

文章编号: 1674-7054(2023)03-0248-11



基于代谢组学的重要热带植物的研究进展

赖军^{1,2}, 张越冉^{1,2}, 周海鸿^{1,2}, 王守创^{1,2}, 沈双欠^{1,2}, 杨君^{1,2}, 罗杰^{1,2}

(1. 海南大学 三亚南繁研究院/崖州湾种子实验室, 海南 三亚 572025;

2. 海南大学 热带作物学院/海南省热带生物资源可持续利用重点实验室, 海口 570228)

摘要: 代谢组学是继基因组学、转录组学、蛋白组学之后发展起来的一门新兴的组学技术, 近年来已经在植物研究领域显现其重要作用, 同样植物代谢组学的发展也推进了热带植物的深入研究。本文主要综述了植物代谢组学的发展进程及其在重要热带作物 [椰子 (*Cocos nucifera* L.)、橡胶树 (*Hevea brasiliensis*)、油棕 (*Elaeis guineensis* Jacq.)、木薯 (*Manihot esculenta* Crantz)] 和药用植物 [槟榔 (*Areca catechu* L.)、胡椒 (*Piper nigrum* L.)、海南粗榧 (*Cephalotaxus hainanensis* Li)、砂仁 (*Amomum villosum* Lour.)] 中的综合运用, 并介绍了结合多组学技术开展相关研究的进展, 最后, 对未来的研究方向提出了展望, 旨在为进一步的热带植物代谢生物学研究及其开发利用提供参考。

关键词: 热带植物; 气相色谱-质谱; 液相色谱-质谱; 代谢组学; 多组学

中图分类号: Q 946 **文献标志码:** A

引用格式: 赖军, 张越冉, 周海鸿, 等. 基于代谢组学的重要热带植物的研究进展 [J]. 热带生物学报, 2023, 14(3): 248-258. DOI: [10.15886/j.cnki.rdsxb.2023.03.002](https://doi.org/10.15886/j.cnki.rdsxb.2023.03.002)

热带作物种质资源种类繁多, 分布在世界 138 个热带国家或地区, 其中 94 个属于典型热带国家或地区^[1]。这些国家绝大部分是发展中国家, 主要以农业人口为主, 且热带农业产业是其支柱产业, 从事热带农业产业的直接和间接相关人口有 10 亿左右, 世界上约有七分之一人口的生活状况与热带农业的生产水平有直接关系^[2]。重要的热带作物包括椰子 (*Cocos nucifera* L.)、橡胶树 (*Hevea brasiliensis*)、木薯 (*Manihot esculenta* Crantz)、椰枣 (*Phoenix dactylifera* L.)、可可 (*Theobroma cacao* L.)、油棕 (*Elaeis guineensis* Jacq.) 和咖啡 (*Coffea arabica* L.) 等, 这些作物富含维生素、氨基酸、矿物质和抗氧化剂等营养成分, 热带作物在人类生活中发挥着重要的作用, 并对全球经济、医药和生态平衡产生着深远的影响。丰富的热带药用植物资源对恶性肿瘤、白血病、肝炎等疑难杂症的

治疗有其独特的疗效^[3]。重要的药用植物包括海南粗榧 (*Cephalotaxus hainanensis* Li)、益智 (*Alpinia oxyphylla* Miq.)、槟榔 (*Areca catechu* L.)、胡椒 (*Piper nigrum* L.)、砂仁 (*Amomum villosum* Lour.)、巴戟天 (*Morinda officinalis* How.)、藿香 [*Agastache rugosa* (Fisch. et. Mey.) O. Kuntze]、铁皮石斛 (*Dendrobium officinale* Kimura et Migo) 和千年健 [*Homalomena occulta* (Lour.) Schott.] 等, 其中从海南粗榧中提取的三尖杉酯类生物碱具有广谱抗癌作用^[4]; 从胡椒中提取的胡椒碱为主的酰胺类生物碱, 具有抗炎镇痛、抗肿瘤、抗惊厥等作用^[5]; 从槟榔中提取的活性成分对消化、神经和心血管系统产生影响, 具有抗寄生虫、抗氧化等作用^[6]。因此从植物中发现新型的有效活性成分或者药物前体化合物是开发和革新天然药物的有效手段^[7]。虽然中国拥有丰富的热带作物和药用植

收稿日期: 2023-05-01

修回日期: 2023-05-08

基金项目: 国家自然科学基金 (31960213)

第一作者: 赖军 (1997-), 男, 海南大学热带作物学院 2020 级硕士研究生. E-mail: jun.lai@hainanu.edu.cn

通信作者: 杨君 (1993-), 女, 副教授. 研究方向: 作物逆境代谢生物学. E-mail: yang9yj@hainanu.edu.cn; 罗杰 (1971-), 男, 教授. 研究方向: 植物代谢生物学. E-mail: jie.luo@hainanu.edu.cn

物资源宝库,但是大部分的植物尚未得到充分的研究、广泛的开发和有效的利用。笔者对热带植物中的主要化学成分及代谢物研究现状进行了总结,旨在为热带植物的代谢生物学研究及进一步应用开发提供参考。

1 植物代谢组学

几千年来,植物代谢物在制药、染料和可食用营养成分中得到了广泛应用。在检测技术日益进步的今天,有可能对生物活性背后的化合物进行定性,这将促进天然产物化学成分的分析及其相关的很多研究^[8]。由于不同植物中代谢物的种类、结构和含量差异巨大,从而使得植物成为研究代谢物生物合成和分子调控的理想材料。同时,植物代谢物的种类及其结构的复杂性也给植物代谢组学的研究带来了许多严峻的挑战。近年来,研究者采用了最新的化学分析技术,进而推动植物代谢组学的发展,使其达到了前所未有的高度^[9]。

1.1 代谢组学检测技术

代谢组学的分析流程主要包括:生物组织的取样、淬灭、代谢物的提取和储存、色谱的分离、质谱的检测、数据的处理、代谢物的鉴定和数据分析^[10]。色谱的分离和质谱的检测是代谢组学的核心研究内容。目前常见的检测方法有核磁共振(NMR)、气相色谱-质谱联用(GC-MS)和液相色谱-质谱联用(LC-MS)。

NMR 是研究原子核对射频辐射的吸收,是一种快速准确对化合物进行定性和定量的分析工具,但 NMR 只能检测含量较高的代谢物,或者从大量组织中进行提取的代谢物^[11]。虽然核磁共振的灵敏度低于质谱,但它具有可重复性、非破坏性、非特异性和定量性等特点^[12]。GC-MS 是分析挥发物的首选工具。GC-MS 具有高灵敏度、高分辨率和较好的重现性,目前已经搭建好了较为完善的在线数据库(NIST、Wiley 等)进行物质鉴定^[13]。尽管 GC-MS 具有低成本和易于操作的优点,但当分析目标是非挥发性成分时,通常需要繁琐的样品处理和衍生化才能够进行检测^[14]。LC-MS 目前已成为全球代谢物分析领域的主要分析技术,与 GC-MS 相比,LC-MS 的流动相从气体变为液体,因此可以不需要对样品进行衍生化,可以检测更广泛的分析物^[15]。传统的 LC-MS 主要有 2 种分析方法:非靶向代谢组学和靶向代谢组学。

非靶向代谢组学可以同时检测成百上千个代谢物,可以检测出样品中存在的大部分代谢物(包括已知和未知),虽然样品制备流程相对简洁,但数据分析要耗费更多时间^[16]。非靶向的方法虽然分辨率很高,可以对代谢物进行准确的定性分析,但灵敏度较低,不适合对代谢物进行定量^[17]。靶向代谢组学分析通常在完成非靶向代谢组学分析后进行,可以在多个样品中准确地对各个代谢物进行定量,但往往只能对较少的代谢物进行定量分析。近年来,Sawada 等^[18]建立了一种新的广泛靶向代谢组学方法,可以用于同时检测数百种靶向代谢物。Chen 等^[19]在此基础上进一步对方法进行开发,能够一次定量超过 800 种代谢物。因此广泛靶向代谢组学具有高覆盖率、良好的重现性,可以测量样品中已知和未知的代谢物,成为目前的主流的分析方法^[20]。

1.2 植物代谢组学研究进展

尽管目前人类已经发现了 20 万种天然产物,但在 35 万种植物中,只有 15% 的植物被研究过化学成分,还存在很大的探索空间^[21]。植物代谢物可以大致分为 2 类:初生代谢物和次生代谢物。植物初生代谢物是参与光合作用和其他生物合成过程的中枢代谢的中间体和产物,对植物生长、发育和繁殖至关重要^[12]。初生代谢物包括不同的化合物种类,主要是碳水化合物、有机酸、氨基酸、核苷酸、脂肪酸和类固醇。植物次生代谢物是结构多样化的化合物,不直接参与植物的生长、发育和繁殖,同时也是低分子量有机化合物。最初因为植物次生代谢物主要参与植物-环境相互作用(对生物或非生物胁迫和防御机制的反应)被定义为对植物生长发育非必需的代谢物^[12]。代谢组学通过对植物的初生代谢物和次生代谢物进行研究为植物的营养成分和药用活性提供了更深入的了解,如番茄中含有丰富的类黄酮、类胡萝卜素和各种抗氧化剂,通过使用代谢组学分析可用于阐明番茄渐渗系和野生型中存在的许多差异及其生化途径,有利于更好地进行品种培育^[22-23]。

1.3 多组学联合分析的相关研究

近几年来,通过代谢组学与其他组学技术(如基因组学、转录组学和蛋白质组学)的整合分析,在功能基因的识别、代谢途径的解析和对自然变异进行遗传分析等方面,植物代谢组学研究已经取得较大进展^[24]。

将代谢组与基因组相关联的研究已经表明,基于代谢组的全基因组关联分析(mGWAS)是一个有力的正向遗传学手段,用于探索植物代谢的遗传和生化基础。Zhu等^[25]通过对610份番茄材料使用mGWAS、表型数量性状基因座(eQTL)和共表达分析等方法发现了大量代谢物的信号位点,为进一步途径解析提供了研究基础。通过代谢组学与转录组学相结合,可以为基因与代谢物的互作网络提供精准的信息,促进了基因功能的解析,并且结合分子生物学可以系统地研究代谢途径的合成及其调控机制。目前研究人员通过代谢组学和转录组学相结合,已经解析了长春花碱、秋水仙碱、柠檬苦素、卡瓦内酯和雷公藤甲素等重要活性物质的生物合成途径^[26-30]。表观遗传修饰的DNA甲基化同样可以和代谢组相关联。Guo等^[31]通过整合变异组、转录组和代谢组等多组学进行分析,解析了番茄群体代谢多样性与育种历史进程中DNA甲基化变异的关系,构建了多组学关联网络并完善了番茄多酚生物合成通路。

2 热带作物及药用植物的相关研究

全球热区分布植物超过20万种,占到高等植物60%以上,具有极为丰富的遗传及功能多样性。热带植物长期适应高光、高温、多雨及生物胁迫环境,形成高生物积累和环境适应的共性机制。与主要粮食和经济作物相比,热带经济植物遗传改良的潜力巨大,可以满足人类多元化的需求。热带药用植物在世界范围内资源丰富,因其所处的独特地理环境与气候条件,含有很多独特的次生代谢物,但是大部分的药用植物还没有得到充分研究、深入开发与有效利用。

2.1 重要热带作物的相关研究

2.1.1 椰子 椰子(*Cocos nucifera* L.)为棕榈科(Palmaceae)椰子属(*Cocos*)多年生木本植物,是一种重要的热带油料和水果作物,广泛分布在93个热带国家^[32]。在许多国家或地区,数百万人每天食用含有椰子的食品,其中椰子鲜果直接可以食用,椰子水属清甜味解暑饮料,成熟的椰肉可以榨油,椰肉也可以加工制成糖果、饮料和糕点^[33]。研究显示,椰果生长到了7个月或者8个月为鲜食椰果的最佳采果时期,这时椰肉和椰水中的营养物质及糖类已经达到了一定含量^[34]。

邓渊等^[35]利用非靶向代谢组学方法对海南高种和矮种椰子椰肉中的代谢物进行了分析,定量分析表明高种椰子的脂质总体含量高于矮种椰子,其中绿矮椰子脂质含量最低,发现甘油酯、鞘脂和脂肪酰基是不同类型椰子中主要的差异物质。Guo等^[36]通过使用HS-SPME/GC-MS(Agilent 7890, Agilent公司)和UHPLC-Orbitrap-MS(Q Exactive Plus, Thermo Fisher Scientific公司)对椰肉中代谢物进行检测,发现椰肉中的挥发物主要包括烃类、酯类、苯类、醛类和醇类,并且含有丰富的非挥发性代谢物如氨基酸及其衍生物、类黄酮、有机酸及其衍生物、糖类、脂质和维生素,还发现部分维生素在海南高种椰子的含量要高于绿矮椰子,而一些氨基酸则呈现出相反的积累类模式。有研究^[37]发现椰子水由总可溶性固体的5%~9%组成,其中超过80%由以葡萄糖、蔗糖和果糖为主的可溶性糖组成,其他重要的成分是矿物质、氨基酸、有机酸、脂肪酸、维生素和少量酚类化合物。新鲜椰子水中具有高气味活性值的化合物是异戊酸和乙酸,具有刺鼻的酸味,成熟的椰子水可以用来制作椰子醋^[38]。陈年椰子醋中高气味活性值的化合物为乙酸苯乙酯、乙酸异戊酯和苯甲醛,具有杏仁、香蕉和梨的香气^[38]。近年来研究人员完成了椰子基因组的测序和组装,可用于促进椰子的分子育种和加速椰子育种过程^[39]。Wang等^[40]对高种椰子和矮种椰子的参考级基因组的组装和注释,并且通过多组学分析揭示2种椰子性状差异的遗传基础,同时通过转录组和代谢组的联合分析进一步构建了转录因子-结构基因-代谢物的合成调控网络,为后续解析脂质合成调控的分子机制奠定了基础^[35]。

2.1.2 橡胶树 橡胶树(*Hevea brasiliensis*)为大戟科(Euphorbiaceae)橡胶树属(*Hevea*)的多年生热带雨林乔木树种,原分布于亚马逊河流域的巴西、委内瑞拉、圭亚那、哥伦比亚、秘鲁、玻利维亚等地,种植橡胶树已成为这些地区发展中国家的主要收入来源^[41]。橡胶树能够可持续地生产天然橡胶,天然橡胶是全球众多橡胶产品不可或缺的原料,其同样是全球高性能工程部件生产中必不可少的原料^[42]。

橡胶主要通过依赖于甲羟戊酸的植物类异戊二烯次生代谢途径合成,是一个酶促顺-1,4-异戊二

烯聚合到长链聚异戊二烯链的过程^[43]。在云研 77-4 橡胶的幼苗中检测到了上百种代谢物并且与低温胁迫有关,包括有机酸、脂质、核苷酸、氨基酸、木质素、类黄酮和香豆素等^[44]。通过结合转录组分析发现,经过长时间低温处理后云研 77-4 橡胶中的类黄酮生物合成、精氨酸生物合成和花青素生物合成的基因表达增加,导致柚皮素查耳酮、芹菜素、二氢花旗松素、花青素 4-葡萄糖苷、L-精氨酸琥珀酸酯、N-乙酰基鸟氨酸、鸟氨酸和 N-乙酰谷氨酸等代谢物水平高于热研 8-79 橡胶^[44]。近些年来, Tang 等^[45]首先对中国广泛种植的橡胶树品种热研 7-33-97 完成了高质量的基因组组装,并结合重测序和转录组分析发现乙烯刺激橡胶生产的相关机制。全球广泛种植的橡胶树优良品种 GT1 的高质量参考基因组也被组装完成,是橡胶基因组的第一个染色体级别的基因组^[42]。通过对野生橡胶树的高质量染色体水平基因组序列进行组装,首次对橡胶产量性状进行了全基因组关联分析(GWAS),发现糖转运和代谢相关的 6 个基因以及与乙烯生物合成和信号传导相关的 4 个基因与乳胶产量有关^[46]。

2.1.3 油棕 油棕(*Elaeis guineensis* Jacq.)为棕榈科(Palmaceae)油棕属(*Elaeis* Jacq.)的多年生乔木,是热带地区最主要的木本油料作物和全球最高效产油植物^[47]。它来源于西非的热带雨林地区,主要在东南亚(马来西亚和印度尼西亚)和南美洲(巴西和哥伦比亚)等热带雨林地区生长^[48]。棕榈油在很大程度上缓解了我国对食用油需求日益增长的压力,其中油酸和亚油酸属于不饱和脂肪酸,具有较强的抗氧化性,有利于人体吸收和消化^[49]。

棕榈酸是油棕中果皮油中的主要脂肪酸(约 50%),而月桂酸是仁油中的主要脂肪酸(约 50%)。通过使用多平台代谢组学技术在相对高产和低产的油棕群体中分析了果实发育的 6 个关键阶段的中果皮代谢物^[50],发现在油生物合成之前和期间,更高水平的氨基酸与蛋白质的生物合成以及后期的果实生长有关。同样有研究发现核苷在脂质生物合成过程中浓度较高,而参与三羧酸循环的代谢物在果实发育早期含量更高^[51]。油棕的叶片中被检测到存在 3 种胺、20 种氨基酸和 6 种有机酸,包括多巴胺、酪胺、乙醇胺、苹果酸、柠檬酸等^[52]。Singh 等^[53]构建了高质量的油棕基因组,

并且确定了 *Shell* 基因调控了油棕的产量。有研究通过对油棕中果皮和果仁进行转录组测序,通过 KEGG 富集分析,鉴定了 126 个油棕脂肪酸合成相关基因^[54]。

2.1.4 木薯 木薯(*Manihot esculenta* Crantz)为大戟科(Euphorbiaceae Juss.)木薯属(*Manihot*)多年生灌木,是生长在非洲、美洲、亚洲热带地区的高淀粉类块根经济作物和生物能源^[55]。其耐干旱、耐贫瘠、低投入、高产出的特性,使之成为三大洲超 7 亿人的碳水化合物主要摄入来源^[56]。木薯除了能为人类提供碳水化合物作为能量,还具有许多保健作用,如治疗疮疡、消肿、预防糖尿病、抗癌防癌、治疗膀胱炎、预防高血压、护肝和抗氧化等功能^[57]。

近年来,国内外研究者在木薯的块根、茎叶和薯皮等部位发现其含有糖、有机酸、氨基酸、磷酸化中间体、矿物质、淀粉、类胡萝卜素、叶绿素、生育酚等化合物成分,并且测定了总蛋白的绝对含量以及淀粉质量^[58-59]。Fu 等^[60]在综合代谢组学和转录组学的相关分析后,揭示了木薯中参与花青素生物合成的 5 个代谢物和 42 个共表达基因的调控,发现花青素生物合成在木薯块根黄色色素沉着中起着至关重要的作用。Ding 等^[61]通过在木薯块根从生长的早期到晚期发育过程中的 7 个时间点对转录组、蛋白质组和代谢组进行研究,发现在发育过程中可观察到基因/蛋白质表达的高度动态和阶段特异性变化。此外 Zhong 等^[62]通过对木薯基因组单倍型解析 DNA 甲基化,发现来自不同单倍型的等位基因之间的 DNA 甲基化的改变常伴随着等位基因的特异性表达。Hu 等^[63]构建了木薯的 388 个基因组重测序变异图谱,确定了与关键农艺性状相关的杂合性变异的相关位点。

2.2 重要热带药用植物的相关研究

2.2.1 槟榔 槟榔(*Areca catechu* L.)为棕榈科(Palmaceae)槟榔属(*Areca*)常绿乔木,广泛分布于南亚和东南亚^[64]。其干燥后的成熟种子被称为槟榔果(*Semen arecae*)。槟榔在中国具有悠久的药用历史,现代研究^[65]表明槟榔具有多种药理活性,包括抗寄生虫、抗氧化、抗菌和抗真菌、抗炎和镇痛、抗过敏、调节血糖和脂质的等作用。

槟榔丰富的药用活性与其包含的多种代谢产

物密切相关。目前对槟榔中的化学成分已经有了初步的研究, 槟榔中含有生物碱、类黄酮、丹宁、三萜和类固醇、脂肪酸和鞣质等。Wu 等^[66]通过非靶向代谢组学方法在槟榔果实中鉴定出 791 种代谢物, 包括苯丙烷类和聚酮类、有机杂环类化合物、木脂素和新木脂素、脂类、有机酸及其衍生物、核苷和核苷酸、苯类、有机硫化物、生物碱及其衍生物、有机氮化合物和烃类。其中最为重要的是吡啶类生物碱, 主要有槟榔碱、槟榔次碱、去甲基槟榔碱、槟榔副碱、去甲基槟榔次碱、异去甲基槟榔次碱和高槟榔碱, 随着检测技术的发展还有各类修饰的槟榔碱被发现^[65]。徐航等^[67]在槟榔的不同组织中对槟榔碱进行了定量, 并根据检测到的代谢物合理推测了一条槟榔碱的合成途径。Lai 等^[68]通过对槟榔各个组织进行非靶向代谢组学分析鉴定出了 107 种类黄酮, 并发现这些类黄酮在各组织间的含量存在显著差异; 同时结合转录组数据分析和分子功能验证, 还鉴定了在槟榔中参与类黄酮生物合成的糖基转移酶和调控类黄酮途径的新转录因子。目前在槟榔中不仅通过对叶进行测序构建了基因组还基于花的测序结果构建了新的基因组, 这为了解雌雄同体植物的性别决定提供了启示^[69]。

2.2.2 胡椒 胡椒 (*Piper nigrum* L.) 为胡椒科 (Piperaceae) 胡椒属 (*Piper* L.) 常绿热带藤本植物, 原产于印度, 主要分布在热带和亚热带地区, 在中国台湾、福建、广东、广西、海南及云南等省区均有栽培, 其中海南省是最主要的产区^[70]。胡椒的果实不仅是一种重要的香料, 也是传统中药的成分之一, 能够温暖脾胃、舒缓疼痛、缓解呼吸道症状, 同时还有促进食欲的作用。其中以胡椒碱为主的酰胺类生物碱为胡椒的主要活性物质, 具有抗肿瘤、抗炎镇痛、抗抑郁、抗惊厥、抑菌、健胃、降血糖和护肝等作用^[71-72]。

目前在胡椒鲜果果皮中发现多种化学成分, 包括糖类、皂苷、有机酸、香豆素、黄酮、生物碱、内酯和酚类等^[73], 其中的生物碱主要包括胡椒碱、胡椒新碱、胡椒油碱和胡椒林碱等共计 51 种, 是胡椒中的主要活性成分^[71]。胡椒碱是赖氨酸源的生物碱, 同时属于苯丙素类衍生物, 而其中的生物合成途径尚未被解析^[74]。胡椒的辛辣味道是由胡椒所含的挥发物来体现, 在胡椒各组织中检测到

D- α -蒎烯, β -蒎烯, β -石竹烯, β -榄香烯, D-大根香叶烯, 左旋- β -蒎烯等成分共计 32 种萜类挥发物。研究人员通过使用 GC-MS 对不同产地的胡椒进行了分析, 对 12 种特征代谢物进行了可靠的鉴定, 这些特征代谢物可以用来区分产地^[75]。Hu 等^[76]通过高通量测序技术完成了胡椒的参考基因组组装, 达到了染色体级别精细基因组图谱, 共有 26 条染色体, 并通过比较基因组和转录组分析发现了与胡椒碱生物合成相关的基因表达、进化和家族规模的变化规律。Khew 等^[77]对 3 种不同黑胡椒品种的花和果实转录组数据进行了比较, 并分析了胡椒碱相关基因 *LSD2* 和 *ATXR1* 的表达谱, 结果表明, 果实发育过程中可能会产生赖氨酸衍生物, 但赖氨酸衍生物运输只在果实发育的早期阶段活跃。

2.2.3 海南粗榧 海南粗榧 (*Cephalotaxus hainanensis* Li) 为三尖杉科 (Cephalotaxaceae) 三尖杉属 (*Cephalotaxus*) 乔木植物, 为一种具有极高的药用价值且独特而稀有的药用植物, 其药用疗效已被临床所证实^[78]。海南粗榧是三尖杉科三尖杉属中三尖杉类生物碱种类最多, 有效酯碱衍生物含量最高的品种^[79]。三尖杉酯类生物碱有广谱抗癌作用, 在临床上多用于治疗白血病, 同时对恶性淋巴瘤、乳腺癌、绒瘤、子宫颈癌、真性红细胞增多症等也具有显著疗效^[80-81]。

孙化鹏等^[82]利用 GC-MS 在海南粗榧中检测到了 9 种三尖杉生物碱类化合物, 包括乙酸酯三尖杉碱、环氧三尖杉碱、三尖杉酮碱、三尖杉碱、11-羟基三尖杉碱、桥氧三尖杉碱、脱氧三尖杉酯碱、三尖杉酯碱和高三尖杉酯碱。三尖杉碱是海南粗榧中主要成分, 超过总碱含量的 60%^[83]。Qiao 等^[84]成功破解了海南粗榧中 1-苯乙基异喹啉生物碱的生物合成通路, 并且详细验证了 4-羟基苯丙醛的合成路线, 从而全面打通了三尖杉酯母核生物合成的各个步骤, 这些成果为 PIAs 类生物碱的研究提供了重要的理论基础。

2.2.4 砂仁 砂仁 (*Amomum villosum* Lour.) 为姜科 (Zingiberaceae) 豆蔻属 (*Amomum* Roxb.) 多年生草本植物, 主要分布在亚洲和大洋洲的热带地区, 在中国主要分布于中国福建、广东、广西和云南^[85]。砂仁是中国南方四大名药之一, 其功效在于化解湿气、促进食欲, 同时还可以温暖脾胃、止泻, 常被

用于治疗与消化系统相关的疾病, 有 1300 多年的药用和食用历史^[85]。砂仁中具有各类活性化合物, 对人体有着各种益处, 如治疗肝癌、消化不良、腹泻、消化道疾病、抗氧化和抗菌^[86]。

砂仁中被分离鉴定出的主要化学成分包括挥发油、多酚类、多糖、有机酸、类黄酮等^[87-89]。Sheng 等^[90]在砂仁中利用 Bligh-Dyer 进行提取并使用 GC-MS 进行检测, 共检测到 138 种挥发物, 主要包括乙酸龙脑酯、樟脑、龙脑、蒎烯、 α -蒎烯、 β -蒎烯和 α -柯巴烯。由于挥发油是砂仁的主要成分, Ao 等^[91]使用 GC-MS 比较了市场上阳春砂仁和绿壳砂仁的化学成分, 结果发现醋酸冰片和樟脑分别被认为是阳春砂仁和绿壳砂仁中最重要的挥发性成分, 此外乙酸冰片酯、 α -卡地醇、芳樟醇、 β -月桂烯、樟脑、d-柠檬烯、松油烯和冰片作为区

分 2 种砂仁的特征代谢物。Zhao 等^[92]通过代谢组和转录组联合分析, 鉴定了砂仁中 3 个萜烯合酶, 并通过基因克隆和分子实验对其功能进行验证。

3 展 望

代谢组学利用高通量的检测技术, 可以有效分析植物体中代谢物的构成, 是系统生物学不可或缺的重要组成部分, 在各类研究领域发挥着越来越重要的作用。热带植物因其独特的生长环境, 含有各类营养物质和具有活性的次生代谢物, 这些物质成分对人体具有重要的营养和药用价值, 虽然一些重要的植物已经有了一定研究进展(表 1), 但是大部分的植物还未得到充分的研究与开发利用。

利用基因组、转录组、蛋白质组等组学原理与

表 1 热带植物代谢组学及多组学的相关研究

植物	已检测代谢物	检测技术	多组学研究进展	参考文献
椰子(<i>Cocos nucifera</i> L.)	脂质、酯类、氨基酸、有机酸、维生素	LC-MS、GC-MS、NMR	基因组、转录组、蛋白质组	[35-40]
橡胶树(<i>Hevea brasiliensis</i>)	萜类、有机酸、脂质、核苷酸、氨基酸、木质素、类黄酮、香豆素	LC-MS、GC-MS、NMR	基因组、转录组、蛋白质组	[42-46]
油棕(<i>Elaeis guineensis</i> Jacq.)	脂质、氨基酸、有机酸、胺类	LC-MS、GC-MS	基因组、转录组、蛋白质组	[49-54]
木薯(<i>Manihot esculenta</i> Crantz)	有机酸、氨基酸、类胡萝卜素、叶绿素、生育酚	LC-MS、GC-MS、NMR	基因组、转录组、蛋白质组	[58-63]
槟榔(<i>Areca catechu</i> L.)	生物碱、类黄酮、丹宁、三萜、类固醇、脂质、鞣质	LC-MS、GC-MS、NMR	基因组、转录组	[66-69]
胡椒(<i>Piper nigrum</i> L.)	生物碱、皂苷、有机酸、香豆素、类黄酮、生物碱、内酯、酚类	LC-MS、GC-MS、NMR	基因组、转录组	[73-77]
海南粗榧(<i>Cephalotaxus hainanensis</i> Li)	三尖杉类生物碱、1-苯乙基异喹啉	LC-MS、GC-MS	转录组	[82-84]
砂仁(<i>Amomum villosum</i> Lour.)	挥发油、多酚、多糖、有机酸、类黄酮	LC-MS、GC-MS、NMR	转录组、蛋白质组	[87-92]
甘蔗(<i>Saccharum officinarum</i> L.)	类黄酮、有机酸、脂肪酸、糖类、木质素	LC-MS、GC-MS、NMR	基因组、转录组、蛋白质组	[93-96]
油梨(<i>Persea americana</i> Mill.)	氨基酸、脂肪酸、植物甾醇、生育酚、角鲨烯	LC-MS、GC-MS、NMR	基因组、转录组、蛋白质组	[97-101]
香蕉(<i>Musa nana</i> Lour.)	酚类、类胡萝卜素、脂肪酸、植物甾醇、胺类	LC-MS、GC-MS、NMR	基因组、转录组、蛋白质组	[102-104]
腰果(<i>Anacardium occidentale</i> L.)	维生素、脂质、有机酸、苯丙烷类	LC-MS、GC-MS、NMR	基因组、转录组、蛋白质组	[105-108]
可可(<i>Theobroma cacao</i> L.)	类黄酮、氨基酸、醇类、有机酸、酯类、醛类	LC-MS、GC-MS、NMR	基因组、转录组、蛋白质组	[109-112]
咖啡(<i>Coffea arabica</i> L.)	多酚、生物碱、糖类、脂肪酸、有机酸、醇类、氨基酸、萜类	LC-MS、GC-MS、NMR	基因组、转录组、蛋白质组	[113-117]
龙眼(<i>Dimocarpus longan</i> Lour.)	类黄酮、氨基酸、生物碱、单宁、酚酸、有机酸、核苷酸、脂质	LC-MS、GC-MS	基因组、转录组、蛋白质组	[118-122]
番木瓜(<i>Carica papaya</i> L.)	氨基酸、维生素、植物激素、有机酸、醇类、酯类	LC-MS、GC-MS、NMR	基因组、转录组、蛋白质组	[123-126]
菠萝[<i>Ananas comosus</i> (L.) Merr.]	氨基酸、脂类、类黄酮、糖类、糖苷	LC-MS、GC-MS、NMR	基因组、转录组、蛋白质组	[127-130]
椰枣(<i>Phoenix dactylifera</i> L.)	氨基酸、脂肪酸、维生素、糖类	LC-MS、GC-MS、NMR	基因组、转录组	[131-133]

方法,研究热带植物种质资源的遗传多样性及其地理分布,阐明野生品种、地方品种和现代栽培品种的进化规律具有重要意义。综合目前的研究情况,笔者认为基于代谢组学的热带植物未来主要的研究方向包括:1.解析重要热带作物营养风味物质的成分;2.探究重要药用活性物质的组成,及其合成代谢途径的解析;3.阐明代谢物合成途径的调控机理,探究进一步提高热带作物产量的策略;4.进一步将代谢组学与其他组学进行整合分析,以便更全面地阐述代谢物生物合成的分子机理。

参考文献:

- [1] 刘永花,李琼.中国特色热带植物种质资源库[J].中国农村科技,2020,302(7):19-24.
- [2] 张慧坚,曾小红,刘晓光,等.国内外热带作物生产与科技发展研究综述[J].农学学报,2018,8(3):69-77.
- [3] 杨逢春,胡新文.我国热带药用植物开发现状(综述)[J].亚热带植物科学,2006(2):78-80.
- [4] 孙南君,薛智,梁晓天,等.新抗癌有效成分海南粗榧内酯(Hainanolide)结构的研究[J].药学学报,1979(1):41-46.
- [5] 林思,秦慧真,邓玲玉,等.胡椒碱的药理作用及机制研究进展[J].中国药房,2022,33(13):1653-1659.
- [6] 张春江,吕飞杰,陶海腾.槟榔活性成分及其功能作用的研究进展[J].中国食物与营养,2008(6):50-53.
- [7] 郝小江.植物化学与天然新药研究之管见[J].贵州科学,2000(Z1):26-30.
- [8] HALL R D, D'AURIA J C, SILVA F A C, et al. High-throughput plant phenotyping: A role for metabolomics? [J]. *Trends in Plant Science*, 2022, 27(6): 549-563.
- [9] GONDA S. Special issue: Plant metabolomics [J]. *Metabolites*, 2020, 10(11): 467.
- [10] ALSEEKH S, AHARONI A, BROTMAN Y, et al. Mass spectrometry-based metabolomics: A guide for annotation, quantification and best reporting practices [J]. *Nature Methods*, 2021, 18(7): 747-756.
- [11] ALSEEKH S, FERNIE A R. Metabolomics 20 years on: What have we learned and what hurdles remain? [J]. *The Plant Journal*, 2018, 94(6): 933-942.
- [12] DEBORDE C, MOING A, ROCH L, et al. Plant metabolism as studied by NMR spectroscopy [J]. *Progress in Nuclear Magnetic Resonance Spectroscopy*, 2017, 102/103: 61-97.
- [13] BRUNELLI C, BICCHI C, DI S A, et al. High-speed gas chromatography in doping control: Fast-GC and fast-GC/MS determination of beta-adrenoceptor ligands and diuretics [J]. *Journal of Separation Science*, 2006, 29(18): 2765-2771.
- [14] REN J L, ZHANG A H, KONG L, et al. Advances in mass spectrometry-based metabolomics for investigation of metabolites [J]. *RSC Advances*, 2018, 8(40): 22335-22350.
- [15] PLUMB R S, GETHINGS L A, RAINVILLE P D, et al. Advances in high throughput LC/MS based metabolomics: A review [J]. *TRAC Trends in Analytical Chemistry*, 2023, 160: 116954.
- [16] GIKA H, VIRGILIOU C, THEODORIDIS G, et al. Untargeted LC/MS-based metabolic phenotyping (metabonomics/metabolomics): The state of the art [J]. *Journal of Chromatography B*, 2019, 1117: 136-147.
- [17] CHRISTIANS U, KLEPACKI J, SHOKATI T, et al. Mass spectrometry-based multiplexing for the analysis of biomarkers in drug development and clinical diagnostics-how much is too much? [J]. *Microchemical Journal*, 2012, 105: 32-38.
- [18] SAWADA Y, AKIYAMA K, SAKATA A, et al. Widely targeted metabolomics based on large-scale MS/MS data for elucidating metabolite accumulation patterns in plants [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2008, 50(1): 37-47.
- [19] CHEN W, GONG L, GUO Z L, et al. A novel integrated method for large-scale detection, identification, and quantification of widely targeted metabolites: Application in the study of rice metabolomics [J]. *Molecular Plant*, 2013, 6(6): 1769-1780.
- [20] ZHENG F J, ZHAO X J, ZENG Z D, et al. Development of a plasma pseudotargeted metabolomics method based on ultra-high-performance liquid chromatography-mass spectrometry [J]. *Nature Protocols*, 2020, 15(8): 2519-2537.
- [21] WURTZEL E T, KUTCHAN T M. Plant metabolism, the diverse chemistry set of the future [J]. *Science*, 2016, 353(6305): 1232-1236.
- [22] TOHGE T, FERNIE A R. Metabolomics-inspired insight into developmental, environmental and genetic aspects of tomato fruit chemical composition and quality [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2015, 56(9): 1681-1696.
- [23] TOUBIANA D, SEMEL Y, TOHGE T, et al. Metabolic profiling of a mapping population exposes new insights in the regulation of seed metabolism and seed, fruit, and plant relations [J]. *PLOS Genetics*, 2012, 8(3): e1002612.
- [24] 刘贤青,罗杰.植物代谢组学技术研究进展[J].科技导报,2015,33(16):33-38.
- [25] ZHU G T, WANG S C, HUANG Z J, et al. Rewiring of the fruit metabolome in tomato breeding [J]. *Cell*, 2018, 172(1): 249-261.
- [26] DE L P R, HODGSON H, LIU J C, et al. Complex scaffold remodeling in plant triterpene biosynthesis [J]. *Science*, 2023, 379(6630): 361-368.
- [27] CAPUTI L, FRANKE J, FARROW S C, et al. Missing enzymes in the biosynthesis of the anticancer drug vinblastine in *Madagascar periwinkle* [J]. *Science*, 2018, 360(6394): 1235-1239.
- [28] NETT R S, LAU W, SATTELY E S. Discovery and engineering of colchicine alkaloid biosynthesis [J]. *Nature*, 2020, 584(7819): 148-153.
- [29] PLUSKAL T, TORRENS-SPENCE M P, FALLON T R, et al. The biosynthetic origin of psychoactive kava-

- lactones in kava [J]. *Nature Plants*, 2019, 5(8): 867 – 878.
- [30] ZHANG Y F, GAO J, MA L, et al. Tandemly duplicated CYP82Ds catalyze 14-hydroxylation in triptolide biosynthesis and precursor production in *saccharomyces cerevisiae* [J]. *Nature Communications*, 2023, 14(1): 875.
- [31] GUO H, CAO P, WANG C, et al. Population analysis reveals the roles of DNA methylation in tomato domestication and metabolic diversity [J]. *Science China Life Sciences*, 2023; DOI:10.1007/s11427-022-2299-5.
- [32] ARUMUGAM T, HATTA M A M. Improving coconut using modern breeding technologies: Challenges and opportunities [J]. *Plants*, 2022, 11(24): 3414.
- [33] 卢丽兰, 刘蕊, 肖勇, 等. 椰子种质资源、栽培与利用研究进展 [J]. *热带作物学报*, 2021, 42(6): 1795 – 1803.
- [34] CHIKKASUBBANNA V, JAYAPRASAD K V, SUBBAIAH T, et al. Effect of maturity on the chemical composition of tender coconut (*Cocos nucifera* L. var. Arsikere Tall) water [J]. *Indian Coconut Journal*, 1990, 20(12): 13.
- [35] 邓渊, 赖军, 毛梦迪, 等. 通过整合转录组与代谢组解析不同类型椰子的脂肪酸调控网络 [J]. *热带生物学报*, 2022, 13(5): 478 – 487.
- [36] GUO H, LAI J, LI C, et al. Comparative metabolomics reveals key determinants in the flavor and nutritional value of *Coconut* by HS-SPME/GC-MS and UHPLC-MS/MS [J]. *Metabolites*, 2022, 12(8): 691.
- [37] MAHAYOTHEE B, KOOMYART I, KHUWIJITJARU P, et al. Phenolic compounds, antioxidant activity, and medium chain fatty acids profiles of coconut water and meat at different maturity stages [J]. *International Journal of Food Properties*, 2016, 19(9): 2041 – 2051.
- [38] XU S Z, MA Z W, CHEN Y, et al. Characterization of the flavor and nutritional value of *coconut* water vinegar based on metabolomics [J]. *Food Chemistry*, 2022, 369: 130872.
- [39] XIAO Y, XU P W, FAN H K, et al. The genome draft of coconut (*Cocos nucifera*) [J]. *GigaScience*, 2017, 6(11): 1 – 11.
- [40] WANG S C, XIAO Y, ZHOU Z W, et al. High-quality reference genome sequences of two coconut cultivars provide insights into evolution of monocot chromosomes and differentiation of fiber content and plant height [J]. *Genome Biology*, 2021, 22(1): 304.
- [41] 李国华, 田耀华, 倪书邦, 等. 橡胶树生理生态学研究进展 [J]. *生态环境学报*, 2009, 18(3): 1146 – 1154.
- [42] LIU J, SHI C, SHI C C, et al. The Chromosome-based rubber tree genome provides new insights into spurge genome evolution and rubber biosynthesis [J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(2): 336 – 350.
- [43] 邹智, 杨礼富, 王真辉, 等. 橡胶树中橡胶的生物合成与调控 [J]. *植物生理学通讯*, 2009, 45(12): 1231 – 1238.
- [44] 毛常丽, 李玲, 杨恬, 等. 橡胶树云研 77-4 无性系幼苗低温胁迫后的代谢组学分析 [J/OL]. *分子植物育种*, (2022-03-24) [2023-04-01]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220322.2041.012.html>.
- [45] TANG C R, YANG M, FANG Y J, et al. The rubber tree genome reveals new insights into rubber production and species adaptation [J]. *Nature Plants*, 2016, 2(6): 16073.
- [46] CHENG H, SONG X M, HU Y S, et al. Chromosome-level wild *Hevea brasiliensis* genome provides new tools for genomic-assisted breeding and valuable loci to elevate rubber yield [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21(5): 1058 – 1072.
- [47] SINGH R, ONG A M, LOW E T, et al. Oil palm genome sequence reveals divergence of interfertile species in old and new worlds [J]. *Nature*, 2013, 500(7462): 335 – 339.
- [48] ROCHMYANINGSIH D. Making peace with oil palm [J]. *Science*, 2019, 365(6449): 112 – 115.
- [49] 周丽霞, 雷新涛, 曹红星. GC-MS 分析不同品种油棕果肉中的脂肪酸组分 [J]. *南方农业学报*, 2019, 50(5): 1072 – 1077.
- [50] TEH H F, NEOH B K, HONG M P, et al. Differential metabolite profiles during fruit development in high-yielding oil palm mesocarp [J]. *PloS One*, 2013, 8(4): e61344.
- [51] NEOH B K, TEH H F, NG T L, et al. Profiling of metabolites in oil palm mesocarp at different stages of oil biosynthesis [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2013, 61(8): 1920 – 1927.
- [52] ROZALI N L, TAHIR N I, HASSAN H, et al. Identification of amines, amino and organic acids in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) spear leaf using GC- and LC/Q-TOF MS metabolomics platforms [J]. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 2021, 37: 102165.
- [53] SINGH R, LOW E T, OOI L C, et al. The oil palm *SHELL* gene controls oil yield and encodes a homologue of SEEDSTICK [J]. *Nature*, 2013, 500(7462): 340 – 344.
- [54] 周丽霞, 吴翼, 张安妮, 等. 基于转录组测序的油棕脂肪酸合成基因的筛选及分析 [J]. *分子植物育种*, 2023, 21(5): 1468 – 1474.
- [55] PROCHNIK S, MARRI P R, DESANY B, et al. The cassava genome: Current progress, future directions [J]. *Tropical Plant Biology*, 2012, 5(1): 88 – 94.
- [56] WANG W, F B, XIAO J, et al. Cassava genome from a wild ancestor to cultivated varieties [J]. *Nature Communications*, 2014, 5(1): 5110.
- [57] 王颖, 张雅媛, 尚小红, 等. 食用木薯的营养价值及其保健功效研究进展 [J]. *安徽农业科学*, 2019, 11(2): 40 – 43.
- [58] 吴金山, 王思琦, 耿梦婷, 等. 3 个不同木薯品种的代谢产物解析 [J]. *热带作物学报*, 2022, 43(11): 2356 – 2365.
- [59] ROSADO S L, DAVID L C, DRAPAL M, et al. Cassava metabolomics and starch quality [J]. *Current Protocols in Plant Biology*, 2019, 4(4): e20102.
- [60] FU L L, DING Z, TIE W W, et al. Integrated metabolomic and transcriptomic analyses reveal novel insights of

- anthocyanin biosynthesis on color formation in cassava tuberous roots [J]. *Frontiers in Nutrition*, 2022, 5(9): 842693.
- [61] DING Z H, FU L L, TIE W W, et al. Highly dynamic, coordinated, and stage-specific profiles are revealed by a multi-omics integrative analysis during tuberous root development in cassava [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(22): 7003 – 7017.
- [62] ZHONG Z H, FENG S H, MANSFELD B N, et al. Haplotype-resolved DNA methylome of African cassava genome [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21(2): 247 – 249.
- [63] HU W, JI C M, LIANG Z, et al. Resequencing of 388 cassava accessions identifies valuable loci and selection for variation in heterozygosity [J]. *Genome Biology*, 2021, 22(1): 316.
- [64] 易攀, 汤嫣然, 周芳, 等. 槟榔的化学成分和药理活性研究进展[J]. *中草药*, 2019, 50(10): 2498 – 2504.
- [65] PENG W, LIU Y J, WU N, et al. *Areca catechu* L. (Arecaceae): A review of its traditional uses, botany, phytochemistry, pharmacology and toxicology [J]. *Journal of Ethnopharmacology*, 2015, 164: 340 – 356.
- [66] WU J, CUI C, ZHANG H, et al. Identifying new compounds with potential pharmaceutical and physiological activity in *Areca catechu* and *Areca triandra* via a non-targeted metabolomic approach [J]. *Phytochemical Analysis*, 2021, 32(6): 970 – 981.
- [67] 徐航, 刘贤青, 袁弘伦, 等. 槟榔碱合成前体物质的空间分布及槟榔碱合成通路解析[J]. *热带生物学报*, 2021, 12(3): 271 – 278.
- [68] LAI J, LI C, ZHANG Y R, et al. Integrated transcriptomic and metabolomic analyses reveal the molecular and metabolic basis of flavonoids in *Areca catechu* L [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2023, 71(12): 4851 – 4862.
- [69] ZHOU G Z, YIN H Y, CHEN F, et al. The genome of *Areca catechu* provides insights into sex determination of monoecious plants [J]. *New Phytologist*, 2022, 236(6): 2327 – 2343.
- [70] 张晓旭, 周锡钦, 刘红芹, 等. 胡椒碱的提取分离及检测方法的研究进展[J]. *热带作物学报*, 2018, 39(5): 1030 – 1037.
- [71] 于岚, 郝正一, 胡晓璐, 等. 胡椒的化学成分与药理作用研究进展[J]. *中国实验方剂学杂志*, 2020, 26(6): 234 – 242.
- [72] GORGANI L, MOHAMMADI M, NAJAFPOUR G D, et al. Piperine—the bioactive compound of black pepper: from isolation to medicinal formulations [J]. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*, 2017, 16(1): 124 – 140.
- [73] 葛畅, 李明福, 张园, 等. 胡椒鲜果果皮化学成分定性分析[J]. *中国调味品*, 2015, 40(6): 109 – 110.
- [74] 胡丽松, 郭华松, 范睿, 等. 胡椒碱生物合成机理研究进展[J]. *热带作物学报*, 2016, 37(5): 1050 – 1058.
- [75] RIVERA P A, ROMERO G R, GARRIDO F A. Feasibility of applying untargeted metabolomics with GC-Orbitrap-HRMS and chemometrics for authentication of black pepper (*Piper nigrum* L.) and identification of geographical and processing markers [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2021, 69(19): 5547 – 5558.
- [76] HU L S, XU Z P, WANG M J, et al. The chromosome-scale reference genome of black pepper provides insight into piperine biosynthesis [J]. *Nature Communications*, 2019, 10(1): 4702.
- [77] KHEW C Y, HARIKRISHNA J A, WEE W Y, et al. Transcriptional sequencing and gene expression analysis of various genes in fruit development of three different black pepper (*Piper nigrum* L.) varieties [J]. *International Journal of Genomics*, 2020, 2020: 1540915.
- [78] 林玲, 黄川腾, 陈飞飞, 等. 海南粗榧研究进展[J]. *热带林业*, 2021, 49(1): 13 – 17.
- [79] ABDELKAFI H, NAY B. Natural products from *Cephalotaxus* sp.: chemical diversity and synthetic aspects [J]. *Natural Product Reports*, 2012, 29(8): 845 – 869.
- [80] JIN J, WANG J X, CHEN F F, et al. Homoharringtonine-based induction regimens for patients with de-novo acute myeloid leukaemia: a multicentre, open-label, randomised, controlled phase 3 trial [J]. *Lancet Oncology*, 2013, 14(7): 599 – 608.
- [81] KANTARJIAN H M, O'BRIEN S, CORTES J. Homoharringtonine/omacetaxine mepesuccinate: the long and winding road to food and drug administration approval [J]. *Clinical Lymphoma, Myeloma & Leukemia*, 2013, 13(5): 530 – 533.
- [82] 孙化鹏, 王荣香, 丛汉卿, 等. GC-MS 联用技术分析海南粗榧中三尖杉生物碱类化合物[J]. *中药材*, 2018, 41(10): 2392 – 2394.
- [83] 于森, 黄圣卓, 张宇, 等. 海南粗榧总碱中化学成分研究[J]. *中草药*, 2019, 50(7): 1541 – 1545.
- [84] QIAO F, HE Y D, ZHANG Y H, et al. Elucidation of the 1-phenethylisoquinoline pathway from an endemic conifer *Cephalotaxus hainanensis* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2023, 120(1): e2209339120.
- [85] 段立胜, 张丽霞, 彭建明, 等. 西双版纳纳春砂仁种质资源调查初报[J]. *时珍国医国药*, 2009, 20(3): 627 – 628.
- [86] CAI R B, YUE X Y, WANG Y L, et al. Chemistry and bioactivity of plants from the genus *Amomum* [J]. *Journal of Ethnopharmacology*, 2021, 281: 114563.
- [87] 陆山红, 赵荣华, 么晨, 等. 砂仁的化学及药理研究进展[J]. *中药药理与临床*, 2016, 32(1): 227 – 230.
- [88] 杨东生, 张越, 舒艳, 等. 砂仁化学成分及药理作用的研究进展[J]. *广东化工*, 2022, 49(8): 111 – 114.
- [89] 李宗主, 潘瑞乐, 李展, 等. 阳春砂仁中总黄酮、异槲皮苷和槲皮苷含量测定研究[J]. *科技导报*, 2009, 27(9): 30 – 33.
- [90] SHENG T Z, ZHAO Y W, TIE S W, et al. Composition and antimicrobial activities of essential oil of Fructus Amomi [J]. *Natural Product Research and Development*, 2011, 23(3): 464 – 472.
- [91] AO H, WANG J, CHEN L, et al. Comparison of volatile oil between the fruits of *Amomum villosum* Lour. and

- Amomum villosum* Lour. var. *xanthioides* T. L. Wu et Senjen based on GC-MS and chemometric techniques [J]. *Molecules*, 2019, 24(9): 1663.
- [92] ZHAO H Y, LI M, ZHAO Y Y, et al. A comparison of two monoterpenoid synthases reveals molecular mechanisms associated with the difference of bioactive monoterpenoids between *Amomum villosum* and *Amomum longiligulare* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 695551.
- [93] PERLO V, FURTADO A, BOTHA F C, et al. Transcriptome and metabolome integration in sugarcane through culm development [J]. *Food and Energy Security*, 2022, 11(4): e421.
- [94] ALI S, EL G R, MOCAN A, et al. Profiling metabolites and biological activities of sugarcane (*Saccharum officinarum* Linn.) juice and its product molasses via a multiplex metabolomics approach [J]. *Molecules*, 2019, 24(5): 934.
- [95] ZHANG J S, ZHANG X T, TANG H B, et al. Allele-defined genome of the autopolyploid sugarcane *Saccharum spontaneum* L [J]. *Nature Plants*, 2018, 50(12): 1754.
- [96] FONSECA J G, CALDERAN-RODRIGUES M J, DE MORAES F E, et al. Cell wall proteome of sugarcane young and mature leaves and stems [J]. *Proteomics*, 2018, 18(2): 1700129.
- [97] 陈宏著, 邓新宇, 黄达荣, 等. 牛油果油的营养成分和功效研究进展[J]. *中国油脂*, 2022, 47(8): 90–96.
- [98] DAVID O, SUE C, JAMES S, et al. Influence of maturity and ripening on aroma volatiles and flavor in ‘Hass’ avocado [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2012, 71: 41–50.
- [99] RENDÓN A M, IBARRA L E, MÉNDEZ B A, et al. The avocado genome informs deep angiosperm phylogeny, highlights introgressive hybridization, and reveals pathogen-influenced gene space adaptation [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2019, 116(34): 17081–17089.
- [100] IGNACIA H, VIRGILIO U, CLAUDIA F, et al. Transcriptome and hormone analyses reveals differences in physiological age of ‘Hass’ avocado fruit [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2022, 185: 111806.
- [101] RIGHETTI P G, ESTEVE C, D'AMATO A, et al. A sarabande of tropical fruit proteomics: Avocado, banana, and mango [J]. *Proteomics*, 2015, 15(10): 1639–1645.
- [102] 杨凤, 刘灿灿, 邓贵明, 等. 香蕉营养品质与功能特性研究进展[J]. *广东农业科学*, 2022, 49(10): 146–154.
- [103] WANG Z, MIAO H X, LIU J H, et al. *Musa balbisiana* genome reveals subgenome evolution and functional divergence [J]. *Nature Plants*, 2019, 5(8): 810–821.
- [104] LI T T, YUN Z, WU Q X, et al. Combination of transcriptomic, proteomic, and metabolomic analysis reveals the ripening mechanism of banana pulp [J]. *Bio-molecules*, 2019, 9(10): 523.
- [105] ZHAO L, ZHANG B, HUANG H J, et al. Metabolomic and transcriptomic analyses provide insights into metabolic networks during cashew fruit development and ripening [J]. *Food Chemistry*, 2023, 404: 134765.
- [106] BICALHO B, PEREIRA A S, AQUINO N F, et al. Application of high-temperature gas chromatography-mass spectrometry to the investigation of glycosidically bound components related to cashew apple (*Anacardium occidentale* L. var. *Nanum*) volatiles [J]. *Journal of agricultural and food chemistry*, 2000, 48(4): 1167–1174.
- [107] SAVADI S, MURALIDHARA B M, GODWIN J, et al. De novo assembly and characterization of the draft genome of the cashew (*Anacardium occidentale* L.) [J]. *Scientific Reports*, 2022, 12(1): 18187.
- [108] CHEN S, DOWNS M L. Proteomic analysis of oil-roasted cashews using a customized allergen-focused protein database [J]. *Journal of Proteome Research*, 2022, 21(7): 1694–1706.
- [109] LI F P, WU B D, YAN L, et al. Metabolome and transcriptome profiling of *Theobroma cacao* provides insights into the molecular basis of pod color variation [J]. *Journal of Plant Research*, 2021, 134(6): 1323–1334.
- [110] COLONGES K, JIMENEZ J C, SALTOS A, et al. Integration of GWAS, metabolomics, and sensorial analyses to reveal novel metabolic pathways involved in cocoa fruity aroma GWAS of fruity aroma in *Theobroma cacao* [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2022, 171: 213–225.
- [111] ARGOUT X, SALSE J, AURY J M, et al. The genome of *Theobroma cacao* [J]. *Nature Genetics*, 2011, 43: 101–108.
- [112] SCOLLO E, NEVILLE D, ORUNA-CONCHA M J, et al. Characterization of the proteome of *Theobroma cacao* beans by Nano-UHPLC-ESI MS/MS [J]. *Proteomics*, 2018, 18: 3–4.
- [113] 苗玥, 谭超, 彭春秀, 等. 基于 UHPLC-QE-MS 代谢组学分析小粒种咖啡豆特征成分[J]. *中国食品学报*, 2022, 22(11): 355–367.
- [114] 张梦娇, 王蓓, 李妍, 等. 咖啡中的特征风味组分研究进展[J]. *食品研究与开发*, 2016, 37(16): 213–219.
- [115] ALEXIS D, STÉPHANIE B, MATHIEU R, et al. The coffee genome hub: a resource for coffee genomes [J]. *Nucleic Acids Research*, 2015, 43(6): 1028–1035.
- [116] CHENG B, FURTADO A, HENRY R J, et al. The coffee bean transcriptome explains the accumulation of the major bean components through ripening [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 11414.
- [117] LIVRAMENTO K G D, BORÉM F M, JOSÉ A C, et al. Proteomic analysis of coffee grains exposed to different drying process [J]. *Food Chemistry*, 2017, 221: 1874–1882.
- [118] WANG J, GUO D L, HAN D M, et al. A comprehensive insight into the metabolic landscape of fruit pulp, peel, and seed in two longan (*Dimocarpus longan* Lour.) varieties [J]. *International Journal of Food*

- [Properties](#), 2020, 23(1): 1527 – 1539.
- [119] 范妍, 尹金华, 李昕悦, 等. SPME/GC-MS 法分析不同龙眼品种果实中的香气成分[J]. 热带农业科学, 2014, 34(11): 89 – 93.
- [120] WANG J, LI J G, LI Z Y, et al. Genomic insights into longan evolution from a chromosome-level genome assembly and population genomics of longan accessions [J]. *Horticulture Research*, 2022, 9(2): 21.
- [121] YI D B, ZHANG H N, LAI B, et al. Integrative analysis of the coloring mechanism of red longan pericarp through metabolome and transcriptome analyses [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2021, 69(6): 1806 – 1815.
- [122] JUE D W, LIU L Q, SANG X L, et al. A comparative proteomic analysis provides insight into the molecular mechanism of bud break in longan [J]. *BMC Plant Biology*, 2022, 22(1): 486.
- [123] 吴启贤. 基于代谢组学的番木瓜果实后熟调控的机理解析[D]. 北京: 中国科学院大学, 2019.
- [124] 陈燕, 郑剑, 余江敏, 等. 番木瓜转录组学研究进展[J]. 中国果树, 2022(8): 1 – 5.
- [125] YUE J, VANBUREN R, LIU J, et al. SunUp and Sunset genomes revealed impact of particle bombardment mediated transformation and domestication history in papaya [J]. *Nature Genetics*, 2022, 54(5): 715 – 724.
- [126] JIANG B, OU S Y, XU L, et al. Comparative proteomic analysis provides novel insights into the regulation mechanism underlying papaya (*Carica papaya* L.) exocarp during fruit ripening process [J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1): 238.
- [127] 刘传和, 贺涵, 邵雪花, 等. 不同抗逆性菠萝品种的差异基因和差异代谢物分析[J]. 西北植物学报, 2022, 42(9): 1514 – 1522.
- [128] 刘胜辉, 孙伟生, 陆新华, 等. 6个菠萝品种成熟果实香气成分分析[J]. 热带作物学报, 2015, 36(6): 1179 – 1185.
- [129] CHEN L Y, VANBUREN R, PARIS M, et al. The *bracteatus* pineapple genome and domestication of clonally propagated crops [J]. *Nature Genetics*, 2019, 51(10): 1549 – 1558.
- [130] BOJÓRQUEZ-VELÁZQUEZ E, ELIZALDE-CONTERRAS J M, ZAMORA-BRISEÑO J A, et al. Efficient protein extraction protocols for NanoLC-MS/MS proteomics analysis of plant tissues with high proteolytic activity: a case study with pineapple pulp [J]. *Methods in Molecular Biology*, 2022, 2512: 281 – 290.
- [131] BOURGIS F, KILARU A, CAO X, et al. Comparative transcriptome and metabolite analysis of oil palm and date palm mesocarp that differ dramatically in carbon partitioning [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2011, 108(30): 12527 – 12532.
- [132] 李东霞, 徐中亮, 符海泉, 等. 不同椰枣种质资源果实糖酸组分和营养元素含量分析[J]. 西南农业学报, 2020, 33(7): 1566 – 1572.
- [133] GROS-BALTHAZARD M, FLOWERS J M, HAZZOURI K M, et al. The genomes of ancient date palms germinated from 2,000 y old seeds [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2021, 118(19): e2025337118.

Research progress of important tropical plants based on metabolomics

LAI Jun^{1,2}, ZHANG Yueran^{1,2}, ZHOU Haihong^{1,2}, WANG Shouchuang^{1,2},
SHEN Shuangqian^{1,2}, YANG Jun^{1,2}, LUO Jie^{1,2}

(1. Sanya Nanfan Research Institute of Hainan University / Hainan Yazhou Bay Seed Laboratory, Sanya, Hainan 572025, China; 2. College of Tropical Crops / Hainan Key Laboratory of Sustainable Utilization of Tropical Biological Resources, Hainan University, Haikou, Hainan 570228, China)

Abstract: Metabolomics is an emerging omics technology developed after genomics, transcriptomics and proteomics, and has shown its important role in plant research in recent years, and likewise the development of plant metabolomics has advanced the in-depth study of tropical plants. A review was made mainly of the development of plant metabolomics and its integrated application in important tropical crops (*Cocos nucifera* L., *Hevea brasiliensis*, *Elaeis guineensis* Jacq., *Manihot esculenta* Crantz) and medicinal plants (*Areca catechu* L., *Piper nigrum* L., *Cephalotaxus hainanensis* Li, *Amomum villosum* Lour.), and recent advances in research of tropical plants based on multi-omics technologies were also reviewed. An outlook for further research based on omics technologies was put forward to provide a reference for further research and exploitation of metabolic biology of tropical plants.

Keywords: tropical plant; GC-MS; LC-MS; metabolomics; multi-omics

(责任编辑:叶 静)