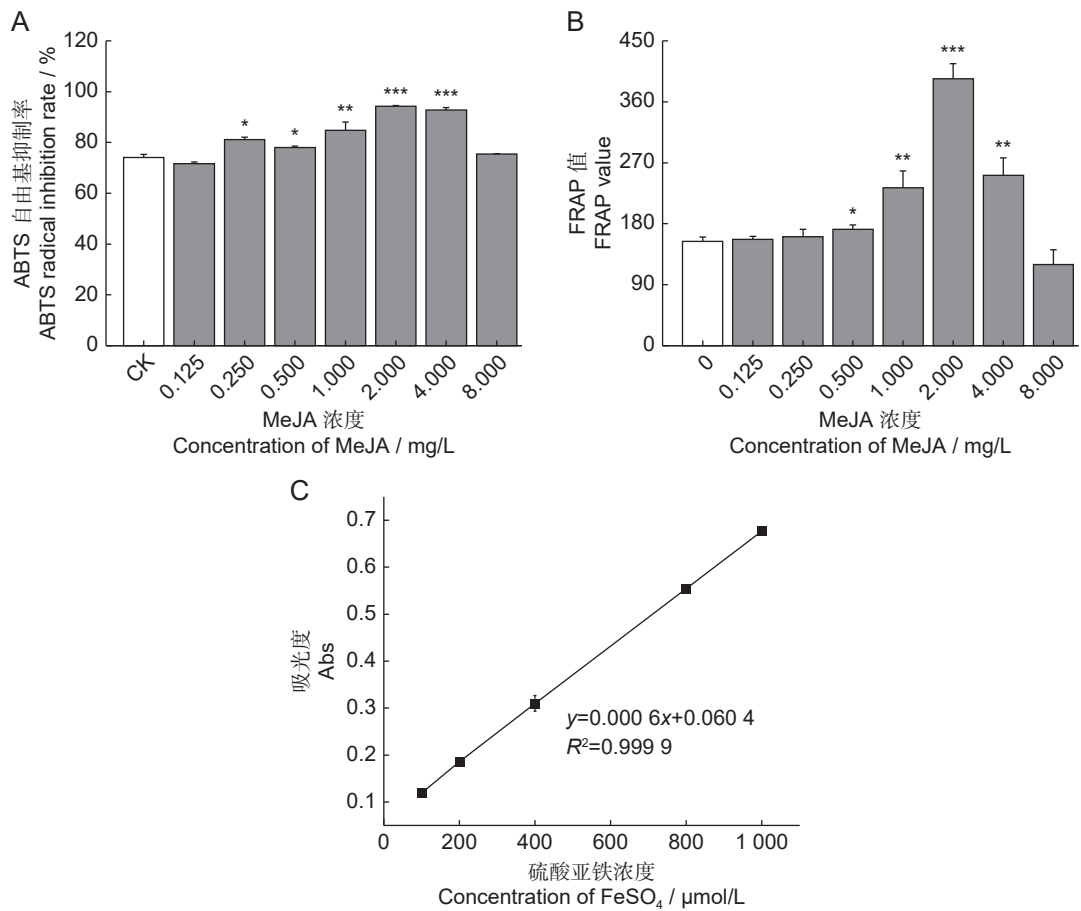


图 2 MeJA 对叶片悬浮细胞鲜质量 (A) 和干质量 (B) 的影响

Fig. 2 Effects of MeJA on fresh (A) and dry weight (B) of leaf suspension cells





\*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ ; \*\*\*:  $P < 0.001$ .

图 3 MeJA 对叶片悬浮细胞抗氧化活性的影响  
Fig. 3 Effects of MeJA on antioxidant activity of leaf suspension cells

表 1 MeJA 对叶片悬浮细胞总酚、总黄酮、总三萜含量的影响  
Table 1 Effects of MeJA on total phenol, flavonoid, and triterpene contents in leaf suspension cells

MeJA 浓度 Concentration of MeJA / mg/L	总酚含量 Phenol content / mg/g	总黄酮含量 Flavonoid content / mg/g	总三萜含量 Terpenoid content / mg/g
0	54.60±1.08	240.07±32.53	133.45±12.29
0.125	53.05±1.69	284.23±29.26	161.11±15.42
0.25	63.10±1.36**	324.46±16.54*	166.90±4.57*
0.5	59.35±2.48*	277.01±12.29	147.61±1.71
1	63.31±1.59***	330.00±8.41**	188.54±7.08**
2	79.41±1.48***	380.77±0.65**	165.63±10.92*
4	69.59±1.43***	415.46±4.03**	151.95±17.95
8	57.11±0.58*	245.64±19.39	110.19±9.39

Notes: \*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$ ; \*\*\*,  $P < 0.001$ .

2 mg/L 时可以提升 1.45 倍, 总黄酮含量在 4 mg/L 时提升 1.73 倍, 总三萜含量在 1 mg/L 时提升 1.41 倍。与抗氧化活性检测的结果相同, MeJA 浓度为 8 mg/L 时, 黄酮和酚类化合物的合成并未显

著提升, 且三萜类物质合成受到抑制, 因而相较于空白组, 细胞提取物抗氧化活性有所下降。

综上, 当 MeJA 浓度为 2 mg/L 时, 薰衣草叶片悬浮细胞既能保持正常生长, 又能合成更多抗

氧化活性物(总酚、总黄酮、总三萜),表现出较高的 ABTS 自由基清除率和 FRAP 值。因此,后续采用代谢组学进一步分析此诱导条件下培养得到细胞的差异代谢物。

### 2.3 差异代谢物的鉴定

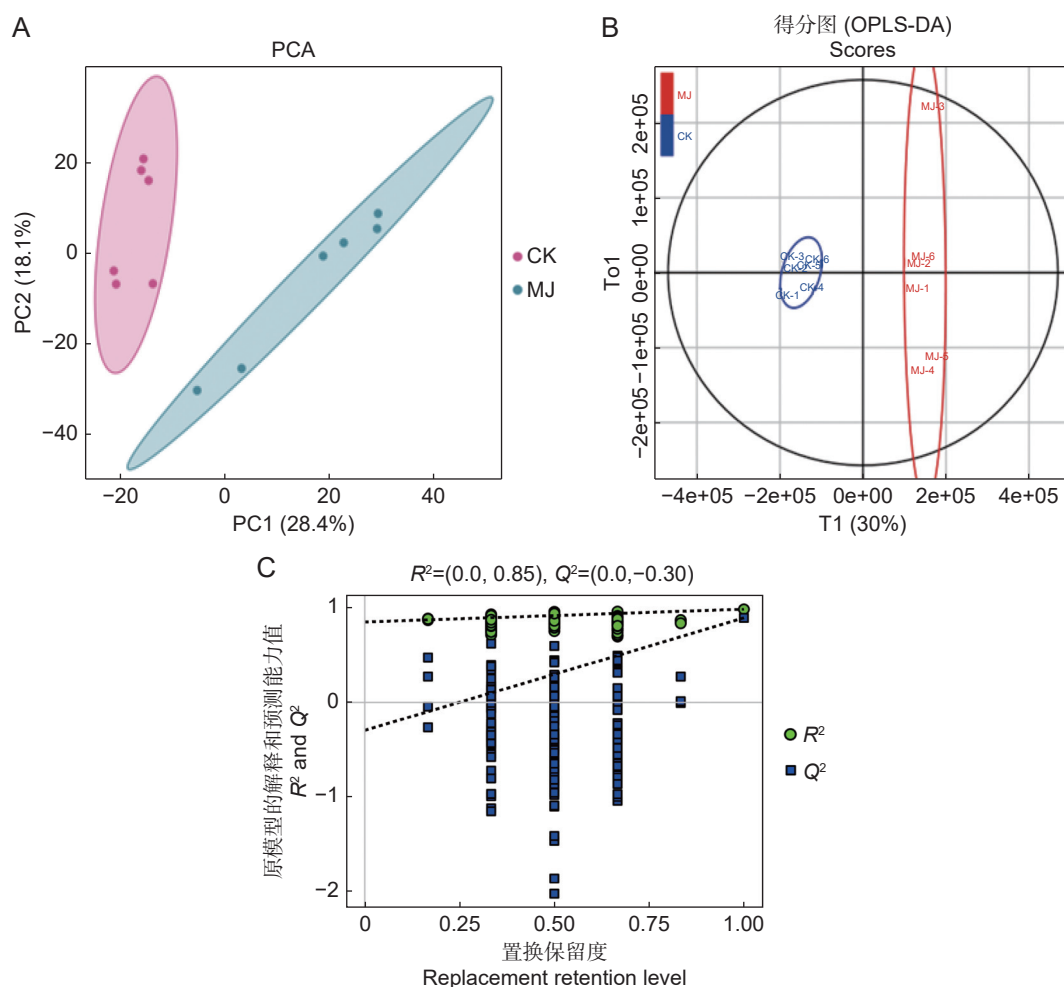
利用 UHPLC-Q-TOF-MS 对未经诱导的薰衣草悬浮细胞(CK)和 2 mg/L MeJA 培养得到的悬浮细胞(MJ)提取液进行检测。共分析到 1 403 种代谢物,包括:脂类和类脂 303 种;有机酸及其衍生物 298 种;甾体及其衍生物 74 种;萜类 67 种;黄酮类 42 种;酚类 26 种;香豆素类 15 种;肉桂酸类 14 种;生物碱类 7 种。

CK 与 MJ 的 PCA 分析结果显示(图 4: A),同组样品聚集,说明组间的重复性较好;不同组

样品分离,说明组与组之间的差异较为显著。CK 和 MJ 的 OPLS-DA 结果中(图 4: B),横纵坐标表现出组内、组间具有差异性; $R^2Y$  为 0.984,  $Q^2Y$  为 0.893,说明模型的拟合准确性较好。通过 OPLS-DA 置换检验来进一步保证模型的可靠性,对模型进行置换检验的  $Q^2$  为 -0.3(图 4: C),即回归线在 Y 轴上的截距小于 0,说明原模型不存在过拟合现象,模型稳健性良好。

### 2.4 差异代谢物的筛选

基于 OPLS-DA 分析,可以得到各代谢物的 VIP (Variable importance in projection) 值,能够用于衡量各代谢物的表达模式对各组样本分类判别的影响强度和解释能力, VIP 值越大,表示该物质对于样品分类的贡献越大。以  $VIP > 1$  和  $t$  检验



A: CK 和 MJ 的 PCA 得分散点图; B: CK 和 MJ 的 OPLS-DA 得分散点图; C: CK 和 MJ 的 OPLS-DA 模型的置换检验结果。

A: Scatterplot of PCA scores of CK and MJ; B: Scatterplot of OPLS-DA scores of CK and MJ; C: Permutation test results of OPLS-DA models for CK and MJ.

图 4 CK 和 MJ 的 PCA 和 OPLS-DA 分析

Fig. 4 PCA and OPLS-DA results for CK and MJ

的  $P$  值 $<0.05$  为标准, 筛选 CK 和 MJ 间的显著性差异代谢物, 共得到 151 种差异代谢物, 包括糖类及其衍生物、氨基酸及其衍生物等初生代谢物产物和 33 种生物活性物 (表 2、图 5), 包括: 酚酸类 11 种, 黄酮类 9 种, 萜类 8 种, 生物碱 3 种, 芪类 1 种, 醌类 1 种。

为了判断代谢物在不同条件下的代谢模式,

对差异倍数排名前 20 的差异代谢物绘制蝴蝶图 (图 6), MJ 相较于 CK, 含量上升 1 倍以上的代谢物共有 96 种, 且多为酚酸类 (紫丁香苷、佛手酚等)、黄酮类 (槲皮素-3-甲基醚、儿茶素等) 和氨基酸类物质 (赖氨酸、谷氨酸等)。含量下调的差异代谢物共有 55 种, 多为糖类、蛋白质等初生代谢产物。

表 2 CK 和 MJ 的生物活性差异代谢物  
Table 2 Bioactive differential metabolites of CK and MJ

类别 Category	化合物名称 Compound name	化学式 Chemical formula	加合离子 Adduct	$P$ 值 $P$ value	VIP 值 VIP value	差异倍数 Fold change
黄酮类	表儿茶素	$C_{15}H_{14}O_6$	$[M+H]^+$	$7.10 \times 10^{-4}$	2.41	2.04
	3,4,6-三甲氧基异黄酮-7-O- $\beta$ -D-吡喃葡萄糖苷	$C_{24}H_{26}O_{11}$	$[M+Na]^+$	$9.54 \times 10^{-4}$	1.11	1.74
	丁香亭	$C_{17}H_{14}O_8$	$[M+H]^+$	$1.58 \times 10^{-3}$	1.16	1.80
	槲子黄素 B	$C_{19}H_{18}O_7$	$[M+H]^+$	$1.04 \times 10^{-2}$	1.01	0.93
	次野鸢尾黄素	$C_{20}H_{18}O_8$	$[M+Na]^+$	$1.06 \times 10^{-5}$	1.65	2.47
	根皮苷	$C_{21}H_{24}O_{10}$	$[M+H]^+$	$3.08 \times 10^{-5}$	1.25	2.84
	补骨脂定	$C_{20}H_{16}O_5$	$[M+H]^+$	$7.56 \times 10^{-5}$	1.03	1.84
	槲皮素-3-甲基醚	$C_{17}H_{14}O_7$	$[M+H]^+$	$1.31 \times 10^{-4}$	1.69	2.97
	大豆苷	$C_{21}H_{20}O_9$	$[M+Cl]^-$	$6.64 \times 10^{-3}$	1.28	0.16
	倒捻子素	$C_{24}H_{26}O_6$	$[M+H]^+$	$4.62 \times 10^{-7}$	4.01	359.35
	蛇床子素	$C_{16}H_{16}O_3$	$[M+H]^+$	$2.49 \times 10^{-3}$	1.19	2.52
	胡黄连苷 II	$C_{23}H_{28}O_{13}$	$[M+H-H_2O]^+$	$4.02 \times 10^{-5}$	1.30	0.07
	佛手酚	$C_{11}H_6O_4$	$[M+H]^+$	$7.26 \times 10^{-4}$	5.38	1.50
	紫丁香苷	$C_{17}H_{24}O_9$	$[M+Na]^+$	$1.48 \times 10^{-3}$	1.28	4.85
酚酸类	依托泊苷	$C_{29}H_{32}O_{13}$	$[M+H]^+$	$4.96 \times 10^{-3}$	1.14	3.57
	阿魏酸	$C_{10}H_{10}O_4$	$[M-H]^-$	$2.89 \times 10^{-2}$	3.03	2.53
	凯林	$C_{14}H_{12}O_5$	$[M+H]^+$	$6.88 \times 10^{-5}$	1.09	2.09
	状芸香素	$C_{16}H_{14}O_3$	$[M-H]^-$	$5.07 \times 10^{-5}$	1.25	1.56
	对香豆酸	$C_9H_8O_3$	$[M-H-H_2O]^-$	$4.34 \times 10^{-2}$	1.03	0.43
	奎尼酸	$C_{11}H_9NO_3$	$[M-H]^-$	$2.52 \times 10^{-4}$	1.49	1.34
	紫罗兰酮	$C_{13}H_{20}O$	$[M+H-H_2O]^+$	$1.87 \times 10^{-2}$	1.08	1.69
	儿茶酚	$C_6H_6O_2$	$[M+H-3H_2O]^+$	$6.89 \times 10^{-4}$	1.47	2.18
	球姜酮	$C_{15}H_{22}O$	$[M+H-H_2O]^+$	$1.88 \times 10^{-2}$	2.83	1.86
	18 $\beta$ -甘草次酸	$C_{30}H_{46}O_4$	$[M-H]^-$	$1.89 \times 10^{-4}$	4.85	2.15
萜类	刺囊酸-3-O-葡萄糖苷	$C_{36}H_{58}O_9$	$[M-H]^-$	$4.75 \times 10^{-5}$	2.24	1.93
	人参皂苷 F3	$C_{41}H_{70}O_{13}$	$[M+FA-H]^-$	$1.72 \times 10^{-2}$	5.13	0.68
	苜蓿酸+o-hex	$C_{35}H_{54}O_{11}$	$[M-H]^-$	$9.41 \times 10^{-4}$	1.82	3.35
	罗莎白素	$C_{36}H_{58}O_{10}$	$[M+Cl]^-$	$4.35 \times 10^{-3}$	2.21	1.99
	14-氨基喜树碱	$C_{20}H_{17}N_3O_4$	$[M+H]^+$	$8.18 \times 10^{-7}$	4.40	3.45
生物碱类	托品酮	$C_8H_{13}NO$	$[M+H]^+$	$1.43 \times 10^{-2}$	2.24	2.46
	长春胺	$C_{21}H_{26}N_2O_3$	$[M+H]^+$	$4.03 \times 10^{-6}$	1.29	8.23
醌类	恩贝灵	$C_{17}H_{26}O_4$	$[M-H]^-$	$3.60 \times 10^{-3}$	3.40	1.40
芪类	紫檀芪	$C_{16}H_{16}O_3$	$[M+H]^+$	$7.51 \times 10^{-4}$	1.37	1.55

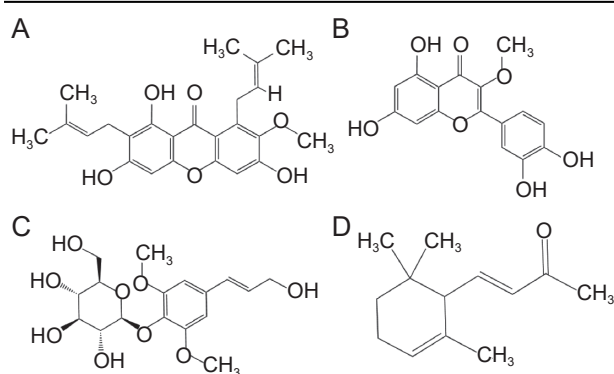


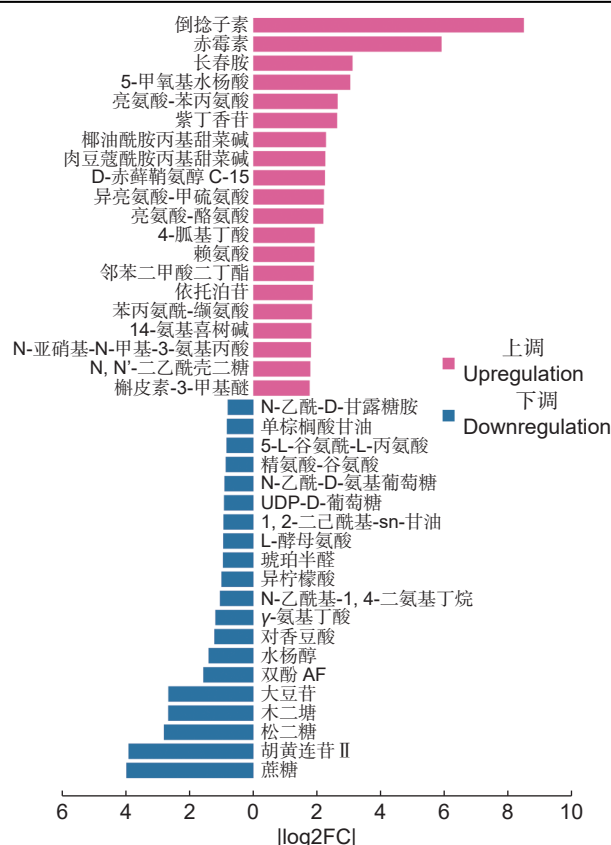
图 5 典型差异代谢物的化学结构  
Fig. 5 Chemical structure of typical differential metabolites

图 5 典型差异代谢物的化学结构

Fig. 5 Chemical structure of typical differential metabolites

## 2.5 差异代谢物的通路注释

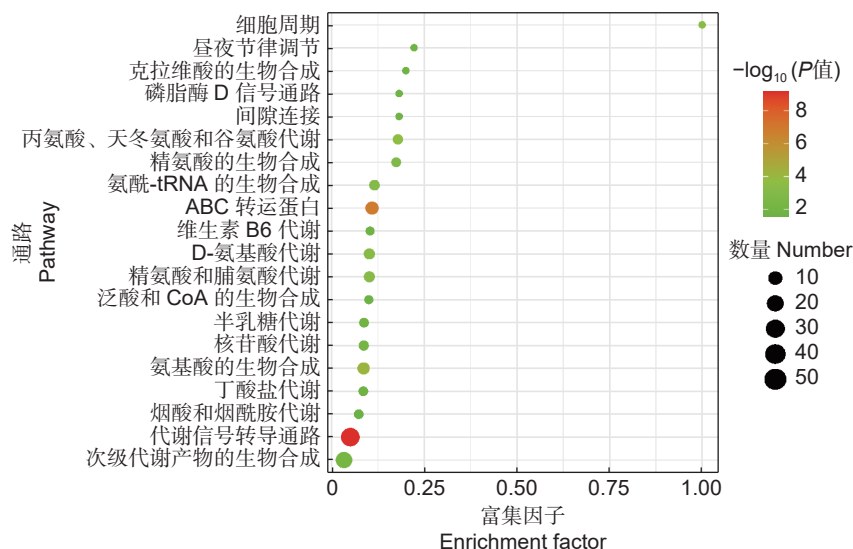
本研究通过 KEGG、HMDB 等数据库对筛选出的 151 种差异代谢物进行通路富集分析, 成功注释到 177 条代谢通路中。利用 Fisher 精确检验计算  $P$  值, 分析各个通路代谢物富集度的显著性水平, 选取显著性最高的前 20 条, 分析 MeJA 影响薰衣草叶片悬浮细胞代谢物合成的主要通路, 并绘制气泡图将通路富集结果可视化 (图 7)。CK 和 MJ 的显著差异代谢通路为代谢信号转导通路 (Metabolic pathways) 和 ABC 转



红色表示含量上调, 蓝色表示含量下降, 柱形长度越大, 表示差异倍数越大。

Red indicates upregulation, blue indicates downregulation, and greater bar length indicates greater multiplicity of variance.

图 6 CK 和 MJ 差异代谢物的含量变化 (前 20)  
Fig. 6 Differential metabolite content changes in CK and MJ (top 20)



气泡越大, 表示该通路中富集到的差异代谢物数量越多; 颜色越红, 表示差异代谢物在该通路上的富集越显著。

Larger bubbles indicate greater amount of differential metabolite enriched in the pathway; redder color indicates more significant enrichment of differential metabolite in the pathway.

图 7 CK 和 MJ 的差异代谢物 KEGG 通路富集  
Fig. 7 KEGG pathway enrichment analysis of differential metabolites in CK and MJ



运蛋白通路 (ABC transporters)。此外, CK 和 MJ 的前 20 条显著差异代谢通路中, 还包括 3 条氨基酸代谢通路 (丙氨酸、天冬氨酸和谷氨酸代谢、精氨酸和脯氨酸代谢、精氨酸生物合成)、3 条维生素和辅因子的代谢通路 (维生素 B6 代谢、泛酸和辅酶 A 的生物合成、烟酸和烟酰胺代谢) 和 2 条碳水化合物代谢通路 (半乳糖代谢、丁酸代谢)。

### 3 讨论

#### 3.1 MeJA 对悬浮细胞生长量、抗氧化活性和抗氧化成分含量的影响

本研究通过植物组织培养技术, 建立了稳定增殖的薰衣草叶片悬浮细胞培养体系, 并以 MeJA 作为诱导子, 调控叶片悬浮细胞中抗氧化活性物质的合成。抗氧化活性和抗氧化成分的变化趋势基本一致, 随着 MeJA 浓度的上升, 整体呈现出先上升后下降的趋势, 但最适浓度各不相同, 说明不同浓度的同种诱导子对薰衣草叶片细胞代谢物合成的影响不同。低浓度的 MeJA 可以提高细胞中抗氧化活性物质的含量; 而高浓度 (8 mg/L) 的 MeJA 不仅抑制细胞生长还会减少细胞中抗氧化活性物的生成。2 mg/L MeJA 为生产高抗氧化悬浮细胞的培养条件, 在此浓度下, 细胞能够正常生长且 ABTS 自由基清除能力提升约 1.30 倍; FRAP 值提升 2.56 倍; 总酚、总黄酮、总三萜含量分别提升 1.45、1.59、1.24 倍。

#### 3.2 差异代谢物的含量变化

选用 2 mg/L MeJA 培养得到的细胞 (MJ) 和未处理组 (CK) 作为代谢组学研究样本, 进一步探究 MeJA 对细胞整体代谢物合成及代谢通路的影响。结果表明, MJ 和 CK 共检测出 1 403 种代谢物, 经 PCA 和 OPLS-DA 筛选出 151 种差异代谢物, 含量上调的为 96 种, 含量下调的为 55 种。含量显著上调的代谢物包括黄酮类、酚酸类等次生代谢产物和多种氨基酸。其中, 倒捻子素含量变化最为显著, 在 MJ 中的含量是 CK 的 359 倍, 它是从山竹 (*Garcinia mangostana* L.) 果壳中分离出的一种氧杂蒽酮类化合物, 除具有抗氧化活性外<sup>[22]</sup>, 还具有抗菌<sup>[23]</sup>、抗癌<sup>[24]</sup>等生物活性, 因而在后续生产中, 可以考虑利用薰衣草叶片悬浮细

胞来生产倒捻子素。在 MeJA 的刺激下, 细胞中赤霉素含量上升 60 倍, 它作为植物体内普遍存在的内源激素, 通过分子合成、信号传导等方式调控次生代谢产物的合成<sup>[25]</sup>。Dong 等<sup>[26]</sup>的研究发现 GA<sub>3</sub> 能显著提高类黄酮合成相关基因的表达和黄酮类物质的含量, 从而提高葡萄 (*Vitis vinifera* L.) 的品质。因而 MJ 中黄酮类物质含量的上升, 可能是由于 MeJA 对悬浮细胞的赤霉素信号转导途径产生影响, 进而影响黄酮类物质的合成。氨基酸在植物代谢中也起着至关重要的作用, 与蛋白质合成、碳水化合物代谢、次级代谢合成等紧密相关<sup>[27]</sup>, MJ 相较于 CK, 赖氨酸、谷氨酸等多种氨基酸类化合物含量上升。赖氨酸主要通过糖精途径分解代谢, 并在生物/非生物胁迫中发挥作用<sup>[28]</sup>, 其经过 LKR/SDH 酶分解为谷氨酸和  $\alpha$ -氨基己二酸半醛<sup>[29]</sup>, 并继续分解产生 2-氨基己二酸, 参与到茉莉酸信号通路中<sup>[30]</sup>, 进而影响萜类、酚酸类的合成。谷氨酸在植物氨基酸代谢中占据中心位置, 除了参与蛋白质合成还在次生天然产物的合成中发挥作用<sup>[31]</sup>。作为谷氨酸的前体物质, 谷氨酰胺通过谷氨酰胺酶 (GLS) 催化的脱酰胺反应转化为谷氨酸, 并参与植物体内的氮调节过程, 在 MJ 中其含量上升 3 倍。由此推测 MJ 中长春胺、14-氨基喜树碱、奎尼酸等含氮次生代谢物含量的上升可能与其有关。现阶段, 关于不同形态的氮促进薰衣草次生代谢物合成的作用机制尚不明确, 有待后续研究。

含量下调的差异代谢物中, 蔗糖含量的变化最为显著, 下降至约为原含量的 1/17, 它是植物光合作用的最终产物, 通过蔗糖代谢合成淀粉、果聚糖、蛋白质等细胞所需化合物, 为植物生长发育和防御提供能量和关键碳源, 还作为糖信号分子直接或间接参与各类代谢途径中来调节植物的胁迫响应, 包括激素介导的过程等。已有研究表明, 植物生殖发育中, 对非生物胁迫的高敏感性与蔗糖代谢的破坏有关, 蔗糖含量下降, 己糖减少从而触发下游应激反应。因此, 推测 MeJA 作为一种非生物诱导子激活了某些信号通路, 并与蔗糖信号相互作用, 通过降低蔗糖含量来激活 SnRK1 活性<sup>[32]</sup>。SnRK1 作为碳代谢中的重要代谢因子, 在植物耐受过程中可提供替代的碳/能量/代谢物来源<sup>[33]</sup>, 从而重新编程细胞代谢或能

量的产生<sup>[34]</sup>。

### 3.3 差异代谢物的通路分析

根据 KEGG 分析, MeJA 主要是对代谢信号转导通路和 ABC 转运蛋白通路产生影响, 进而调控次生代谢产物的合成。代谢信号转导通路是酶介导的生化反应, 可以通过糖酵解等代谢途径产生各种重要的前体物质, 并引导细胞内小分子天然产物的生物合成或分解<sup>[35]</sup>, 除氨基酸、dTMP 等植物生理活动的必需物质在代谢信号转导通路中得到注释外, 阿魏酸、对香豆酸等次生代谢产物也参与通路中, 结合这些代谢物的含量变化, 进一步验证了 MeJA 对次生代谢产物合成的影响。ABC 转运蛋白是膜蛋白的一种, 通过水解 ATP 释放能量实现底物的跨膜运输, 参与植物的各种生物过程, 如生长发育、营养吸收等, 还参与细胞内次级代谢产物的转运<sup>[36]</sup>。Shitan 等<sup>[37]</sup>的研究发现, ABC 蛋白参与黄连素在黄芪 (*Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bunge) 细胞中的转运过程, 且克隆到一个 ABC 转运蛋白基因 *CjMDR1*, 进一步功能分析后, 发现 ABC 转运蛋白识别黄连素为底物并向细胞内运输, 说明 ABC 蛋白可以摄取底物。此外, 酚类在植物中以糖基化形式存在, ABC 转运蛋白还会参与这些糖苷在液泡中的累积, Goodman 等<sup>[38]</sup>在玉米 (*Zea mays* L.) 液泡膜上发现了花色素苷累积的关键 ABC 转运蛋白 *ZmMRP3* 基因, 说明 ABC 转运蛋白会参与植物中酚类物质的合成。由此可以推测出 MeJA 对于薰衣草细胞抗氧化物质的合成调控, 主要是通过影响 ABC 转运蛋白功能来实现的。此外, 显著差异代谢通路中还包含多条氨基酸类代谢通路。研究表明外源 MeJA 通过改变氨基酸之间的协调作用来刺激细胞培养物中的次生代谢物产量<sup>[39]</sup>, 结合氨基酸类物质在两种细胞中的含量变化, 进一步验证了 MeJA 也参与悬浮细胞内氨基酸的代谢途径来影响叶片悬浮细胞的生长发育及次生代谢物的合成。

综上, 利用组织培养技术可以获得增殖稳定的薰衣草叶片悬浮细胞, 并通过 MeJA 调控细胞中抗氧化活性物的合成, 拓展了组织培养技术在薰衣草次生代谢物生产中的应用, 丰富了细胞培养物的实际应用价值。

### 参考文献:

- [1] Habán M, Korczyk-szabó J, Čerteková S, Ražná K. Lavandula species, their bioactive phytochemicals, and their biosynthetic regulation[J]. *Int J Mol Sci*, 2023, 24 (10): 8831.
- [2] Dobros N, Zawada KD, Paradowska K. Phytochemical profiling, antioxidant and anti-inflammatory activity of plants belonging to the *Lavandula* genus[J]. *Molecules*, 2022, 28 (1): 256.
- [3] Diass K, Merzouki M, Elfazazi K, Azzouzi H, Challioui A, et al. Essential oil of *Lavandula officinalis*: Chemical composition and antibacterial activities[J]. *Plants (Basel)*, 2023, 12 (7): 1571.
- [4] 陈日道, 段瑞刚, 邹建华, 李军伟, 刘晓月, 等. 八角莲愈伤组织中黄酮苷类化学成分研究[J]. 中国中药杂志, 2016, 41 (1): 87-91.  
Chen RD, Duan RG, Zou JH, Li JW, Liu XY, et al. Flavonoid glycosides from callus cultures of *Dysosma versipellis*[J]. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2016, 41 (1): 87-91.
- [5] Guerriero G, Berni R, Armando Muñoz-Sánchez J, Apone F, Abdel-Salam EM, et al. Production of plant secondary metabolites: examples, tips and suggestions for biotechnologists[J]. *Genes (Basel)*, 2018, 9 (6): 309.
- [6] 冯晓晖, 闫学彤, 郑珂媛, 周强, 张伟中, 等. 富含紫杉烷类红豆杉的离体培养[J]. 植物学报, 2023, 58 (6): 917-925.  
Feng XH, Yan XT, Zhen KY, Zhou Q, Zhang WZ, et al. In vitro culture of *Taxus* rich in taxanes[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2023, 58 (6): 917-925.
- [7] Xu F, Valappil AK, Mathiyalagan R, Tran TNA, Ramadha-nia ZM, et al. In vitro cultivation and ginsenosides accumulation in *Panax ginseng*: a review[J]. *Plants (Basel)*, 2023, 12 (17): 3165.
- [8] Luo C, Qiu JF, Zhang Y, Li MY, Liu P. Jasmonates coordinate secondary with primary metabolism[J]. *Metabolites*, 2023, 13 (9): 1008.
- [9] Serna-escolano V, Valverde JM, García-pastor ME, Valero D, Castillo S, et al. Pre-harvest methyl jasmonate treatments increase antioxidant systems in lemon fruit without affecting yield or other fruit quality parameters[J]. *J Sci Food Agric*, 2019, 99 (11): 5035-5043.
- [10] Durand M, Besseau S, Papon N, Courdavault V. Unlocking plant bioactive pathways: omics data harnessing and machine learning assisting[J]. *Curr Opin Biotechnol*, 2024,

- 87: 103135.
- [11] Durmaz G. Freeze-dried ABTS<sup>+</sup> method: a ready-to-use radical powder to assess antioxidant capacity of vegetable oils[J]. *Food Chem*, 2012, 133 ( 4 ): 1658–1663.
- [12] Benzie IF, Strain JJ. The ferric reducing ability of plasma ( FRAP ) as a measure of “ antioxidant power ”: The FRAP assay[J]. *Anal Biochem*, 1996, 239 ( 1 ): 70–76.
- [13] 林月乔, 张子桦, 续文丽, 李楠, 刘辉, 陈鑫. 莽吉柿果壳不同萃取物中总黄酮、总酚含量及抗菌活性 [J]. 食品工业, 2022, 43 ( 12 ): 130–133.
- Lin YQ, Zhang ZH, Xu WL, Li N, Liu H, Chen X. Content of total flavonoids, phenols and its antibacterial activities of different extracts from *Garcinia mangostana*[J]. *The Food Industry*, 2022, 43 ( 12 ): 130–133.
- [14] 黄梅桂, 徐云巧, 张忠明, 应瑞峰, 王耀松, 王强. 薰衣草残渣中黄酮的超声辅助提取工艺及其抗氧化活性 [J]. 食品工业科技, 2018, 39 ( 1 ): 214–220.
- Huang MG, Xu YQ, Zhang ZM, Ying RF, Wang YS, Wang Q. Flavonoids extracted by ultrasonic assisted method from lavender residue and its antioxidant activity[J]. *Science and Technology of Food Industry*, 2018, 39 ( 1 ): 214–220.
- [15] 陈楠, 吴潇霞, 白冰瑶, 陈计蛮. 响应面法优化枣渣总三萜提取工艺及其抗氧化、抗增殖活性 [J]. 食品研究与开发, 2022, 43 ( 10 ): 147–155.
- Chen N, Wu XX, Bai BY, Chen JL. Optimization of extraction process of total triterpenoids from jujube residue by response surface methodology and the antioxidant and anti-proliferation activity[J]. *Food Research and Development*, 2022, 43 ( 10 ): 147–155.
- [16] Nyamundanda G, Brennan L, Gormley IC. Probabilistic principal component analysis for metabolomic data[J]. *BMC Bioinformatics*, 2010, 11 ( 1 ): 571.
- [17] Worley B, Powers R. Multivariate analysis in metabolomics[J]. *Curr Metabolomics*, 2013, 1 ( 1 ): 92–107.
- [18] Wishart DS, Feunang YD, Marcu A, Guo AC, Liang K, et al. HMDB 4.0: the human metabolome database for 2018[J]. *Nucleic Acids Res*, 2018, 46 ( D1 ): D608–D617.
- [19] Kanehisa M, Furumichi M, Sato K, Kawashima M, Ishiguro-Watanabe M. KEGG for taxonomy-based analysis of pathways and genomes[J]. *Nucleic Acids Res*, 2023, 51 ( D1 ): D587–D592.
- [20] Świątek A, Lenjou M, van Bockstaele D, Inzé D, van Onckelen HA. Differential effect of jasmonic acid and abscisic acid on cell cycle progression in tobacco BY-2 cells[J]. *Plant Physiol*, 2002, 128 ( 1 ): 201–211.
- [21] Munteanu IG, Apetrei C. Analytical methods used in determining antioxidant activity: a review[J]. *Int J Mol Sci*, 2021, 22 ( 7 ): 3380.
- [22] Tjahjani S, Widowati W, Khiong K, Suhendra A, Tjokropranoto R. Antioxidant properties of *Garcinia mangostana* L. ( mangosteen ) rind[J]. *Procedia Chemistry*, 2014 ( 13 ): 198–203.
- [23] 杨东沛, 张媛媛, 叶火春, 辜柳霜, 冯岗, 张静.  $\alpha$ -倒捻子素对 10 种植物病原细菌的杀菌活性 [J]. 热带农业科学, 2023, 43 ( 6 ): 45–50.
- Yang DP, Zhang YY, Ye HC, Gu LS, Feng G, Zhang J. Bactericidal activity of  $\alpha$ -mangostin against ten kinds of plant pathogenic bacteria[J]. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 2023, 43 ( 6 ): 45–50.
- [24] 马林伟, 徐红涛, 戴小丽, 韩中保.  $\alpha$ -倒捻子素对 MCF-7 乳腺癌增殖、生长和侵袭的影响及其作用机制 [J]. 中国现代医学杂志, 2018, 28 ( 1 ): 30–36.
- Ma LW, Xu HT, Dai XL, Han ZB. Effect of  $\alpha$ -mangostin on proliferation, growth and invasion of MCF-7 breast cancer and its mechanism[J]. *China Journal of Modern Medicine*, 2018, 28 ( 1 ): 30–36.
- [25] Huang YQ, Cai SG, Ye LZ, Hu HL, Li CD, et al. The effects of GA and ABA treatments on metabolite profile of germinating barley[J]. *Food Chem*, 2016 ( 192 ): 928–933.
- [26] Dong YJ, Wu YX, Zhang ZX, Wang SC, Cheng J, et al. Transcriptomic analysis reveals GA<sub>3</sub> is involved in regulating flavonoid metabolism in grape development for facility cultivation[J]. *Mol Genet Genomics*, 2023, 298 ( 4 ): 845–855.
- [27] Yao XH, Nie J, Bai RX, Sui XL. Amino acid transporters in plants: identification and function[J]. *Plants ( Basel )*, 2020, 9 ( 8 ): 972.
- [28] Arruda P, Barreto P. Lysine catabolism through the saccharopine pathway: Enzymes and intermediates involved in plant responses to abiotic and biotic stress[J]. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 587.
- [29] Galili G, Amir R, Fernie AR. The regulation of essential amino acid synthesis and accumulation in plants[J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2016, 67: 153–178.
- [30] Yang QQ, Zhao DS, Zhang CQ, Wu HY, Li QF, et al. A connection between lysine and serotonin metabolism in rice endosperm[J]. *Plant Physiol*, 2018, 176 ( 3 ): 1965–1980.
- [31] Forde BG, Lea PJ. Glutamate in plants: metabolism, regu-

- lation, and signalling[J]. *J Exp Bot*, 2007, 58 ( 9 ): 2339–2358.
- [32] Van den Ende W, El-esawe SK. Sucrose signaling pathways leading to fructan and anthocyanin accumulation: a dual function in abiotic and biotic stress responses?[J]. *Environ Exp Bot*, 2014, 108: 4–13.
- [33] Emanuelle S, Doblin MS, Stapleton DI, Bacic A, Gooley PR. Molecular insights into the enigmatic metabolic regulator, SnRK1[J]. *Trends Plant Sci*, 2016, 21 ( 4 ): 341–353.
- [34] Yu SM, Lo SF, Ho THD. Source-sink communication: regulated by hormone, nutrient, and stress cross-signaling[J]. *Trends Plant Sci*, 2015, 20 ( 12 ): 844–857.
- [35] Wurtzel ET, Kutchan TM. Plant metabolism, the diverse chemistry set of the future[J]. *Science*, 2016, 353 ( 6305 ): 1232–1236.
- [36] Do THT, Martinoia E, Lee Y, Hwang JU. 2021 update on ATP-binding cassette ( ABC ) transporters: how they meet the needs of plants[J]. *Plant Physiol*, 2021, 187 ( 4 ): 1876–1892.
- [37] Shitan N, Bazin I, Dan K, Obata K, Kigawa K, et al. Involvement of CjMDR1, a plant multidrug-resistance-type ATP-binding cassette protein, in alkaloid transport in *Coptis japonica*[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100 ( 2 ): 751–756.
- [38] Goodman CD, Casati P, Walbot V. A multidrug resistance-associated protein involved in anthocyanin transport in *Zea mays*[J]. *Plant Cell*, 2004, 16 ( 7 ): 1812–1826.
- [39] Sagharyan M, Sharifi M, Samari E. Methyl jasmonate redirects the dynamics of carbohydrates and amino acids toward the lignans accumulation in *Linum album* cells[J]. *Plant Physiol Biochem*, 2023, 198: 107677.

( 责任编辑: 周 媛 )