灯盏花不同生长时期类黄酮积累特征及适宜采收期评价

段璐媛[1,2,3],王娟[1,2],向春繁[1,2],梁艳丽[1,2],和四梅[1,2],赵艳[1,2,3]

(1.云南农业大学,云南省药用植物生物学重点实验室,西南中药材种质创新与利用国家地方联合工程研究中心,云南 昆明 650201;2.云南农业大学农学与生物技术学院,云南 昆明 650201;
3.云南特色植物提取实验室,云南 昆明 650106)

摘要:目的　探究灯盏花不同生长时期叶片类黄酮积累规律及合成相关基因表达关联,明确适宜采收期。**方法**　以灯盏花新叶展开期、成熟叶期和衰老起始叶期的叶片为材料,采用高效液相色谱测定灯盏乙素、芹菜素和山柰酚含量,并结合转录组测序,进行基因本体(GO)和京都基因与基因组百科全书(KEGG)富集分析,解析类黄酮生物合成相关基因的表达特征。**结果**　灯盏乙素含量在衰老起始叶期达到最高水平;山柰酚含量在成熟叶期最高;芹菜素含量在3个时期之间差异不显著。转录组分析共鉴定到差异表达基因5 334个,主要富集于次生代谢、苯丙烷及类黄酮等合成通路。还鉴定到14个类黄酮生物合成相关结构基因在不同生长时期表现出显著差异表达。**结论**　5月龄衰老起始叶期的叶片中灯盏乙素含量最高,类黄酮生物合成途径多个关键结构基因表达上调,且代谢物积累与基因表达趋势吻合,该时期为灯盏花适宜采收期。

关键词:灯盏花;类黄酮化合物;灯盏乙素;最佳采收期

中图分类号:R282.2　**文献标志码:**A　**文章编号:**2095-5375(2026)09-0990-07

doi:10.13506/j.cnki.jpr.2026.09.005

Accumulation characteristics of flavonoids and evaluation of optimal harvest time at different growth stages of *Erigeron breviscapus*

DUAN Luyuan[1,2,3], WANG Juan[1,2], XIANG Chunfan[1,2], LIANG Yanli[1,2], HE Simei[1,2], ZHAO Yan[1,2,3]

(1.Key Laboratory of Medicinal Plant Biology of Yunnan Province, National & Local Joint Engineering Research Center on Germplasms Innovation & Utilization of Chinese Medicinal Materials in Southwest China, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; 2.College of Agronomy & Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; 3.Yunnan Characteristic Plant Extraction Laboratory, Kunming 650106, China)

Abstract: Objective　To explore the accumulation pattern of flavonoids and the expression correlation of biosynthesis-related genes in leaves of *Erigeron breviscapus* at different growth stages, so as to confirm its optimal harvesting period. **Methods**　Leaves of *E.breviscapus* at three stages (new leaf expansion stage, mature leaf stage and initial leaf senescence stage) were used as materials. High-performance liquid chromatography (HPLC) was used to detect the contents of scutellarin, apigenin and kaempferol. Transcriptome sequencing was performed followed by GO and KEGG enrichment analyses to characterize the expression profiles of flavonoid biosynthesis-related genes. **Results**　Scutellarin content peaked at the initial leaf senescence stage; kaempferol content was the highest at the mature leaf stage; apigenin content showed no significant difference among the three stages. Transcriptome analysis identified a total of 5 334 differentially expressed genes (DEGs), which were mainly enriched in pathways of secondary metabolite biosynthesis, phenylpropanoid biosynthesis and flavonoid biosynthesis. Fourteen structural genes involved in flavonoid biosynthesis were found to be significantly differentially expressed across growth stages. **Conclusion**　Leaves at the initial leaf senescence stage (5 months old) had the

基金项目:云南省科技计划项目(No.202403AK140082);云南省"兴滇英才支持计划"青年人才项目(No.XDYC-QNRC-2022-0219);云南特色植物提取实验室自主研究项目基金(No.2022YKZY001)

作者简介:段璐媛,女,硕士生,研究方向:药用植物资源,E-mail:18530639128@163.com

通信作者:赵艳,女,博士,教授,博士生导师,研究方向:药用植物学,E-mail:zhaoyankm@126.com

highest scutellarin content, with multiple key structural genes in the flavonoid biosynthesis pathway upregulated. The metabolite accumulation trend was consistent with gene expression patterns. Therefore, the initial leaf senescence stage is the optimal harvesting period for *E. breviscapus*.

Key words: *Erigeron breviscapus*; Flavonoids; Scutellarin; Optimal harvesting period

灯盏花又名灯盏细辛，为菊科植物短葶飞蓬[*Erigeron breviscapus*(Vant.) Hand.-Mazz.]的干燥全草[1]，主产于我国西南地区，具有祛风除湿、舒筋活血等功效[2]，收录于《中国药典》。现代研究表明，灯盏花对心脑血管疾病及脑缺血损伤等具有较好的防治作用，其药理活性与所含黄酮类成分密切相关[3-4]。类黄酮广泛存在于植物体内，具有抗氧化、抗炎、抗病毒等多种生物活性[5-9]。其中，灯盏乙素(scutellarin)是灯盏花中含量最高的特征性成分，也是评价药材质量的重要指标[10-11]。灯盏花药材品质的形成在很大程度上取决于灯盏乙素等类黄酮化合物的积累水平。

灯盏花不同器官中活性成分的分布存在明显差异。朱发彦等[12]研究发现，总黄酮含量在根、茎、叶中的分布表现为叶>根>茎。李晓波等[13]对灯盏花不同部位灯盏乙素含量进行测定，结果表明叶片中的灯盏乙素含量高于其他器官。由此可见，叶片是灯盏花黄酮类成分积累的主要部位，也是药材产量和品质形成的重要基础。

植物次生代谢产物的积累不仅具有器官特异性，还随着植株发育进程不断变化。生长时期不同，代谢物含量及相关基因表达水平往往存在较大差异，进而影响药材品质和采收效果。已有研究对灯盏乙素生物合成途径及部分调控因子进行了报道[14]，但关于灯盏花叶片发育过程中类黄酮积累变化规律及其形成机制的研究相对较少。特别是灯盏乙素等主要黄酮成分的积累与合成途径关键基因表达之间的关系尚缺乏系统分析，这也给最佳采收期的确定带来一定困难。

为此，本研究选取灯盏花幼叶(YL，新叶展开半月)、成熟叶(CL，生长3个月且完全展开)和衰老起始叶(SL，生长5个月且叶尖开始黄化)为材料，测定灯盏乙素、芹菜素和山柰酚含量变化，并结合转录组测序和实时荧光定量PCR(RT-qPCR)分析类黄酮生物合成相关基因的表达特征，比较不同生长时期叶片中类黄酮积累及其对应的转录水平变化，为灯盏花适宜采收时期的确定和优质生产提供参考。

1 材料与方法

1.1 试剂 HiPure Plant RNA Mini Kit植物RNA提取试剂盒(广州美基生物科技有限公司，批号：R4165-02C)；HiScript Ⅲ RT SuperMix for qPCR试剂盒(南京诺唯赞生物科技股份有限公司，批号：R323-01)；Hieff UNICON Universal Blue qPCR SYBR Green Master Mix[翌圣生物科技(上海)股份有限公司，批号：H2520312]；甲醇(北京迈瑞达科技有限公司，批号：30695N)；磷酸[罗恩科技(北京)有限公司，批号：20250901]；0.22 μm有机相滤膜[范德(北京)生物科技有限责任公司，批号：S252603]；灯盏乙素(批号：BBP03864-26-10-16)、芹菜素(批号：BBP00357-24-07-02)、山柰酚(批号：BBP00243-24-09-29)对照品，纯度均为98%，购自云南西力生物技术股份有限公司；引物由北京擎科生物科技有限公司昆明分公司合成。

1.2 仪器 高效液相色谱仪(美国Agilent公司，型号：1260)；Agilent TC-C_{18}色谱柱(4.6 mm×250 mm，4 μm，美国Agilent公司)；超微量分光光度计(美国Thermo Fisher Scientific公司，型号：NanoDrop 2000)；StepOnePlus实时荧光定量PCR仪(美国Applied Biosystems公司，型号：A40425)；高通量测序平台(美国Illumina公司，型号：NovaSeq X Plus)；电热恒温鼓风干燥箱(上海一恒科学仪器有限公司，型号：DHG9000)；超声波清洗器(深圳福洋科技集团有限公司，型号：F050S)；高速冷冻离心机(美国Thermo Fisher Scientific公司，型号：41345770)；电子分析天平[梅特勒托利多仪器(瑞士)有限公司，型号：ME104]。

1.3 植物材料 试验材料为云南农业大学西南中药材种质创新与利用国家地方联合工程研究中心培育的灯盏花。根据叶片发育阶段，将样品分为幼叶(YL)、成熟叶(CL)和衰老起始叶(SL)3个时期。每个时期采集3个生物学重复，用于类黄酮成分测定、转录组测序及相关分析。

1.4 灯盏花中类黄酮含量的测定 选取长势一致、无病虫害的灯盏花植株，根据叶片发育状态分别采集幼叶(YL)、成熟叶(CL)和衰老起始叶(SL)。每个时期设置3个生物学重复，每个重复随机选取5株植株混合取样。叶片样品于55 ℃烘干后粉碎备用。称取样品粉末1.0 g，加入10 mL 80%甲醇溶液，超声提取45 min。提取液离心后取上清液，于室

温下挥干溶剂,残留物用甲醇复溶,经 0.22 μm 滤膜过滤后转入液相样品瓶。灯盏乙素、芹菜素和山柰酚标准品配制为 150 μg·mL^{-1}标准溶液。类黄酮成分含量测定参照《中国药典》2025 年版(一部)方法。采用高效液相色谱仪进行分析,流动相为 0.1%磷酸水溶液(A)-甲醇(B)(60∶40,V/V);检测波长 335 nm;流速 1.0 mL·min^{-1};柱温 25 ℃;进样量 10 μL。

1.5　灯盏花总 RNA 的提取　选取灯盏花不同生长时期的叶片(YL、CL 和 SL)作为试验材料,每个时期设置 3 个生物学重复。采集的新鲜叶片迅速置于液氮中冷冻保存。取适量叶片组织,在液氮条件下充分研磨成粉末,转移至 1.5 mL 离心管中提取 RNA。利用超微量分光光度计测定 RNA 浓度和纯度。提取获得的 RNA 样品保存于-80 ℃备用。

1.6　RNA-seq 和 DEGs 分析　RNA 样品经质量检测合格后,以 1 μg 总 RNA 为模板,采用 HiScript Ⅲ RT SuperMix for qPCR 试剂盒进行逆转录,在 20 μL 反应体系中合成第一链 cDNA。转录组文库构建及测序由广州基迪奥生物科技有限公司完成,采用 Illumina NovaSeq X Plus 平台进行高通量测序。基因表达水平以 FPKM(Fragments Per Kilobase of transcript per Million mapped reads)值进行标准化。以|$\log_2$FoldChange| > 2 且 P<0.05 作为差异表达基因(DEGs)的筛选标准。采用主成分分析(PCA)评价样本间重复性及整体表达差异;利用 TBtools(v2.096)绘制基因表达热图。差异表达基因的功能注释与富集分析基于基因本体(GO)和京都基因与基因组百科全书(KEGG)数据库进行,显著富集结果通过超几何分布检验获得。相关分析均在 Omicsmart 在线平台(https://www.omicsmart.com)完成。

1.7　灯盏乙素合成相关基因的 RT-qPCR 分析　选取 6 个 DEGs 进行 RT-qPCR 验证。以不同生长时期灯盏花叶片(YL、CL 和 SL)的 cDNA 为模板,引物采用 Primer3Plus(https://www.primer3plus.com/)设计(见表 1),并由北京擎科生物科技有限公司合成。RT-qPCR 反应体系总体积为 20 μL,包括 Hieff UNICON Universal Blue qPCR SYBR Green Master Mix 10 μL、cDNA 模板 1 μL、正向和反向引物各 0.4 μL、无 RNA 酶水补足至 20 μL。扩增在实时荧光定量 PCR 仪上进行,反应程序为:95 ℃ 30 s、95 ℃ 10 s、60 ℃ 20 s,共 40 个循环;95 ℃ 15 s、60 ℃ 1 min、95 ℃ 15 s 随后进行熔解曲线分析。每个样品设置 3 个生物学重复。基因相对表达量采用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 法计算,并利用 GraphPad Prism 9.5软件进行数据处理和作图。

表 1　引物序列信息

Tab.1　Information of primer sequences

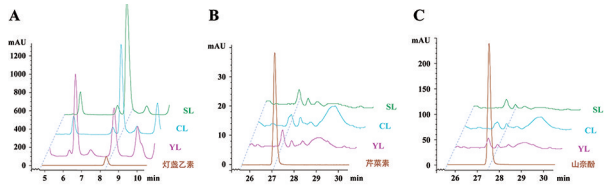
引物名称	引物序列(5′-3′)
ACT-F(内参)	CTTGGAATTGCAGAGGAAGAAGG
ACT-R(内参)	TATCGGCAATCATTCTCAGGCA
PAL-F	AGCCGAGTCATTAAAGGGTAGTC
PAL-R	AACCGGCTTCCTAAACTCCATC
C4H-F	GCAAGGAGTTGATGAAGATGGC
C4H-R	TTACTAGCTGCCCGAACCATATC
4CL-F	CATCCTTTTTCAGGTGAGACTGC
4CL-R	GTTTCGAAAGTGTCACCCTCAAC
CHS-F	TGGCCCTAATGATAGTCGTCTTG
CHS-R	TCAGTCGTCAAATCAGGGTCAG
F7GAT-F	CGTCGGGCAACATTGATATTACC
F7GAT-R	AGATCATGGCTACTGCTACTGC
F6H-F	TCCGTCTGACAAGTATCCGTTG
F6H-R	GGGAGCAGAAATTTTCCACGTC

1.8　统计分析　试验数据采用 Excel 2019、SPSS 26.0 统计软件进行统计分析,基因相对表达量按照 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 法计算[21]。不同处理间差异采用单因素方差分析(One-way ANOVA)检验,多重比较采用 Duncan 法。采用 Pearson 相关性分析评价类黄酮含量与相关结构基因表达水平之间的相关性。数据以平均值±标准差表示,P<0.05 为差异具有统计学意义。图表采用 TBtools(v2.096)和 GraphPad Prism 9.5软件绘制。

2　结果与分析

2.1　不同生长时期灯盏花叶片中的类黄酮化合物含量分析　采用高效液相色谱法测定灯盏花不同生长时期叶片(YL、CL、SL)中灯盏乙素、芹菜素和山柰酚的含量(见图 1)。结果表明,3 种类黄酮化合物在不同生长时期表现出不同的积累规律。灯盏乙素含量随叶片发育呈上升趋势,在 SL 中达到最高水平,高于 YL 和 CL(P<0.05)(见图 2G)。芹菜素含量在 3 个生长时期之间差异无统计学意义(见图 2H)。山柰酚含量则呈先升高后降低的变化趋势,在 CL 中达到最高值,高于 YL 和 SL(P<0.05)(见图 2I)。上述结果表明,不同类黄酮成分在灯盏花叶片发育过程中具有不同的积累模式,其中灯盏乙素主要积累于叶片衰老阶段,而山柰酚则在成熟叶阶段达到较高水平。

2.2　转录组分析及 DEGs 的筛选　对 YL、CL 和 SL 共 9 个样本进行 PCA(见图 3A)。结果显示,3 个时期的样本在 PC1 和 PC2 上明显分离,各生物学重复



A.灯盏乙素;B.芹菜素;C.山柰酚

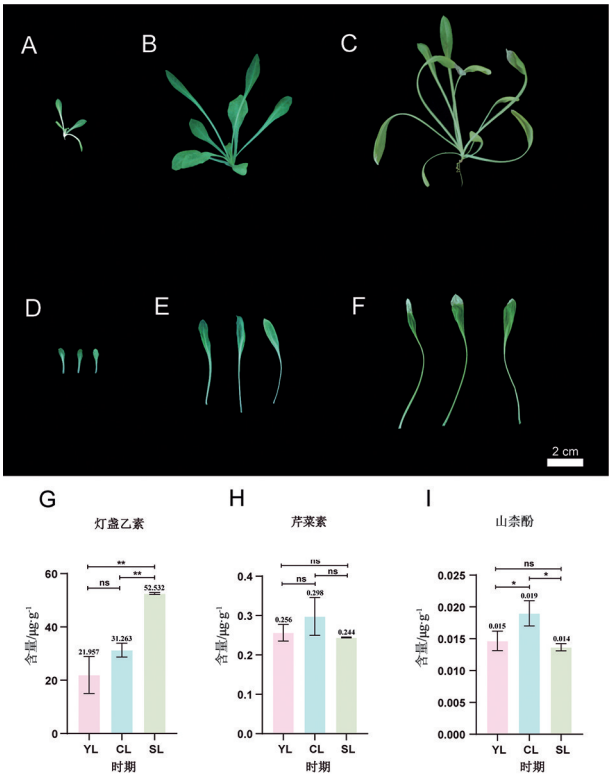
图 1 灯盏花不同生长时期叶片中主要类黄酮成分的 HPLC 色谱图

注:棕色曲线表示对应化合物标准品,粉色、蓝色和绿色曲线分别表示 YL、CL 和 SL 叶片样品。

A.Scutellarin;B.Apigenin;C.Kaempferol

Fig.1 HPLC chromatograms of major flavonoids in *E.breviscapus* leaves at different growth stages

Note:Brown curves represent the corresponding standards,whereas pink,blue,and green curves represent YL,CL,and SL leaf samples,respectively.



A~C.灯盏花不同生长时期(YL、CL 和 SL)植株形态;D~F.对应时期叶片形态(标尺=2 cm);G~I.YL、CL 和 SL 叶片中灯盏乙素、芹菜素和山柰酚含量

图 2 灯盏花不同生长时期叶片形态及类黄酮含量变化

注:ns 表示差异无统计学意义;*P<0.05,**P<0.01。

A~C.Representative phenotypes of *E.breviscapus* plants at the YL,CL,and SL stages;D~F.Leaf morphology at the corresponding stages(scale bar=2 cm);G~I.Contents of scutellarin,apigenin,and kaempferol in leaves at the YL,CL,and SL stages

Fig.2 Leaf morphology and flavonoid contents of *E.breviscapus* at different growth stages

Note:ns represents no statistically significant difference;*P<0.05,**P<0.01.

聚集良好。PC1 和 PC2 的方差贡献率分别为 71.8% 和 15.2%,累计解释总变异的87.0%。进一步对样本间相关性进行分析(见图 3B),结果表明,各生物学重复之间的 Pearson 相关系数均大于 0.875,且组内相关性高于组间相关性,表明样本重复性较好。

对不同生长时期叶片转录组进行两两比较,共鉴定 DEGs 5 334 个,其中上调表达1 954个(36.63%),下调表达 3 380 个(63.37%)(见表 2)。在 CL-vs-SL 比较组中,共鉴定 DEGs 913 个,其中上调 386 个,下调 527 个(见图 3C);在 YL-vs-CL 比较组中,共鉴定 DEGs 1 586个,其中上调 582 个,下调1 004个(见图 3D);在 YL-vs-SL 比较组中,共鉴定 DEGs 2 835 个,其中上调 986 个,下调 1 849 个(见图 3E)。相关统计结果见表 2。维恩图分析结果显示(见图 3F),3 个比较组共有 99 个共同 DEGs。

表 2 不同比较组 DEGs 数量统计

Tab.2 Numbers of DEGs identified in different comparison groups

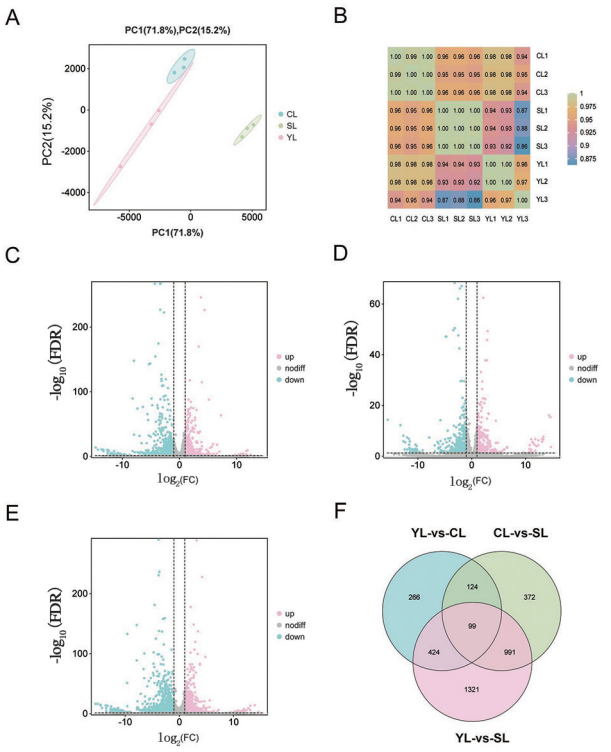
比较组	总数	上调	下调
CL-vs-SL	913	386	527
YL-vs-CL	1 586	582	1 004
YL-vs-SL	2 835	986	1 849

2.3 GO、KEGG 富集分析

2.3.1 GO 富集分析 对不同生长时期灯盏花叶片的 DEGs 进行 GO 富集分析(图 4A~C)。结果表明,3 个比较组的 DEGs 均被注释到生物学过程、细胞组分和分子功能 3 个 GO 功能类别。在细胞组分分类中,DEGs 主要富集于细胞解剖实体、含蛋白质复合物和病毒粒子成分等条目;在生物学过程分类中,主要富集于细胞过程、代谢过程、生物调节和刺激响应等条目;在分子功能分类中,主要富集于催化活性、结合和转运体活性等条目。

进一步分析发现,CL-vs-SL 比较组(见图 4A)显著富集于 UDP-糖基转移酶活性;YL-vs-CL 比较组(见图 4B)显著富集于氧化还原酶活性;YL-vs-SL 比较组(见图 4C)则主要富集于催化活性、蛋白激酶活性以及作用于配对供体的氧化还原酶活性。

2.3.2 KEGG 富集分析 为分析不同生长时期灯盏花叶片 DEGs 所涉及的代谢通路,对 DEGs 进行了 KEGG 富集分析,并选取显著富集的前 20 条通路绘制气泡图(见图 4D~F)。结果显示,3 个比较组均显著富集于次级代谢物生物合成和代谢途径等通路。在 CL-vs-SL 比较组中(见图 4D),类黄酮生物合成通路的富集程度最高,同时苯丙烷类生物合成和植物激素信号转导通路也显著富集。在 YL-vs-



A.PCA 得分图;B.样本间 Pearson 相关性热图;C~E.DEGs 火山图(C.CL-vs-SL;D.YL-vs-CL;E.YL-vs-SL);F.维恩图

图 3 转录组样本相关性分析及 DEGs 鉴定

注:红色表示上调基因(up),蓝色表示下调基因(down),灰色表示差异不显著基因(nodiff)。

A.PCA score plot; B.Pearson correlation heatmap among samples; C~E. Volcano plots of differentially expressed genes(DEGs) in CL-vs-SL(C),YL-vs-CL(D),and YL-vs-SL(E).F.Venn diagram

Fig.3 Sample correlation analysis and identification of DEGs in the transcriptome

Note: Red, up-regulated genes; Blue, down-regulated genes; Gray, non-significant genes.

CL 比较组中(见图 4E),代谢途径和植物激素信号转导通路富集较为显著,苯丙烷类生物合成通路的富集程度高于类黄酮生物合成通路。在 YL-vs-SL 比较组中(见图 4F),类黄酮生物合成、苯丙烷类生物合成、次级代谢物生物合成及物质转运相关通路均显著富集。

2.4 类黄酮合成路径差异基因表达分析 基于 KEGG 注释结果,对灯盏花不同生长时期叶片中类黄酮生物合成通路相关 DEGs 进行分析,共鉴定到 14 个结构基因(见图 5),包括 2 个苯丙氨酸解氨酶(*PAL*)、3 个肉桂酸-4-羟化酶(*C4H*)、2 个 4-香豆酸辅酶 A 连接酶(*4CL*)、1 个查耳酮合酶(*CHS*)、3 个类黄酮-7-*O*-葡萄糖醛酸转移酶(*F7GAT*)和 3 个黄酮醇 6-羟化酶(*F6H*)。表达模式分析结果显示,大多数 *PAL*、*C4H*、*4CL*、*F7GAT* 和 *F6H* 基因在 SL 时期表达量较高,而 *CHS* 在 CL 时期表达量最高。为验证转录组数据的可靠性,选取上述 6 类结构基因进行 RT-qPCR 分析。结果表明,RT-qPCR 检测结果与 RNA-seq 数据变化趋势一致,验证了转录组分析结果的可靠性。结合类黄酮含量变化结果发现,*PAL*、*C4H*、*4CL*、*F7GAT* 和 *F6H* 等基因的表达变化趋势与灯盏乙素积累趋势基本一致。

3 讨论

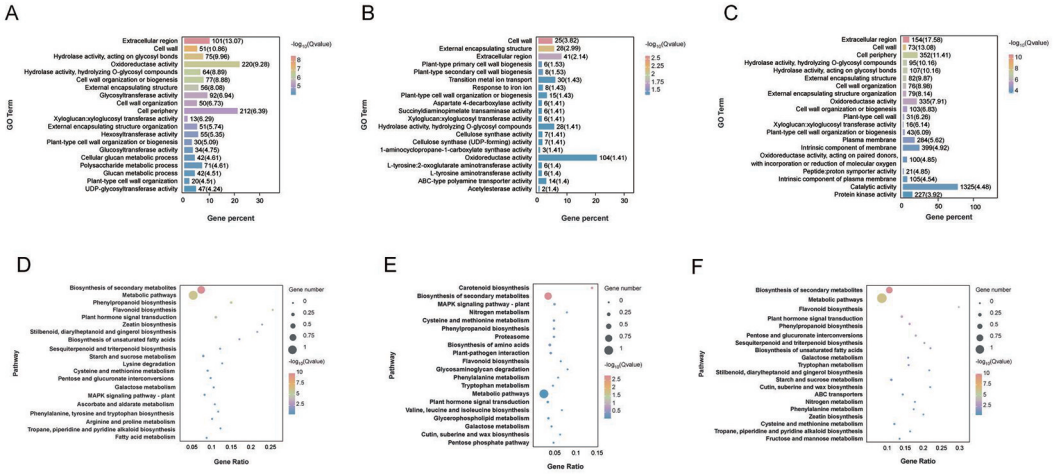
药用植物在不同生长阶段的生理活动存在明显差异,进而影响次生代谢产物的合成与积累,因此采收时期是影响药材质量的重要因素[15-16]。本研究结合 HPLC 和转录组测序分析了灯盏花叶片不同生长时期类黄酮成分的积累规律及其相关基因表达变化。结果表明,灯盏乙素、山柰酚和芹菜素在不同发育阶段表现出不同的积累特征。

灯盏乙素含量随叶片发育逐渐升高,并在 SL 时期达到最高水平。这一现象与柑橘等植物中老叶类黄酮含量增加的报道相一致[17-19]。已有研究表明,叶片衰老过程中次生代谢产物积累增加,可能与代谢途径调整及防御物质合成增强有关[20-24]。本研究中,类黄酮生物合成和 UDP-糖基转移酶相关通路显著富集,同时 *F7GAT* 等关键基因在 SL 时期表达量较高,与灯盏乙素含量变化趋势一致,说明叶片衰老阶段可能有利于灯盏乙素的积累。

山柰酚在 CL 时期含量最高,与纪德佳等[25]关于艾叶的研究结果一致。山柰酚具有较强的抗氧化和紫外防护作用[26],其在成熟叶中的较高积累可能与维持叶片正常生理功能有关。此外,YL-vs-CL 比较组中氧化还原酶活性显著富集,也表明成熟叶阶段活跃的氧化还原代谢过程可能与山柰酚积累存在一定联系。与灯盏乙素和山柰酚不同,芹菜素在 3 个生长时期之间变化不明显。类似现象也见于黄芩等药用植物[27],说明芹菜素含量受叶片发育阶段的影响相对较小。综合类黄酮含量测定结果和相关基因表达分析结果,SL 时期灯盏乙素积累水平最高,因此从提高灯盏乙素含量的角度考虑,SL 时期可作为灯盏花叶片采收的适宜时期。

结合转录组分析和类黄酮含量测定结果发现,灯盏花叶片发育过程中类黄酮代谢呈现明显的阶段性变化。共鉴定到 14 个类黄酮生物合成相关结构基因,其中 *PAL*、*C4H*、*4CL*、*F7GAT* 和 *F6H* 在 SL 时期表达量较高,其变化趋势与灯盏乙素积累规律基本一致。*CHS* 在 CL 时期表达量最高,与山柰酚在成熟叶中的较高积累相对应[25];而芹菜素含量在不

同生长时期变化较小,其相关基因表达也相对稳定[27]。这些结果表明,不同类黄酮成分在灯盏花叶片发育过程中具有不同的调控模式。综合类黄酮含量变化和相关结构基因表达结果,SL 时期灯盏乙素含量达到最高水平,同时类黄酮生物合成途径多个关键基因表达上调。因此,从提高灯盏乙素积累和药材品质的角度考虑,5 月龄叶片(SL)可作为灯盏花的适宜采收时期。



A~C.GO 富集分析结果[CL-vs-SL(A)、YL-vs-CL(B)和 YL-vs-SL(C)];D~F.KEGG 通路富集分析结果[CL-vs-SL(D)、YL-vs-CL(E)和 YL-vs-SL(F)]

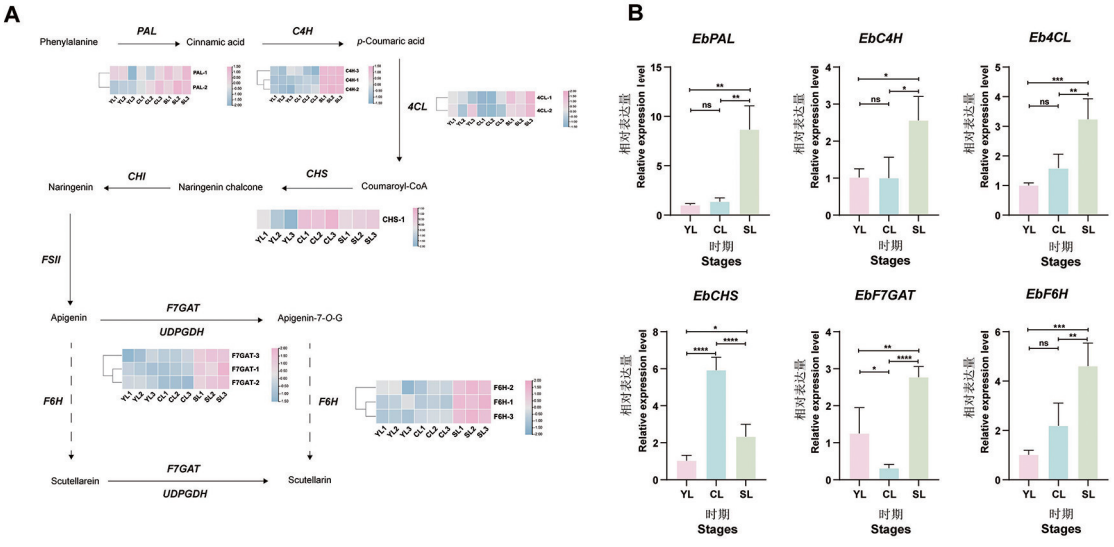
图 4 DEGs 的 GO 和 KEGG 富集分析

注:在 KEGG 气泡图中,横坐标表示 Gene Ratio,纵坐标表示 Pathway,气泡大小表示富集基因数目,颜色表示-$\log_{10}$(Q-value)。

A~C.GO enrichment analysis of DEGs in CL-vs-SL(A), YL-vs-CL(B), and YL-vs-SL(C); D~F.KEGG pathway enrichment analysis of DEGs in CL-vs-SL(D), YL-vs-CL(E), and YL-vs-SL(F)

Fig.4 GO and KEGG enrichment analyses of DEGs

Note: In the KEGG bubble plots, the X-axis represents the Gene Ratio, the Y-axis represents the Pathway, bubble size indicates the number of enriched genes, and color represents -$\log_{10}$(Q-value).



A.类黄酮生物合成途径关键结构基因(*PAL-1*、*PAL-2*、*C4H-1*、*C4H-2*、*C4H-3*、*4CL-1*、*4CL-2*、*CHS-1*、*F7GAT-1*、*F7GAT-2*、*F7GAT-3*、*F6H-1*、*F6H-2*、*F6H-3*)在 YL、CL 和 SL 中的表达热图;B.6 个类黄酮生物合成途径关键结构基因的 RT-qPCR 验证结果

图 5 类黄酮生物合成途径相关 DEGs 的表达分析

A.Heatmap showing the expression profiles of key structural genes involved in flavonoid biosynthesis(*PAL-1*, *PAL-2*, *C4H-1*, *C4H-2*, *C4H-3*, *4CL-1*, *4CL-2*, *CHS-1*, *F7GAT-1*, *F7GAT-2*, *F7GAT-3*, *F6H-1*, *F6H-2*, *F6H-3*) in YL, CL, and SL; B.RT-qPCR validation of six key structural genes involved in flavonoid biosynthesis

Fig.5 Expression analysis of DEGs involved in flavonoid biosynthesis in *E.breviscapus*

4　结论

本研究结合类黄酮含量测定和转录组分析，比较了灯盏花不同生长时期叶片中活性成分积累及相关基因表达特征。结果表明，5 月龄叶片（SL）中灯盏乙素含量最高，同时类黄酮生物合成途径多个关键结构基因表达上调，说明 SL 时期更有利于灯盏乙素的积累。综合代谢物含量和基因表达结果，SL 时期可作为灯盏花叶片的适宜采收时期，为灯盏花优质生产和采收管理提供参考。此外，本研究共鉴定到 14 个类黄酮生物合成相关结构基因，其中 *PAL*、*C4H*、*4CL*、*F7GAT* 和 *F6H* 等基因在 SL 时期表达量较高，其表达变化与灯盏乙素积累趋势基本一致。上述基因可作为后续开展功能研究和品质改良的重要候选基因资源。

参考文献：

[1] 国家药典委员会.中华人民共和国药典 2025 年版（一部）[S].北京：中国医药科技出版社，2025.

[2] 杨生超，张雪峰，李黎，等.灯盏花种质资源灯盏乙素和咖啡酸酯含量[J].中国中药杂志，2009，34(2)：239-240.

[3] Zhao Y，Zhang G，Tang Q，et al.*EbMYBP1*，a R2R3-MYB transcription factor，promotes flavonoid biosynthesis in *Erigeron breviscapus* [J]. Front Plant Sci，2022(13)：946827.

[4] 葛文秀，罗云，谢学恒，等.灯盏花乙素药理作用机制研究进展[J].中国实验方剂学杂志，2020，26(22)：193-200.

[5] 陈春刚，韩芬霞.生物类黄酮的研究与应用综述[J].安徽农业科学，2006，34(13)：2949-2951.

[6] Kumar S，Pandey A K.Chemistry and biological activities of flavonoids：an overview [J]. Sci World J，2013(2013)：162750.

[7] Bendich A，Wilson T.Flavonoids and nutritional health in older adults：the state of the science[J].J Nutr Gerontol Geriatr，2012，31(3)：173-175.

[8] Hackman R M，Poalgruto J A，Zhu Q Y，et al.Flavanols：digestion，absorption and bioactivity[J].Phytochem Rev，2008(7)：195-208.

[9] Hollman P C H，Geelen A，Krohour D.Dietary flavonol intake may lower stroke risk in men and women[J].J Nutr，2010(140)：600-604.

[10] 李丽，唐和蔚，仝武军.灯盏花的研究进展及临床应用[J].中国疗养医学，2011，20(9)：817-818.

[11] 方所艳，朱琴，杨云会，等.灯盏花叶片数调控基因磷酸蛋白酶 1 的克隆与功能分析[J].西南农业学报，2024，37(6)：1212-1219.

[12] 朱发彦，杨生超，任春琼，等.灯盏花营养器官解剖结构及其总黄酮分布[J].西部林业科学，2015，44(4)：110-114.

[13] 李晓波，汪瑞波，沈勇，等.HPLC 测定灯盏花不同部位绿原酸、灯盏乙素、3，5-二咖啡酰奎宁酸和 4，5-二咖啡酰奎宁酸含量[J].中国中药杂志，2013，38(14)：2237-2240.

[14] 向春繁，高青青，袁成晓，等.灯盏花 NAC 转录因子家族的鉴定及生物信息学分析[J/OL].分子植物育种，1-17[2026-03-24].https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20240704.1132.002.

[15] 王树梅，德格吉日呼，何祥，等.蒙药材蓝盆花不同采收期的木樨草素含量动态变化研究[J].中国民族医药杂志，2023，29(6)：34-36.

[16] 杨艳芳，朱艳平，张炳武，等.不同采收时间鹅不食草中 2 种倍半萜内酯的含量测定[J].时珍国医国药，2014，25(5)：1209-1211.

[17] 程慧林，孙建城，吴群，等.高效液相色谱法测定不同柑橘品种新老叶类黄酮含量[J].安徽农业科学，2022，50(7)：184-187.

[18] 张玉，吴慧明，王伟，等.不同品种柑橘果皮中类黄酮含量及其采后变化[J].食品科学，2010，31(6)：202-204.

[19] 李利改，席万鹏，张元梅，等.中国特有柑橘属植物基本类型不同组织类黄酮含量分析[J].中国农业科学，2013，46(22)：4753-4762.

[20] Wang L，Chen M，Lam P Y，et al.Multifaceted roles of flavonoids mediating plant-microbe interactions [J].Microbiome，2022，10(1)：233-233.

[21] Muhlemann J K，Younts T L B，Muday G K.Flavonols control pollen tube growth and integrity by regulating ROS homeostasis during high-temperature stress [J].Proceed Nat Acad Sci U S A，2018，115(47)：11188-11197.

[22] Vicente V P，Carlos O，Aurelio G C，et al.Root exudates：from plant to rhizosphere and beyond[J].Plant Cell Rep，2020，39(1)：3-17.

[23] Jacoby P，Chen L，Jacoby M，et al.Recent advances in the role of plant metabolites in shaping the root microbiome [J].F1000Research，2020(9)：151.

[24] Xiang Q，Rathinasabapathi B.Differential tolerance to heat stress of young leaves compared to mature leaves of whole plants relate to differential transcriptomes involved in metabolic adaptations to stress [J]. AoB Plants，2022，14(4)：24.

[25] 纪德佳，苏慧，刘少雄，等.黎川县艾叶不同采收期总黄酮及山柰酚、异泽兰黄素的测定[J].山东化工，2024，53(24)：118-120.

[26] 张雅雯，邵东燕，师俊玲，等.山柰酚生物功能研究进展[J].生命科学，2017，29(4)：400-405.

[27] 黄建萍，夏泽冰，井亚江，等.基于“辨状论质”理论分析不同采收期黄芩外观性状与内在质量的相关性[J].中草药，2024，55(10)：3487-3496.

（收稿日期：2026-03-30）