

桔梗萜类合酶基因家族鉴定及辐射后表达响应

毛银泽^{1,2} 刘 霄² 李雪虎^{2,3} 冷非凡¹ 周利斌^{2,3,4}

¹ (兰州理工大学 兰州 730050)

² (中国科学院近代物理研究所 兰州 730000)

³ (中国科学院大学 北京 100049)

⁴ (中国科学院近代物理研究所 重离子科学与技术全国重点实验室 兰州 730000)

摘要 萜类化合物是一类结构与功能多样化的天然产物,其生物合成途径中的关键酶—萜类合酶(Terpene synthase, TPS)负责催化前体底物形成结构各异的萜类骨架。为探究TPS基因家族在药用植物桔梗响应电离辐射胁迫中的作用,本研究对桔梗PgTPSs基因家族进行了鉴定与功能分析,并比较了重离子束、X射线和伽马射线处理后该家族成员的表达量变化。通过序列比对与结构域分析,共鉴定到21个PgTPSs成员,其编码蛋白长度介于208~820 aa之间,均为亲水性蛋白且多数呈酸性。保守基序分析表明,大多数PgTPSs蛋白含有motif 4、motif 5、motif 8及motif 14等典型结构模块。顺式作用元件分析发现,PgTPSs基因启动子区域富含光响应、激素信号及逆境胁迫响应相关的调控元件。系统进化分析将PgTPSs基因家族划分为4个进化簇,且与拟南芥TPSs基因存在10对共线性关系。三种不同类型的电离辐射处理均诱导了PgTPS14、PgTPS20和PgTPS21表达量增加。桔梗皂苷和PgTPSs基因相关性分析表明,PgTPS3、PgTPS4、PgTPS6、PgTPS16、PgTPS19和PgTPS20是响应辐射胁迫并调节桔梗三萜类皂苷生物合成的潜在候选基因。本研究明确了桔梗TPS基因家族的组成、进化特征及其在电离辐射胁迫下的表达模式,为深入解析该家族基因的功能,以及利用辐射技术刺激药用植物活性成分积累提供了理论依据。

关键词 桔梗,萜类合酶(TPS),基因家族,电离辐射

中图分类号 Q691

DOI: 10.11889/j.1000-3436.2026-0016

CSTR: 32195.14.j.JRRRP.1000-3436.2026-0016

引用该文:

毛银泽,刘霄,李雪虎,等.桔梗萜类合酶基因家族鉴定及辐射后表达响应[J].辐射研究与辐射工艺学报,XXXX,XX(X):XXXXXX. DOI: 10.11889/j.1000-3436.2026-0016.

MAO Yinze, LIU Xiao, LI Xuehu, *et al.* Identification of terpene synthase gene family and analysis of expression response after irradiation in *Platycodon grandiflorus*[J]. Journal of Radiation Research and Radiation Processing, XXXX, XX(X): XXXXXX. DOI: 10.11889/j.1000-3436.2026-0016.



基金资助: 内蒙古自治区自然科学基金重点项目(2024ZD23),核技术研发科研项目(HJSYF2024(31))和甘肃省科技计划项目技术创新引导计划科技专员专项(25CXGA056)

第一作者: 毛银泽,男,2000年2月出生,2023年于兰州理工大学获学士学位,目前为兰州理工大学生命科学与工程学院硕士研究生

通信作者: 冷非凡,副教授, E-mail: lff0928@sina.com; 周利斌,研究员, E-mail: libinzhou@impcas.ac.cn

收稿日期: 初稿 2026-01-26; 修回 2026-03-26

Supported by the Key Project of the Natural Science Foundation of Inner Mongolia Autonomous Region (2024ZD23), the Nuclear Technology Research and Development Project (HJSYF2024(31)), and the Science and Technology Commissioner Special Project of the Gansu Provincial Science and Technology Program (25CXGA056)

First author: MAO Yinze (male) was born in February 2000. He received his bachelor's degree from Lanzhou University of Technology in 2023 and is currently a postgraduate student at the School of Life Sciences and Engineering, Lanzhou University of Technology

Corresponding author: LENG Feifan, associate professor, E-mail: lff0928@sina.com; ZHOU Libin, professor. E-mail: libinzhou@impcas.ac.cn

Received 26 January 2026; accepted 26 March 2026

Identification of terpene synthase gene family and analysis of expression response after irradiation in *Platycodon grandiflorus*

MAO Yinze^{1,2} LIU Xiao² LI Xuehu^{2,3} LENG Feifan¹ ZHOU Libin^{2,3,4}

¹(Lanzhou University of Technology, Lanzhou 730050, China)

²(Institute of Modern Physics, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China)

³(University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

⁴(State Key Laboratory of Heavy Ion Science and Technology, Institute of Modern Physics, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China)

ABSTRACT Terpenoids are a class of natural products with diverse structures and functions. Terpene synthases (TPS), the key enzymes in their biosynthetic pathways, are responsible for catalyzing precursor substrates to form structurally distinct terpenoid backbones. To explore the role of the TPS gene family in the response of medicinal plant *Platycodon grandiflorus* to ionizing radiation stress, this study performed the identification and functional analysis of the PgTPSs gene family, and systematically compared the expression changes of its members under heavy ion beam, X-ray, and γ -ray treatments by integrating transcriptome data. Sequence alignment and domain analysis identified 21 PgTPS members, whose encoded proteins ranged from 208 to 820 amino acids in length, all being hydrophilic and mostly acidic. Conserved motif analysis showed that most PgTPSs proteins contained typical structural modules, including motif 4, motif 5, motif 8, and motif 14. Cis-acting element analysis showed that the promoter regions of PgTPSs genes were rich in regulatory elements related to light response, hormone signaling, and stress adaptation. Phylogenetic analysis divided the PgTPSs gene family into four evolutionary clusters, and 10 pairs of collinear relationships were found between PgTPSs and those from *Arabidopsis thaliana*. All three types of ionizing radiation treatments induced increased expression of PgTPS14, PgTPS20, and PgTPS21. Correlation analysis between platycodins and PgTPSs genes indicated that PgTPS3, PgTPS4, PgTPS6, PgTPS16, PgTPS19 and PgTPS20 are potential candidate genes in response to radiation stress and regulating the biosynthesis of triterpenoid saponins in *Platycodon grandiflorus*. The study clarified the composition, evolutionary characteristics, and expression patterns of the the TPS gene family in *Platycodon grandiflorus* under ionizing radiation stress, providing a theoretical basis for further dissecting the functions of this gene family and utilizing radiation technology to stimulate the accumulation of active components in medicinal plants.

KEYWORDS *Platycodon grandiflora*, Terpene synthase (TPS), Gene family, Ionizing radiation

CLC Q691

桔梗 (*Platycodon grandiflorus*) 是桔梗科多年生草本植物, 其根是中医临床常用的大宗药材, 兼具食用价值, 具有清肺利咽、祛痰排脓的功效^[1]。现代药理学研究表明, 桔梗根部富含的三萜皂苷类成分是其主要的活性物质基础, 可通过多靶点、多途径发挥抗炎、抗肿瘤及免疫调节等药理作用^[2]。此类成分的积累水平是决定桔梗药用品质与临床疗效的关键因素。因此, 解析桔梗萜类化合物的生物合成途径, 不仅有助于在分子层面理解其药效物质的积累机制, 也为通过胁迫处理或代谢工程策略调控其合成, 进而提升药材品质提供理论依据^[3]。

萜类合酶 (Terpene synthase, TPS) 是萜类生物合成途径中的核心限速酶, 能够催化异戊烯类前体 (如香叶基二磷酸 (GPP)、法尼基焦磷酸 (FPP) 等) 发生环化及重排反应, 生成单萜、倍半萜、二萜和三萜等多样化的基本骨架^[4]。这些初级萜类骨架通过进一步的羟基化、糖基化等修饰反应转化为具有生物活性的萜类化合物^[5]。随着植物基因组学的快速发展, TPS 基因家族的鉴定、进化与功能研究已在多个物种中得以系统开展。例如, 美花石斛 (*Dendrobium loddigesii*) 的全基因组分析鉴定出 47 个 DloTPS 成员, 按其功能分类为 TPS-a 和 TPS-b 亚族, 其编码蛋白分别负责

催化倍半萜和单萜的合成，与该植物中萜类化合物的主要组成特征相符^[6]；茶树（*Camellia sinensis*）中鉴定出16个TPS基因家族成员，依据结构特征与进化分析被划分为Class I和Class II两个亚族，同一亚族成员具有相似的motif组成和基因结构^[7]；兴安落叶松（*Larix gmelinii*）中鉴定出99个TPS基因^[8]；西瓜（*Citrullus lanatus*）中鉴定出7个CITPS基因^[9]；石榴（*Psidium guajava*）中，在红、黄番石榴分别鉴定出32和30个TPS基因^[10]。鉴于TPS基因家族在植物萜类生物合成中的核心调控地位，鉴定桔梗TPS基因家族成员、分析进化关系及表达特征，对于阐明桔梗皂苷的合成通路及代谢调控机制具有关键意义。

电离辐射作为一种特殊的非生物胁迫因子，已被证实一定剂量范围内可以增强药用植物次生代谢产物积累^[11-12]。其作用机制主要是通过引发植物体内氧化还原平衡的动态变化，来激活与防御反应相关的信号传导通路，进而调控次生代谢关键酶基因的表达水平与催化活性^[13]。现有研究从电离辐射的传能线密度（Linear energy transfer, LET）和剂量效应层面揭示了该技术的调控潜力，例如：在研究碳离子束辐照对柴胡次生代谢物积累的影响时发现，50 Gy碳离子束辐照虽然会抑制种子的萌发和存活率，但在植株后期生长恢复，其总黄酮、柴胡皂苷a和c含量显著增加^[14]。菊苣（*Cichorium intybus*）的辐射生物学研究表明，10~40 Gy的碳离子束处理显著诱导根部总黄酮的生物合成，其中20~40 Gy剂量组的促进效应最为显著，且其抗氧化活性与总黄酮含量呈显著正相关^[15]。对积雪草（*Centella asiatica*）两个栽培品系的伽马射线辐照研究表明，30~40 Gy剂量可通过激活次生代谢途径，显著提高总黄酮含量^[16]。类似地，10 Gy的X射线处理的光果甘草（*Glycyrrhiza glabra*），其甘草酸和总黄酮含量分别比对照组增加了28.6%和35.2%^[17]。上述研究表明，不同LET的电离辐射虽然在物理特性上存在差异，但均可通过氧化应激信号诱导植物次生代谢产物积累。对桔梗的辐射生物学研究进一步证实，碳离子束和X射线处理均可显著促进其根部三萜皂苷类成分的积累^[18]。然而不同LET辐射因其物理特性的差异，在生物体中诱导的效应机制往往存在显著区别。重离子束作为高LET辐射，能量沿粒子径迹密集沉积，易造成DNA双链断裂（Double-strands break, DSB）及团簇损伤等复杂损伤；X

射线和伽马射线则属于低LET辐射，能量沉积相对稀疏，主要诱导DNA单链断裂和部分DSBs。这种物理特性上的差异，决定了植物在响应不同LET的电离辐射可能激活特异性的信号转导网络，从而导致次生代谢关键酶基因表达模式的差异化^[19-20]。因此，系统比较重离子束、X射线和伽马射线在同一剂量条件下对桔梗TPS基因家族及萜类代谢的影响，不仅有助于解析辐射诱导次生代谢产物合成的分子机制，更能为针对特定育种目标（如广谱提升活性成分或定向富集特定组分）选择适宜的射线类型选择提供理论依据。

课题组前期研究证实，经100 Gy剂量的重离子束、X射线及伽马射线处理后，桔梗根部的萜类代谢产物（三萜皂苷）的积累呈增加趋势。基于这一发现，本研究在全基因组水平上对桔梗TPS基因家族进行了系统鉴定，并深入分析了其系统发育关系、蛋白理化性质、保守基序及启动子顺式作用元件。在此基础上，进一步探究了不同LET辐射（重离子束、X射线和伽马射线）诱导下TPS基因的表达变化，旨在阐明桔梗萜类次生代谢产物的合成机制，并为理解辐射胁迫诱导其积累的调控机制提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 材料

紫花桔梗种子由甘肃省定西市农业科学研究院中药材研究所提供。种子经辐射处理后，于甘肃省定西市农业科学研究院实验基地进行集中播种育苗。次年，将培育出的桔梗苗进行移栽，并实施统一的标准化田间管理。

1.2 辐照处理及样品采集

实验共设4个处理组，包括3个辐射处理组及1个对照组（Ctrl）。选取颗粒饱满、大小一致的桔梗种子为试验材料。重离子束处理采用兰州重离子研究装置（Heavy Ion Research Facility in Lanzhou, 31111.02.HIRFL）提供的碳离子束（ $^{12}\text{C}^{6+}$ ）进行辐照，其束流总能量为967 MeV，样品位置的平均LET为34 keV· μm^{-1} 。X射线处理使用X-RAD225辐照仪（Precision X-ray，美国）实施辐照，管电压为225 kV。伽马射线处理通过 ^{60}Co - γ 射线源进行辐照。各组辐射剂量均统一为100 Gy。种子经辐照后，待植株生长3 a，采挖桔梗根，根

部表面泥土用水冲洗并吸干水分。每个生物学样品由随机选取的5个根部组织等量混合而成，每组设置3个生物学重复。所有样品经液氮速冻后，置于-80℃超低温冰箱保存，用于后续转录组测序分析。

1.3 TPS基因家族鉴定及理化性质分析

为鉴定PgTPS基因家族成员，从Genome Warehouse数据库下载桔梗全基因组序列及注释文件(<https://ngdc.cncb.ac.cn/gwh/Assembly/12569/show>)，登录号为：GWHARYT00000000。从Ensembl Plants数据库下载拟南芥TPS蛋白序列(<https://plants.ensembl.org/index.html>)。序列相似性鉴定使用TBtools软件中的Blast Compare Two Seqs功能，将相似性鉴定得到的蛋白序列与Swissprot数据库进行比对，根据注释信息滤除旁系同源。保守结构域鉴定基于Pfam数据库中TPS家族特有的结构域(PF01397和PF03936)，使用TBtools软件的HMM功能进行鉴定。

蛋白质理化性质分析使用TBtools软件的Protein Paramter Calc功能。

1.4 基因在染色体上的定位

从桔梗的gff3注释文件中获取PgTPS基因的染色体位置信息，然后利用TBtools的Gene Location Visualize功能进行可视化。

1.5 蛋白保守基序和基因结构分析

蛋白保守序列分析使用MEME Suite5.4.1(<https://meme-suite.org>)进行，使用TBtools可视化分析结果。基因结构分析使用TBtools的Gene structureView功能。

1.6 启动子顺式元件分析

启动子调控元件分析流程为：先提取启动子序列，再对其中的调控元件信息进行注释。具体操作如下：使用TBtools软件的GXF sequence extract功能提取基因上游2000 bp的启动子序列；随后，将序列提交至PlantCARE网站(<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>)注释调控元件，使用Excel软件筛选整合，最后，通过Simple Bio Sequence功能实现调控元件可视化。

1.7 系统发育分析

使用MEGA7软件将桔梗PgTPS蛋白序列与拟南芥TPS蛋白序列进行多序列比对，使用邻接法构建系统进化树。使用TBtools软件的One Step MCSanX-Super Fast功能进行共线性分析，使用Dual Systemy Plot功能进行可视化。

1.8 RNA测序和分析

采用改良十六烷基三甲基溴化铵(Cetyltrimethylammonium bromide, CTAB)法提取根组织总RNA。使用百迈客测序平台进行RNA测序，对测序结果进行数据质控、基因组比对、基因注释，将基因表达量标准化为每千个碱基的转录每百万映射读取的片段(Fragments per kilobase of transcript per million fragments mapped, FPKM)。在此基础上，使用辐射处理组和对照组的FPKM值，分别绘制热图及柱状图，以呈现PgTPS基因在三种辐照处理条件下的表达差异。使用SPSS 19.0软件进行单因素方差分析(ANOVA)，评估各基因在不同样本中的表达量差异显著性。

1.9 桔梗皂苷含量检测

高效液相色谱(High-performance liquid chromatography, HPLC)检测使用的主要仪器包括：Waters 2695型高效液相色谱仪(美国沃特世公司)、UM5800 plus蒸发光检测器(ELSD, 上海通微分析技术有限公司)、津分XWK-III空气发生器(天津市津分分析仪器制造有限公司)。精密称取桔梗皂苷D、桔梗皂苷D₂、桔梗皂苷D₃、桔梗皂苷E、去芹糖桔梗皂苷D及去芹糖桔梗皂苷E对照品适量，置于10 mL量瓶中，加甲醇溶解并定容，配制成混合对照品溶液。溶液中各成分的质量浓度分别为0.4462 mg/mL、0.1116 mg/mL、0.1353 mg/mL、0.1153 mg/mL、0.1164 mg/mL、0.1202 mg/mL。精密称取过二号筛的桔梗粉末2.0 g，加入50%甲醇50 mL，称定重量后超声处理(250 W, 40 kHz) 30 min。放冷，再次称定重量，用50%甲醇补足减失的重量，摇匀后滤过。取滤液蒸发浓缩至干，残渣加甲醇溶解并转移至5 mL量瓶中定容，摇匀，过0.45 μm微孔滤膜，即得供试品溶液。采用Alphasil VC-C₁₈色谱柱(250 mm×4.6 mm, 5 μm)，以乙腈(A)-0.2%甲酸溶液

(B) 为流动相进行梯度洗脱；ELSD 检测条件为：设置漂移管温度 75 °C，气体流速 2.5 L/min。以对照品浓度 (X , mg/mL) 为横坐标、峰面积值 (Y) 为纵坐标绘制标准曲线。计算各成分的含量。桔梗皂苷 D、桔梗皂苷 D₂、桔梗皂苷 D₃、桔梗皂苷 E、去芹糖桔梗皂苷 D 及去芹糖桔梗皂苷 E 的标准曲线方程依次如 (1) ~ (6)。

$$Y=1786.6X-503.71 \quad (0.30 \sim 3.00 \text{ mg/mL}, R^2=0.9995) \quad (1)$$

$$Y=423.62X-23.516 \quad (0.06 \sim 1.20 \text{ mg/mL}, R^2=0.9993) \quad (2)$$

$$Y=384.67X-63.635 \quad (0.18 \sim 1.80 \text{ mg/mL}, R^2=0.9997) \quad (3)$$

$$Y=543.74X-40.016 \quad (0.08 \sim 1.20 \text{ mg/mL}, R^2=0.9997) \quad (4)$$

$$Y=232.27X-17.048 \quad (0.08 \sim 1.00 \text{ mg/mL}, R^2=0.9995) \quad (5)$$

$$Y=672.08X-50.267 \quad (0.08 \sim 2.00 \text{ mg/mL}, R^2=0.9993) \quad (6)$$

使用 SPSS 19.0 软件进行单因素方差分析 (ANOVA)，比较各处理组桔梗皂苷含量的差异显著性。使用 Origin 2022 软件对 PgTPS 基因表达量

与桔梗皂苷含量进行 Pearson 相关性分析。

2 结果与讨论

2.1 桔梗 TPS 基因家族成员的鉴定与理化性质

通过对桔梗蛋白序列与拟南芥 TPS 蛋白序列进行相似性比对，初步筛选出 33 个候选的桔梗 TPS；同时基于结构域进行基因家族鉴定，获得 21 个桔梗 TPS。经交集验证，最终在桔梗基因组中确定 21 个 TPS 家族成员。依据筛选到的基因序列号顺序，将桔梗 TPS 依次命名为 PgTPS1~PgTPS21 (表 1)。

蛋白理化性质分析结果显示，桔梗 PgTPSs 家族成员的氨基酸序列长度上存在差异 (表 1)。其中，PgTPS6、PgTPS9、PgTPS13 和 PgTPS20 序列长度较短，均小于 200 aa；PgTPS4 的序列最长，为 1 196 aa；其余成员的序列长度介于 208~820 aa 之间。PgTPSs 家族蛋白的分子量范围为 15 229~140 513 Da，不稳定性指数介于 33.29~57.46。酸碱性分析表明，19 个成员 (占总数 90%) 为酸性蛋白，其余成员呈弱碱性。亲疏水性分析显示，所有 PgTPSs 成员均为亲水性蛋白。

表1 PgTPSs 的蛋白理化性质
Table 1 Physicochemical properties of PgTPS proteins

序号 Number	桔梗 TPSs PgTPSs	基因 ID Gene ID	氨基酸数 量/aa Amino acid number/aa	分子质量/ Da Molecular mass/Da	理论等电点 Theoretical isoelectric point	不稳定系 数 Instability index	脂溶系数 Liposolub- ility coeffi- cient	疏水指数 Hydrophobicity index
1	PgTPS1	PGRA_03802	340	38 977.61	5.40	40.42	96.41	-0.170
2	PgTPS2	PGRA_04318	332	38 340.92	6.42	41.20	94.88	-0.158
3	PgTPS3	PGRA_06196	634	71 891.57	5.89	55.53	87.27	-0.269
4	PgTPS4	PGRA_06288	1196	14 0513.30	5.62	47.22	82.12	-0.454
5	PgTPS5	PGRA_06735	408	46 289.65	7.67	43.84	74.61	-0.445
6	PgTPS6	PGRA_06845	181	20 513.80	6.33	35.41	99.56	-0.123
7	PgTPS7	PGRA_07376	561	64 758.34	5.37	38.28	88.13	-0.238
8	PgTPS8	PGRA_07421	336	39 363.48	5.12	54.16	97.50	-0.181
9	PgTPS9	PGRA_08229	139	15 855.98	5.75	32.91	91.94	-0.247
10	PgTPS10	PGRA_08530	791	91 390.40	5.86	43.30	86.04	-0.340
11	PgTPS11	PGRA_10182	333	38 085.79	4.91	40.56	97.51	-0.042
12	PgTPS12	PGRA_10346	618	71 584.25	8.91	37.88	86.28	-0.421
13	PgTPS13	PGRA_11159	144	16 985.67	5.57	46.01	119.79	-0.002
14	PgTPS14	PGRA_11996	516	60 112.56	5.01	42.29	92.42	-0.301
15	PgTPS15	PGRA_12299	254	29 123.42	6.41	45.59	84.88	-0.283
16	PgTPS16	PGRA_13747	556	64 528.85	5.28	41.88	90.67	-0.261

续表

序号	桔梗TPSs	基因ID	氨基酸数	分子质量/	理论等电点	不稳定系	脂溶系数	疏水指数
Number	PgTPSs	Gene ID	量/aa	Da	Theoretical	数	Liposolub-	Hydrophobicity
			Amino acid	Molecular	isoelectric	Instability	ility coeffi-	index
			number/aa	mass/Da	point	index	cient	
17	PgTPS17	PGRA_14289	575	66 598.26	4.90	57.46	89.88	-0.278
18	PgTPS18	PGRA_17769	820	93 833.30	5.34	45.18	83.95	-0.363
19	PgTPS19	PGRA_19404	747	86 545.25	6.30	38.84	94.38	-0.280
20	PgTPS20	PGRA_20463	135	15 228.66	5.49	33.29	100.376	-0.173
21	PgTPS21	PGRA_21221	208	23 309.89	6.61	41.93	96.63	-0.038

2.2 PgTPS 基因家族的染色体定位

基于桔梗基因组注释，绘制了PgTPS 基因家族的染色体定位图谱（图1），结果显示，21个PgTPS 家族成员分布于7条染色体上，包括Chr1、Chr3、Chr4、Chr5、Chr6、Chr7和Chr8。基于在

染色体上分布不均匀，多数聚焦在染色体的近端区域。其中，长度最长的Chr5包含的基因数量最多，共有5个PgTPSs；而Chr7仅含有1个基因（PgTPS18）。此外，部分PgTPS基因呈集中分布，形成基因簇，推测可能与早期的基因重复事件相关。

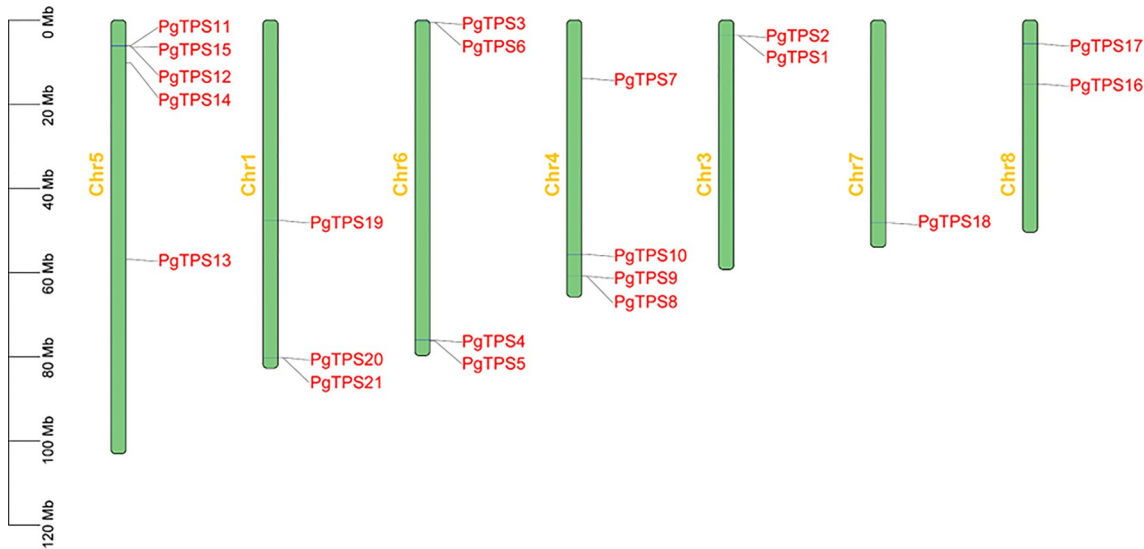


图1 桔梗TPS 基因家族的染色体定位
Fig.1 Chromosomal localization of the TPS gene family in *Platycodon grandiflorus*

2.3 PgTPS 基因家族保守序列及基因结构分析

同一基因家族编码的蛋白质，其氨基酸序列中通常含有具有相似生物学功能的保守结构域。为全面解析PgTPS 蛋白序列的多样性与保守结构域分布，本研究对其保守基序（Motif）进行了分析，将待识别的保守基序数量设定为20个（图2（b））。结果显示，大多数PgTPS 蛋白的Motif分布模式较为相似，但PgTPS9、PgTPS13、PgTPS20和PgTPS21的Motif分布模式显著不同于其他成员，暗示这些基因在进化过程中可能发生了

功能分化。在21个家族成员中，有13个PgTPS 蛋白同时包含 motif 4， motif 5， motif 8 和 motif 14，推测这4个Motif为PgTPSs 家族共有保守基序。值得注意的是，部分序列较长的蛋白（如PgTPS4）中存在多个重复基序分布。基因结构分析如图2（c）所示，所有PgTPS 基因均含有多个内含子，外显子数量介于2~15个之间，且基因序列包含外显子、内含子及两端的非编码区。综上所述，PgTPS 基因家族整体上具有相似的保守基序组成和排列顺序，体现了较高的进化保守性。

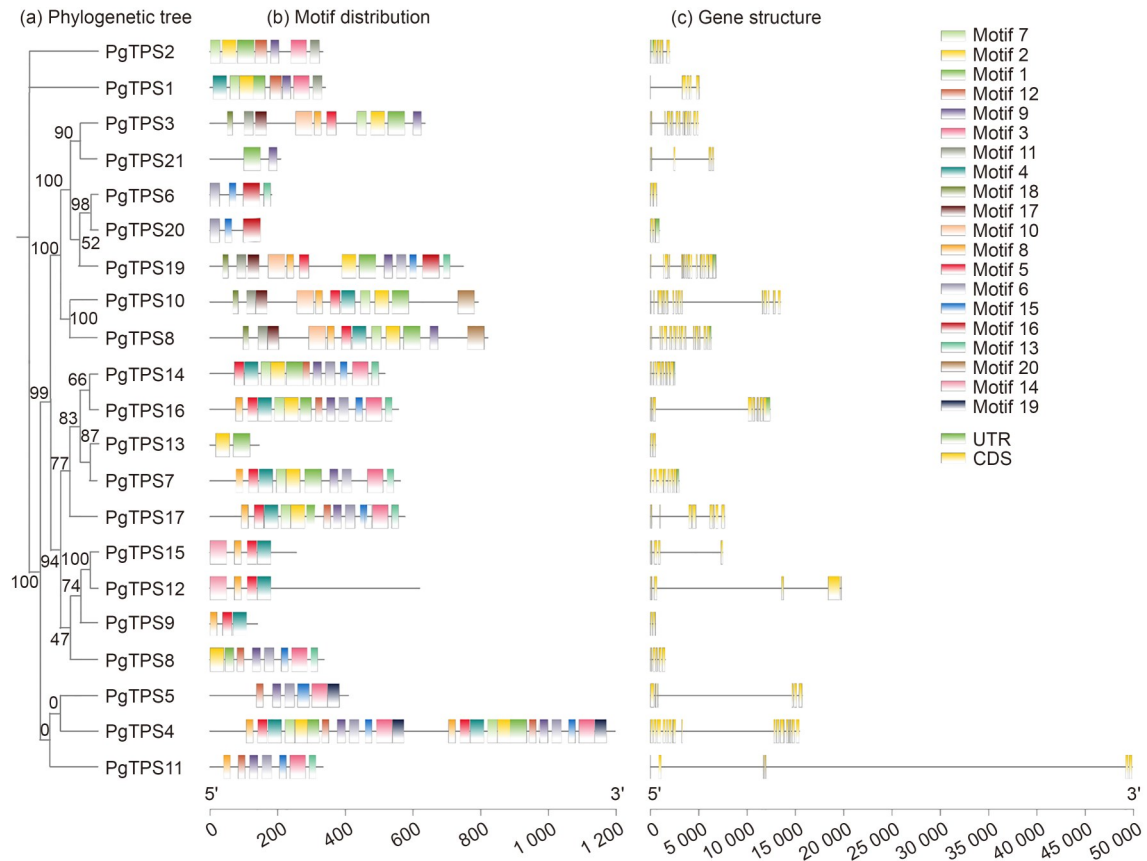


图2 PgTPS 基因家族的系统发育树、基因结构和保守基序

(a)PgTPS 基因家族的系统发育树;(b)PgTPS 基因的基序分布;(c)PgTPS 基因的结构

Fig.2 Phylogenetic tree, gene structure, and conserved motifs of the PgTPS gene family (a) phylogenetic tree of the PgTPS gene family; (b) distribution of conserved motifs in PgTPS proteins; (c) gene structure of PgTPS genes

2.4 PgTPSs 基因的启动子调控元件分析

基因的转录起始受其上游启动子区域顺式作用元件的精密调控，解析这些元件的分布特征是探究蛋白功能和调控网络的基础。本研究对 PgTPSs 基因家族的启动子序列进行了深入分析，鉴定到大量与生长发育、植物激素信号转导和胁迫响应相关的顺式作用元件（图3）。具体而言，生长发育相关的元件主要包含胚乳发育、分生组织表达和醇溶蛋白代谢等调控元件；激素响应方面，鉴定出响应茉莉酸甲酯、赤霉素、脱落酸、水杨酸和生长素等信号分子的顺式作用元件；逆境胁迫响应方面，检测到光响应、干旱诱导、缺氧诱导、低温响应、防御与胁迫响应以及创伤响应等关键元件。上述结果表明，PgTPSs 基因家族成员不仅广泛参与植物生长发育及物质代谢过程，同时在环境胁迫响应和激素信号调节中发挥重要作用。

2.5 PgTPS 的进化分析

为解析桔梗与拟南芥 TPS 基因家族的进化关系，本研究利用 MEGA 软件，基于两个物种的 TPS 蛋白序列构建了系统发育树。聚类分析显示，这些基因可划分为4个分支（Cluster）（图4）。其中，分支2包含的蛋白成员最多，共24个；分支1、分支3和分支4分别包含10个、3个和18个成员。此外，种间共线性分析表明，桔梗与拟南芥 TPS 之间存在10对共线性关系（图5）。这不仅体现了 TPS 基因家族在进化上的高保守性，也印证了基因复制事件在植物进化过程中的重要作用。进一步分析发现，位于桔梗4号和6号染色体上的 PgTPS 基因与拟南芥存在较多的共线性关系，暗示这些基因可能起源于共同祖先且功能较为保守；而位于桔梗3号、8号和9号染色体上的 PgTPSs 基因，在拟南芥中未检测到对应的共线性关系，预示其可能在桔梗物种形成过程中经历了特异性的进化演变。

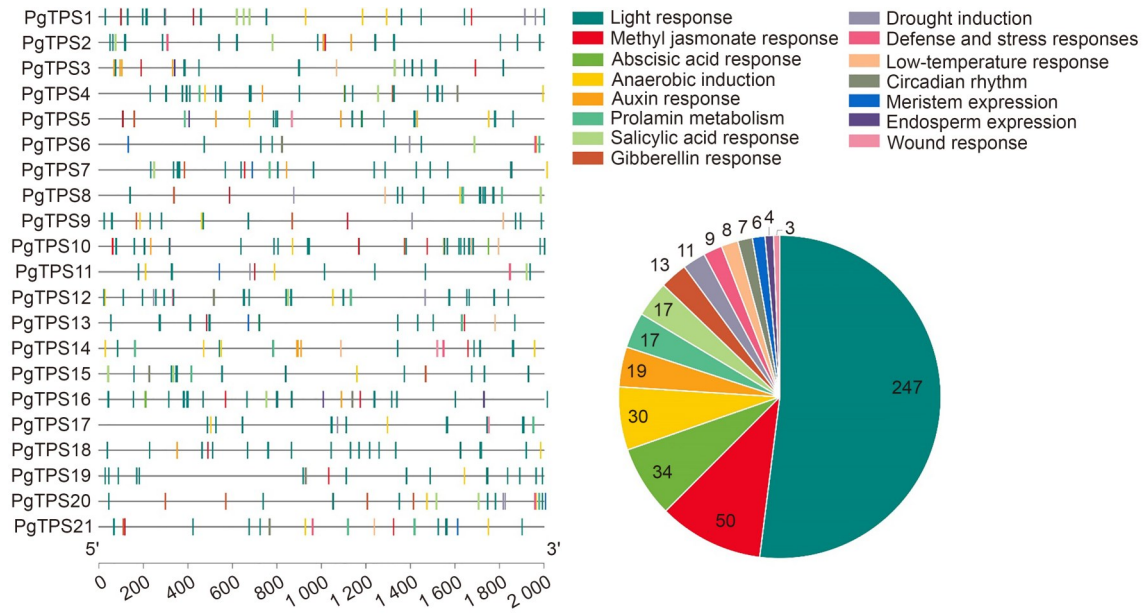


图3 PgTPSs的启动子区调控元件
Fig.3 Regulation elements in the promoter regions of PgTPSs

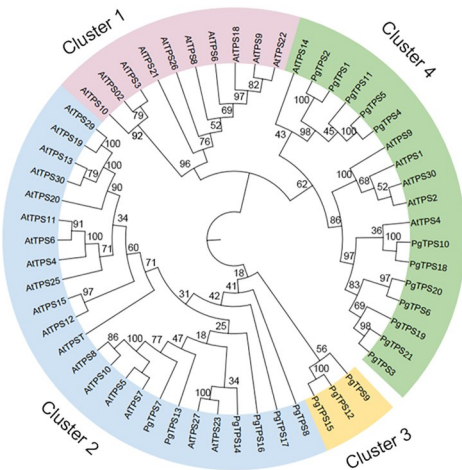


图4 桔梗和拟南芥TPS基因家族的系统进化树
Fig.4 Phylogenetic tree of the TPS gene family in *Platycodon grandiflorus* and *Arabidopsis thaliana*

2.6 PgTPS基因在不同LET辐射处理后的表达分析

为探究电离辐射对桔梗TPS基因家族表达的影响,本文系统分析了重离子束、X射线和伽马射线三种类型射线辐照后PgTPSs的表达量变化。热图分析结果显示(图6(a)),在21个家族成员中,PgTPS3和PgTPS6本底表达量较高。不同LET的电离辐射诱导的表达模式差异化明显:在重离子束辐射后,PgTPS17(图6(h))、PgTPS20(图6(k))PgTPS21(图6(l))表达量升高,而PgTPS19(图6(j))表达量显著降低。X射线辐射后PgTPS14、

PgTPS20、PgTPS21的表达量均有不同程度升高;伽马射线辐射使PgTPS20和PgTPS21表达量显著增加。值得注意的是,PgTPS14、PgTPS20、PgTPS21在三种辐射处理均上调表达。上述结果表明,重离子束、X射线和伽马射线辐照处理可诱导PgTPSs基因呈现差异化的表达模式。

2.7 桔梗三萜皂苷含量变化及其与PgTPS基因的相关性分析

本研究采用高效液相色谱法测定了不同LET辐射处理后桔梗中六种三萜类皂苷的含量(图7)。结果显示,与对照相比,重离子束辐照导致桔梗皂苷D₂含量显著下降,但显著促进了桔梗皂苷D₃、桔梗皂苷E和去芹糖桔梗皂苷D的积累,增幅分别达到31.42%、211.25%和34.06%。X射线辐照后,六种桔梗皂苷含量均较对照显著提升,其中桔梗皂苷E的增幅最大,增加了121.16%。伽马射线辐照仅对去芹糖桔梗皂苷D的积累有显著促进作用,增长42.69%。综合比较,在100 Gy相同剂量条件下,X射线辐射对桔梗皂苷含量的诱导效果最为显著,其次为重离子束辐照,伽马射线辐照的诱导作用相对最弱。

为探究PgTPS基因表达变化与桔梗三萜皂苷积累的关联,对六种皂苷含量与PgTPS基因表达量进行了Pearson相关性分析。由图8可知,与桔梗皂苷D积累呈负相关的基因包括PgTPS3、PgTPS4、PgTPS6和PgTPS20。与桔梗皂苷D₂积累

呈正相关的基因包括 PgTPS3、PgTPS4、PgTPS6、PgTPS7 和 PgTPS20，负相关的基因包括 PgTPS17 和 PgTPS19。与桔梗皂苷 D₃ 积累呈正相关的基因包括 PgTPS16 和 PgTPS19，负相关的基因包括 PgTPS3、PgTPS4、PgTPS6 和 PgTPS7。与桔梗皂苷 E 积累呈正相关的基因包括 PgTPS16、PgTPS17 和 PgTPS19，负相关的基因包括 PgTPS3、PgTPS4、PgTPS6 和 PgTPS7。与去芹糖桔梗皂苷 D 积累呈正相关的基因包括 PgTPS14，负相关的基因包括 PgTPS19 和 PgTPS21。与去芹糖桔梗皂苷 E 积

累呈负相关的基因包括 PgTPS3、PgTPS4、PgTPS6 和 PgTPS20。进一步分析发现，部分基因与皂苷含量呈强正相关（相关系数 $R^2 > 0.8$ ），PgTPS3 和 PgTPS6 与桔梗皂苷 D₂ 的相关性系数分别为 0.865 和 0.894；PgTPS16 与桔梗皂苷 D₃ 的相关性系数为 0.826；PgTPS19 与桔梗皂苷 D₃ 及桔梗皂苷 E 的相关性系数分别为 0.968 和 0.934。PgTPS4 与桔梗皂苷 E 呈强负相关，PgTPS20 与桔梗皂苷 D 呈强负相关。上述结果表明，这些基因可能是响应辐照诱导皂苷积累的关键候选基因。

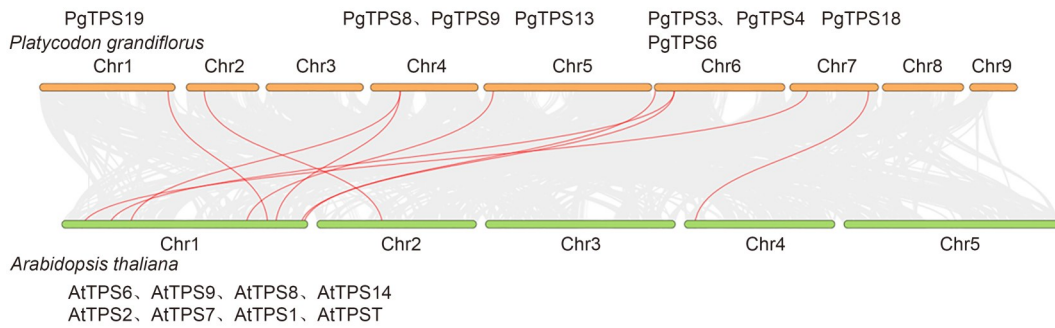


图5 桔梗和拟南芥 TPS 基因的共线性分析

Fig.5 Synteny analysis of TPS genes between *Platycodon grandiflorus* and *Arabidopsis thaliana*

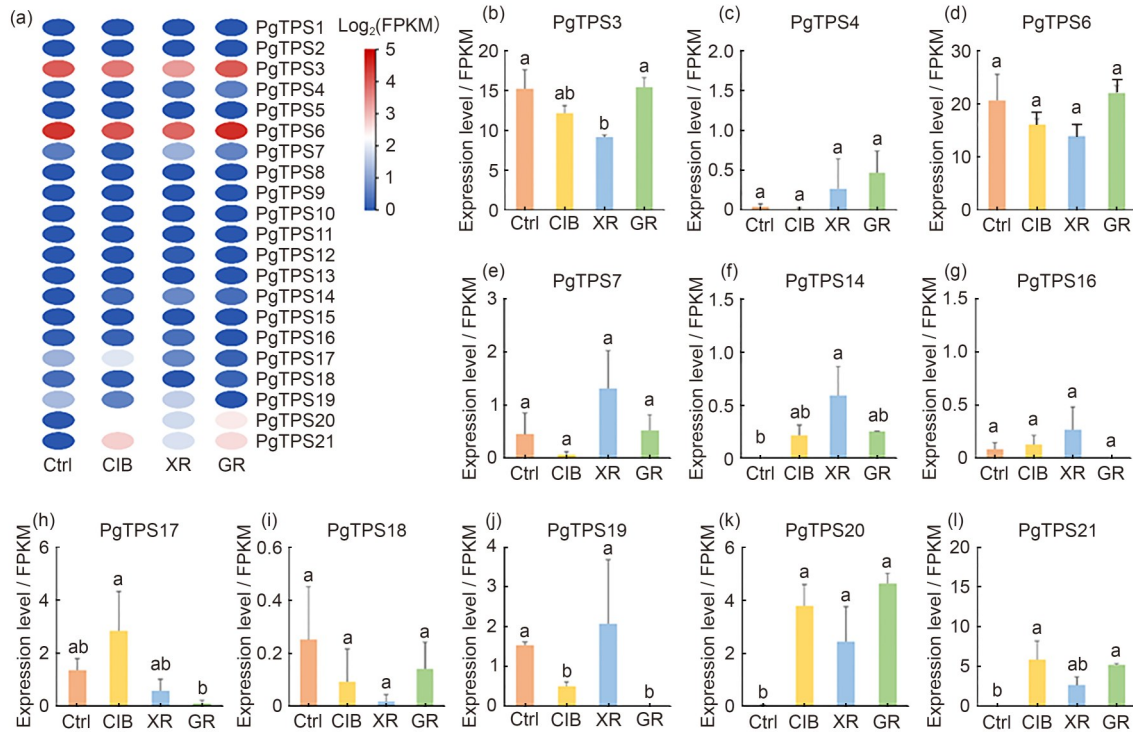


图6 重离子束、X射线和伽马射线辐射对 PgTPS 基因表达的影响

Ctrl: 对照组; CIB: 重离子束辐射; XR: X射线辐射; GR: 伽马射线辐射; 不同小写字母表示组间差异显著 ($p < 0.05$), 相同字母表示差异不显著 (彩色见网络版)

Fig.6 Effects of heavy-ion beam, X-ray, and gamma-ray irradiation on PgTPS gene expression

Ctrl: Control; CIB: Heavy-ion beam irradiation; XR: X-ray irradiation; GR: Gamma-ray irradiation; different lowercase letters indicate significant differences between groups ($p < 0.05$), and the same letters indicate no significant differences (color online)

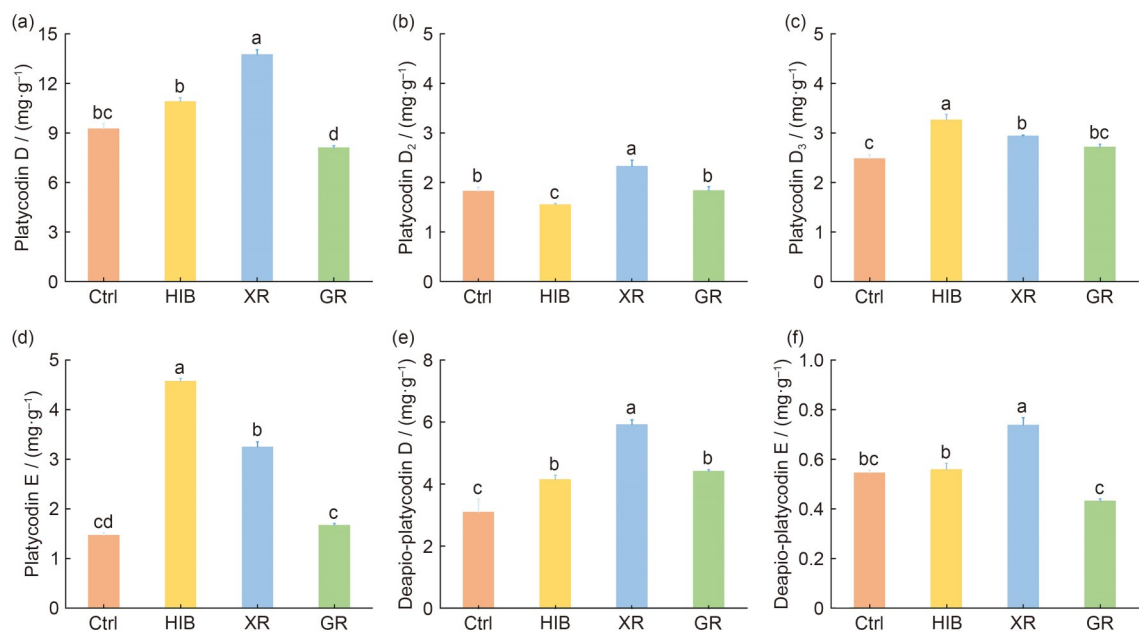


图7 不同电离辐射对桔梗三萜类皂苷含量的影响
Ctrl:对照组;CIB:重离子束辐射;XR:X射线辐射;GR:伽马射线辐射;不同小写字母表示组间差异显著($p<0.05$),相同字母表示差异不显著

Fig.7 Effects of different ionizing irradiations on triterpenoid saponin content in *Platycodon grandiflorum*
Ctrl: Control; CIB: Heavy-ion beam irradiation; XR: X-ray irradiation; GR: Gamma-ray irradiation; Different lowercase letters indicate significant differences between groups ($p<0.05$), and the same letters indicate no significant differences

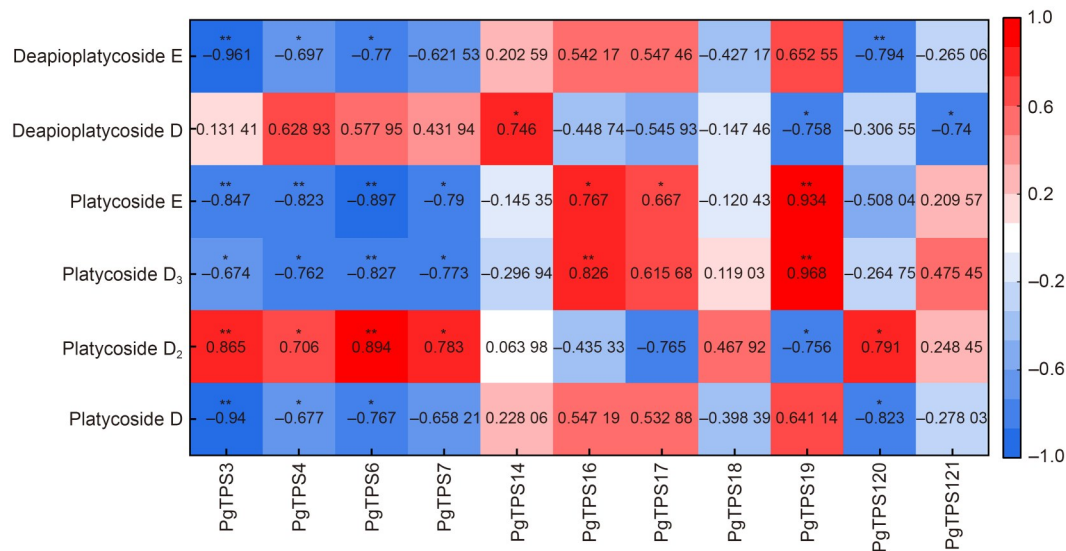


图8 桔梗萜类化合物含量与PgTPS基因表达量的相关性分析
Fig.8 Correlation analysis between terpenoid content and PgTPS gene expression in *Platycodon grandiflorum*

3 讨论

萜类合酶 (TPS) 作为植物萜类次生代谢途径中的关键酶, 负责催化前体底物转化为结构多样化的萜烯骨架, 对决定萜类化合物的结构与功能多样性具有至关重要的作用^[21]。本研究通过全基因组鉴定获得了21个桔梗PgTPS基因家族成员, 这一数量少于拟南芥 (35个AtTPS)。这种成员数

量上的差异暗示, 桔梗与拟南芥在长期的演化历程中可能经历了差异化的基因扩张、串联重复或丢失事件^[22]。系统发育分析显示, 桔梗与拟南芥TPS基因共分为4个分支, 其中包含PgTPS9在内的Cluster 3处于进化树基部, 暗示该分支成员可能保留了较为原始的祖先功能。染色体定位分析表明, 21个PgTPS基因不均匀地分布在7条染色体

上,其中第5号染色体上富集了5个家族成员,揭示该染色体区域可能是PgTPS家族成员扩增的核心位点,进一步表明基因复制事件在推动PgTPS家族演化与扩张过程中扮演了重要角色^[23]。此外,共线性分析揭示桔梗与拟南芥的TPS基因之间共存在10对共线性关系,表明在双子叶植物分化后,PgTPS家族仍保留了部分进化上高度保守的核心成员。这些基因可能承担着维持植物基础代谢或防御反应的保守功能^[24]。

蛋白质的结构域决定其催化活性,而基因的表达模式则受启动子区域顺式作用元件的精细调控^[25]。Motif分析显示,PgTPS家族成员具有相似的保守基序排列^[26]。启动子顺式作用元件分析表明,PgTPS基因上游富含光响应、植物激素响应(如茉莉酸、脱落酸、水杨酸等)及胁迫响应元件。这一结果与已有研究一致,即植物倾向于通过激素信号转导网络来整合环境刺激,进而调控关键基因的表达^[27-29]。如植物通过茉莉酸信号途径,结合启动子上的G-box等元件,来响应环境中的虫害或损伤信号^[30, 31]。本研究中,PgTPS启动子区域发现大量茉莉酸和光响应元件,暗示桔梗萜类物质的合成可能受到光照周期和茉莉酸信号途径的双重调控^[32],这是植物平衡生长发育与防御反应的重要策略。

电离辐射是增强药用植物次生代谢产物积累的重要手段之一,不同类型辐射,如重离子束、X射线和伽马射线,因其物理特性不同,对植物产生的生物学效应也存在显著差异^[33]。已有研究表明,重离子束和X射线可通过不同的分子机制影响桔梗幼苗,二者均能激活DNA损伤修复和抗氧化系统,但基因表达模式各异,反映出不同的辐射生物学效应特征^[34]。王圆梦等^[35]比较了200 Gy剂量下伽马射线和重离子束辐照对黄芪的影响,结果显示伽马射线显著提高鲜根重(200%)和黄酮含量(20.2%),而重离子束辐照则更倾向于诱导代谢重编程。本研究发现重离子束、X射线和伽马射线辐照在调控PgTPS基因表达及桔梗皂苷积累方面表现出明显不同的作用模式。在100 Gy剂量下,X射线表现出广泛提升多种皂苷含量的潜力,重离子束在调控特定桔梗皂苷合成方面更具优势,而伽马射线对桔梗皂苷积累的促进效果最弱。上述差异可从三种射线的物理特性、能量沉积方式及生物学效应等方面进行解释。X射线具有较强的穿透力,可在引发适度DNA损伤与氧化应

激的同时,有效激活次生代谢相关信号通路,从而促进萜类合成途径关键基因PgTPS14、PgTPS20和PgTPS21的表达,促进了6种桔梗皂苷的积累。重离子束属于高LET辐射,易造成局部的致密损伤,过强的损伤可能会抑制正常的生理合成代谢及关键代谢基因的稳态表达,导致了PgTPS3和PgTPS19基因表达量下降;而PgTPS17、PgTPS20和PgTPS21基因表达量升高,最终有3种桔梗皂苷含量增加。伽马射线属于低LET辐射,穿透力强但是电离密度低,在植物组织中能量沉积均匀、局部损伤轻,生物学效应较重离子束弱,辐射影响了PgTPS20和PgTPS21基因的表达量,仅促进了去芹糖桔梗皂苷D的积累。相关性分析表明,PgTPS3、PgTPS6、PgTPS16和PgTPS19的表达水平与桔梗皂苷含量呈强正相关,PgTPS4和PgTPS20的表达水平与皂苷含量呈强负相关,提示这6个基因在皂苷合成中发挥着更为关键的作用。

鉴于TPS在植物发育及逆境耐受中的多重功能,已有研究通过过表达部分TPS基因,获得了对多种逆境胁迫具有抗性的转基因植株。例如过表达PpTPS1的转基因番茄在盐胁迫下表现出增强的离子稳态与渗透调节能力^[36];过表达ThTPS基因能显著提高刚毛柞柳对盐、干旱等非生物胁迫的耐受性^[37]。本文基于基因表达水平及桔梗三萜类皂苷含量的相关性分析,初步探讨了PgTPS基因在萜类积累中的潜在作用,但其具体的催化功能仍有待进一步验证。综上所述,PgTPS基因家族在桔梗辐射胁迫中扮演重要角色。重离子束、X射线和伽马射线诱导了PgTPS基因的特异性表达变化,以此重塑三萜皂苷的代谢网络,进而介导桔梗对辐射胁迫的适应性响应。本研究不仅丰富了桔梗次生代谢调控的理论,也为利用电离辐射调控药用植物次生代谢产物合成提供了新的思路。

4 结论

本研究以中药材桔梗为对象,对其TPS基因家族进行鉴定,系统分析了家族成员特征,以及不同LET的辐射处理(重离子束、X射线和伽马射线)下PgTPSs的表达模式。结果表明,从桔梗基因组中共鉴定到21个PgTPSs基因家族成员,其编码蛋白的序列长度主要在208~820 aa之间,且多数为酸性蛋白;生物学信息分析显示,PgTPSs基因启动子区域包含多种顺式作用元件,这些元件参与植物生长发育、激素响应及逆境胁迫等过程。

在不同LET辐射处理后, PgTPSs基因家族成员呈现差异化表达特征, 结合桔梗皂苷含量测定及其与PgTPS基因表达量的相关性分析, 推测PgTPS3、PgTPS4、PgTPS6、PgTPS16、PgTPS19和PgTPS20可能是响应辐照诱导皂苷积累的关键候选基因。

作者贡献声明 毛银泽负责实验操作、数据处理与分析及论文的初稿撰写; 刘霄负责实验指导和文章修改; 李雪虎负责实验的技术指导; 冷非凡负责研究思路设计及论文整体修改; 周利斌负责实验方案制定和论文整体修改。所有作者均已阅读并同意该论文最终版的所有内容。

参考文献

- 黄云, 黄顺旺, 乔金为, 等. 桔梗汤化学成分、药理作用机制及临床应用的研究进展[J]. 中国药房, 2025, **36**(18): 2348-2352. DOI: 10.6039/j.issn.1001-0408.2025.18.23.
HUANG Yun, HUANG Shunwang, QIAO Jinwei, *et al.* Research progress on chemical constituents, pharmacological mechanisms and clinical applications of *Platycodon grandiflorus* decoction[J]. China Pharmacy, 2025, **36**(18): 2348-2352. DOI: 10.6039/j.issn.1001-0408.2025.18.23.
- 赵琪, 王玲, 吴杨璐, 等. 中药桔梗的本草考证[J]. 中药材, 2022, **45**(05): 1266-1272. DOI: 10.13863/j.issn1001-4454.2022.05.043.
ZHAO Qi, WANG Ling, WU Yanglu, *et al.* Textual research on the Chinese medicinal material *Platycodon grandiflorus*[J]. Journal of Chinese Medicinal Materials, 2022, **45**(05): 1266-1272. DOI: 10.13863/j.issn1001-4454.2022.05.043.
- 张燕, 李阳, 李倩, 等. 桔梗种质资源研究新进展[J]. 中国野生植物资源, 2017, **36**(03): 53-56. DOI:10.3969/j.issn.1006-9690.2017.03.012.
ZHANG Yan, LI Yang, LI Qian, *et al.* Recent advances in germplasm resources research of *Platycodon grandiflorus* [J]. Chinese Wild Plant Resources, 2017, **36**(03): 53-56. DOI: 10.3969/j.issn.1006-9690.2017.03.012.
- Zang B S, Li H W, Li W J, *et al.* Analysis of trehalose-6-phosphate synthase (TPS) gene family suggests the formation of TPS complexes in rice[J]. Plant Molecular Biology, 2011, **76**(6): 507-522. DOI: 10.1007/s11103-011-9781-1.
- Mu M, Lu X K, Wang J J, *et al.* Genome-wide Identification and analysis of the stress-resistance function of the TPS (Trehalose-6-Phosphate Synthase) gene family in cotton[J]. BMC Genetics, 2016, **17**(1): 54. DOI: 10.1186/s12863-016-0360-y.
- 晋宇轩, 杜致辉, 王维泽, 等. 美花石斛萜烯合成酶DloTPS基因家族鉴定与分析[J]. 贵州农业科学, 2026, **54**(1): 94-102. DOI: 10.3969/j.issn.1001-3601.2026.01.011.
JIN Yuxuan, DU Zhihui, WANG Weize, *et al.* Identification and analysis of terpene synthase DloTPS gene family in *Dendrobium loddigesii*[J/OL]. Guizhou Agricultural Sciences, 2026, **54**(1): 94-102. DOI: 10.3969/j.issn.1001-3601.2026.01.011.
- 刘丹丹, 王雷刚, 孙明慧, 等. 茶树海藻糖-6-磷酸合成酶(TPS)基因家族鉴定与表达分析[J]. 生物技术通报, 2024, **40**(8): 152-163. DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2024-0252.
LIU Dandan, WANG Leigang, SUN Minghui, *et al.* Identification and expression analysis of trehalose-6-phosphate synthase (TPS) gene family in tea plant[J]. Biotechnology Bulletin, 2024, **40**(8): 152-163. DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2024-0252.
- 王佳秀, 张旭婷, 单金园, 等. 兴安落叶松萜烯合酶基因家族演化及其表达模式[J/OL]. 分子植物育种, 1-9. [2026-01-27]. <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20250819.1741.002>.
WANG Jiaxiu, ZHANG Xutun, SHAN Jinyuan, *et al.* Evolution and expression pattern of terpene synthase gene family in *Larix gmelinii*[J/OL]. Molecular Plant Breeding, 2025: 1-9[2026-01-27]. <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20250819.1741.002>.
- Yuan G P, Liu J P, An G L, *et al.* Genome-wide identification and characterization of the trehalose-6-phosphate synthetase (TPS) gene family in watermelon (*Citrullus lanatus*) and their transcriptional responses to salt stress[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, **23**(1): 276. DOI: 10.3390/ijms23010276.
- Canal D, Escudero F L G, Mendes L A, *et al.* Genome-wide identification, expression profile and evolutionary relationships of TPS genes in the neotropical fruit tree species *Psidium cattleianum*[J]. Scientific Reports, 2023, **13**: 3930. DOI: 10.1038/s41598-023-31061-5.
- 吕思维, 张莉, 张逸妍, 等. 碳离子束辐射诱变水稻基因突变嵌合体的分子特征[J]. 辐射研究与辐射工艺学报, 2024, **42**(02): 81-91.
LÜ Siwei, ZHANG Li, ZHANG Yiyan, *et al.* Molecular

- characterization of genic mutations in chimeric rice induced by carbon-ion beam irradiation [J]. Journal of Radiation Research and Radiation Processing, 2024, **42** (02): 81-91.
- 12 王曼,刘霄,杜艳,等.重离子辐照育种对西蓝花幼苗生长及生理特性的影响[J].辐射研究与辐射工艺学报,2024, **42**(01):73-86.
WANG Man, LIU Xiao, DU Yan, *et al.* Effects of heavy ion irradiation breeding on seedling growth and physiological characteristics of broccoli [J]. Journal of Radiation Research and Radiation Processing, 2024, **42** (01): 73-86.
 - 13 刘艺颖,沈发碧,朱海燕,等.⁶⁰Co-γ射线对桔梗根部生长、活性成分及抗氧化能力的影响[J/OL].辐射研究与辐射工艺学报, 1-13[2026-02-26]. <https://link.cnki.net/urlid/31.1258.TL.20260207.1515.002>.
LIU Yiyang, SHEN Fabi, ZHU Haiyan, *et al.* Effects of ⁶⁰Co-γ ray irradiation on root growth, active ingredients and antioxidant capacity of *Platycodon grandiflorus* [J/OL]. Journal of Radiation Research and Radiation Processing, 1-13[2026-02-26]. <https://link.cnki.net/urlid/31.1258.TL.20260207.1515.002>.
 - 14 Liu X, Wang M, Wang Y M, *et al.* Carbon ion beam-induced radiation hormesis in *Bupleurum chinense* DC.: Insights from growth, physiological, and metabolomic analyses for increased bioactive substances[J]. Plant Stress, 2025, **18**: 101037. DOI: 10.1016/j.stress.2025.101037.
 - 15 唐君蔚,曹天光,秦垒,等.¹²C⁶⁺辐射对菊苣根黄酮类物质及抗氧化活性的影响[J].核农学报, 2024, **38**(08): 1434-1442. DOI: 10.11869/j.issn.1000-8551.2024.08.1434.
TANG Junwei, CAO Tianguang, QIN Lei, *et al.* Effects of ¹²C⁶⁺ ion beam radiation on flavonoids content and antioxidant activity in chicory roots[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2024, **38**(08): 1434-1442. DOI: 10.11869/j.issn.1000-8551.2024.08.1434.
 - 16 Moghaddam S S, Jaafar H, Ibrahim R, *et al.* Effects of acute gamma irradiation on physiological traits and flavonoid accumulation of *Centella asiatica* [J]. Molecules, 2011, **16**(6): 4994-5007. DOI: 10.3390/molecules16064994.
 - 17 高智强,胡婷,尹彦超,等.X射线辐照处理对光果甘草质量的影响研究[J].中国医药导刊, 2017, **19**(10): 1031-1035.
GAO Zhiqiang, HU Ting, YIN Yanchao, *et al.* Effects of X-ray irradiation on the quality of *Glycyrrhiza glabra* [J]. Chinese Journal of Medical Guide, 2017, **19**(10): 1031-1035.
 - 18 刘霄.桔梗对重离子束和X射线辐射响应机制的比较研究[D].中国科学院大学(中国科学院近代物理研究所), 2023.
LIU Xiao. Comparative study on the response mechanisms of *Platycodon grandiflorus* to heavy ion beam and X-ray irradiation[D]. University of Chinese Academy of Sciences (Institute of Modern Physics, Chinese Academy of Sciences), 2023.
 - 19 许恒,赵雪花,郑婉露,等.⁶⁰Co-γ射线辐照对山桐子种子M₁代生长的刺激效应[J].辐射研究与辐射工艺学报, 2025,**43**(02):60-73.
XU Heng, ZHAO Xuehua, ZHENG Wanlu, *et al.* Stimulatory effects of ⁶⁰Co-γ ray irradiation on the M₁ generation growth of *Idesia polycarpa* seeds[J]. Journal of Radiation Research and Radiation Processing, 2025, **43** (02): 60-73.
 - 20 胡丹.不同传能线密度辐射的相对生物效应调查研究[J].海峡科学,2015,(11):15-17.
HU Dan. Investigation on the relative biological effectiveness of radiations with different linear energy transfer[J]. Strait Science, 2015, (11): 15-17.
 - 21 刘琬菁,吕海舟,李滢,等.植物萜类合酶研究新进展[J].植物生理学报, 2017, **53**(07): 1139-1149. DOI: 10.13592/j.cnki.ppj.2016.0513.
LIU Wanjin, LÜ Haizhou, LI Ying, *et al.* Recent advances in research on plant terpene synthases (TPS)[J]. Plant Physiology Journal, 2017, **53**(07): 1139-1149. DOI: 10.13592/j.cnki.ppj.2016.0513.
 - 22 谭鑫鑫,张春宝,林春晶.植物萜烯合酶基因研究进展[J].基因组学与应用生物学, 2025, **44**(12): 1209-1220. DOI: 10.13417/j.gab.044.001209.
TAN Xinxin, ZHANG Chunbao, LIN Chunjing. Research advances in plant terpene synthase genes[J]. Genomics and Applied Biology, 2025, **44**(12): 1209-1220. DOI: 10.13417/j.gab.044.001209.
 - 23 洪雅萍,陈雪津,王鹏杰,等.茉莉花萜类合成酶基因的转录组鉴定及响应外源激素的表达研究[J].生物技术通报, 2022, **38**(03): 41-49. DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2021-0716.
HONG Yaping, CHEN Xuejin, WANG Pengjie, *et al.* Transcriptome identification and expression analysis of terpene synthase genes in *Jasminum sambac* in response to exogenous hormones[J]. Biotechnology Bulletin, 2022, **38**(03): 41-49. DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2021-0716.

- 38(03):** 41-49. DOI: 10.13560/j. cnki. biotech. bull.1985.2021-0716.
- 24 王苑馨. 喜旱莲子草 DMNT 合成途径关键 TPS 的鉴定和功能研究[D]; 山西农业大学, 2021.
WANG Yuanxin. Identification and Functional Analysis of Key TPS Involved in DMNT Biosynthetic Pathway in *Alternanthera philoxeroides*[D]. Shanxi Agricultural University, 2021.
 - 25 李金燃, 张麒功, 陈丝雨, 等. 梔子 TPS 基因家族鉴定及与萜类物质代谢的相关性分析[J]. 沈阳农业大学学报, 2024, **55(01)**: 66-78. DOI: 10.3969/j. issn. 1000-1700.2024.01.008.
LI Jinran, ZHANG Qigong, CHEN Siyu, *et al.* Identification of TPS gene family in *Gardenia jasminoides* and its correlation analysis with terpenoid metabolism[J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2024, **55(01)**: 66-78. DOI: 10.3969/j. issn.1000-1700.2024.01.008.
 - 26 Chen Z Q, Vining K J, Qi X W, *et al.* Correction: Chen *et al.* genome-wide analysis of terpene synthase gene family in *Mentha longifolia* and catalytic activity analysis of a single terpene synthase. *genes* 2021, 12, 518[J]. *Genes*, 2022, **13(1)**: 69. DOI: 10.3390/genes13010069.
 - 27 Ma X J, Wang W, Zhang J Y, *et al.* NRT1.1B acts as an abscisic acid receptor in integrating compound environmental cues for plants[J]. *Cell*, 2025, **188(19)**: 5231-5248.e20. DOI: 10.1016/j.cell.2025.07.027.
 - 28 Du J F, Zhao Z, Jin L Q, *et al.* Identification of a central regulator of ginkgolide biosynthesis in *Ginkgo biloba* that integrates jasmonate and light signaling[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2025, **122(6)**: e2408891122. DOI: 10.1073/pnas.2408891122.
 - 29 Huang L Q, Yang C, Iqbal A, *et al.* Jasmonate pathway regulates sphingolipid desaturation during cold stress[J]. *New Phytologist*, 2025, **247(1)**: 191-208. DOI: 10.1111/nph.70191.
 - 30 Kazan K, Manners J M. JAZ repressors and the orchestration of phytohormone crosstalk[J]. *Trends in Plant Science*, 2012, **17(1)**: 22-31. DOI: 10.1016/j.tplants.2011.10.006.
 - 31 Kazuko Y , Kazuo S . Organization of cis-acting regulatory elements in osmotic- and cold-stress-responsive promoters.[J]. *Trends in Plant Science*, 2005, **10(2)**: 88-94.
 - 32 Cagnola J I, Cerdan P D, Pacin M, *et al.* Long-day photoperiod enhances jasmonic acid-related plant defense [J]. *Plant Physiology*, 2018: pp. 00443.2018. DOI: 10.1104/pp.18.00443.
 - 33 李晓阳, 张秀峰, 韩榕. 黑小麦和普通小麦对增强 UV-B 辐射的敏感性研究[J]. 石河子大学学报(自然科学版), 2011, **29(03)**: 269-272. DOI: 10.13880/j. cnki. 65-1174/n.2011.03.002.
LI Xiaoyang, ZHANG Xiufeng, HAN Rong. Sensitivity of hulless wheat and common wheat to enhanced UV-B radiation[J]. *Journal of Shihezi University (Natural Science Edition)*, 2011, **29(03)**: 269-272. DOI: 10.13880/j.cnki.65-1174/n.2011.03.002.
 - 34 Liu X, Du Y, Xu C L, *et al.* Comparative analysis of the molecular response characteristics in *Platycodon grandiflorus* irradiated with heavy ion beams and X-rays [J]. *Life Sciences in Space Research*, 2023, **38**: 87-100. DOI: 10.1016/j.lssr.2023.07.001.
 - 35 Wang Y M, Liu X, Wang L C, *et al.* Radiation-specific metabolic reprogramming drives yield-quality balance in *Astragalus mongholicus*: Comparative insights from gamma-ray and heavy-ion beam irradiation[J]. *Plant Stress*, 2025, **18**: 101027. DOI: 10.1016/j.stress.2025.101027.
 - 36 Meng X G, Zhang Y Z, Wang N, *et al.* Prunus persica terpene synthase PpTPS1 interacts with PpABI5 to enhance salt resistance in transgenic tomatoes[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, **13**: 807342. DOI: 10.3389/fpls.2022.807342.
 - 37 Wang P L, Lei X J, Lü J X, *et al.* Overexpression of the *ThTPS* gene enhanced salt and osmotic stress tolerance in *Tamarix hispida*[J]. *Journal of Forestry Research*, 2022, **33(1)**: 299-308. DOI: 10.1007/s11676-020-01224-5.