

# 菥蓂的资源开发利用与脂质代谢工程改良研究进展

李蓉, 曹梦, 李妍逸, 陈吉丽, 张红林, 朱耀顺, 刘娟, 刘涛, 徐笑宇

(云南农业大学农学与生物技术学院/云南农业大学对外合作交流处, 昆明, 650201)

**摘要:** 菥蓂 (*Thlaspi arvense* L.) 属十字花科菥蓂属, 是一种兼具药食同源功效的草本植物, 生态适应能力强, 种子富含油脂, 具备丰富的资源开发利用价值。国外一些发达国家研究菥蓂较早, 已将其有效应用于农业生产循环中, 例如作为越冬覆盖作物改良土壤的可耕性、制备生物柴油和补充油料生产等。相比之下, 我国对菥蓂的系统研究和产业开发还较为薄弱, 用途多集中于传统的中药材领域, 而且常被视为杂草。随着现代生命科学研究技术的不断进步, 菥蓂的诸多优势得以被发掘, 对菥蓂开展生物技术育种改良已成为可能, 其中利用代谢工程手段改良菥蓂的脂质特性以制备新型植物油甚至异源生产高价值脂肪酸 (e. g. 神经酸等) 将潜力巨大, 是菥蓂最具前景的开发方向之一。本文综述并展望了近年来国内外在菥蓂的资源开发利用和脂质代谢工程改良研究等方面的报道, 以期为菥蓂在我国的基础和推广应用研究提供有用信息。

**关键词:** 菥蓂; 资源开发利用; 脂质; 代谢工程

## Research Progress of Resource Development and Lipid Metabolism Engineering Improvement on Pennycress

LI rong, CAO meng, LI yanyi, CHEN jili, ZHANG honglin, ZHU Yaoshun, LIU Juan, LIU tao, XU Xiaoyu

(Yunnan Agricultural University College of Agronomy & Biotechnology/Yunnan Agricultural University International Cooperation and Exchange Department,

Kunming, 650201)

**Abstract:** Pennycress (*Thlaspi arvense* L.), which belongs to the *Thlaspi* genus of the *Cruciferae* family, is a dual-role herb plant with both medical and food usages. Pennycress has strong ecological adaptability and abundant oil in the seed, with great values on the resource development and utilization. In some developed countries where pennycress was studied earlier, it has been efficiently used in agricultural production cycle, such as serving as a winter cover crop to improve soil plowability, biodiesel preparation and supplement oil production. In contrast, the study and industrial development of pennycress in China remain rather limited. It is mostly used in the field of the traditional Chinese herbal medicine, and it's often viewed as a weed. With the rapid progress in the modern life science research technology, advantages of pennycress have been increasingly explored. The breeding of pennycress via biotechnology has become possible. In this respect, metabolic engineering of the pennycress lipid property in order to develop novel vegetable oil, or

收稿日期: 2023-10-09

修回日期:

网络出版日期:

第一作者研究方向为菥蓂种质资源评价与利用, E-mail:2253726104@qq.com; 曹梦为共同第一作者

通信作者: 徐笑宇, 研究方向为植物脂质代谢工程, E-mail:1431740754@qq.com

刘涛, 研究方向为作物种质发掘和品质创新改良, Email:52133490@qq.com

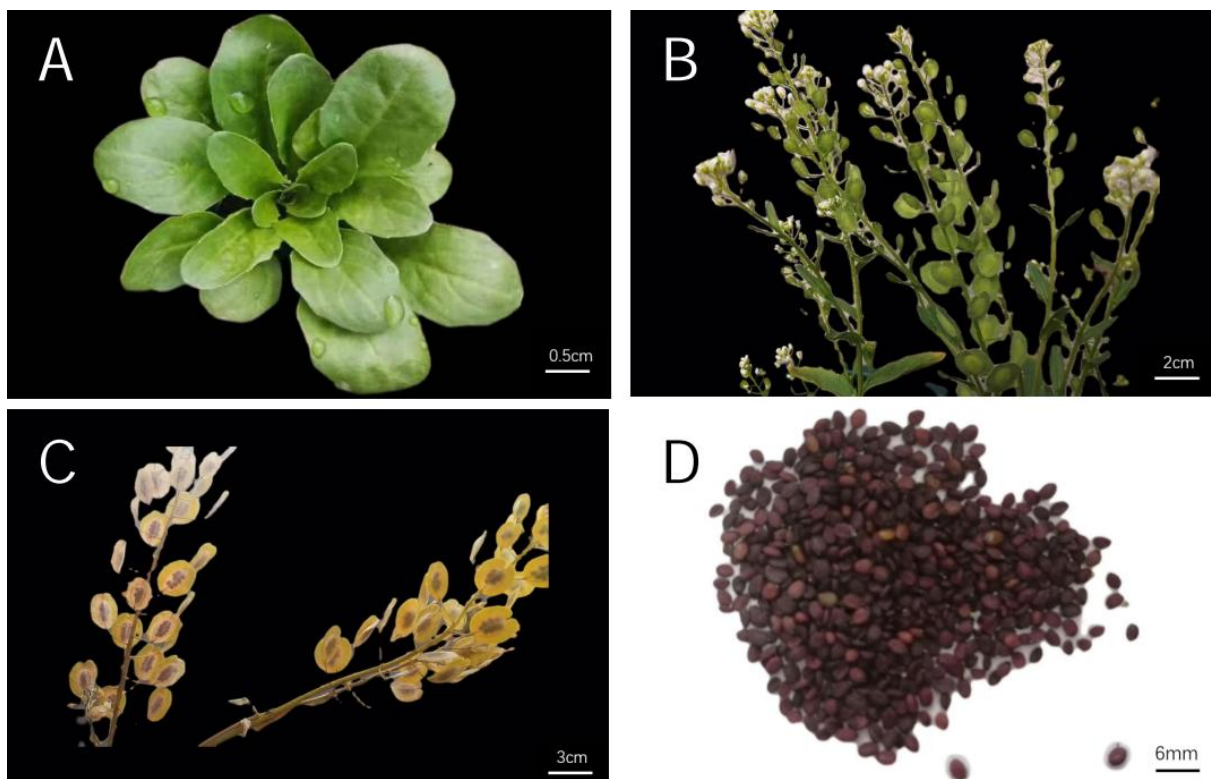
基金项目: 云南省农业基础研究联合专项面上项目 (202301BD070001-198); 云南省基础研究专项青年项目 (202201AU070186); 云南省科学技术协会海智计划工作站项目; 云南省兴滇英才产业创新人才项目; 云南省作物生产与智慧农业重点实验室开放基金课题一般项目 (2022ZHNY06)

Foundation projects: General Project of The Joint Program On Fundamental Agricultural Study of Yunnan Province (202301BD070001-198); Youth Project of The Fundamental Research Program of Yunnan Province (202201AU070186); Service Center for Overseas Professionals Project of Yunnan Association for Science and Technology; Xingdian Talent Industrial Innovation Project of Yunnan Province; Normal Project of the Key Laboratory for Crop Production and Smart Agriculture of Yunnan Province (2022ZHNY06)

even heterologously produce high-value fatty acid (e.g. nervonic acid etc.) has thus shown great potential. This paper summarized and prospected the recent progresses of the development and utilization, as well as the lipid metabolic engineering improvement, aiming to provide useful information for the fundamental, popularization and application research of pennycress in China.

**Key words:** pennycress; resource development and utilization; lipid; metabolic engineering

菥蓂 (*Thlaspi arvense* L.) 属十字花科菥蓂属, 是一种一年生的药食同源草本植物<sup>[1]</sup>, 在我国民间俗称败酱草、遏蓝菜等, 生长周期通常为 150~160d, 植株形态表现为基生叶、总状花序顶生、短角果倒卵形, 种子呈黑褐色细小椭圆形 (图 1)。菥蓂的全草和嫩苗皆可食用或入药, 因含有芥子油苷、黑芥子苷和多种多糖和多酚类黄酮化合物在中医临床上被认为具有清肝明目、和中利湿、解毒消肿的功效<sup>[2]</sup>。同时, 菥蓂的种子还富含油脂 (27%~39%), 可用于制作肥皂和润滑油, 被视为制备高品质生物柴油的优势候选原料<sup>[3]</sup>。



A: 幼苗期 (80~90d); B: 结果期 (23~30d); C: 成熟期 (22~29d); D: 收获期种子 (1~8d)

A: Seedling period (80~90 days); B: Fruiting period (23~30 days); C: Maturing period (22~29 days); D: Harvested seeds (1~8 days)

图 1 菥蓂植株的生长形态

Fig.1 Growth morphology of the pennycress plant

菥蓂在全球具有丰富的种质资源分布, 生态适应性强, 耐寒能力出色, 能够广泛生长于不同的地域和生境下<sup>[4]</sup>, 但由于一定程度上受传统杂草观念的影响, 菥蓂的产业应用与研究开发力度在我国还较为薄弱<sup>[5]</sup>, 目前主要集中于中成药制品的生产方面, 例如藏药十三味菥蓂丸等<sup>[6]</sup>。相比之下, 在部分发达国家, 菥蓂已被作为一种专用型的特色经济作物开发使用, 例如经人工驯化改良后的菥蓂现已成为美国中部温带地区的

主要越冬覆盖作物<sup>[7]</sup>，既能够有效保持土壤养分和调节瘠薄土地的可耕性，又可作为新型植物油和畜牧饲料的补充开发备选，平均每公顷蒜薹种子可提取出 790~840 公升的油脂和约 1.5 吨的油粕，产业潜力巨大<sup>[8]</sup>。

近年来，蒜薹的植物资源开发利用价值在基础研究的推动下越来越受到各方重视，国外研究已开始利用代谢工程（Metabolic Engineering）等现代基因改造技术对蒜薹进行定向的生产品质改良，例如通过改善蒜薹种子油脂中的脂肪酸构成以提高其功能特性和附加值。本文综述并展望了近年来针对蒜薹在资源开发利用和脂质代谢工程改良等方面的报道，以期对蒜薹的产业应用研究提供参考。蒜薹虽然属于小众化的植物生产资料，但具备种植季节不与主粮作物冲突、环境耐受性强等多种生产优势<sup>[9]</sup>，对保障粮油安全、促进现代农业生产的多样化发展具有积极意义。

## 1 蒜薹的资源开发利用

蒜薹的药食两用兼高抗逆特性为其带来了丰富的资源开发利用价值。《神农本草经》将蒜薹记载为第四十二味药，“味辛，微温。主明目，目痛泪出；除痹；补五脏，益精光。久服轻身不老。”蒜薹的药用功效由此可见，因此一直都是制备传统藏、蒙、朝鲜等民族药材的关键原料<sup>[1]</sup>。于金英等<sup>[10]</sup>研究了蒜薹活性提取物对黄嘌呤致小鼠高尿酸模型的作用，发现剂量为 2.5 g/kg 的水提液能够显著降低小鼠体内尿酸的合成，抗痛风效果明显，通过液质联用分析共鉴定出 10 个芥子油苷类成分、15 个黄酮类成分和 11 个有机酸类成分，反映出蒜薹化学成分复杂，具有广泛的生物活性。进一步研究指出，蒜薹还具有抗炎、抗氧化<sup>[11]</sup>、抗肿瘤、抗抑郁等多种功效<sup>[12]</sup>，但大多都还停留在临床观察阶段，尚未有深入的机理分析报道<sup>[1]</sup>。许晓燕等<sup>[13]</sup>初步探索了蒜薹子乙醇提取物对动物神经细胞的作用，发现其能够通过多个途径有效抑制 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 所致的细胞内活性氧水平升高和线粒体膜电位下降，进而减少细胞凋亡的发生和细胞氧化损伤，因此在神经细胞氧化保护方面具有较好的应用前景，可作为一种治疗神经性疾病的新型药物来源。

除了药用之外，蒜薹的食用价值也是其传统资源利用的重要体现。蒜薹在我国南方一直是特色的蔬菜补充，例如在上海嘉定地区，蒜薹的嫩叶经腌制后能够长期保存，别名“南翔罗汉菜”，营养价值丰富，口感爽脆，备受当地居民的欢迎。在江浙一带，当地人自明代以来就流行吃“苦斋”，其实就是俗称为白花败酱草的蒜薹，由于蒜薹中含有三萜皂苷、内酯、香豆素、生物碱等次生代谢成分<sup>[14]</sup>，故食用时具有苦味，但保健效果甚佳，客家人的谚语“苦斋花香，常吃身体硬邦邦；苦斋叶苦，常吃好比人参补”即来源于此。在川藏地区，蒜薹被称为“红军菜”，是一种经济实用的战备救荒植物资源，在革命时期发挥了重要的口粮补充作用。

显然，现阶段我国对蒜薹的资源开发利用研究总体上还多偏向于化学成分分析和药用活性检测，但目前已有部分研究开始逐步探索蒜薹在农业生产和生态中的应用。李娜娜等<sup>[15]</sup>利用水培法研究了蒜薹在不同生长时期下对不同浓度 NaCl 的胁迫响应，发现蒜薹在 50~100 mmol/L 的高盐浓度下依然具有极强的生长

耐受性，作为提高盐碱土地生产利用效率的候选植物资源开发潜力巨大。杨柳青等<sup>[16]</sup>研究了菥蓂作为伴生植物对新疆干旱地区农田生态系统的影响，指出菥蓂的生长发育能够受到农田中作物生物量组织腐解后释放的化感物质影响，合理种植利用将可有效调节农田的物种多样性和生态稳定性。还有研究者发现菥蓂具有重金属富集作用，可广泛适用于对受重金属污染农田和土地的生态修复<sup>[17]</sup>，同时在植被稀少的早春季节，菥蓂还能够为景观提供必要的生态系统服务，例如减少土壤侵蚀和养分浸出、抑制春季杂草、作为昆虫栖息地和传粉媒介的早期食物来源等<sup>[18]</sup>。

国外的大量研究更指出，菥蓂种子的高油脂含量将能够为生物柴油和植物油产业带来了新的发展机遇，是一种适用性较强的油料植物资源，进入工业和食用油市场的可行性极高<sup>[19][20]</sup>。由于能够在越冬期生长，菥蓂的季节性生产可极大丰富油脂来源<sup>[21]</sup>，同时还不会干扰正常的农作，作为接力双季种植系统中的覆盖作物不仅可以生产在经济上可行的终端产品，如直接提取油脂后用于工业用油或生物柴油制备<sup>[3]</sup>，或经深加工处理后补充食用型植物油的生产<sup>[21]</sup>，同时还能提供农业生态循环中所需的其他环境服务。当前，现代农业的密集化管理使许多田间物种变得越来越稀有，因而导致农业生态系统生物多样性下降<sup>[22]</sup>，长远来看这其实不利于农业的综合发展，种植兼具药食价值且种子油脂含量丰富的菥蓂将可能有助于调节农业生态平衡，同时带来额外的社会和经济效益。综上，增强菥蓂的资源开发利用对农业经济增长和可持续绿色发展具有十分积极的意义。

## 2 菥蓂的基因组学研究

基因组学研究是使用高通量DNA测序和生物信息学等技术来系统组装和分析特定物种的整体基因组结构和功能的方法，能够揭示物种基因的结构组成，发现基因的位置并注释其功能<sup>[23]</sup>，以及探索物种的进化历程<sup>[24]</sup>，对作物育种驯化改良和产业开发应用意义重大<sup>[25]</sup>。因此，对菥蓂开展基因组学层面的研究将能够为其资源开发利用提供重要的支撑线索。

Dorn等<sup>[26]</sup>首次绘制了菥蓂的基因组草图，利用产自美国明尼苏达州的冬作一年生野生菥蓂群体MN106为材料，揭示了菥蓂的基因组大小为539 Mb，总共包含7条染色体（ $2n=14$ ），属于典型的自交二倍体结构。通过使用Illumina和PacBio平台混合测序，共获得了47 Gb大小的DNA测序读数，MAKER管道分析确定到27390个可预测的蛋白质编码基因，经与拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）的基因组比较后发现，几乎所有这些可预测到的肽段都与拟南芥蛋白质具有显著的序列相似性。在此基础上，又继续与其他十字花科芸薹属物种的基因组进行了比较，结果显示菥蓂在涉及硫代葡萄糖苷生物合成、代谢和运输途径上具有更高的序列保守性，这将有助于绘制更加精细的菥蓂空间基因组图谱，而且通过借助已从芸薹属物种基础研究中获得的知识将能够更高效地识别菥蓂中涉及遗传发育、初生和次生代谢等的关键基因靶点。此外，基因组研究还证实了菥蓂在进化中与盐芥（*Eutrema salsugineum*）关系密切，经历了与拟南芥类似的全基因组复制

过程，这与盐芥和拟南芥之间的基因组比较一致<sup>[27]</sup>。同时一个重要的结论是，即使在混合的自然种群中，菥蓂的自交繁殖模式也能够使单个植物保持高度纯合的状态，这无疑对菥蓂的驯化和遗传改良具有突破性的意义。

McGinn 等<sup>[4]</sup>进一步通过 Illumina HiSeq 2500 平台，借助已绘制的菥蓂基因组草图，对命名为 Spring 32-10 的菥蓂自交系材料的纯化基因组 DNA 开展了第二代测序分析，发现菥蓂与拟南芥的直系同源基因之间大多都存在一对一的对应关系，其中大约有 86% 的比例能够通过拟南芥基因组直接注释到，表明二者在进化上同源水平较高，这为菥蓂的基因操作研究提供了十分有利的依据。Nunn 等<sup>[28]</sup>根据上述研究结果，对 MN106 野生菥蓂群体中的一个变种进行了染色体水平上的基因组组装改进，并利用重新注释后的基因组来分析比较由 MN106 系统选育得到的新品系 MN108 和 Spring 32-10 之间的基因结构差异，结合对 40 份野生菥蓂材料的重测序数据，从非编码 RNA、假基因和转座元件的角度对菥蓂种群中出现的全基因组遗传变异提出了新的见解，强调了其中存在的组织特异性表达和甲基化模式，这与 Geng 等<sup>[29]</sup>之前的研究结论类似。

目前，美国明尼苏达大学的马克斯实验室已将菥蓂的全基因组信息公布 (<https://pennycress.umn.edu>)，并持续在更新中，为菥蓂物种的系统发育和分子改良研究提供了高分辨率的可靠工具。作为一种自交二倍体，菥蓂生命周期短，易于遗传操作，因此在基础研究领域将会是遗传学和表观遗传学上的一个优异模式物种<sup>[30]</sup>。高质量的菥蓂参考基因组不仅有助于更好地理解十字花科植物的生理学和进化史，而且还能辅助后续针对菥蓂物种的遗传改良，例如优异功能基因挖掘鉴定、高效稳定的遗传转化平台建立、转基因和加速人工驯化进程等，同时也能对菥蓂的实验室和田间试验提供准确的参考信息。

### 3 菥蓂的生态适应性研究

菥蓂是一种生态适应能力极强的植物，能够在海拔近 4.5 千米的范围内生长存活<sup>[29]</sup>。孙帅<sup>[31]</sup>研究了西藏地区不同群落结构下菥蓂的形态、生理和光合特性，发现在高光照强度和低土壤水分条件下菥蓂依然能够保持正常的生长发育，而水分增加则会降低种群密度，反映出菥蓂的高抗旱性是其生态适应能力的必要条件<sup>[32]</sup>。袁祯<sup>[33]</sup>研究了菥蓂种子响应外界变化的萌发特性，结果显示在不同化学激素和环境条件的刺激下，菥蓂种子的萌发效率和后期生长中生物量的积累及农艺性状形成等均会受显著影响，指出菥蓂对环境多样化的应答机制是保障自身生存和繁育的关键。常娜<sup>[34]</sup>对早花型菥蓂进行了三代的盐胁迫处理，发现非生物胁迫能够诱导菥蓂产生 DNA 甲基化变异水平升高并保留短期的表观遗传记忆，可能是菥蓂适应不同环境的遗传基础。Geng 等<sup>[35]</sup>进一步通过高通量测序技术分析了两个高海拔和两个低海拔菥蓂种群的共 40 份个体的基因组差异，结合花期、种子休眠、泛素化过程、DNA 修复等一系列具体性状分析，系统阐明了菥蓂适应海拔梯度环境差异的分子调控机制，证实了表观遗传变异是菥蓂能够快速适应自然选择和不同类型生态条件的核心。

来源	脂肪酸组成												总脂质
	C16:0	C16:1	C18:0	C18:1	C18:2	C18:3	C20:0	C20:1	C20:2	C22:0	C22:1	Others	含量
Sources													Total lipid content
浙江	2.19±	0.55±	0.08±	1.41±	5.06±	2.35±	0.31±	17.02	3.08±	0.33±	64.96±	2.65±	6.85±
Zhejiang	0.14 <sup>b</sup>	0.01 <sup>b</sup>	0.06 <sup>c</sup>	0.15 <sup>c</sup>	0.14 <sup>c</sup>	0.05 <sup>c</sup>	0.02 <sup>c</sup>	±0.04 <sup>b</sup>	0.62 <sup>c</sup>	0.04 <sup>d</sup>	1.12 <sup>b</sup>	0.51 <sup>b</sup>	1.66 <sup>d</sup>
广东	2.03±	0.62±	0.21±	2.47±	5.42±	2.50±	0.46±	17.11	3.03±	0.74±	63.21±	2.20±	8.32±
Guangdong	0.03 <sup>c</sup>	0.16 <sup>c</sup>	0.15 <sup>c</sup>	1.45 <sup>c</sup>	0.12 <sup>b</sup>	0.13 <sup>b</sup>	0.31 <sup>b</sup>	±0.36 <sup>b</sup>	0.09 <sup>c</sup>	0.54 <sup>b</sup>	2.08 <sup>c</sup>	0.15 <sup>c</sup>	0.14 <sup>c</sup>
吉林	2.36±	0.49±	0.14±	1.56±	5.38±	2.46±	0.73±	17.12	2.94±	0.55±	63.35±	2.92±	8.19±
Jilin	0.35 <sup>b</sup>	0.01 <sup>c</sup>	0.04 <sup>b</sup>	0.21 <sup>c</sup>	0.17 <sup>b</sup>	0.09 <sup>b</sup>	0.67 <sup>c</sup>	±0.07 <sup>b</sup>	0.07 <sup>c</sup>	0.21 <sup>c</sup>	1.80 <sup>c</sup>	0.56 <sup>c</sup>	0.54 <sup>c</sup>
福建	2.54±	0.55±	0.14±	1.68±	5.03±	3.31±	0.26±	15.69	3.35±	0.74±	64.47±	2.25±	10.14±
Fujian	0.17 <sup>b</sup>	0.17 <sup>b</sup>	0.07 <sup>b</sup>	0.30 <sup>c</sup>	0.92 <sup>c</sup>	0.49 <sup>b</sup>	0.46 <sup>d</sup>	±2.49 <sup>c</sup>	0.13 <sup>c</sup>	0.21 <sup>b</sup>	3.83 <sup>b</sup>	0.37 <sup>c</sup>	2.33 <sup>a</sup>

黄志慧等<sup>[36]</sup>用不同强度的 UV-B 辐射增补处理了 2 个月龄的菥蓂幼苗,分析了相关生理特性和次生代谢产物的变化,发现菥蓂能够通过提高植株中总黄酮、总酚、可溶性蛋白和可溶性糖的积累,以及叶绿素含量、超氧化物歧化酶(SOD)等抗逆相关酶的活性来有效抵御紫外胁迫的影响,因而表现出较其他植物物种更强的生存能力。超强的生态适应性也因此成为菥蓂具有“杂草”特征的主要因素,但这并不影响菥蓂资源的开发利用,由于菥蓂种子的休眠期较长,通过合理的遗传改良可有助于去除其杂草性<sup>[37]</sup>。Chopra 等<sup>[38]</sup>利用基因诱变技术创制了菥蓂的突变体库,结合高通量表型筛选和比较基因组分析等手段,鉴定出了一批具备早花早熟、落粒性降低等对生产具有重要现实意义的突变体,从遗传水平上直接改良了菥蓂的生长发育机制,同时还能够作为野生植物的遗传学和表观遗传学研究模型,为菥蓂良种优种的选育和生产应用提供了重要借鉴。

#### 4 菥蓂种子的脂质特征

菥蓂的脂质主要合成积累于种子中<sup>[39]</sup>。下表展现了由本文作者搜集到的 8 份来自我国不同地区菥蓂种子的总脂质含量和脂肪酸组成。通过气相色谱技术分析,各菥蓂材料的总脂质含量差异较显著,其中福建的最高(10.14 mg/g)、山东的最低(6.21 mg/g),但在脂肪酸构成上基本一致,共有 11 种植物中长链脂肪酸能够被检测到,链长分布在 16~22 个碳原子之间(表 1)。其中,以芥酸(二十二碳-13-烯酸, C22:1<sup>Δ9</sup>)为代表的长链单不饱和脂肪酸占据了 60%以上的比例,这与过去的研究报道一致,表明不饱和脂肪酸是菥蓂种子脂质的主要组分,但脂质的含量在一定程度上受到遗传来源的影响<sup>[8]</sup>。

表 1 8 份来自我国不同地区菥蓂种子的脂肪酸组成和总脂质含量

Table 1 Fatty acid composition and total lipid content 8 pennycress seeds from different regions of China

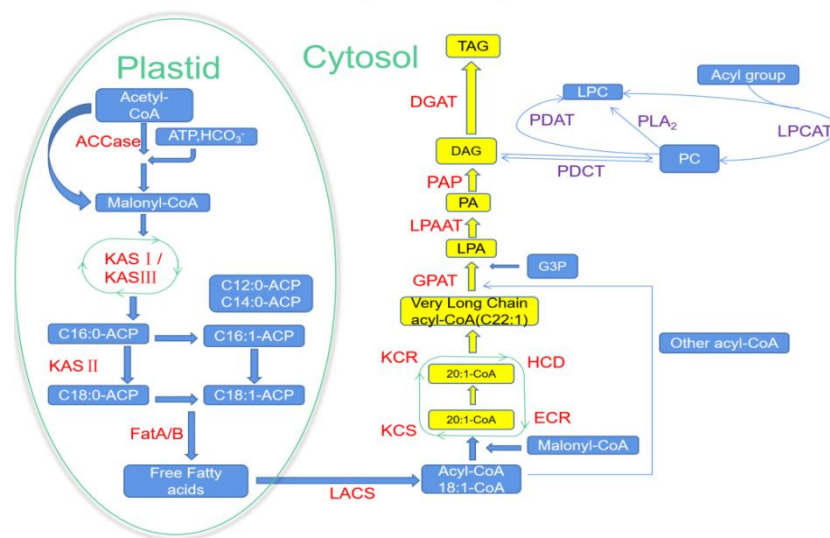


安徽	1.76±	0.51±	0.16±	1.91±	5.71±	2.63±	0.36±	17.28	3.02±	0.57±	63.80±	2.29±	7.86±
Anhui	0.60 <sup>d</sup>	0.02 <sup>b</sup>	0.02 <sup>b</sup>	0.22 <sup>b</sup>	0.15 <sup>a</sup>	0.05 <sup>b</sup>	0.03 <sup>c</sup>	±0.10 <sup>a</sup>	0.13 <sup>c</sup>	0.01 <sup>c</sup>	0.23 <sup>c</sup>	0.67 <sup>c</sup>	1.32 <sup>c</sup>
山东	2.99±	0.48±	0.21±	2.15±	5.97±	2.44±	0.46±	16.97	2.82±	0.67±	63.09±	1.76±	6.21±
Shandong	0.25 <sup>a</sup>	0.01 <sup>c</sup>	0.01 <sup>a</sup>	0.27 <sup>b</sup>	0.18 <sup>a</sup>	0.02 <sup>c</sup>	0.05 <sup>b</sup>	±0.07 <sup>b</sup>	0.02 <sup>d</sup>	0.24 <sup>b</sup>	0.22 <sup>c</sup>	0.13 <sup>d</sup>	2.33 <sup>d</sup>
江苏	1.92±	0.28±	0.05±	1.26±	4.81±	2.20±	0.65±	15.85	2.94±	4.40±	67.47±	2.18±	8.78±
Jiangsu	0.17 <sup>c</sup>	0.17 <sup>d</sup>	0.07 <sup>d</sup>	0.30 <sup>c</sup>	0.92 <sup>d</sup>	0.49 <sup>d</sup>	0.46 <sup>a</sup>	±2.49 <sup>c</sup>	0.13 <sup>d</sup>	0.21 <sup>a</sup>	3.83 <sup>b</sup>	0.37 <sup>c</sup>	0.68 <sup>b</sup>
甘肃	1.64±	0.40±	0.09±	0.98±	4.49±	2.12±	0.40±	13.82	3.20±	0.46±	70.13±	2.29±	9.22±
Gansu	0.14 <sup>d</sup>	0.01 <sup>c</sup>	0.06 <sup>c</sup>	0.15 <sup>d</sup>	0.14 <sup>d</sup>	0.05 <sup>d</sup>	0.02 <sup>c</sup>	±0.04 <sup>d</sup>	0.62 <sup>b</sup>	0.04 <sup>d</sup>	1.12 <sup>c</sup>	0.51 <sup>c</sup>	1.32 <sup>b</sup>

Others 表示 C16-C22 脂肪酸以外的其他脂肪酸比例总和，字母不同表示各材料在同一种脂肪酸类别和总脂质含量下差异显著 ( $P < 0.05$ )。

Others represent the sum of other fatty acids besides the C16-C22 fatty acids, different letters under the same fatty acid category and total lipid content of each material are statistically significantly different ( $P < 0.05$ ).

蒜薹种子的脂质类别构成主要包括甘油三酯 (triacylglycerol, TAG)、磷脂和部分甾醇类物质，以 TAG 居多，这与其他十字花科油料植物相似<sup>[40]</sup>。芥酸作为蒜薹脂质中的主要脂肪酸成分，能够以甘油酯芥酸的形式被稳定储存于 TAG 分子内<sup>[41]</sup>，其生物合成主要依赖于质体中的脂肪酸从头合成和内质网中的酰基依赖途径开展 (图 2)<sup>[42]</sup>。芥酸在轻工业和生物燃油产业中已被广泛应用<sup>[43]</sup>，可作铸钢、航天、航海等工业的高级润滑油和塑料工业的填充物、金属热处理的淬火油等，因此蒜薹油脂的工业价值早已得到了认可<sup>[44]</sup>。然而从食用的角度，研究表明过高的芥酸摄入对人体健康易产生多种不良影响<sup>[45]</sup>，会引起心肌纤维化病变<sup>[46]</sup>、体重增加缓慢、发育不全以及生殖力降低等症<sup>[47]</sup>，因此改良蒜薹种子油中的脂肪酸构成，将可有效提高其作为食用型植物油的开发价值。



Plastid, 质体; Acetyl-CoA, 乙酰辅酶 A; ACCase (acetyl-CoA carboxylase), 乙酰辅酶 A 羧化酶; Malonyl-CoA, 丙二酰辅酶 A; KAS (3-ketoacyl-CoA synthase), 3-酮脂酰-ACP 合酶; FatA/B (FAs by acyl-ACP thioesterases), 酰基-ACP 硫酯酶; Free Fatty acids, 游离脂肪酸; Cytosol, 细胞质; LACS

(long-chain acyl-CoA synthase), 长链酰基辅酶 A 合酶; KCS (3-ketoacyl-ACP synthase), 3-酮脂酰辅酶 A 合酶; KCR (3-ketoacyl-CoA reductase), 3-

酮脂酰辅酶 A 还原酶; HCD (3-hydroxyacyl-CoA dehydratase), 3-羟酰辅酶 A 脱水酶; ECR (*trans*-2,3-enoyl-CoA reductase), 反式-2,3-烯酰辅酶 A 还原酶; Very Long Chain acyl-CoA (C22:1), 芥酸酰基流复合体; G3P (glycerol-3-phosphate), 3-磷酸甘油; GPAT (glycerol-3-phosphate acyltransferase), 3-磷酸甘油酰基转移酶; LPA (lysophospholipids), 溶血磷脂; LPAAT (lysophosphatidic acid acyltransferase), 溶血磷脂酰基转移酶; PA (phosphatidic acid), 磷脂酸; PAP (phosphatidic acid phosphorylase), 磷脂酸磷酸化酶; DAG (diacylglycerol), 二酰基甘油; DGAT (diacylglycerol acyltransferase), 二酰基甘油酰基转移酶; TAG, 三酰基甘油; PDAT (phospholipid diacylglycerol acyltransferase), 磷脂二酰基甘油酰基转移酶; PC (phosphatidylcholine), 磷脂酰胆碱; LPC (lysophosphatidylcholine), 溶血磷脂酰胆碱; PDCT (phosphatidylcholine diacylglycerol cholinephosphotransferase), 磷脂酰胆碱二酰基甘油磷酸胆碱转移酶; LPCAT (Lysophosphatidylcholine acyltransferase), 溶血磷脂酰胆碱酰基转移酶; PLA2 (phospholipase A2), 磷脂酶 A2; Acyl group, 酰基。

图 2 植物中芥酸 (C22:1) 在 TAG 内的富集过程

Fig.2 Enrichment of erucic acid (C22:1) in TAG within plants

## 5 苜蓿的脂质代谢工程改良

植物油是重要的农业商品，全球人口的过快增长导致了植物油消费的显著增加<sup>[48]</sup>，预计全球对植物油的总需求量将在 2050 年翻倍，因此探索新型的植物油生产来源对弥补未来可能的植物油短缺变得愈发重要<sup>[49]</sup>。TAG 是植物油的主要成分，其在植物中的生产效率及富集的脂肪酸类型对植物油的品质和用途影响巨大<sup>[50]</sup>

Claver 等<sup>[51]</sup>研究发现苜蓿的 WRI1 (WRINKLED1) 转录因子是调控种子油脂生物合成的关键，*TaWRI1* 在种子发育早期阶段就显现出的高表达特性使苜蓿种子能够快速富集 TAG，而与之协同表达的 *TaFAE1* (fatty acid elongase 1, 脂肪酸延长酶 1 型) 基因则是苜蓿高芥酸特性形成的主要因素。Johnston 等<sup>[52]</sup>对高含油量和低含油量的苜蓿种子进行了转录组和代谢组比较，发现高油种子中因蛋白质泛素化系统改变而引起的细胞过程增强是促进高含油量苜蓿种子有效生产 TAG 的重要因素之一，可作为未来进一步改良苜蓿甚至其他同源十字花科油料作物中种子含油量的新型代谢靶点。类似地，Navarrete 等<sup>[53]</sup>也在苜蓿中发现了一组特殊的候选蛋白质编码基因，其中 7 个与脂质代谢高度相关，在正选择压力下显示出了对苜蓿种子 TAG 合成积累的较大促进作用，为苜蓿的植物油生产育种改良和基因组优化研究提供了重要的分子依据。

在苜蓿的脂肪酸改良上，McGinn 等<sup>[4]</sup>利用 CRISPR-Cas9 基因编辑技术特异突变下调了 *TaFAE1* 在苜蓿种子中的表达，使芥酸的含量显著降低至 2% 以下，达到了与菜籽油相当的品质。Jarvis 等<sup>[8]</sup>利用相同的技术改良了苜蓿脂质中的油酸 (顺式十八碳-9-烯酸, C18:1<sup>Δ9</sup>) 含量，通过同时敲除调控油酸生物合成的 *FAD2* (fatty acid desaturase, 脂肪酸去饱和酶 1 型) 和 *ROD1* (reduced oleate desaturation1, 油酸还原酶 1 型) 基因，油酸从 12% 提高到了 90%，同时芥酸从 35% 降到了将近 0%。作为一种人体必需的 Omega-9 类单不饱和脂肪酸，油酸具备高抗氧化、耐高温油炸和久储等多种优异特性，提高其在整体脂质中的占比能够更好地改良苜蓿油脂的应用附加值<sup>[54]</sup>。综上代表性研究成功实现了在分子层面上对苜蓿脂质代谢调控机制的精准解析与改良，反映出苜蓿的脂质代谢工程已具备较高的可行性，而且应用创新潜力巨大。

## 6 苜蓿脂质代谢改良的潜在新方向



蒜薹基础研究的不断充实为快捷多样地利用分子手段提高其应用和经济价值奠定了良好基础，有效促进了蒜薹的资源开发利用。结合蒜薹的脂质特征，神经酸（二十四碳-顺-15-烯酸，C24:1<sup>A15c</sup>）将极有可能成为蒜薹脂质代谢改良的新方向之一。

神经酸是动物脑苷脂的关键组分，最初在鲨鱼脑组织中被发现<sup>[55]</sup>，研究认为神经酸具有治疗和预防神经损伤、修复脑细胞再生、缓解阿尔茨海默氏病、帕金森病等多种功效，对人类神经性疾病的预防和医疗极为有益<sup>[56]</sup>。目前神经酸的生物合成机制已得以明晰，主要是由 KCS 基因催化芥酸在其碳链上进一步增加两个碳原子后合成，随后同芥酸一样能够被整合到 TAG 分子内稳定储存<sup>[57]</sup>。然而，由于神经酸多来源于深海动物的脂肪组织，在陆生植物中相对稀有，仅被发现于少部分木本油料植物如蒜头果（*Malania oleifera*）和元宝枫（*Acer truncatum*）的果实中<sup>[58]</sup>，因此天然的动物和植物源神经酸常受生产周期和开发成本等因素的限制，市场价格高昂<sup>[59]</sup>。若能够利用蒜薹种子中原本就含有的高芥酸底物开展神经酸的异源合成，将有利于扩大神经酸的可持续生产来源。

此外，蒜薹与其他十字花科大宗油料作物如油菜（*Brassica napus*）、亚麻荠（*Camelina sativa*）等在进化上具有较高的同源性<sup>[60]</sup>，但这些作物却无法自发合成类似芥酸这样的极长链脂肪酸<sup>[61]</sup>，因此蒜薹在这一方面将还能够提供分子设计育种层面上的借鉴，例如通过对蒜薹中调控极长链脂肪酸代谢的分子路径开展深刻解析，克隆得到其中的关键功能基因进行融合表达研究<sup>[62]</sup>，成功应用于相关大宗油料作物中将可实现兼具高经济和健康价值的极长链脂肪酸的低成本规模化生产，譬如神经酸、EPA（二十碳五烯酸，C20:5n3）和 DHA（二十二碳六烯酸，C22:6n6）等<sup>[63]</sup>。这将有助于提高食用型植物油的生产效益，同时对大健康产业和农业现代化的创新发展具有积极的促进作用。

## 7 总结与展望

全球生物多样性在过去半个世纪中锐减明显<sup>[64]</sup>，由于气候和生态的恶化，可耕作土地资源日益减少，严重影响着人类命运共同体的发展<sup>[65]</sup>。在这一背景下，加快加强对植物资源的多样化开发利用意义重大<sup>[66]</sup>。蒜薹在我国一直是传统中医药产业的组成部分，如今，基础研究的快速进步使蒜薹的诸多优势得以被更好地认识，这一从前不起眼的“杂草”越来越受到关注。对蒜薹开展更为精准的人工育种驯化和生产农艺性状的定向改良将是未来蒜薹研究和应用的核心<sup>[67]</sup>，利用蒜薹自交结实、二倍体、基因组小等优势将有助于其高质量快速开发目标的实现。

我国对蒜薹的总体研究起步较晚，虽然国内具有丰富的种质资源储备，但目前重视程度还不够高，研究人数也较少，这无疑限制了我国蒜薹产业的突破。国外对蒜薹的研究早在上个世纪 90 年代初期就已开展，持续至今已建立起了较为系统的产学研应用体系<sup>[68]</sup>，就此我国还尚需进一步提升蒜薹在农业研究和生产中的地位，综合兼顾其作为传统中药材和新型油料作物的战略性开发价值，使蒜薹更加有效地融入进农业生

产循环中。随着现代生命科学研究技术的不断成熟，未来对菥蓂的基础和应用研究也将从药用和脂质利用层面拓展到更为多样的领域，让这一植物资源发挥出更丰富的用途。

## 参考文献

- [1] 刘静果, 张宝山, 张玉红, 郑宝江. 中草药菥蓂的研究现状及展望. 江苏农业科学, 2020, 48 (22) : 15-21
- Lu J G, Zhang B S, Zhang Y H, Zheng B J . Research status and prospect of *Thlaspi arvense* L . Jiangsu Agricultural Sciences, 2020, 48(22): 15-21
- [2] 李雪娇. 菥蓂提取物及8种黄酮成分的抗炎活性研究. 南宁: 广西大学, 2020
- Li X J. Study on anti-inflammatory activity of *Thlaspi arvense* L. extract and 8 flavonoids . Nanning: Guangxi University, 2020
- [3] Federica Zanetti, Terry A. Isbell, Russ W. Gesch, Roque L. Evangelista, Efthymia Alexopoulou, Bryan Moser, Andrea Monti, Turning a burden into an opportunity: Pennycress (*Thlaspi arvense* L.) a new oilseed crop for biofuel production, Biomass and Bioenergy, Volume 130, 2019, 105354, ISSN 0961-9534
- [4] McGinn M, Phippen W B, Chopra R, Bansal S, Jarvis B A, Phippen M E, Dorn K M, Esfahanian M, Nazareus T J, Cahoon Edgar B, Durrett T P, Marks M D, Sedbrook J C. Molecular tools enabling pennycress (*Thlaspi arvense*) as a model plant and oilseed cash cover crop. Plant biotechnology journal, 2019, 17(4): 776-788
- [5] 赵茹. 绿色化学理念下菥蓂草资源的多级利用研究. 哈尔滨: 东北林业大学, 2021
- Zhao R. Research on multi-level utilization of *Thlaspi arvense* L. resources based on green chemistry concept . Harbin: Northeast Forestry University, 2021
- [6] 次旦多吉, 巴桑卓嘎, 达娃卓玛. 十三味菥蓂丸质量标准的提升. 中成药, 2019, 41 (11) : 2748-2752
- Ci D D J, Ba S Z G, Da W Z M. The improvement of quality standard of thirteen kinds of herbs. Chinese Patent Medicine, 2019, 41(11): 2748-2752
- [7] Julija A. Cubins<sup>1</sup>, M. Scott Wells<sup>1</sup>, Katherine Frels, Matthew A. Ott, Frank Forcella, Gregg A. Johnson, Maninder K. Walia, Roger L. Becker, Russ W. Gesch. Management of pennycress as a winter annual cash cover crop. A review, Agronomy for Sustainable Development (2019) 39: 46
- [8] Jarvis B A, Romsdahl T B, McGinn M G, Nazareus T J., Cahoon E B., Chapman K D., Sedbrook J C. CRISPR/Cas9-induced fad2 and rod1 mutations stacked with fae1 confer high oleic acid seed oil in pennycress (*Thlaspi arvense* L.). Frontiers in plant science, 2021, 12: 652319
- [9] 刘戈宇, 柴团耀, 孙涛. 超富集植物遏蓝菜对重金属吸收、运输和累积的机制. 生物工程学报. 2010, 26 (05)
- Liu G Y, Cai T Y, Sun T. Heavy metal absorption, transportation and accumulation mechanisms in hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*. Journal of Bioengineering. 2010, 26(05)
- [10] 于金英. 复方菥蓂胶囊治疗痛风的药学研究. 成都: 成都中医药大学, 2015
- Yu J Y. Study on compound ximing capsule in the treatment of gou . Chengdu: Chengdu University of Traditional Chinese Medicine, 2015
- [11] 李雪娇, 刘洪, 王立升. 菥蓂提取物抗炎活性研究. 广西大学学报(自然科学版), 2022, 47(04): 1099-1103
- Li X J, Liu H, Wang L S. Study on the anti-inflammatory activity of extracts of *Thlaspi arvense* L. Journal of Guangxi University (Natural Science Edition), 2022, 47 (04): 1099-1103

- [12] 薛亚,张立超,胡薇, 贾婷婷, 朱剑敏, 朱为康, 朱海青.关于菥蓂的本草考证.上海中医药杂志,2023,57(10):48-53  
Xue Y,Zhang L C,Jia T T,Zhu J M,Zhu W K,Zhu H Q.Herbal textual research of *Thlaspi herba*. Shanghai Journal of Traditional Chinese Medicine, 2023,57 (10): 48-53
- [13] 许晓燕, 余梦瑶, 魏巍, 江南, 罗霞. 菥蓂子乙醇提取物对 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 诱导 PC12 细胞损伤的保护作用. 四川中医, 2016, 34(7) :58-61  
Xu X Y, Yu M Y, Wei W, Jian N,Luo X. Protective effect of *Thlaspi arvense* L.seed ethanol extract on damage PC12 cell induced by H2O2.Sichuan Traditional Chinese Medicine, 2016,34 (7): 58-61
- [14] 李英哲, 李佳东, 黄梦龙, 周明哲, 吴毅. 菥蓂配方颗粒特征图谱及含量测定研究. 中国药业, 2023, 32(06) :60-66.  
Li Y Z,Li J D,Huang M L,Zhou M Z,Wu T.Characteristic chromatograms and content determination of *Thlaspi herba* formula granules.China Pharmaceutical, 2023,32 (06): 60-66
- [15] 李娜娜. 外源NO对盐胁迫下菥蓂生理及次生代谢产物的影响. 哈尔滨: 东北林业大学, 2022  
Li N N. Effects of exogenous NO on the physiological and secondary metabolites of *Thlaspi arvense* L. under salt stress. Harbin: Northeast Forestry University, 2022
- [16] 杨柳青. 实苳葱与伴生植物协同和竞争关系. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2021  
Yang L Q. Synergistic and competitive relationships between *Allium galanthum* and associated plants. Urumqi : Xinjiang Agricultural University, 2021
- [17] 赵月婉. 镉胁迫条件下菥蓂的代内和跨代可塑性: 从形态、生理到基因表达的多层次响应.昆明: 云南大学,2022.  
Zhao Y W.Within-and Transgenerational plasticity under cadmium stress in *Thlaspi arvense*: multi-level responses of morphology, physiology, and gene expression. Kunming: Yunnan University, 2022.
- [18] Aritz Royo-Esnal, Jevgenija Necajeva, Joel Torra, Jordi Recasens, Russ W Gesch, Emergence of field pennycress (*Thlaspi arvense* L.): Comparison of two accessions and modelling, Industrial Crops and Products, Volume 66, 2015, Pages 161-169, ISSN 0926-6690
- [19] Jingguo L ,Zhiwen Z ,Shijie T , Ziyang Y; Yuhong Z; Baojiang Z . Ultrasound-assisted production of biodiesel from field pennycress (*Thlaspi arvense* L.) seeds: Process optimization and quality evaluation. Industrial Crops & Products,2023,203. [20] Terry A. Isbell, Roque Evangelista, Steve E. Glenn, Drew A. Devore, Bryan R. Moser, Steven C. Cermak, Serin Rao, Enrichment of erucic acid from pennycress (*Thlaspi arvense* L.) seed oil, Industrial Crops and Products, Volume 66, 2015, Pages 188-193, ISSN 0926-6690,
- [21] Kayla Altendorf, Terry Isbell, Donald L. Wyse, James A. Anderson, Significant variation for seed oil content, fatty acid profile, and seed weight in natural populations of field pennycress (*Thlaspi arvense* L.), Industrial Crops and Products, Volume 129, 2019, Pages 261-268, ISSN 0926-6690
- [22] 乔卫华,张宏斌,郑晓明,陈宝雄,陈彦清,李垚奎,程云连,张丽芳,方泐,孙玉芳,杨庆文.我国作物野生近缘植物保护工作近 20 年的成就与展望.植物遗传资源学报,2020,21(06):1329-1336  
Qiao W H,Zhang H B,Zheng X M,Chen B X,Chen Y Q,Li Y K,Cheng Y L,Zhang L F,Fang W,Sun Y F,Yang W Q.Achievements of the Conservation of Wild Relatives of Crops in the Past 20 Years and the Prospects in China.Journal of Plant Genetic Resources, 2020,21 (06): 1329-1336

- [23] 张学勇,郝晨阳,焦成智,李甜,毛龙,刘旭.种质资源学与基因组学相结合-破解基因发掘与育种利用的难题.植物遗传资源学报,2023,24(01):11-21  
Zhang X Y, Hao C Y, Jiao C Z, Li T, Mao L, Liu X. Integration of Germplasmics and Genomics: Bridging up Crop Gene Discovery and Breeding. Journal of Plant Genetic Resources, 2023, 24 (01): 11-21
- [24] Ol Seehausen, Roger K. Butlin, Irene Keller, Catherine E. Wagner, Janette W. Boughman, Paul A. Hohenlohe, Catherine L. Peichel, Glenn-Peter Saetre, Claudia Bank, Åke Brännström, Alan Brelsford, Chris S. Clarkson, Fabrice Eroukhmanoff, Jeffrey L. Feder, Martin C. Fischer, Andrew D. Foote, Paolo Franchini, Chris D. Jiggins, Felicity C. Jones, Anna K. Lindholm, Kay Lucek, Martine E. Maan, David A. Marques, Simon H. Martin, Blake Matthews, Joana I. Meier, Markus Möst, Michael W. Nachman, Etsuko Nonaka, Diana J. Rennison, Julia Schwarzer, Eric T. Watson, Anja M. Westram & Alex Widmer. Genomics and the origin of species. Zurich Open Repository and Archive, University of Zurich. 2014, 39 CH-8057 Zurich
- [25] 侯祥英, 崔运鹏, 刘娟. 深度学习在植物基因组学与作物育种中的应用现状与展望. 农业图书情报学报, 2022, 34 (8) : 4-18  
Hou X Y, Cui Y P, Liu J. Applications and prospect analysis of deep learning in plant genomics and crop breeding. Agricultural Library and Information Journal, 2022, 34 (8): 4-18
- [26] Dorn K M, Fankhauser J D, Wyse D L, Marks M D. A draft genome of field pennycress (*Thlaspi arvense*) provides tools for the domestication of a new winter biofuel crop. *DNA Research*, 2015, 22(2): 121-131
- [27] Yang R, Jarvis DE, Chen H, Beilstein MA, Grimwood J, Jenkins J, Shu S, Prochnik S, Xin M, Ma C, Schmutz J, Wing RA, Mitchell-Olds T, Schumaker KS and Wang X (2013) The reference genome of the halophytic plant *Eutrema salsugineum*. *Front. Plant Sci.* 4:46.
- [28] Nunn, A., Rodríguez-Arévalo, I., Tandukar, Z., Frels, K., Contreras-Garrido, A., Carbonell-Bejerano, P., & Chopra, R. (2022). Chromosome-level *Thlaspi arvense* genome provides new tools for translational research and for a newly domesticated cash cover crop of the cooler climates. *Plant biotechnology journal*, 20(5), 944-963
- [29] Geng Y P, Chang N, Zhao Y W, Qin X Y, Lu S G, Crabbe M James C, Guan Y B, Zhang T C. Increased epigenetic diversity and transient epigenetic memory in response to salinity stress in *Thlaspi arvense*. *Ecology and evolution*, 2020, 10(20):11622-11630
- [30] Chopra R, Johnson E B, Daniels, E, McGinn M, Dorn K M, Esfahanian M, Folstad N, Amundson K, Altendorf K, Betts K, Frels K, Anderson J A, Wyse D L, Sedbrook J C, David Marks, M. (2018), Translational genomics using *Arabidopsis* as a model enables the characterization of pennycress genes through forward and reverse genetics. *Plant J*, 96:1093-1105
- [31] 孙帅. 群落组成对菥蓂种群特征和个体形态及抗性的影响. 南充: 西华师范大学, 2019  
Sun S. Effects of community composition on population characteristics, individual morphology and resistance of *Thlaspi arvense* L. Nanchong: China West Normal University, 2019
- [32] 王光野, 蔡立格, 张静菊, 付艳平. 菥蓂 (*Thlaspi arvense* L.) 抗旱适应结构研究. 长春师范学院学报(自然科学版), 2009, 28 (04) : 54-56  
Wang G Y, Cai L G, Zhang J J, Fu Y P. Research on characteristics of *Thlaspi arvense* L. which adapt to the arid environment. Journal of Changchun Normal University (Natural Science Edition), 2009, 28 (04): 54-56
- [33] 袁祯. 菥蓂 (*Thlaspi arvense*) 种子萌发特性及其对母本环境的响应. 兰州: 兰州大学, 2020

- Yuan Z. Response to maternal environment of *Thlaspi arvense*. Lanzhou: Lanzhou University,2020
- [34] 常娜. 芥萸表观遗传多样性对盐胁迫的响应及其短期表观遗传记忆. 昆明: 云南大学, 2020
- Chang N. Increased epigenetic diversity and transient epigenetic memory in response to salinity stress in *Thlaspi arvense*. Kunming: Yunnan University,2020
- [35] Geng Y, Guan Y, Qiong L, Lu S G, An M, M. James C. Crabbe, Ji Q, Zhao F Q, Qin Q & Zhang T C.. Genomic analysis of field pennycress (*Thlaspi arvense*) provides insights into mechanisms of adaptation to high elevation. BMC biology, 2021,19(1):1-14.
- [36] 黄志慧, 张一宁, 李娜娜, 郑宝江, 张玉红. 增补 UV-B 辐射对芥萸生理特性及次生代谢产物的影响. 植物研究, 2022, 42 (06) : 1079-1087
- Huang Z H, Zhang Y N, Li N N, Zheng B J, Zhang Y H. Responses of Supplemental UV-B Radiation to Physiological Properties and Secondary Metabolites of *Thlaspi arvense*. Plant Research, 2022, 42 (06): 1079-1087
- [37] Cubins, J. A., Wells, M. S., Frels, K., Ott, M. A., Forcella, F., Johnson, G. A., & Gesch, R. W. (2019). Management of pennycress as a winter annual cash cover crop. A review. Agronomy for Sustainable Development, 39, 1-11
- [38] Chopra, R., Johnson, E. B., Emenecker, R., Cahoon, E. B., Lyons, J., Kliebenstein, D. J., & David Marks, M. (2020). Identification and stacking of crucial traits required for the domestication of pennycress. *Nature Food*, 1(1), 84-91
- [39] Moser B R. Biodiesel from alternative oilseed feedstocks: camelina and field pennycress. *Biofuels*, 2012,3(2):193-209
- [40] Wang, D., Xiao, H., Lv, X., Chen, H., & Wei, F. (2023). Mass Spectrometry Based on Chemical Derivatization Has Brought Novel Discoveries to Lipidomics: A Comprehensive Review. *Critical Reviews in Analytical Chemistry*, 1-32
- [41] 韩凤英, 王津, 胡馨月, 徐劲松, 许本波, 张学昆, 赵福永. 不同超长链脂肪酸延长酶基因 FAE1 芥酸合成功能的比较. 植物遗传资源学报, 2023, 24 (02) : 569-583
- Han F Y, Wang J, Hu X Y, Xu J S, Xu B B, Zhang X K, Zhao F Y. Comparison of erucic acid biosynthesis of the FAE1 genes encoding the very-long-chain fatty acid elongase from different plant species . *Journal of Plant Genetic Resources*, 2023, 24 (02): 569-583
- [42] Wang P, Xiong X, Zhang X, Wu Gand Liu F (2022) A Review of Erucic Acid Production in Brassicaceae Oilseeds: Progress and Prospects for the Genetic Engineering of High and Low-Erucic Acid Rapeseeds (*Brassica napus*). *Front. Plant Sci.* 13:899076
- [43] 杨哲, 徐志浩, 赵艳涛, 张永民. 芥酸基表面活性剂的合成及性能研究. 中国洗涤用品工业, 2021 (03) : 36-44
- Yang Z, Xu Z H, Zhao Y T, Zhang Y M. Synthesis and properties of erucic acid based surfactant. *Chinese Detergent Industry*, 2021(03):36-44
- [44] Zanetti F, Isbell A T, Gesch W R, Evangelista L R, Alexopoulou E, Moser B, Monti A. Turning a burden into an opportunity: Pennycress (*Thlaspi arvense* L.) a new oilseed crop for biofuel production. *Biomass and Bioenergy*, 2019, 130.
- [45] 罗远洲. 甘油三酯中芥酸位置对健康的影响. 油脂科技, 1985 (03) : 50-53
- Luo Y Z. Health effects of erucic acid position in triglycerides. *Grease Technology*, 1985 (03): 50-53
- [46] Vaughan D A, Balazs E, Heslop-Harrison J S. From crop domestication to super-domestication. *Annals of botany*, 2007, 100(5):893-901
- [47] Sedbrook J C, Phippen W B, Marks M D. New approaches to facilitate rapid domestication of a wild plant to an oilseed crop: example pennycress (*Thlaspi*

*arvense* L.). *Plant Science*, 2014,227:122-132

- [48] Xiao-Yu Xu,Hong-Kun Yang,Surinder P. Singh,Peter J. Sharp,Qing Liu. Genetic Manipulation of Non-Classic Oilseed Plants for Enhancement of Their Potential as a Biofactory for Triacylglycerol Production,*Engineering*,Volume 4, Issue 4,201
- [49] Thomas Vanhercke,John M. Dyer,Robert T. Mullen,Aruna Kilaru,Md. Mahbubur Rahman,James R. Petrie,Allan G. Green,Olga Yurchenko,Surinder P. Singh. Metabolic engineering for enhanced oil in biomass, *Progress in Lipid Research* 74 (2019) 103–129
- [50] Chao, H., Kilaru, A., & Liu, L. (2023). Genetics, breeding and engineering to enhance oil quality and yield. *Frontiers in Plant Science*, 14
- [51] Ana Claver,Raquel Rey,M. Victoria López,Rafael Picorel,Miguel Alfonso. Identification of target genes and processes involved in erucic acid accumulation during seed development in the biodiesel feedstock Pennycress (*Thlaspi arvense* L.). *Journal of Plant Physiology*, 2017,208:7-16
- [52] Johnston C, García Navarrete L T, Ortiz E, Romsdahl T B.,Guzha A,Chapman K D.,Grotewold E,Alonso A P. Effective mechanisms for improving seed oil production in pennycress (*Thlaspi arvense* L.) highlighted by integration of comparative metabolomics and transcriptomics. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 943585
- [53] Tatiana García Navarrete, Cintia Arias, Eric Mukundi, Ana Paula Alonso, Erich Grotewold, Natural variation and improved genome annotation of the emerging biofuel crop field pennycress (*Thlaspi arvense*), *G3 Genes|Genomes|Genetics*, Volume 12, Issue 6, June 2022, jkac084
- [54] Dar, A. A., Choudhury, A. R., Kancharla, P. K., & Arumugam, N. (2017). The FAD2 gene in plants: occurrence, regulation, and role. *Frontiers in plant science*, 8, 1789
- [55] Tsujimoto M, Kimura K. New fatty acids in shark-liver oil. *J. Soc. Chem*, 1926,46:385-388
- [56] Ntoumani E, Strandvik B, Sabel K G. Nervonic acid is much lower in donor milk than in milk from mothers delivering premature infants—Of neglected importance. *Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids*, 2013,89(4):241-244
- [57] Liu F, Wang P, Xiong X, Zeng X, Zhang X and Wu G (2021) A Review of Nervonic Acid Production in Plants: Prospects for the Genetic Engineering of High Nervonic Acid Cultivars Plants. *Front. Plant Sci.* 12:626625
- [58] Yang T,Yu Q,Xu W,Li D Z,Chen F,Liu A Z. Transcriptome analysis reveals crucial genes involved in the biosynthesis of nervonic acid in woody *Malania oleifera* oilseeds. *BMC plant biology*, 2018, 18(1): 1-13
- [59] 乔青青, 顾晖, 于有伟, 王向东. 遏蓝菜神经酸的提取与微乳化作用研究. *农产品加工*, 2011 (2) :28—31
- Qiao Q Q, Gu H, Yu Y W,Wang X D. Extraction and micro-emulsion of nervonic acid on pennycress. *Processing of agricultural products*, 2011 (2): 28-31
- [60] Zou X, Suppanz I, Raman H, Hou J N,Wang J,Long Y, Jung Christian,Meng J L. Comparative analysis of FLC homologues in Brassicaceae provides insight into their role in the evolution of oilseed rape. 2012
- [61] Biotechnology; Study Findings on Genomics Are Outlined in Reports from D. Thambugala and Colleagues (Structural organization of fatty acid desaturase loci in linseed lines with contrasting linolenic acid contents). *Biotech Week*,2016
- [62] García Navarrete T, Arias C, Mukundi E, Alonso Ana P,Grotewold E. Natural variation and improved genome annotation of the emerging biofuel crop field pennycress (*Thlaspi arvense*). *G3*, 2022, 12(6): jkac084



- [63] Petrie J R, Zhou X, Leonforte A, McAllister J, Shrestha P, Kennedy Y, Belide S, Buzza G, Gororo N, Gao W X, Lester G, Mansour M P, Mulder R J, Liu Q, Tian L J, Silva C, Cogan N O I, Nichols P D, Green A G, de Feyter R, Devine M D, Singh S P. Development of a *Brassica napus* (Canola) crop containing fish oil-like levels of DHA in the seed oil. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11:727
- [64] Yue Qiaobing; Zhang Jialin; Qin Rongnuo, Huang Junlong, He Jianhua. Analysis on the loss path and cooperative protection of global biodiversity based on input-output model. *Journal of Cleaner Production*. Volume 419, Issue. 2023
- [65] 陈红, 杨润佳, 叶艳妹. 中国土地资源的可耕性评价及其保护策略. *农业工程学报*, 2023, 39(05): 192-200
- Chen H, Yang R J, Ye Y M. Cultivability evaluation and conservation strategies of land resources in China. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering (Transactions of the CSAE)*, 2023, 39(5): 192-200
- [66] 刘浩, 周闲容, 于晓娜, 杨修仕, 刘三才, 么杨, 任贵兴. 作物种质资源品质性状鉴定评价现状与展望. *植物遗传资源学报*, 2014, 15(01): 215-221
- Liu H, Zhou X R, Yu X N, Yang X S, Liu S C, Me Y, Ren G X. Evaluation of quality traits in crop germplasm resources. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2014, 15(01): 215-221
- [67] Ratan Chopra<sup>1</sup>, Evan B. Johnson<sup>1</sup>, Erin Daniels<sup>1</sup>, Michaela McGinn, Kevin M Dorn, Maliheh Esfahanian, Nicole Folstad, Kirk Amundson, Kayla Altendorf, Kevin Betts, Katherine Frels, James A. Anderson, Donald L. Wyse, John C. Sedbrook, Marks M. David. Translational genomics using *Arabidopsis* as a model enables the characterization of pennycress genes through forward and reverse genetics. *The Plant Journal* (2018) 96, 1093-1105
- [68] Cubins J A, Wells M S, Frels K, Frels K, Ott M A., Forcella F, Johnson G A., Walia M K., Becker R L., Gesch R W. Management of pennycress as a winter annual cash cover crop. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 2019, 39(5): 1-11