北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

非靶向代谢组结合转录组解析‘秋分籽’油茶种仁异黄酮代谢机制

朱华国 冯雨婷 向茜茜 陈颜馨 董洪进 程计华 程军勇 江迎春

Non targeted metabolomics combined with transcriptome analysis of isoflavonoid metabolism mechanism in *Camellia oleifera* ‘Qiufen’ kernel

Zhu Huaguo, Feng Yuting, Xiang Xixi, Chen Yanxin, Dong Hongjin, Cheng Jihua, Cheng Junyong, Jiang Yingchun

引用本文:
朱华国, 冯雨婷, 向茜茜, 陈颜馨, 董洪进, 程计华, 程军勇, 江迎春. 非靶向代谢组结合转录组解析‘秋分籽’油茶种仁异黄酮代谢机制[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(8):119–132. doi: 10.12171/j.1000–1522.20260093
Zhu Huaguo, Feng Yuting, Xiang Xixi, Chen Yanxin, Dong Hongjin, Cheng Jihua, Cheng Junyong, Jiang Yingchun. Non targeted metabolomics combined with transcriptome analysis of isoflavonoid metabolism mechanism in *Camellia oleifera* ‘Qiufen’ kernel[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(8):119–132. doi: 10.12171/j.1000–1522.20260093

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20260093

您可能感兴趣的其他文章
Articles you may be interested in

不同花色木棉转录组功能注释与分析
Functional annotation and analysis of transcriptome of *Bombax ceiba* with different flower colors
北京林业大学学报, 2022, 44(3): 1–11. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210250

杨树响应胶孢炭疽菌侵染的转录组学研究
Transcriptome analysis of poplar leaves infected with *Colletotrichum gloeosporioides*
北京林业大学学报, 2024, 46(4): 91–102. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210481

基于转录组的ABA介导的旱柳枝条失水响应
Transcriptome based ABA mediated dehydration response of *Salix matsudana* branches
北京林业大学学报, 2025, 47(3): 19–27. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240103

白桦木质部原生质体初生细胞壁再生过程转录组分析
Transcriptome analysis of regeneration process of primary cell wall in xylem protoplast of *Betula platyphylla*
北京林业大学学报, 2022, 44(8): 12–22. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200376

镉胁迫下美洲黑杨无性系‘中菏1号’转录组分析
Transcriptome analysis of clone *Populus deltoides* ‘Zhonghe 1’ under cadmium stress
北京林业大学学报, 2021, 43(7): 12–21. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210037

小果油茶与越南油茶中叶绿体基因组密码子偏好性
Chloroplast genome codon preference in *Camellia meiocarpa* and *Camellia vietnamensis*
北京林业大学学报, 2025, 47(4): 37–49. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240200

DOI:10.12171/j.1000−1522.20260093

非靶向代谢组结合转录组解析‘秋分籽’油茶种仁异黄酮代谢机制

朱华国[1,2]　冯雨婷[1,2]　向茜茜[1,2]　陈颜馨[1,2]　董洪进[1,2]
程计华[2,3]　程军勇[2,3]　江迎春[4]
（1. 黄冈师范学院生物与农业资源学院，湖北 黄冈 438000；2. 经济林木种质改良与资源综合利用湖北省重点实验室，湖北 黄冈 438000；
3. 湖北省林业科学研究院，湖北 武汉 430075；4. 麻城市福田河镇农业农村服务中心，湖北 麻城 438300）

摘要:【目的】‘秋分籽’油茶是我国特有的早熟油茶资源，本研究旨在揭示其种仁代谢物构成，阐明重要活性物质异黄酮类代谢物积累的动态规律，解析其代谢通路的关键核心基因及分子调控机制，以期为分子设计育种定向改良高异黄酮油茶优良种质提供基因资源和科学依据。**【方法】**取‘秋分籽’油茶果实生长期（QF0722）、油脂转化期（QF0821）和果实成熟期（QF0920）3 个关键发育时期的果实，经表型观察后对其种仁进行非靶向代谢组和转录组分析；通过对差异代谢物和差异表达基因的 KEGG 分析、关联分析和相关性分析，揭示调控‘秋分籽’油茶种仁发育，特别是异黄酮代谢关键基因和潜在分子机制。**【结果】**‘秋分籽’油茶果皮青色不变，但其果皮表面绒毛逐渐减少，种皮颜色不断加深并脱水为棕褐色。代谢组和转录组分别鉴定到 4 698 个代谢物和 27 211 个差异表达基因，通过 KEGG 分析和关联分析发现，苯丙烷类生物合成、异黄酮类生物合成、多种植物次生代谢产物的生物合成、萜类骨架生物合成、糖酵解/葡萄糖生成、丙酮酸代谢、α-亚麻酸代谢、抗坏血酸和醛酸代谢、甘油磷脂代谢/甘油酯代谢等通路在 3 个时期持续富集，嘌呤代谢、嘧啶代谢、赖氨酸降解、丁酸代谢、戊糖和葡萄糖醛酸相互转化等代谢通路在 QF0821 vs QF0722 中高度富集；而脂肪酸降解、核黄素代谢、硫代葡萄糖苷生物合成、精氨酸生物合成等代谢通路在 QF0920 vs QF0821 中高度富集。此外，通过整合代谢物−基因共表达网络，筛选出与 14 种异黄酮代谢物动态高度相关的 *YCChr*15*a*_016660、*YCChr*2*a*_017080 和 *novel*.31123 等结构基因及 *novel*.22106、*novel*.68240、*novel*.5631 和 *novel*.34569 等 *MYB* 转录因子，为解析油茶异黄酮生物合成的转录调控机制提供了候选靶点。**【结论】**本研究基于‘秋分籽’油茶 3 个关键发育时期种仁的多组学分析，揭示了其早期氨基酸积累、中期次生代谢富集、晚期油脂合成的代谢变化特征，油脂转化期碳代谢支撑脂肪酸组装与细胞膜构建，成熟期脂肪酸修饰与异黄酮等防御物质协同积累的转录表达特性，阐明了‘秋分籽’油茶种仁发育过程中初生代谢与苯丙烷—异黄酮通路在转录代谢水平上的系统性协同机制，并筛选出与异黄酮代谢高度相关的 *YCChr*15*a*_016660、*YCChr*2*a*_017080、*novel*.31123、*novel*.22106、*novel*.68240、*novel*.5631 和 *novel*.34569 等核心基因，为高异黄酮油茶分子育种提供了基因资源与科学依据。

关键词：‘秋分籽’油茶；非靶向代谢组；转录组；异黄酮代谢；定向改良；分子设计育种
中图分类号：S794.4　**文献标志码：**A　**文章编号：**1000−1522(2026)08−0119−14
引文格式：朱华国，冯雨婷，向茜茜，等. 非靶向代谢组结合转录组解析‘秋分籽’油茶种仁异黄酮代谢机制 [J]. 北京林业大学学报，2026，48(8)：119−132. Zhu Huaguo, Feng Yuting, Xiang Xixi, et al. Non targeted metabolomics combined with transcriptome analysis of isoflavonoid metabolism mechanism in *Camellia oleifera* ‘Qiufen’ kernel[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(8): 119−132.

Non targeted metabolomics combined with transcriptome analysis of isoflavonoid metabolism mechanism in *Camellia oleifera* ‘Qiufen’ kernel

收稿日期: 2026−02−26　**修回日期:** 2026−05−26
基金项目: 湖北省重点研发计划项目（2025BBB010），湖北省自然科学基金联合基金项目（2025AFD333），湖北省中央引导地方科技发展专项（2024CSA071），湖北省高等学校优秀中青年科技创新团队（T2023025）。
第一作者: 朱华国，博士，教授。主要研究方向：油茶遗传改良。Email：zhuhuaguo@hgnu.edu.cn　地址：438000 湖北省黄冈市开发区新港二路 146 号黄冈师范学院生物与农业资源学院。
本刊网址: https://j.bjfu.edu.cn; https://journal.bjfu.edu.cn

Zhu Huaguo[1,2] Feng Yuting[1,2] Xiang Xixi[1,2] Chen Yanxin[1,2] Dong Hongjin[1,2]
Cheng Jihua[2,3] Cheng Junyong[2,3] Jiang Yingchun[4]

(1. College of Biology and Agricultural Resources, Huanggang Normal University, Huanggang 438000, Hubei, China;
2. Hubei Provincial Key Laboratory of Economic Forest Germplasm Improvement and
Comprehensive Resource Utilization, Huanggang 438000, Hubei, China;
3. Hubei Academy of Forestry, Wuhan 430075, Hubei, China;
4. Agricultural and Rural Service Center of Futian River Town, Macheng City, Macheng 438300, Hubei, China)

Abstract: [**Objective**] *Camellia oleifera* 'Qiufen' is a unique early-maturing germplasm resource in China. This study aims to elucidate the metabolic profile of its kernels, clarify the dynamic accumulation patterns of important bioactive isoflavonoids, and decipher the key regulatory genes and molecular mechanisms underlying their metabolic pathways. The findings are expected to provide genetic resources and a scientific basis for the molecular design breeding of elite oil-tea varieties with high isoflavonoid content. [**Method**] Fruits of *C. oleifera* 'Qiufen' were collected at three critical developmental stages: fruit growth period (QF0722), oil conversion period (QF0821), and fruit maturity period (QF0920). Following phenotypic observation, their kernels were subjected to untargeted metabolomic and transcriptomic analyses. Through integrated KEGG analysis, association analysis, K-means clustering, and correlation analysis of differentially accumulated metabolites and differentially expressed genes, this study aims to uncover the key genes and potential molecular mechanisms regulating kernel development with a particular focus on isoflavonoid metabolism in *C. oleifera* 'Qiufen'. [**Result**] While the fruit peel of *C. oleifera* 'Qiufen' remained green, the epidermal pubescence gradually diminished, and the seed coat color deepened progressively, eventually dehydrating to a brownish hue. Metabolomic and transcriptomic analyses identified 4 698 metabolites and 27 211 differentially expressed genes, respectively. KEGG enrichment and association analyses revealed that pathways such as phenylpropanoid biosynthesis, isoflavone biosynthesis, biosynthesis of various plant secondary metabolites, terpenoid skeleton biosynthesis, glycolysis/glucose production, pyruvate metabolism, alpha linolenic acid metabolism, ascorbic acid and aldehyde metabolism, glycerophospholipid metabolism/glycerolipid metabolism continued to accumulate in three periods. Metabolic pathways such as purine metabolism, pyrimidine metabolism, lysine degradation, butyric acid metabolism, and interconversion of pentose and glucuronic acid were highly enriched in QF0821 vs QF0722; and metabolic pathways such as fatty acid degradation, riboflavin metabolism, glucosinolate biosynthesis, and arginine biosynthesis were highly enriched in QF0920 vs QF0821. These findings indicate that the aforementioned metabolic pathways collectively regulate kernel development in *C. oleifera* 'Qiufen'. In addition, by integrating the metabolite gene co expression network, we screened out structural genes such as *YCChr*15*a*_016660, *YCChr*2*a*_017080 and *novel.*31123 that are highly correlated with the dynamic changes of 14 isoflavone metabolites, as well as MYB transcription factors including *novel.*22106, *novel.*68240, *novel.*5631 and *novel.*34569, providing candidate targets for elucidating the transcriptional regulation mechanism of oil tea isoflavone biosynthesis. [**Conclusion**] This study conducted a multi-omics analysis of the seed kernels of *C. oleifera* 'Qiufen' during three key developmental stages, revealing the metabolic changes characteristics of amino acid accumulation in the early stage, secondary metabolism enrichment in the middle stage, and lipid synthesis in the late stage. It also elucidated the transcriptional expression characteristics of carbon metabolism supporting fatty acid assembly and cell membrane construction during the lipid transformation period, as well as the coordinated accumulation of fatty acid modifications and defense substances such as isoflavones during the mature stage. It clarified the systematic coordination of primary metabolism and the phenylpropanoid-isoflavone pathway at the transcriptional and metabolic levels during the development of the *C. oleifera* 'Qiufen' kernels. Moreover, it screened out core genes highly related to isoflavone metabolism, including YCChr15a_016660, YCChr2a_017080, novel.31123, novel.22106, novel.68240, novel.5631 and novel.34569, providing valuable genetic resources

and scientific basis for molecular breeding of high-isoflavone *Camellia*.

Key words: *Camellia oleifera* ‘Qiufen’; non targeted metabolomics; transcriptome; isoflavonoid metabolism; targeted improvement; molecular design breeding

油茶（*Camellia oleifera*）是我国特有的重要木本油料树种，其种子加工所得的山茶油富含不饱和脂肪酸及多种生物活性物质，被誉为“东方橄榄油”[1−2]。近年来，油茶产业的价值链延伸备受关注，尤其聚焦于种子中高附加值的次级代谢产物，如角鲨烯、黄酮、茶皂素、茶多酚等活性物质[3−5]。其中，黄酮不仅参与油茶植株抵御逆境胁迫，其积累水平亦直接影响茶油的营养品质与储藏稳定性，是具有重要开发潜力的功能性成分[6]，作为黄酮类家族的重要成员，异黄酮在此生理过程中扮演着不可或缺的角色[7]。

‘秋分籽’油茶是普通油茶种质资源中一类重要的早熟类型，其果实成熟期在秋分节气（9 月下旬）前后，比常规霜降籽早熟 30 d[8]。这一特殊物候特性使其在亚热带北缘地区或高海拔地区具有独特的栽培价值，由于成熟期早，可避免晚秋霜冻危害，提高坐果率；进一步建立配套栽培技术体系，可推动‘秋分籽’油茶向高纬度地区推广种植。遗传多样性研究[8−9]表明，‘秋分籽’油茶群体具有较高的遗传变异水平：其成熟期为 9 月下旬—10 月上旬，果实颜色主要有青色、红色、黄红色和青红色，果实形状有橄榄形、卵形、球形和桔形 4 种，其中以球形为主；果实 12 个数量性状的变异系数介于 12.21%～42.19% 之间，其中单果籽粒数的变异系数最大；鲜果出籽率平均达 43.40%，种仁含油率在 17.83%～54.39%。然而，目前关于‘秋分籽’油茶重要性状形成的分子机制尚未见报道。

随着组学技术的迅猛发展，转录组学和代谢组学已成为解析植物次生代谢产物生物合成途径的强大工具[10]。转录组学能够从 mRNA 水平全面揭示生物过程中所有基因的表达情况，而代谢组学则可以准确定量内源性小分子代谢物的积累动态[11]。通过将二者进行关联整合分析，能够有效构建从基因表达到代谢物积累的调控网络，从而系统阐释目标性状形成的分子基础[12]。目前，该策略已成功应用于解析油茶油脂合成[13]、花芽分化[14−15]及果实脱落[16]等关键生物学过程的分子机制。研究[17−18]表明，黄酮类物质的积累在油茶不同组织和发育阶段存在显著差异，其生物合成受到多个结构基因（如 *PAL*、*C*$_4$*H*、*4CL*、*CHS*、*CHI* 等）和调控因子（如 MYB、bHLH 等转录因子）的精确调控[19−20]。然而，针对‘秋分籽’油茶茶果发育关键时期黄酮代谢物，特别是异黄酮的动态变化及其与转录组间的关联尚缺乏研究。

本研究拟整合非靶向代谢组学与转录组学技术，系统分析‘秋分籽’油茶种仁的 3 个关键发育时期的代谢物积累与基因表达变化。通过 KEGG 分析和关联分析揭示‘秋分籽’油茶种仁 3 个关键发育时期的代谢转录途径；通过相关性分析，筛选异黄酮生物合成关键基因及其可能互作的 MYB 转录因子，揭示‘秋分籽’油茶早熟性状下的异黄酮代谢调控网络。研究结果将为‘秋分籽’油茶果实品质形成的分子机制提供新见解，为高异黄酮油茶的分子育种提供理论依据与基因资源。

1　材料与方法

1.1　材料与取样

15 年生‘秋分籽’油茶树种植于湖北省麻城市福田河镇（115°06′00″E，31°28′21″N），同一单株分别于 2025 年 7 月 22 日、8 月 21 日和 9 月 20 日（分别命名为果实生长期、油脂转化期和果实成熟期）进行取样[21]，分别记录为 QF0722、QF0821 和 QF0920。每个时期取大小基本一致的代表性油茶果实 15 个，置于冰盒带回实验室。

1.2　研究方法

1.2.1　油茶果表型观测及样本处理

为考察‘秋分籽’油茶果实的发育表型，对 3 个关键时期的茶果进行形态学观察，记录果皮色泽及表皮绒毛的变化特征。随后剥除果壳，观察并记录种皮颜色变化，进而剥离种仁。将获取的种仁迅速经液氮速冻处理后，转移至−80 ℃ 超低温冰箱中保存备用。采样设置 3 个生物学重复（每个重复包含 5 个果实），送样时随机选取样品进行非靶向代谢组与转录组测序分析。

1.2.2　非靶向代谢组学分析

为解析‘秋分籽’油茶 3 个关键发育时期的种仁代谢物构成，对其进行非靶向代谢组学分析。样品经液氮速冻后，利用冷冻干燥机（Scientz-100F）冻干，并使用研磨仪（MM 400，Retsch）以 30 Hz 频率粉碎 1.5 min，制得均匀粉末。称取 30 mg 粉末，加入 1 500 μL 预先冷却至−20 ℃ 的 70% 甲醇水溶液（含内标），涡旋混合，每 30 min 涡旋 30 s，共处理 6 次。随后 12 000 r/min 离心 3 min，吸取上清液，经 0.22 μm 微孔滤膜过滤后进行 UPLC-MS/MS 检测。本实验委托武汉迈特维尔生物科技有限公司完成。基于该公司自建数据库进行物质定性，利用三重四极杆质

谱的多反应监测(MRM)模式进行定量分析。利用 R 语言相关软件包进行多元统计分析:采用 Base 包进行主成分分析(PCA),ComplexHeatmap 包绘制聚类热图,MetaboAnalystR 包进行正交偏最小二乘法判别分析(OPLS-DA)。数据经 *Z*-score 标准化处理。差异代谢物筛选标准为 OPLS-DA 模型变量投影重要性(VIP)> 1,且差异倍数(fold change,FC)≥ 2 或 ≤ 0.5,筛选所得差异代谢物以火山图展示。基于 KEGG 数据库对差异代谢物进行通路注释与富集分析,利用超几何检验确定显著富集通路($p < 0.05$),并结合 RichFactor、*p*-value 及差异丰度得分(DA Score)综合评估通路的富集程度与整体变化趋势[22]。

1.2.3 RNA 提取及转录组测序分析

为深入解析 3 个关键发育时期'秋分籽'油茶种仁差异代谢物的形成机制,提取'秋分籽'油茶 3 个关键发育时期种仁的总 RNA 进行转录组测序。采用苯酚−异硫氰酸胍法提取 RNA,提取产物经 DEPC 水溶解后,利用 Qubit 荧光定量仪精确定量以评估样本浓度,确保 RNA 质量符合建库标准。转录组数据分析流程如下:利用 FeatureCounts 软件计算基因比对读数;基于基因长度与比对计数计算每千个碱基每百万映射 reads 的 Fragments Per Kilobase Million(FPKM)值,以衡量基因表达水平;采用 DESeq2 软件包进行差异表达分析,并利用 Benjamini & Hochberg 方法对 *p* 值进行多重检验校正以控制假阳性率。最后,基于超几何分布检验对差异表达基因进行 KEGG 通路富集分析,以揭示其参与的生物学过程。

1.2.4 qRT-PCR 验证

为验证转录组学结果的有效性,选择 6 个代表性的差异表达基因进行 qRT-PCR 检测。采用 E.Z.N.A.® Plant RNA Kit(Omega 公司)试剂盒提取不同发育时期油茶种仁的总 RNA,以油茶 *CoEF*1*α* 为内参[23],使用 NCBI Primer-BLAST 设计基因特异性引物,具体序列详见表 1。qRT-PCR 反应采用 Power SYBR® Green Master(Roche,Switzerland)的 Roche LightCycler® 480 系统进行。采用 $2^{-\Delta Ct}$ 法计算不同时期的基因相对表达量,所有试验均包含 3 次生物学重复。

1.2.5 转录组和代谢组的关联分析

为解析'秋分籽'油茶 3 个关键发育时期的转录−代谢协同调控规律,本研究对转录组与代谢组数据进行关联分析。基于两组学共同富集的 KEGG 通路绘制关联气泡图,通过多维视觉变量解析代谢与转录的耦合程度:横坐标表示通路在两组学中的富集因子(Diff/Background),纵坐标标示 KEGG 通路名称;采用红−黄−蓝渐变色阶直观反映富集显著性(*p*-value)由高到低的梯度变化;以不同形状区分组学来源,并以气泡面积大小表征差异代谢物或差异表达基因的数量规模。当共有 KEGG 通路数超过 25 条时,优先依据转录组数据筛选,仅展示 *p*-value 排名前 25 的核心通路。

1.2.6 相关性分析

为揭示异黄酮相关差异表达基因与异黄酮代谢物及 *MYB* 转录因子之间的互作关系,对所有样本中所关注差异基因与差异代谢物的定量值进行相关性分析。采用 R 语言 cor 函数计算皮尔逊相关系数,筛选标准为相关系数绝对值 $|r| > 0.8$ 且 p 值 < 0.05,图中颜色深浅代表相关性的强弱,数值范围为从 −1.0 ~ 1.0,越接近 1 表示正相关性越强。

1.3 数据统计

本实验所有数据的统计学分析均采用 IBM SPSS Statistics 22.0 软件完成,利用方差分析(ANOVA)评估组间差异的显著性,显著性水平设定为 $p < 0.05$。此外,生物信息学分析及可视化展示借助 Metware 云平台(https://cloud.metware.cn)完成。

2 结果与分析

2.1 3 个关键时期茶果及种子的表型变化

对'秋分籽'油茶果实及种子表型观察发现,3 个

表 1 qRT-PCR 引物

Tab. 1 qRT-PCR primers

基因	正向引物序列(5′—3′)	反向引物序列(5′—3′)
*CoEF*1*α*	CACGATCACTGGTACCTCACAG	ACCCACCCAATGAAGGCAAG
SAD-1(YCChr5a_020070)	GCGCGCATATGTGGAACAAT	TCTGTGCCACTGCAGAGAAG
SAD-2(YCChr5b_021660)	GCGCGCATATGTGGAACAAT	CATCGGCAGTGTAAACCCCT
SAD-3(YCChr5c_022730)	ACGCATTCACCGATGAGGTT	ACCCGACCCGAGAGATACAA
FAD-1(YCChr11a_000460)	TGCCGCCTAAGGTTTCTCTG	TAATGTGTGTCGCCTTGCCT
FAD-2(YCChr5a_011560)	GGAGACACGTGCTCACTTCA	TGCCGATATCGTGGTGGATG
FAD-3(YCChr5c_012060)	ATGGTTGCCGTGCTTGTCTA	GCCGATATCGTGGTGGATGT

时期油茶果颜色变化不大，均为青色；7 月 22 日果实生长期茶果表皮绒毛较多且种皮开始变色（图 1A），8 月 21 日油脂转化期茶果表皮绒毛变化不大但种皮颜色变成光亮的黑褐色（图 1B）；进一步地，9 月 20 日果实成熟期茶果表皮绒毛变少且种皮颜色变成粗糙的棕褐色（图 1C）。



A. 7 月 22 日（果实生长期）；B. 8 月 21 日（油脂转化期）；C. 9 月 20 日（果实成熟期）。

图 1　‘秋分籽’油茶 3 个关键时期茶果及种子表型

Fig. 1　Phenotypes of fruits and seeds during three key periods of *C. oleifera* ‘Qiufen’

2.2　3 个不同发育时期种仁的代谢物比较

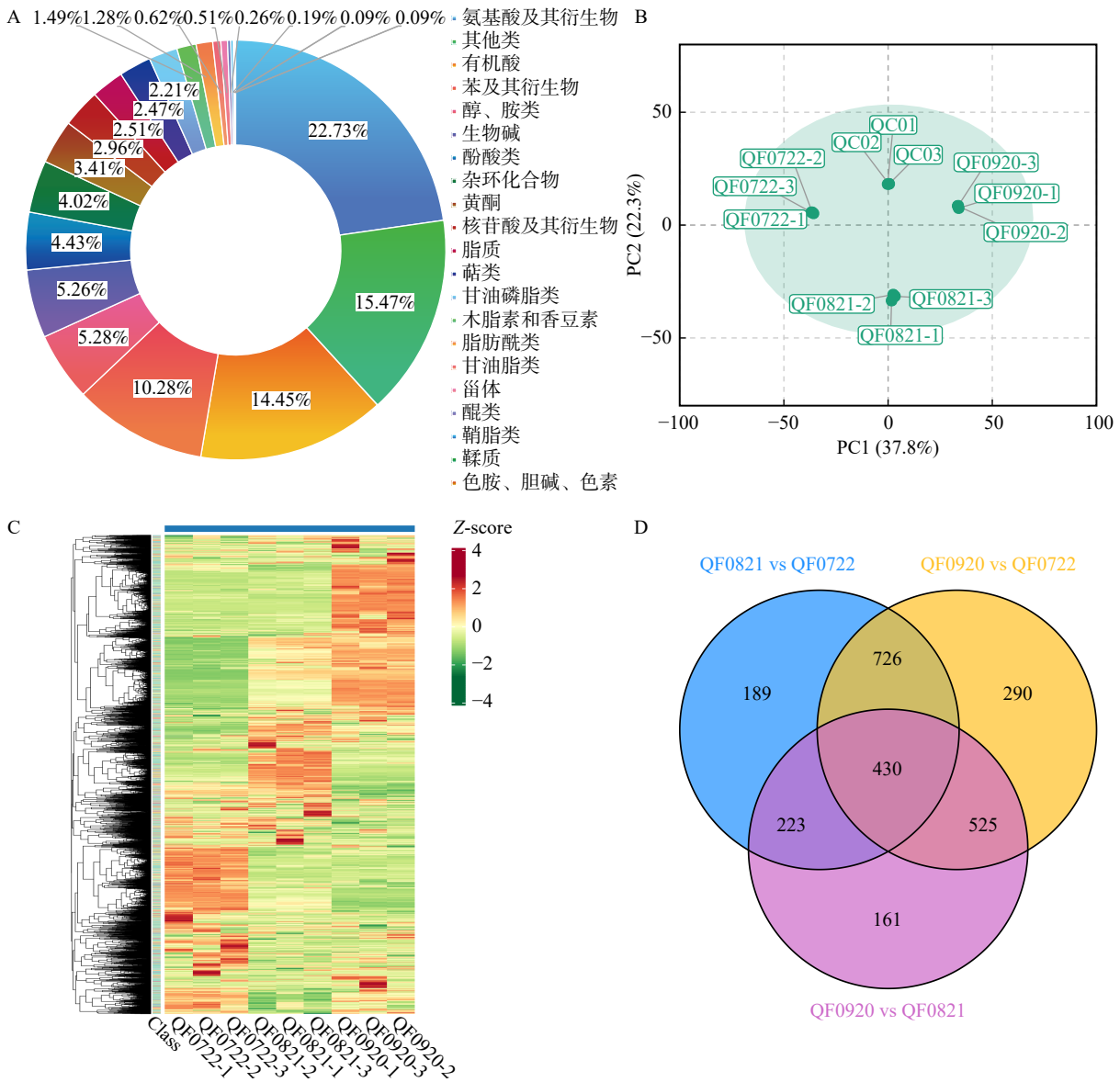
非靶向代谢组学分析鉴定到 4 698 个代谢物，包括氨基酸及其衍生物（1 068）、其他类（727）、有机酸（679）、苯及其衍生物（483）、醇胺类（248）、生物碱（247）、酚酸类（208）、杂环化合物（189）、黄酮（160）、核苷酸及其衍生物（139）、脂质（118）、萜类（116）、甘油磷脂类（104）、木脂素和香豆素（70）、脂肪酰类（60）、甘油酯类（29）、甾体（24）、醌类（12）、鞘脂类（9）、鞣质（4）以及色胺、胆碱、色素（4）等 21 类代谢物（图 2A）。主成分分析结果表明，3 个时期种仁代谢物之间存在显著差异，但组内没有显著差异，说明本次实验的稳定性较好。第 1 主成分的贡献率是 37.8%，第 2 主成分的贡献率是 22.3%（图 2B）。将 3 个时期种仁差异代谢物聚类分析发现，3 个时期的样本各自独立聚为一类，且组内重复样本间距离较近，表明实验重复性良好，数据质量可靠，符合后续分析要求。根据颜色梯度与行聚类结果，可将代谢物大致分为 3 类：早期积累型主要包含部分氨基酸衍生物等，在 QF0722 时期丰度最高，随发育进程逐渐下调；中期富集型主要包含黄酮、木脂素类等次生代谢物，在 QF0821 时期特异性高表达；晚期合成型主要包含脂肪酸、甘油酯等，在 QF0920 时期显著积累，这与种仁油脂快速积累期高度吻合（图 2C）。进一步地两两比较发现，QF0920 vs QF0821 差异代谢物 1 339 种，其中上调表达 831 种，下调表达 508 种；QF0821 vs QF0722 差异代谢物 1 568 种，其中上调表达 1 011 种，下调表达 557 种；QF0920 vs QF0722 差异代谢物 1 971 种，其中上调表达 1 300 种，下调表达 671 种（图 2D）。上述结果表明，‘秋分籽’油茶 3 个关键发育时期种仁代谢物的时空动态演变呈现早期氨基酸积累、中期黄酮等次生代谢物富集、晚期脂肪酸与甘油酯显著合成的特征，且差异代谢物数量随果实生长期—油脂转化期—果实成熟期发育进程不断递增。

2.3　种仁差异代谢物的代谢通路分类

为进一步揭示 3 个发育时期种仁代谢物的变化规律，对差异代谢物进行代谢通路分类发现：QF0920 vs QF0821 中差异代谢物占比大于 5% 的代谢通路有次生代谢物的生物合成（48.85%）、辅因子的生物合成（14.94%）、核苷酸代谢（7.47%）、各种植物次生代谢物的生物合成（7.47%）、氨基酸的生物合成（7.47%）、嘌呤代谢（6.9%）、ABC 转运蛋白（6.9%）和核苷酸糖的生物合成（5.75%）（图 3A）；QF0821 vs QF0722 中差异代谢物占比大于 5% 的代谢通路有次生代谢物的生物合成（41.75%）、辅因子的生物合成（12.14%）、氨基酸的生物合成（10.19%）、各种植物次生代谢物的生物合成（5.83%）、嘌呤代谢（5.34%）、苯丙氨酸代谢（5.34%）、核苷酸代谢（5.34%）和 ABC 转运蛋白（5.83%）（图 3B）；QF0920 vs QF0722 中差异代谢物占比大于 5% 的代谢通路有次生代谢物的生物合成（42.62%）、辅因子的生物合成（12.7%）、氨基酸的生物合成（9.02%）、ABC 转运蛋白（7.79%）、核苷酸代谢（6.97%）和嘌呤代谢（5.74%）（图 3C）。由此可见，次生代谢物的生物合成（41.75% ~ 48.85%）代谢通路在不同时期占比均为最高，推测其参与了种仁发育过程中的营养物质积累以及环境压力（如高温、病虫害）响应。辅因子的生物合成（占比 12.14% ~ 14.94%）和 ABC 转运蛋白（占比 5.83% ~ 7.79%）通路在 3 个时期均显著富集，结合核苷酸代谢（嘌呤代谢、核苷酸代谢）的高占比，说明种仁发育伴随着大量的跨膜运输活动。此外，在 QF0821 vs QF0722 中，苯丙氨酸代谢和氨基酸的生物合成富集度均达到峰值（分别为 5.34% 和 10.19%），暗示 8 月中旬可能是‘秋分籽’油茶种仁发育的关键转折期。

2.4　3 个不同发育时期种仁的转录组分析以及 qRT-PCR 验证

为进一步解析上述 3 个时期种仁代谢变化的潜在分子机制，对上述样品进行了转录组测序分析。结果（图 4A）表明，QF0920 vs QF0821 中差异基因 11 833 个，其中上调表达 5 278 个，下调表达 6 555



A. 3 个时期种仁鉴定到的所有代谢物分类；B. 3 个时期样本的PCA分析；C. 3 个时期种仁差异代谢物的聚类分析；D. 3 个时期差异代谢物的韦恩图分析。

图 2 ‘秋分籽’油茶种仁代谢物分析

Fig. 2 Metabolite analysis of *C. oleifera* ‘Qiufen’ kernels

个；QF0821 vs QF0722 中差异基因 13 479 个，其中上调表达 5 579 个，下调表达 7 900 个；QF0920 vs QF0722 中差异基因 18 687 个，其中上调表达 7 896 个，下调表达 10 791 个。为验证转录组数据的准确性，选择了 6 个与脂肪酸代谢相关的基因（3 个 *SAD* 和 3 个 *FAD* 基因）进行 qRT-PCR 分析。结果（图 4B）显示，随着种仁的发育，3 个 *SAD* 基因表现出逐渐上调表达的相似趋势，而 3 个 *FAD* 基因则表现出相反的表达趋势，与转录组结果基本一致。推测 *SAD* 基因表达量的持续上调驱动了油酸（C18∶1）的合成，而 *FAD* 基因的下降表达暗示成熟后期种仁可能通过抑制 FAD 的活性，阻止油酸进一步转化为亚油酸/亚麻酸，从而维持油茶中油酸的高比例。进一步地对差异表达基因进行 KEGG 分析（图 4C）发现，QF0920 vs QF0821 中脂肪酸生物合成、脂肪酸代谢通路显著富集，表明基因表达转向乙酰-CoA 羧化、脂肪酸链延伸等过程，导致甘油三酯大量积累；QF0821 vs QF0722 中富集了甘油酯代谢、甘油磷脂代谢、淀粉和蔗糖代谢通路，推测甘油酯代谢负责将合成的脂肪酸组装成油脂（甘油三酯），淀粉和蔗糖代谢则提供合成所需的碳源和能量（ATP），甘油磷脂代谢则与细胞膜系统（油体膜）的构建相关，确保油脂的稳定储存；QF0920 vs QF0722 富集了 DNA 复制、错配修复和同源重组等，表明此阶段种仁细胞处于活跃的分裂增殖期，可能为后续油脂的大规模储存准备足够的细胞数量。此外，除了油脂合成，类胡萝卜素生物合成、异黄酮生物合成、萜类生物合成等次生代谢通路在 3 个时期均被富集，表明在积累油脂的同

时，种仁同步合成了大量的抗氧化物质和防御性化合物（如异黄酮、白藜芦醇、类胡萝卜素），这不仅是抵御病原菌和氧化胁迫的生存策略，也是赋予油茶籽油保健功能（如抗氧化、抗炎）的分子基础。

2.5　代谢组与转录组的关联分析

为揭示‘秋分籽’油茶种仁发育过程中的代谢调控机制，进一步整合转录组与代谢组数据进行联合分析。结果表明，在 QF0920 vs QF0821、QF0821 vs QF0722 及 QF0920 vs QF0722 的比较中，苯丙烷类生物合成、异黄酮类生物合成、多种植物次生代谢产物的生物合成、萜类骨架生物合成、糖酵解/葡萄糖生成、丙酮酸代谢、α-亚麻酸代谢、抗坏血酸和醛酸代谢、甘油磷脂代谢/甘油酯代谢、半乳糖代谢/淀粉和蔗糖代谢、二苯类、二芳基庚烷类和姜酚的生物合成（苯丙烷衍生）、硫代谢/β-丙氨酸代谢/丙酸代谢等通路均被显著富集，表明从 7—9 月期间初生碳/能量代谢（糖酵解、丙酮酸、TCA 前体、脂肪酸合成与降解）与次生代谢（苯丙烷–异黄酮、萜类骨架）在转录–代谢水平上存在系统性协同变化（图 5）。脂肪酸降解、甘油磷脂代谢、核黄素代谢、抗坏血酸代谢在 QF0920 vs QF0821（8 月下旬至 9 月下旬）中特异性高度富集，且苯丙烷类生物合成、异黄酮类生物合成与硫代葡萄糖苷生物合成同时富集（图 5A），表明此时期油脂净合成速率下降，部分脂肪酸进入 β-氧化/改造（如 α-亚麻酸修饰），苯丙烷–异黄酮/酚酸大量积累激活了抗氧化系统，保护贮存油脂（尤其高不饱



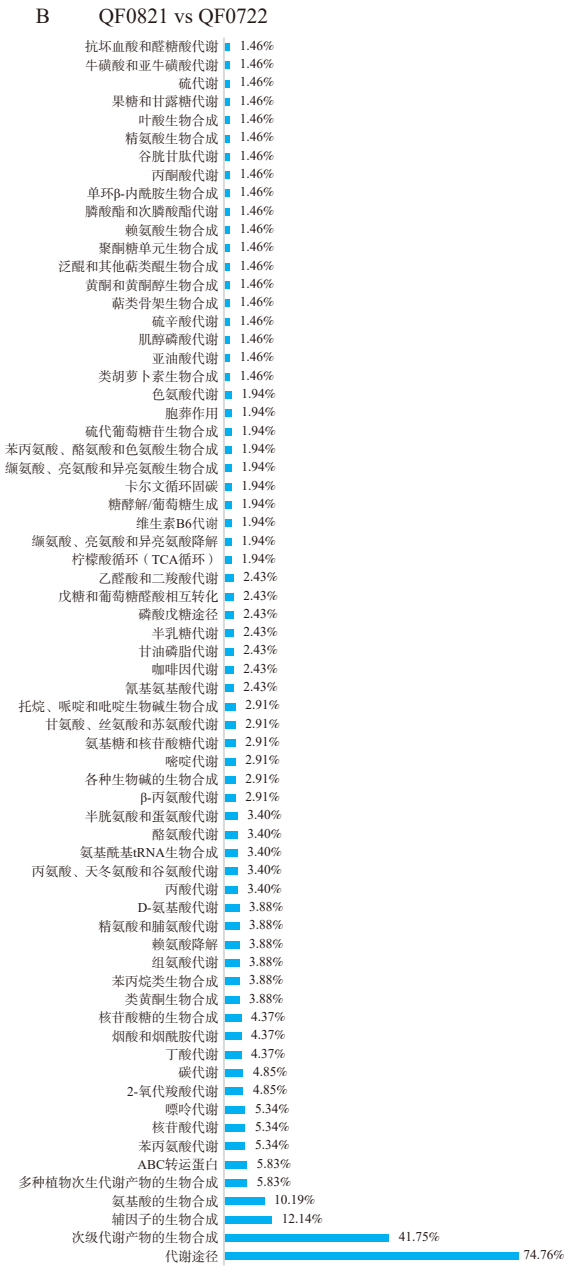




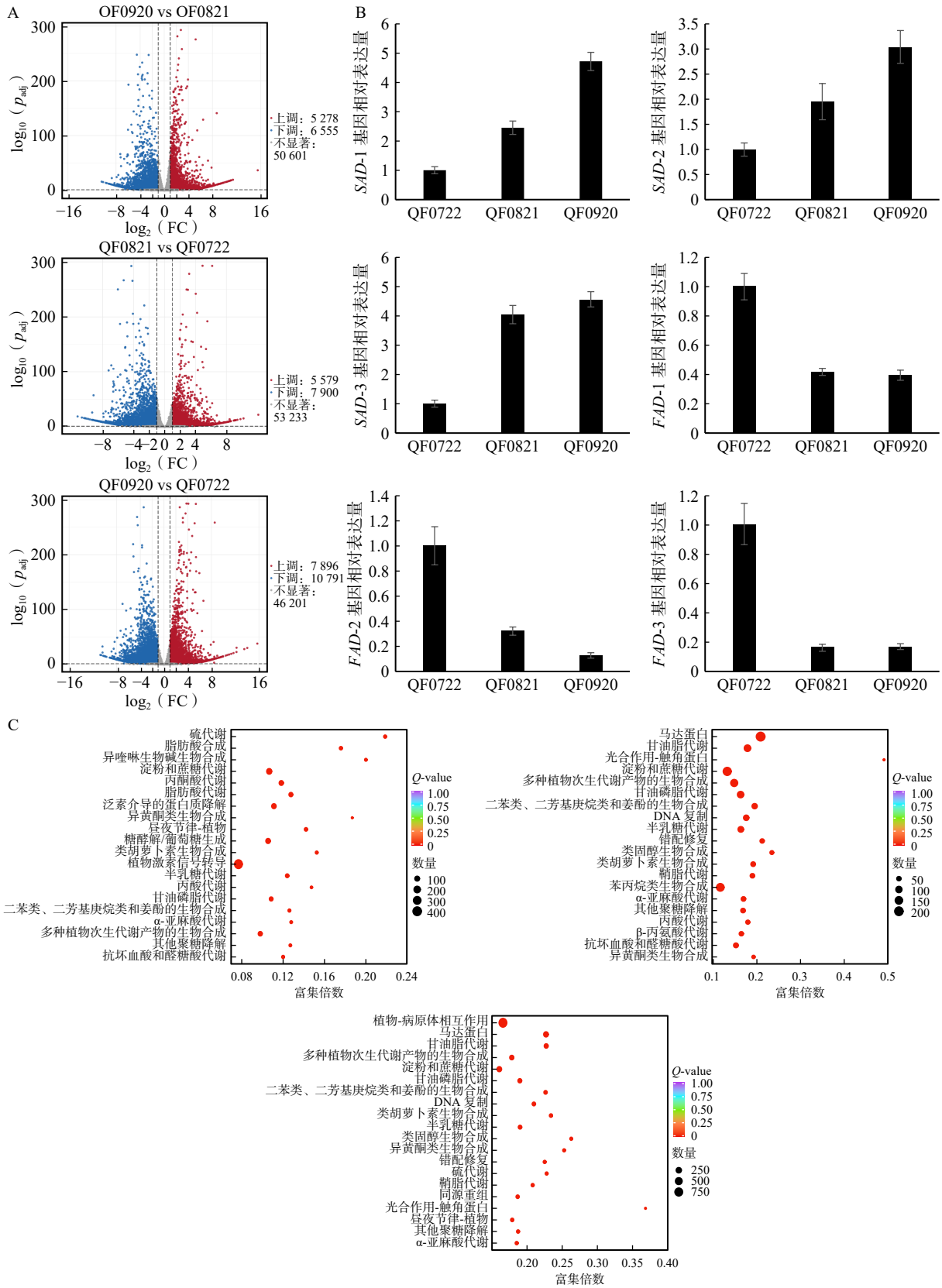
图 3 ‘秋分籽’油茶 3 个时期差异代谢物的通路分类

Fig. 3 Pathway classificatio of differential metabolites of *C. oleifera* ‘Qiufen’ at three stages

和脂肪酸），同时抗坏血酸/核黄素代谢的激活参与了活性氧清除。QF0821 vs QF0722 比较组中富集了核苷酸代谢、嘌呤/嘧啶代谢、赖氨酸降解、丁酸代谢、苯丙烷类生物合成、异黄酮类生物合成、糖酵解、淀粉和蔗糖代谢等代谢通路（图 5B），推测此时期碳源由贮藏多糖向糖酵解/丙酮酸流转，进而为脂肪酸合成提供乙酰-CoA 与 ATP。值得注意的是，苯丙烷类、异黄酮、芪类、类胡萝卜素及硫代葡萄糖苷等多种次生代谢通路在发育后期（QF0920）显著富集，这一现象揭示了种仁在完成主要储能物质（油脂）积累的同时，启动了复杂的化学防御与品质形成程序。此外，不同比较组间特异富集通路（如 QF0821 vs QF0722 中的丁酸代谢与核苷酸代谢，QF0920 vs QF0722 中的鞘脂代谢与泛醌合成）共同勾勒出‘秋分籽’油茶在抵御逆境、信号转导及抗氧化保护方面的复杂调控网络（图 5B、C）。

2.6 ‘秋分籽’油茶异黄酮生物合成的潜在分子调控网络

异黄酮作为重要的次生代谢产物，参与油茶种子抗逆防御、ROS 清除及油脂稳定性维护。非靶向代谢组共鉴定到 14 个异黄酮代谢物，其中仅有大豆黄素和金雀异黄苷 2 种代谢物成功映射到 KO00943（异黄酮生物合成）通路，时序表达分析显示两者呈现显著的消长趋势，暗示在种仁发育后期两者之间存在明显的底物竞争或转化关系（图 6A）。为解析‘秋分籽’油茶异黄酮的分子调控机制，选择转录组中

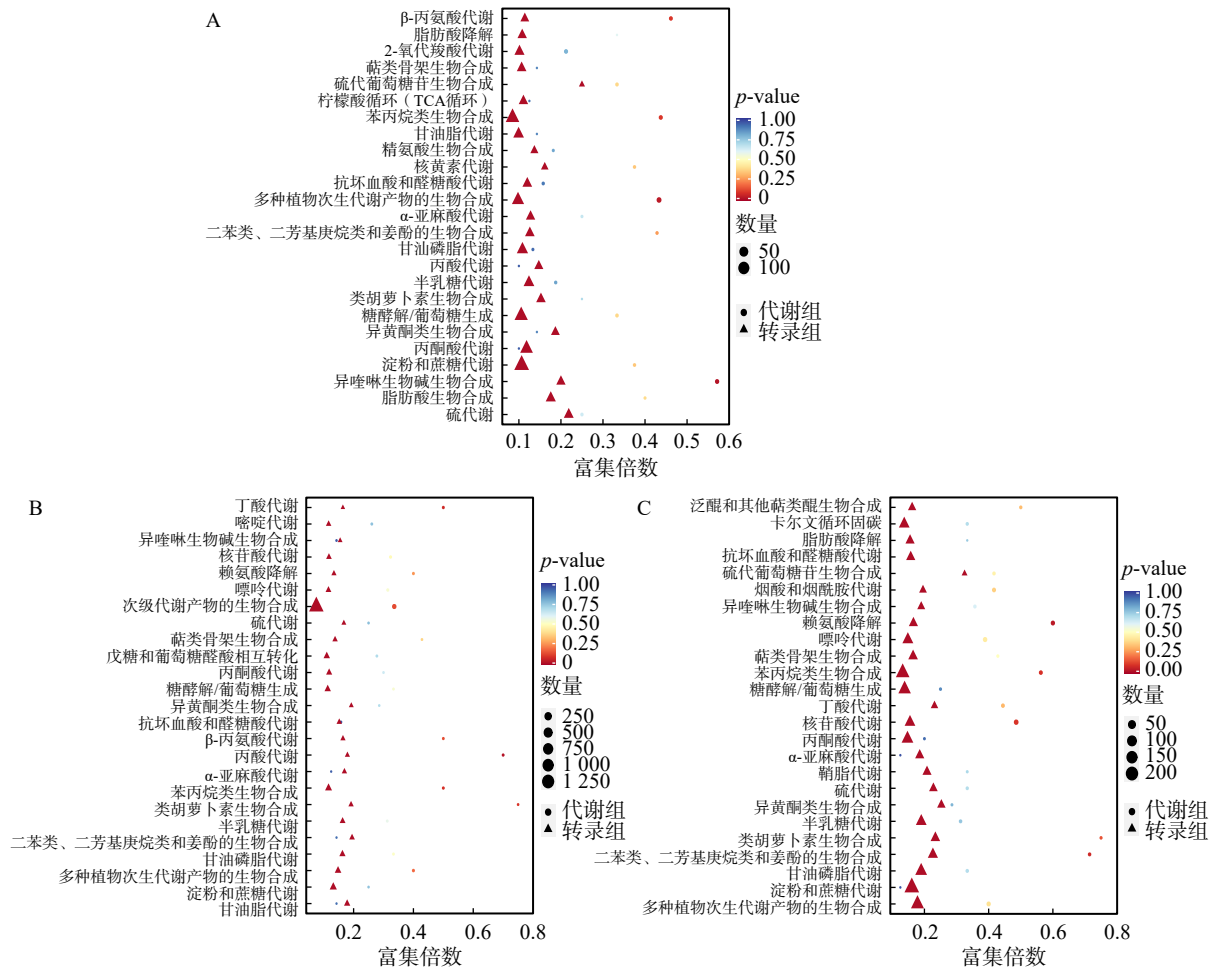


A. 3 个时期差异表达基因的聚类情况；B. *SAD* 和 *FAD* 基因在 3个 时期的 qRT-PCR 表达分析；C. 3 个时期差异表达基因的 KEGG 分析。FC 为差异倍数。

图 4　‘秋分籽’油茶 3 个时期种仁差异表达基因聚类及 KEGG 分析

Fig. 4　Clustering and KEGG analysis of differentially expressed genes in the kernels of *C. oleifera* ‘Qiufen’ at three stages

异黄酮生物合成相关的 66 个基因与代谢组中的 14 个异黄酮代谢物进行相关性分析，其中有 60 个差异表达基因与 14 个异黄酮代谢物呈现强烈的正相关关系（$r > 0.8$，$p < 0.05$）（图 6B）。其中，*YCChr15a*_



A. QF0920 vs QF0821；B. QF0821 vs QF0722；C. QF0920 vs QF0722

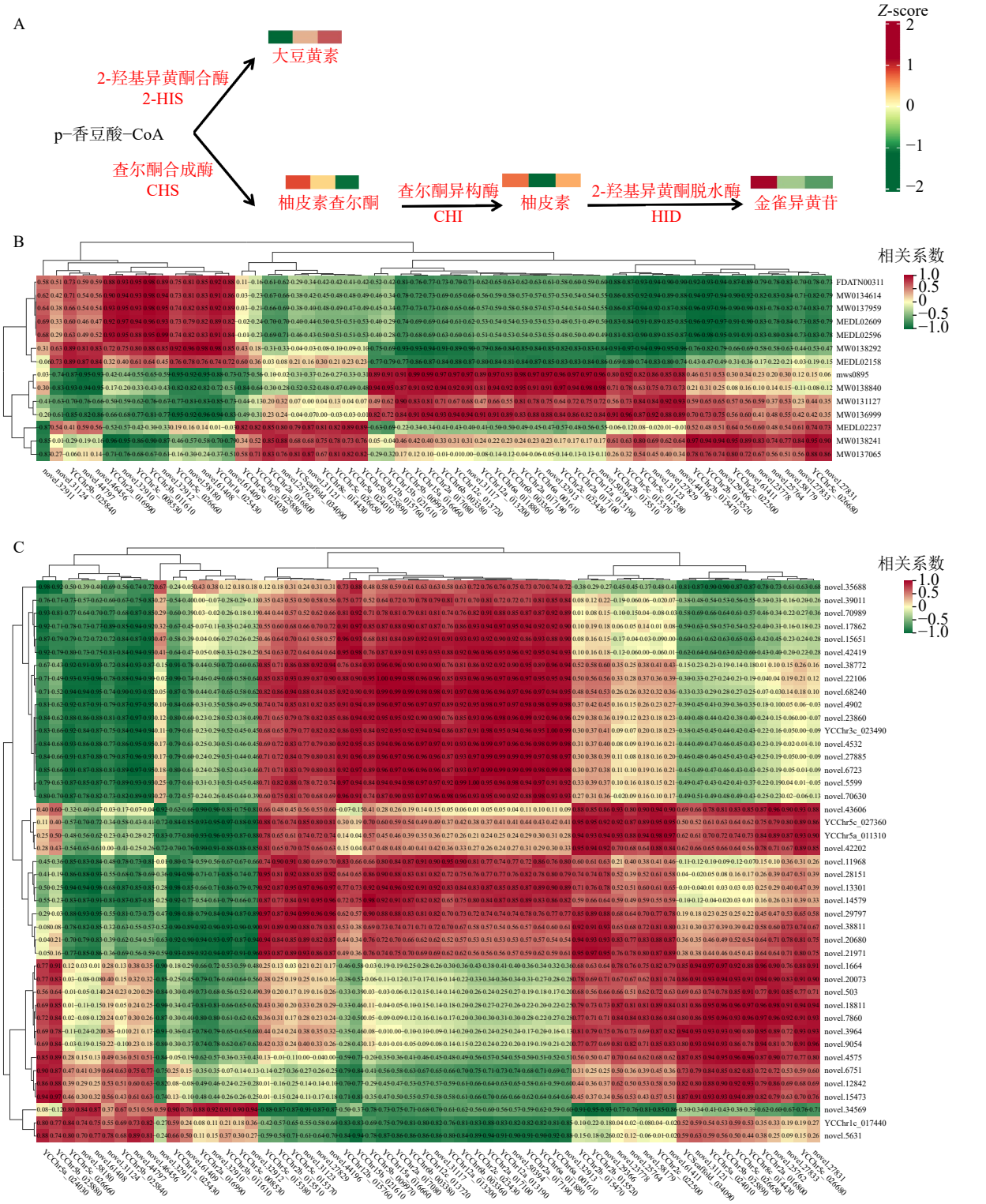
图 5 ‘秋分籽’油茶 3 个时期代谢组与转录组的关联分析

Fig. 5 Correlation analysis in the metabolome and transcriptome of *C. oleifera* ‘Qiufen’ seeds in three stages

016660 和 *YCChr2a*_017080 与金雀异黄苷(mws0895)的相关系数均为 0.99，表明这些基因的表达水平与金雀异黄苷的积累量高度同步。此外，部分基因如 *novel*.31123 与黄豆黄苷(MW0138292)呈现显著负相关($r = -0.99$)，暗示其可能作为负调控因子参与异黄酮合成的反馈抑制或降解过程。基于上述 60 个核心差异基因，进一步分析了转录组中 43 个 *MYB* 家族转录因子成员与其表达的相关性。结果(图 6C)显示，多个 *MYB* 转录因子与异黄酮合成基因存在强烈的共表达关系($r > 0.8$，$p < 0.05$)。其中，*novel*.22106 和 *novel*.68240 与差异基因 *YCChr15a*_016660 的相关系数分别高达 1.00 和 0.99，表明这两个 *MYB* 转录因子可能是调控异黄酮合成的关键正调控元件。同时，*novel*.22106 和 *novel*.68240 也表现出广谱调控特征，与 24 个异黄酮合成基因呈显著正相关($r > 0.82$)，推测其可能作为上游调控因子协同激活多条生物合成分支途径。值得注意的是，*novel*.5631 和 *novel*.34569 等转录因子与多个合成基因呈现极显著负相关($r < -0.8$)，推测其通过抑制下游基因表达参与异黄酮的负向调控。综合上述分析，本研究初步构建了“*MYB* 转录因子–异黄酮合成关键基因–异黄酮代谢物”的级联调控模型。以 *novel*.22106 和 *novel*.68240 为代表的正调控 *MYB* 通过激活 *YCChr15a*_016660 和 *YCChr2a*_017080 等下游基因的表达，促进金雀异黄苷(mws0895)等关键异黄酮组分的积累；而 *novel*.5631 和 *novel*.34569 等负调控因子则可能通过拮抗作用精细调节代谢流。上述结果为深入阐明‘秋分籽’油茶异黄酮生物合成的分子机制及高异黄酮种质的分子育种提供了重要的候选基因资源。

3 讨 论

‘秋分籽’油茶是一类重要的早熟油茶种质资源，较广泛种植的‘霜降籽’油茶，其成熟期提前约 1 个月，目前主要在湖北、河南等北部边缘种植区有少量种植，具备适应高纬度或高海拔种植的潜力，但关于‘秋分籽’油茶种质资源的相关研究较少。此外，异黄酮作为一类重要的苯丙烷类次生代谢产物，广泛参与植物生长发育及抗逆防御等生理过程，同时也是茶油中极具价值的生物活性物质，但其在‘秋分籽’油茶



A. ‘秋分籽’油茶种仁 3 个时期异黄酮代谢变化情况；B. 60 个异黄酮生物合成途径差异表达基因与 14 个异黄酮代谢物的相关性分析；C. 60 个异黄酮生物合成途径差异表达基因与 43 个 *MYB* 转录因子的相关性分析

图 6　‘秋分籽’油茶种仁异黄酮变化情况及差异表达基因与代谢物和 *MYB* 转录因子的相关性分析

Fig. 6　Changes of isoflavones in *C. oleifera* ‘Qiufen’ kernel and correlation analysis between differentially expressed genes, metabolites, and *MYB* transcription factors

种仁发育过程中的代谢调控机制尚不清楚。

本研究以‘秋分籽’油茶 3 个关键发育时期的种仁为材料，通过整合非靶向代谢组与转录组数据进行联合分析，系统揭示了其油脂合成与次生代谢协同演进的分子基础。代谢组学分析共检测到 4 698 种代谢物，其覆盖度显著高于已报道的普通油茶主栽品种‘湘林 210 号’‘湘林 1 号’及高州油茶[24−25]，表明本研究构建的代谢谱更为全面，为解析油茶种仁发育的生理生化进程提供了高精度的数据支撑。值得注意的是，氨基酸与有机酸等初生代谢物在种仁

发育早期占据显著优势，这与龙雪燕等[24]的研究结论相呼应，表明旺盛的碳氮代谢为后续的油脂合成奠定了坚实的物质与能量基础。关联分析结果显示，‘秋分籽’油茶种仁的发育是初生代谢（碳流分配、能量供应、膜脂构建）与次生代谢（苯丙烷、异黄酮、萜类骨架合成）高度协同的复杂生物学过程，且在mRNA 与代谢物水平均呈现出显著的共表达模式。具体而言，糖酵解、丙酮酸代谢、脂肪酸合成与降解以及甘油酯/磷脂代谢途径在整个发育进程中持续共富集，有力证实了中心碳代谢是油脂大规模积累的核心支撑[26]。值得关注的是，在种仁成熟期（QF0920 vs QF0821），脂肪酸降解与改造相关通路显著激活，这暗示了此阶段可能发生剧烈的膜脂重组或针对 α-亚麻酸等特有功能脂肪酸的修饰与去饱和反应[27]，从而决定了茶油最终的脂肪酸组成与营养品质。与此同时，抗坏血酸、核黄素、泛醌及萜类醌等抗氧化相关代谢物的积累与次生代谢通路的激活在时间上高度重合。这种代谢特征的互补性构建了一套集化学防御与抗氧化功能于一体的双重保障体系[28−29]。鉴于油茶多分布于亚热带中高海拔或高纬度地区，面临秋季早霜的胁迫风险[30]，该抗氧化系统的建立对于清除种仁发育后期因脱水、低温等胁迫产生的过量活性氧、保护细胞膜系统的完整性具有至关重要的生理意义[31−32]。尤为重要的是，苯丙烷类与异黄酮类生物合成途径在 3 个发育时期均被代谢−转录关联网络所捕获，表明该通路是‘秋分籽’油茶种仁发育过程中受转录水平严格调控的代谢重编程核心。特别是在成熟期，该通路的关联强度进一步强化，推测其主要承担三重生物学功能：一是通过积累酚类物质直接参与油脂的抗氧化保护，延长茶油的保质期和稳定性[25]；二是响应早霜胁迫，增强种仁的抗逆适应性[30, 32]；三是直接决定了成熟种仁（茶油及饼粕）中活性酚与异黄酮的最终含量，进而影响油茶产品的营养保健价值与经济效益。这一发现不仅揭示了油茶区别于大豆等草本油料作物的特有次生代谢特征，也为后续挖掘关键 *MYB* 转录因子调控异黄酮合成的分子开关提供了重要的生理背景。

此外，本研究通过多组学联合分析，初步构建了‘秋分籽’油茶中“*MYB* 转录因子−异黄酮合成关键基因−异黄酮代谢物”的级联调控模型，这一发现与张弛等[33]关于 *MYB* 转录因子广泛参与植物次生代谢调控的综述结论一致，证实了 *MYB* 家族在油茶异黄酮生物合成中的核心地位。在已报道的模式植物大豆中，异黄酮合成的 *MYB* 调控机制呈现出复杂的双向调控特征。正向调控因子如 *GmMYB*12*B*2、*GmMYB*12*a* 和 *GmMYBJ*3 已被证实可通过激活查尔酮合成酶（CHS）和查尔酮异构酶（CHI）等结构基因的表达，显著提高转基因植株的异黄酮含量[34−35]。其中，*GmMYBJ*3 被证明能够直接结合 *CHS*8 和 *CHI*1*A* 的启动子区，正向调控异黄酮合成通路[35]。与此类似，本研究中鉴定的 *MYB* 转录因子 *novel*.22106 和 *novel*.68240 与差异基因与下游 60 个差异基因中的多个合成基因（如 *YCChr*15*a*_016660 和 *YCChr*2*a*_017080 等）呈现极强的正相关（$r > 0.99$），且其表达量与金雀异黄苷（mws0895）等关键代谢物的积累同步升高。这种“转录因子−结构基因−代谢产物”的高度耦合，暗示 *novel*.22106 和 *novel*.68240 可能是油茶中与大豆 *GmMYBJ*3 功能类似的且位于异黄酮合成通路顶端的保守正调控因子。此外，宋雪[36]报道的 *GmMYB*68 和 *GmMYB*3*a* 也具有促进异黄酮合成的功能，进一步支持了双子叶植物中普遍存在 MYB 介导的正向调控模块这一结论。然而，本研究的独特之处在于揭示了油茶中更为精细的负调控机制。在大豆中，*GmMYB*77 被证实通过直接抑制 *GmIFS*1、*GmIFS*2 以及 *GmCHS*7/8 的表达，负向调控异黄酮积累[37]。本研究中，我们同样发现了 *novel*.5631 和 *novel*.34569 等转录因子与多个异黄酮合成基因呈现极显著的负相关（$r < -0.8$），这种负相关性不仅验证了 *MYB* 家族在异黄酮合成中具有双重调控功能的普遍性，还提示油茶可能拥有一套独特的反馈抑制机制。不同于大豆中 *GmMYB*77 主要靶向 *IFS* 和 *CHS* 基因，油茶的这些负调控 *MYB* 可能作用于更为下游的步骤或特定的侧链修饰环节，从而实现对特定异黄酮组分的精准控制。

本研究基于‘秋分籽’油茶 3 个关键发育时期种仁的多组学分析，明确了其不同发育时期的转录及代谢变化特性，结合关联分析和相关性分析揭示了种仁发育过程中的初生代谢与苯丙烷—异黄酮通路在转录代谢水平上的系统性协同机制，并筛选出 *YCChr*15*a*_016660 和 *novel*.22106 等 7 个与异黄酮代谢高度相关的核心基因，为高异黄酮油茶分子育种提供了基因资源与科学依据。然而，本研究仍需通过双荧光素酶报告、酵母单杂或转基因功能验证等手段进一步证实关键转录因子与结构基因的直接调控关系，且代谢物空间分布（如种仁不同组织部位）有待在后续研究中解析。未来可基于本研究发掘的关键基因与代谢标志物，结合分子标记辅助育种或基因编辑技术，定向改良‘秋分籽’油茶的油脂品质与抗逆性，推动北部边缘产区油茶产业的提质增效。

4 结　　论

本研究针对‘秋分籽’油茶种仁发育的代谢调控

机制，整合非靶向代谢组与转录组学技术，对 3 个关键发育时期的种仁进行了系统解析，主要结论如下。(1)构建了‘秋分籽’油茶种仁发育的代谢−转录动态图谱。通过多组学联合分析，共鉴定到 4 698 个差异代谢物与 27 211 个差异表达基因，利用 KEGG 通路富集与关联分析，系统揭示了‘秋分籽’油茶种仁早期以氨基酸积累为主、中期次生代谢物显著富集、晚期则进入油脂合成高峰期的代谢变化规律，油脂转化期碳代谢支撑脂肪酸组装与细胞膜构建，成熟期脂肪酸修饰与异黄酮等防御物质协同积累的转录表达特征，以及‘秋分籽’油茶种仁发育过程中初生代谢与苯丙烷—异黄酮通路在转录代谢水平上的系统性协同特性。(2)挖掘了多个异黄酮生物合成相关基因及其可能互作的 *MYB* 转录因子。通过相关性分析，筛选获得 *YCChr*15*a*_016660、*YCChr*2*a*_017080 和 *novel*.31123 等异黄酮生物合成相关基因及 *novel*.22106、*novel*.68240、*novel*.5631 和 *novel*.34569 等 *MYB* 转录因子，为解析油茶异黄酮积累的转录调控提供了重要线索。综上所述，本研究不仅阐明了‘秋分籽’油茶的代谢调控规律，明确了异黄酮等物质积累的关键时期与核心调控节点，更为深入理解油茶果实品质形成的分子基础提供了新视角，同时为高异黄酮油茶种质的分子标记辅助育种与遗传改良提供了宝贵的候选基因资源与理论支撑。

参　考　文　献

[1] Xie H X, Xing K F, Zhou J, et al. Single-nucleotide polymorphisms and copy number variations drive adaptive evolution to freezing stress in a subtropical evergreen broad-leaved tree: hexaploid wild *Camellia oleifera* [J]. Plant Diversity, 2025, 47(2): 214−228.

[2] Zhu H G, Wang F Q, Xu Z P, et al. The complex hexaploid oil-*Camellia* genome traces back its phylogenomic history and multi-omics analysis of *Camellia* oil biosynthesis [J]. Plant Biotechnology Journal, 2024, 22(10): 2890−2906.

[3] Su M H, Shih M C, Lin K H. Chemical composition of seed oils in native Taiwanese *Camellia* species [J]. Food Chemistry, 2014, 156: 369−373.

[4] 陈花, 易小艺, 董诗杰, 等. 不同物种及品种茶油品质的分析 [J]. 中国粮油学报, 2025, 40(6): 102−108.
Chen H, Yi X Y, Dong S J, et al. Quality analysis of *Camellia* oil from different species and varieties [J]. Journal of the Chinese Cereals and Oils Association, 2025, 40(6): 102−108.

[5] 陈妹杨, 郭咪咪, 王翔宇, 等. 油茶籽饼粕中茶皂素的研究进展 [J]. 中国粮油学报, 2025, 40(12): 213−222.
Chen M Y, Guo M M, Wang X Y, et al. Research progress on tea saponin from *Camellia oleifera* seed cake and meal [J]. Journal of the Chinese Cereals and Oils Association, 2025, 40(12): 213−222.

[6] 吴玲利, 李建安, 王楠, 等. 低温胁迫对两个油茶品种开花结实及生理特性的影响 [J]. 植物生理学报, 2020, 56(4): 681−692.
Wu L L, Li J A, Wang N, et al. The effects of low temperature stress on flowering, fruiting, and physiological characteristics of two oil tea varieties [J]. Plant Physiology Journal, 2020, 56(4): 681−692.

[7] 林欣, 李杨, 詹淼, 等. 油茶籽乙醇提取物代谢物组成及其抗炎活性 [J]. 食品科学, 2023, 44(2): 304−311.
Lin X, Li Y, Zhan M, et al. Metabolite composition and anti-inflammatory activity of ethanol extract of *Camellia oleifera* seed [J]. Food Science, 2023, 44(2): 304−311.

[8] 刘姝利, 舒常庆, 程德峰, 等. 湖北麻城早熟油茶果实性状研究 [J]. 经济林研究, 2017, 35(3): 168−173.
Liu S L, Shu C Q, Cheng D F, et al. Study on fruit characteristics in early-maturing *Camellia oleifera* in Macheng of Hubei [J]. Nonwood Forest Research, 2017, 35(3): 168−173.

[9] 刘姝利. 麻城早熟油茶遗传多样性及果实性状研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2017.
Liu S L. Researches on genetic diversity and fruit characters of early-maturing *Camellia oleifera* in Macheng[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2017.

[10] Yang D Y, Wang R, Lai H G, et al. Comparative transcriptomic and lipidomic analysis of fatty acid accumulation in three *Camellia oleifera* varieties during seed maturing [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2024, 72(32): 18257−18270.

[11] Ding Y H, Wu Q X, Li Z M, et al. Transcriptome and metabolome analysis reveals the mechanism of key nutrient formation in Hainan oil-camellia (*Camellia hainanica*) growth cycle [J]. Industrial Crops & Products, 2025, 230: 121122.

[12] Song H Y, Duan Z H, Huo H Q, et al. A global overview of transcriptome dynamics during the late stage of flower bud development in *Camellia oleifera* [J]. BMC Plant Biology, 2025, 25: 247.

[13] Ye C R, He Z L, Peng J Y, et al. Genomic and genetic advances of oil tea-*Camellia* (*Camellia oleifera*) [J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1101766.

[14] Wu L L, Wang Y J, Guo P R, et al. Metabonomic and transcriptomic analyses of *Camellia oleifera* flower buds treated with low-temperature stress during the flowering stage [J]. Industrial Crops Products, 2022, 189: 115874.

[15] Du W, Ding J, Li J B, et al. Co-regulatory effects of hormone and mRNA-miRNA module on flower bud formation of *Camellia oleifera* [J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1109603.

[16] Ma X L, Chen S W, Li J W, et al. Transcriptome analysis unravels key pathways and hub genes related to immature fruit abscission in *Camellia oleifera* [J]. Frontiers in Plant Science, 2024, 15: 1418358.

[17] Song Q L, Ji K, Yu X R, et al. Dynamic metabolic and transcriptomic profiling reveal synthetic characters and regulators of flavonoid biosynthesis in *Camellia oleifera* seeds [J]. Industrial Crops Products, 2022, 186: 115295.

[18] Zhu Y Y, Huo D, Zhang M G, et al. Integrated transcriptome and endogenous hormone analyses reveal the factors affecting the

yield of *Camellia oleifera* [J]. BMC Genomics, 2024, 25(1): 887.

[19] Zhou J, Du B S, Chen Y Q, et al. Integrative physiological and transcriptomic analysis reveals the transition mechanism of sugar phloem unloading route in *Camellia oleifera* fruit [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(9): 4590.

[20] Long W, Yao X H, Wang K L, et al. De novo transcriptome assembly of the cotyledon of *Camellia oleifera* for discovery of genes regulating seed germination [J]. BMC Plant Biology, 2022, 22: 265.

[21] 庄瑞林. 中国油茶 [M]. 2 版. 北京: 中国林业出版社, 2008.
Zhuang R L. Oil tea *Camellia* in China [M]. 2nd ed. Beijing: China Forestry Publishing House, 2008.

[22] 汤欣欣, 庞芳芹, 成新琪, 等. 基于代谢组分析的油茶种壳和果壳抑菌物质鉴定 [J]. 食品科技, 2024, 49(11): 249−256.
Tang X X, Pang F Q, Cheng X Q, et al. Identification of bacteriostatic substances in seed shell and fruit shell of *Camellia oleifer*a based on metabolome analysis [J]. Food Science and Technology, 2024, 49(11): 249−256.

[23] 成新琪, 吴诗颖, 李欣悦, 等. 油茶种仁脂肪酸代谢关键基因的挖掘与分析 [J]. 植物遗传资源学报, 2025, 26(3): 589−601.
Cheng X Q, Wu S Y, Li X Y, et al. Exploration and analysis of key genes involved in fatty acid metabolism in *Camellia oleifera* seeds kernel [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2025, 26(3): 589−601.

[24] 龙雪燕, 闫道良, 李万春, 等. 普通油茶种仁发育过程的代谢组学分析 [J]. 云南农业大学学报 (自然科学), 2024, 39(3): 116−126.
Long X Y, Yan D L, Li W C, et al. Metabolomics analysis of the development process of *Camellia oleifera* seed kernel [J]. Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science), 2024, 39(3): 116−126.

[25] 王溢, 黄润生, 程俊森, 等. 基于 UPLC-MS/MS 的油茶种仁成分差异分析及其油脂抗氧化活性研究 [J]. 中国食品学报, 2023, 23(8): 329−341.
Wang Y, Huang R S, Cheng J S, et al. Differential composition analysis of seed kernels between two *Camellia* species by UPLC-MS/MS and the antioxidant activity research of seed kernels Oil [J]. Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology, 2023, 23(8): 329−341.

[26] Xie H X, Zhang J, Cheng J Y, et al. Field plus lab experiments help identify freezing tolerance and associated genes in subtropical evergreen broad leaf trees: a case study of *Camellia oleifera* [J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1113125.

[27] Chen J M, Yang X Q, Huang X M, et al. Leaf transcriptome analysis of a subtropical evergreen broadleaf plant, wild oil-tea *Camellia* (*Camellia oleifera*), revealing candidate genes for cold acclimation [J]. BMC Genomics, 2017, 18: 211.

[28] Zhou A T, Tang J R, Du Q J, et al. Comparative physiological and transcriptomic analyses provide induction resistance mechanisms of *Bacillus tequilensis* against *Colletotrichum fructicola* in *Camellia oleifera* [J]. Plant Physiology Biochemistry, 2024, 214: 108912.

[29] Xie H X, Xing K F, Zhang J, et al. Genome survey and identification of key genes associated with freezing tolerance in genomic draft of hexaploid wild *Camellia oleifera* [J]. The Journal of Horticultural Science Biotechnology, 2024, 99(3): 326−335.

[30] Li J B, Xiong C W, Ruan D, et al. Identification of *Camellia oleifera* WRKY transcription factor genes and functional characterization of *CoWRKY*78 [J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1110366.

[31] Wu L L, Li J A, Li Z, et al. Transcriptomic analyses of *Camellia oleifera* 'Huaxin' leaf reveal candidate genes related to long-term cold stress [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(3): 846.

[32] Wang Y J, Wu L L, Sun M H, et al. Transcriptomic and metabolomic insights on the molecular mechanisms of flower buds in responses to cold stress in two *Camellia oleifera* cultivars [J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1126660.

[33] 张驰, 王艳芳, 陈静, 等. 植物 MYB 转录因子调控次生代谢的研究进展 [J]. 基因组学与应用生物学, 2020, 39(9): 4171−4177.
Zhang C, Wang Y F, Chen J, et al. Research advances on the regulation of secondary metabolism by plant MYB transcription factors [J]. Genomics and Applied Biology, 2020, 39(9): 4171−4177.

[34] 滕巍. 大豆胚尖遗传转化体系的优化及 MYB 转录因子转基因大豆的鉴定 [D]. 长春: 吉林大学, 2015.
Teng W. Optimization of soybean embryonic tip genetic[D]. Changchun: Jilin University, 2015.

[35] Zhao M, Wang T, Wu P, et al. Isolation and characterization of GmMYBJ3, an R2R3-MYB transcription factor that affects isoflavonoids biosynthesis in soybean [J]. PLoS ONE, 2017, 12(6): e0179990.

[36] 宋雪. 大豆 MYB 转录因 GmMYB68 和 GmMYB3a 调控异黄酮合成的分子机制 [D]. 长春: 吉林大学, 2023.
Song X. Molecular mechanism of soybean MYB transcription factors GmMYB68 and GmMYB3a regulating isoflavone synthesis[D]. Changchun: Jilin University, 2023.

[37] Liu Y, Zhang S, Li J, et al. An R2R3-type MYB transcription factor, GmMYB77, negatively regulates isoflavone accumulation in soybean [*Glycine max* (L.) Merr] [J]. Plant Biotechnology Journal, 2025, 23(3): 824−838.

（责任编辑 赵田芸
责任编委 张建国）