DOI:10.12441/spyswjs.20260520002 [文章编号] 1673-1689(2026)08-0077-11

杭白菊不同花序部位的功能成分差异及分子调控机制

李鸿蕴[1] 刘 毅[1] 张 琪[1] 胡婉婷[1] 欧金梅[1,2] 韩荣春[1*]

(1. 安徽中医药大学药学院,安徽 合肥 230012; 2. 中药饮片制造新技术安徽省重点实验室,安徽 合肥 230012)

摘要:【目的】探究杭白菊不同花序部位黄酮及氨基酸等功能成分差异及分子调控机制,为其品质评价与利用提供依据。**【方法】**以杭白菊花序总苞、舌状花和管状花为材料,采用紫外-可见分光光度法(UV-Vis)和高效液相色谱法测定总黄酮、总氨基酸及主要黄酮类、酚酸类成分的质量分数,通过测定DPPH自由基清除率评价抗氧化活性。结合非靶向代谢组学数据与转录组测序结果,筛选差异代谢物和差异表达基因(DEGs),构建代谢物-基因关联,并通过实时荧光定量聚合酶链式反应(qRT-PCR)对关键基因进行验证。**【结果】**不同花序部位在成分积累方面表现出明显差异,其中总苞的总黄酮质量分数最高,为(4.592±0.002)%,同时其抗氧化能力也最突出,DPPH自由基清除率EC_{50}值为0.390 mg/mL;舌状花中总氨基酸质量分数最高,为(1.184±0.003)%。转录组学分析结果显示,差异表达基因主要集中在黄酮类生物合成以及氨基酸代谢等相关通路中。结合代谢物变化趋势分析表明,*FLS*、*CYP75B1*、*AOC3*、*NAS*等关键基因表达水平与相应代谢物积累趋势一致,且qRT-PCR验证结果进一步证实了转录组测序数据的可靠性。**【结论】**杭白菊不同花序部位功能成分具有明显空间分异,这与相关生物合成及代谢通路关键基因表达密切相关,该研究可为杭白菊的品质评价及功能食品开发提供理论参考。

关键词:杭白菊;花序部位;功能成分;分子调控机制

Differences in Functional Components and Molecular Rugulatory Mechanisms in Different Inflorescence Parts of *Chrysanthemum morifolium* Hangbaiju

LI Hongyun[1] *LIU Yi*[1] *ZHANG Qi*[1] *HU Wanting*[1] *OU Jinmei*[1,2] *HAN Rongchun*[1*]

(1. School of Pharmacy, Anhui University of Chinese Medicine, Hefei 230012, China; 2. Anhui Provincial Key Laboratory of New Manufacturing Technology for Traditional Chinese Medicine Decoction Pieces, Hefei 230012, China)

Abstract: [**Objective**] This study aimed to investigate the differences in flavonoids, amino acids, and other functional components among different parts of the inflorescence of *Chrysanthemum morifolium* (*C. morifolium*) Hangbaiju and to elucidate their molecular regulatory mechanisms, thereby providing a basis for quality evaluation and utilization. [**Method**] Bracts, ray florets, and disc florets were used as experimental materials. The mass fractions of total flavonoids, total amino acids, as well as major flavonoid and phenolic acid compounds were determined by ultraviolet-visible spectrophotometry (UV-Vis) and high-performance liquid chromatography. Antioxidant activity was evaluated by measuring the DPPH radical scavenging rate. Differential metabolites and differentially expressed genes (DEGs) were identified through integrated metabolomic and transcriptomic analyses, and metabolite-gene association networks were constructed. Key genes were further validated by reverse transcription quantitative real-time polymerase chain reaction (qRT-PCR). [**Result**] Significant differences in component accumulation were observed among different parts of the inflorescence. The bracts exhibited the highest total flavonoid mass fraction [(4.592±0.002)%] and the strongest antioxidant capacity, with an EC_{50} value of 0.390 mg/mL for DPPH free radical scavenging, whereas the ray florets showed the highest total amino acid mass fraction [(1.184±0.003)%].

基金项目:名贵中药资源可持续利用能力建设项目(2060302);安徽中医药大学博士科研启动项目(2024rcyb13)。

通信作者:韩荣春(1979—),男,博士,教授,硕士研究生导师,主要从事中药质量评价与中药资源研究。E-mail:hanr@ahtcm.edu.cn

收稿日期:2026-05-20 **修回日期:**2026-07-06

Transcriptomic analysis revealed that DEGs were mainly enriched in pathways related to flavonoid biosynthesis and amino acid metabolism. The results, combined with metabolite changes, indicated that the expression patterns of key genes encoding *FLS*, *CYP75B1*, *AOC3*, and *NAS* were consistent with the accumulation trends of the corresponding metabolites. Furthermore, qRT-PCR validation confirmed the reliability of the transcriptomic sequencing data. [**Conclusion**] Functional components exhibited clear spatial differences among different parts of the inflorescence of *C. morifolium* Hangbaiju. Their accumulation was closely associated with the expression of key genes involved in related biosynthetic and metabolic pathways. The findings provide a theoretical reference for quality evaluation and functional food development of *C. morifolium* Hangbaiju.

Keywords: *Chrysanthemum morifolium* Hangbaiju; inflorescence part; functional component; molecular rugulatory mechanism

杭白菊是常用的药食两用植物，在中医药及茶饮消费领域具有广泛应用价值[1-2]。作为“浙八味”之一，杭白菊具有清热、平肝及明目的功效，因其花型较大、口感甘甜、品质优良而著称[3]。杭白菊富含黄酮类、酚酸类及氨基酸等多种活性成分，黄酮类物质在抗氧化及抗炎等方面具有重要的生物学功能[4-7]，氨基酸类物质则与风味品质密切相关[8-9]，这些功能成分的组成及其分布特征对杭白菊品质具有重要作用。

杭白菊头状花序由总苞、舌状花和管状花等不同结构构成，各部位在结构和功能上存在差异。现有研究多集中于起源、采收时间不同引起的化学成分变化[10-12]，针对花序内部不同部位功能成分分布特征的研究相对较少。已有研究表明，不同组织间活性成分具有空间分异特征，但其具体分布规律及分子调控机制尚不明确[13]。代谢组学与转录组学技术联合是研究植物次生代谢调控机制的重要手段[14-15]，多组学技术已应用于菊花及其他药用植物[16-17]，但针对杭白菊不同花序部位的功能成分差异的系统研究仍较少。

作者以杭白菊花序总苞、舌状花和管状花为原料，各部位形态见图1。测定杭白菊主要功能成分质量分数及抗氧化活性，在前期代谢组学研究基础上，进一步结合转录组学技术，对不同花序部位代谢物差异及其相关基因表达进行系统分析，解析功能成分差异的分子调控机制，旨在为杭白菊品质评价及功能产品开发提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

杭白菊：2023年11月上旬，采自安徽省农科院岗集生态农业试验示范基地，在开花后第15天左右采摘，经纯净水反复冲洗，用无菌吸水纸吸干水分，剥离杭白菊花序中的总苞（HBZ）、舌状花（HBS）、管状花（HBG）。将部分样品装入冻存管中，迅速放入液氮中冷冻，于−80 ℃冰箱保存；其余样品经真空冷冻干燥后打粉，存放于阴凉柜中，备用。

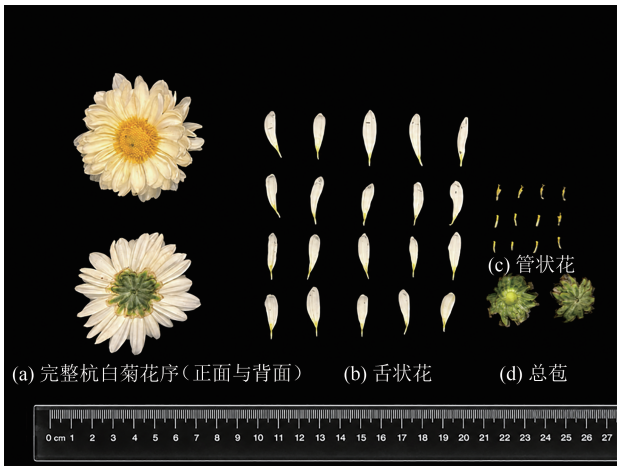


图 1 杭白菊花序及各部位形态

Fig. 1 Morphology of inflorescence and different parts of *C. morifolium* Hangbaiju

1.2 试剂

蒙花苷（纯度≥98.0%）、芹菜素（纯度≥98.0%）、咖啡酸（纯度≥98.0%）、木犀草苷（纯度≥98.5%）、异绿原酸A（纯度≥98.5%）、异绿原酸C（纯度≥98.5%）、亮氨酸（纯度≥98.0%）、冰醋酸（纯度≥98.0%）、茚三酮（纯度≥98.0%）、氯化亚锡（纯度98.0%）：成都普思生物科技股份有限公司；芦丁（纯度≥98.0%）、绿原酸（纯度≥98.0%）：上海源叶生物科技有限公司；柚皮素（纯度≥98.0%）：武汉天植生物技术有限公司；抗坏血酸（VC）：国药集团化学试剂有限公司；DPPH 试剂：上海麦克林生化科技股份有限公司；甲醇、乙腈：质谱级，德国 CNW Technologies 公司；甲酸：质谱级，美国 Sigma 公司；其余试剂均为分析纯。

1.3 仪器与设备

超高效液相色谱仪：UPLC I-Class Plus型，美国Waters公司；高分辨质谱仪：Q Exactive型，美国Thermo Fisher Scientific公司；低温高速离心机：Centrifuge 5430型，德国Eppendorf公司；冷冻真空浓缩仪：Maxi Vacbeta型，中国香港GENE COMPANY公司；高效液相色谱仪：U3000型，美国Thermo Fisher Scientific公司；紫外-可见分光光度计：UV-8000型，上海元析仪器有限公司；真空冷冻干燥机：LGJ-10型，北京松源华兴科技发展有限公司；全自动样品快速研磨仪：JXFSTPRP-24型，上海净信科技有限公司。

1.4 方法

1.4.1 总黄酮及总氨基酸质量分数测定

参照文献[18-19]测定总黄酮和总氨基酸质量分数，称取杭白菊不同花序部位冻干粉末0.500 g（用于测定总黄酮）或1.000 g（用于测定总氨基酸），分别加入50.0 mL体积分数70%的甲醇，超声（250 W，40 kHz）提取45 min。提取结束后冷却至室温，补足损失质量，于4 000 r/min离心10 min，用体积分数70%甲醇补足损失的质量，摇匀，过滤，即得菊花总黄酮和总氨基酸待测溶液。以芦丁为对照样品，采用亚硝酸钠-三氯化铝法，于510 nm测定吸光度，绘制芦丁标准曲线。取2 mL供试品溶液，检测后根据芦丁标准曲线回归方程（y_1=0.011 6x_1-0.026 9，R^2=0.999 2）计算供试品溶液中总黄酮质量浓度。以亮氨酸为对照样品，采用茚三酮显色法，于280 nm测定吸光度，绘制亮氨酸标准曲线。取2.0 mL供试品溶液，检测后根据亮氨酸标准曲线回归方程（y_2=2.663x_2-0.107 1，R^2=0.999 4）计算供试品溶液中总氨基酸质量浓度。按照式（1）计算样品冻干粉中总黄酮（或总氨基酸）质量分数。

$$X=\frac{(C_1\times n\times V_1)}{(C_2\times V_2\times 10^3)}\times 100\% \quad (1)$$

式中：

X——样品中总黄酮（总氨基酸）质量分数，%；

n——稀释倍数；

C_1——供试品溶液中总黄酮（总氨基酸）质量浓度，μg/mL；

C_2——供试品溶液质量浓度，mg/mL；

V_1——反应体系总体积，mL；

V_2——测定质量分数时所需供试品溶液体积，mL。

1.4.2 黄酮类、酚酸类成分质量分数测定

称取冻干样品粉末0.50 g（过4号筛），样品提取方法与1.4.1小节一致。分别称取适量对照样品（绿原酸、木犀草苷、异绿原酸A、异绿原酸C、蒙花苷、芹菜素），于容量瓶中，加入体积分数70%甲醇制成含122.10 μg/mL绿原酸、25.30 μg/mL木犀草苷、39.00 μg/mL异绿原酸A、27.20 μg/mL异绿原酸C、65.30 μg/mL蒙花苷、30.60 μg/mL芹菜素的混合对照样品溶液。

利用高效液相色谱法对绿原酸、木犀草苷、异绿原酸A、异绿原酸C、蒙花苷及芹菜素等化合物进行定量分析。色谱柱为Agilent ZORBAX Eclipse XDB-C18（4.6 mm×250 mm×5 μm），流动相A为乙腈，流动相B为体积分数0.1%甲酸水溶液。采用梯度洗脱程序：0~8 min，流动相A体积分数由5.0%升至10.0%；8~15 min，流动相A体积分数由10.0%升至14.0%；15~18 min，流动相A体积分数由14.0%升至17.0%；18~22 min，流动相A体积分数由17.0%升至17.5%；22~35 min，流动相A体积分数由17.5%升至18.0%；35~40 min，流动相A体积分数保持在18.0%；40~50 min，流动相A体积分数由18.0%升至19.0%；50~65 min，流动相A体积分数由19.0%升至30.0%；65~80 min，流动相A体积分数由30.0%升至52.0%。流量1.0 mL/min，柱温30 ℃，进样量2.0 μL，检测波长348 nm。

1.4.3 抗氧化活性测定

参照文献[20]测定样品的DPPH自由基清除能力。称取DPPH粉末3.94 mg，用体积分数95%乙醇溶解并定容至100.0 mL，配制成0.10 mmol/L的DPPH-乙醇溶液，超声30 min，避光保存备用。按照1.4.1小节的方法制备样品母液（10 mg/mL），并用体积分数70%甲醇逐级稀释，配制成质量浓度分别为5.12、2.56、1.28、0.64、0.32、0.16、0.08、0.04、0.02 mg/mL的系列供试品溶液。称取VC 0.1 g，加入10 mL体积分数70%甲醇，制得VC母液（10.0 mg/mL），用体积分数70%甲醇逐级稀释配制成与样品相同质量浓度梯度的阳性对照溶液，避光备用。

取0.10 mmol/L的DPPH-乙醇溶液3.0 mL，置于具塞试管中，分别加入不同质量浓度样品溶液

0.50 mL，混匀后于室温避光反应 60 min。以体积分数 95% 乙醇替代样品溶液作为对照组，以体积分数 70% 甲醇溶液与体积分数 95% 乙醇混合作为空白组，每个样品均设置 3 个平行试验。反应结束后，于 517 nm 测定吸光度，按式（2）计算 DPPH 自由基清除率。

$$Y=\frac{1-(A_i-A_j)}{A_0}\times 100\% \quad (2)$$

式中：

Y——DPPH 自由基清除率，%；

A_i——样品组的吸光度；

A_j——空白组的吸光度；

A_0——对照组的吸光度。

1.4.4 差异代谢物数据来源

非靶向代谢组学数据来源于作者所在课题组前期研究[21]。采用超高效液相色谱-质谱联用技术（UPLC-MS）对杭白菊不同花序部位进行检测。原始数据经峰提取、峰对齐及归一化处理后，获得代谢物数据矩阵。采用主成分分析（PCA）和正交偏最小二乘判别分析（OPLS-DA）评价不同样品间代谢差异，并以变量投影重要性（VIP）值>1 且 P<0.05 为标准筛选差异代谢物，进一步结合 KEGG 数据库进行通路富集分析。

1.4.5 转录组学分析

提取杭白菊不同花序部位的总 RNA，分别采用 NanoDrop 2000 检测其纯度，并利用 Agilent 2100 Bioanalyzer 对 RNA 完整性进行评估。在质量符合要求的前提下构建 cDNA 文库，并在 Illumina HiSeq 4000 平台上完成高通量测序。对原始测序数据进行质量控制后获得 clean reads，进一步用于转录本的组装分析。将组装得到的非冗余基因与 NR、NT、Swiss-Prot、KEGG、KOG 及 GO 等数据库进行比对（E-value<1×10^{-5}），完成功能注释。采用 Bowtie2 进行序列比对，利用 RSEM 软件计算基因表达量，以 FPKM 表示基因表达水平。以 FDR≤0.001 且|lb（Fold change）|≥1 为标准筛选差异表达基因（DEGs），并进行 GO 功能分类及 KEGG 通路富集分析。

1.4.6 qRT-PCR 验证

利用 2×SYBR Green qPCR Premix（Universal）试剂盒，采用 Bio-rad 荧光定量 PCR 进行 qRT-PCR 分析，引物序列信息见表 1。以菊花 18S rRNA 基因（GenBank 登录号 KJ870235）为内参基因，$2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法计算基因相对表达水平。每个花序部位样品设置 3 个生物学重复，同时每个生物学重复设置 3 个技术重复。

表 1 qRT-PCR 引物序列信息

Table 1 Information of qRT-PCR primer sequences

基因	正向引物（5′—3′）	反向引物（5′—3′）
CHI-1	GACAACCAAAATCTAAGATCACCCA	AACCGTCCCACCAGCAAAG
CHI-2	GGGGTTTCCCAAATCCAAG	CCACGAAAGGTAACAGCGGT
FG2-1	AAGGGTGCTCGTGTTCTCG	CGGACACTATCTCAAACAATGGA
FLS-1	TACTCCAATGGCAAAATCGGG	CCCACGAACAAGGGCAGAA
FLS-2	TGAGTACATGGCTCCGTCCCT	TGCAGAAGATTAGGTGGGTGATT
F3H-1	TCATACATTATCTGACGGGCTCT	CGAAGAACAGTACGCTCAACGA

1.5 统计分析

采用 Origin 2024 软件对试验数据进行统计分析，结果以平均值±标准差（$\bar{x}\pm s$）表示。组间差异通过单因素方差分析进行比较，并以 P<0.05 作为具有统计学意义的判定标准。

2 结果与讨论

2.1 杭白菊不同花序部位功能成分差异

采用紫外-可见分光光度法和高效液相色谱法，对杭白菊不同花序部位中总黄酮、总氨基酸及 6 种黄酮类、酚酸类成分进行定量测定。如表 2 所示，各部位上述成分的质量分数均表现出明显差异。

总苞总黄酮质量分数最高，为（4.592±0.002）%，显著高于舌状花和管状花，分别为（3.651±0.001）%、（2.837±0.003）%；舌状花的总氨基酸质量分数最高，为（1.184±0.003）%，其次为总苞、管状花，分别为（1.152±0.001）%、（0.887±0.001）%。在 6 种黄酮类、酚酸类成分中，绿原酸、木犀草苷、蒙花苷和异绿原酸 A 质量分数在总苞中较高；异绿原酸 C 质量分数在舌状花中最高；芹菜素在 3 个部位中的质量分数均较低，但组间差异显著。

已有研究表明，菊花头状花序不同结构部位在活性成分组成及积累水平上存在明显差异。

表2　杭白菊不同花序部位主要功能成分质量分数

Table 2　Mass fractions of major functional components in different inflorescence parts of *C. morifolium* Hangbaiju

样品	绿原酸	木犀草苷	异绿原酸A	异绿原酸C	蒙花苷	芹菜素	总黄酮	总氨基酸
	质量分数/%	质量分数/%	质量分数/%	质量分数/%	质量分数/%	质量分数/%	质量分数/%	质量分数/%
HBG	0.359±0.004^{c}	0.545±0.003^{b}	0.819±0.007^{b}	0.320±0.004^{c}	0.115±0.002^{b}	0.022±0.003^{c}	2.837±0.003^{c}	0.887±0.001^{b}
HBS	0.372±0.002^{b}	0.503±0.004^{c}	0.835±0.002^{b}	1.000±0.002^{a}	0.053±0.002^{c}	0.080±0.003^{a}	3.651±0.001^{b}	1.184±0.003^{a}
HBZ	0.696±0.003^{a}	0.968±0.002^{a}	1.544±0.003^{a}	0.521±0.002^{b}	0.295±0.004^{a}	0.049±0.001^{b}	4.592±0.002^{a}	1.152±0.001^{a}

注：同列不同字母表示组间差异显著（P<0.05）。

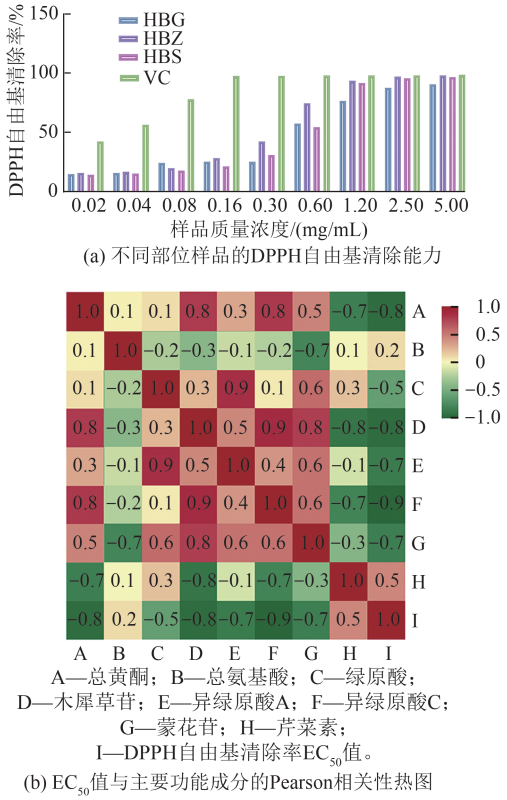
于书艳[22]研究发现，杭菊头状花序不同结构部位挥发性成分积累存在显著差异；Wei等[13]通过联合转录组和代谢组分析菊花花瓣与非花瓣组织，发现黄酮类物质在不同组织中呈现差异积累趋势。本研究中总苞总黄酮质量分数显著高于舌状花和管状花，说明杭白菊花序内部不同结构部位存在功能成分空间分布差异，与已有研究中菊花不同组织活性成分差异积累的结论相吻合。

研究结果显示，总苞中黄酮类及酚酸类成分质量分数相对更高，而舌状花中总氨基酸质量分数较为丰富，说明不同花序部位在功能成分积累上存在显著差异。黄酮类、酚酸类以及氨基酸类物质均对杭白菊品质具有重要作用，其中黄酮类和酚酸类成分与抗氧化性能之间具有较强关联性[23-24]，氨基酸类物质则与杭白菊风味品质及营养特性有关[25-26]。因此，总苞中黄酮类成分富集、舌状花中氨基酸富集的分布特征具有明确的功能意义，是杭白菊药用价值与食用价值的重要物质基础。

2.2　杭白菊不同花序部位抗氧化活性差异分析

用DPPH自由基清除率评价杭白菊的抗氧化能力，结果见图2(a)。各部位均表现出一定的DPPH自由基清除能力，且随着样品质量浓度的升高，DPPH自由基清除率呈逐渐升高的趋势。DPPH自由基清除能力强弱顺序为：总苞>舌状花>管状花。DPPH自由基清除率曲线表明，三者EC_{50}值由小到大的顺序为总苞（0.390 mg/mL）<舌状花（0.530 mg/mL）<管状花（0.570 mg/mL），总苞的EC_{50}值显著低于其他部位，表明其抗氧化能力最强。

为进一步探讨活性成分与抗氧化能力之间的关系，采用Pearson相关性分析进行评价。如图2(b)所示，DPPH自由基清除率EC_{50}值与总氨基酸的相关性较弱（$|R|$<0.5），与总黄酮、木犀草苷、异绿原酸A、异绿原酸C、蒙花苷等5个成分存在明显的负相关（P<0.05），其中异绿原酸C与DPPH自由基清除率EC_{50}值相关性最强（R=−0.9）。EC_{50}值越低，表明抗氧化能力越强。上述5个成分的水平与DPPH自由基清除率EC_{50}值呈负相关，反映了其水平与抗氧化能力的正向关联，说明这些黄酮及酚酸类成分可能与杭白菊不同花序部位的抗氧化活性有关，这与Yang等[27]的研究结论一致。



(a) 不同部位样品的DPPH自由基清除能力

A—总黄酮；B—总氨基酸；C—绿原酸；
D—木犀草苷；E—异绿原酸A；F—异绿原酸C；
G—蒙花苷；H—芹菜素；
I—DPPH自由基清除率EC_{50}值。

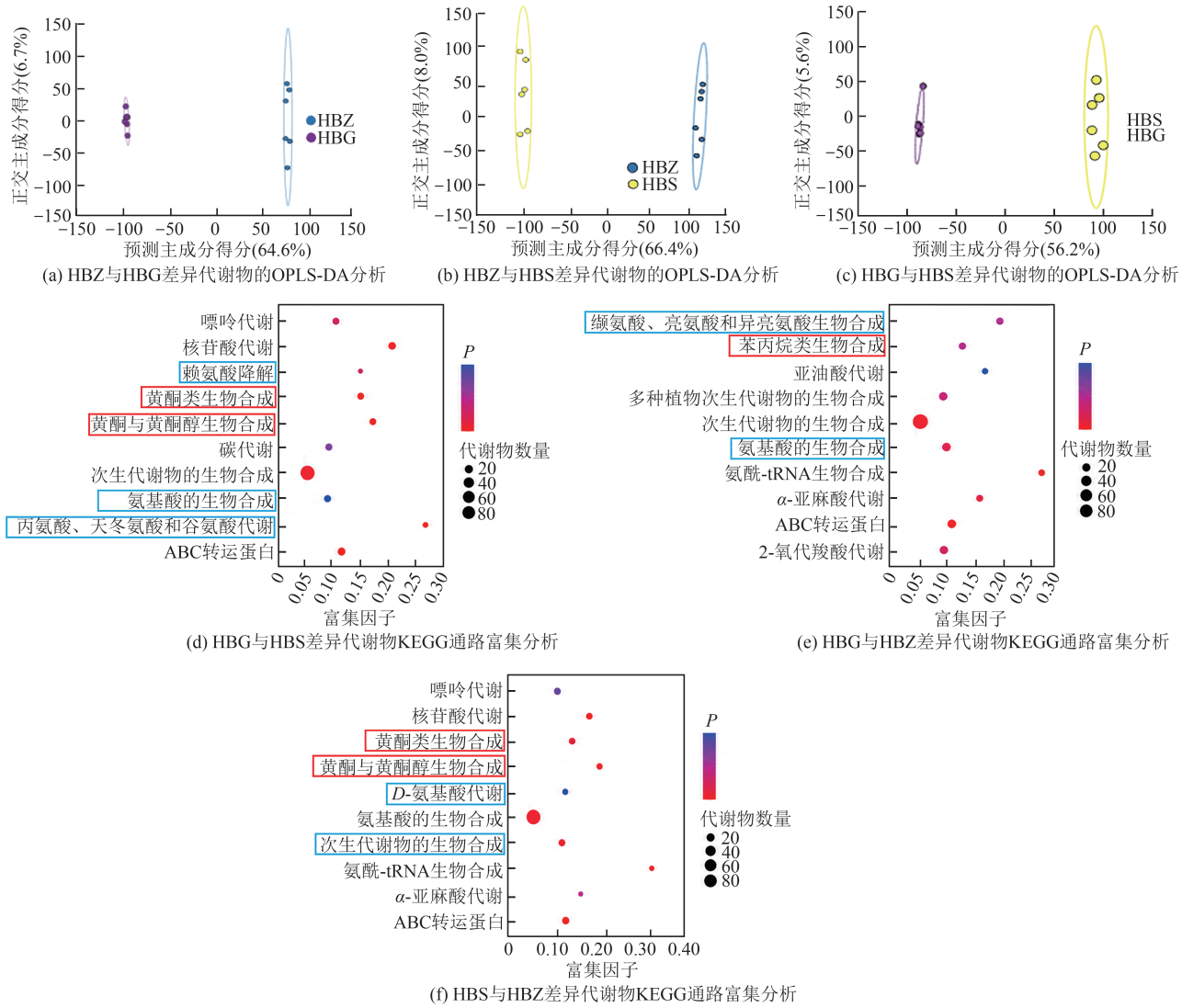
(b) EC_{50}值与主要功能成分的Pearson相关性热图

图2　杭白菊不同花序部位的DPPH自由基清除能力及其与主要功能成分的相关性分析

Fig. 2　Scavenging activity against DPPH free radicals and its correlations with major components in different inflorescence parts of *C. morifolium* Hangbaiju

2.3　杭白菊不同花序部位代谢组学分析

共鉴定出代谢物3 716个，杭白菊不同花序部位间代谢物组成存在明显差异。差异代谢物主要富集于黄酮类生物合成、黄酮与黄酮醇生物合成以及氨基酸代谢等通路。聚类分析结果表明，总苞中黄酮类代谢物丰度较高，而舌状花中氨基酸类代谢物相对富集，表明不同花序部位在代谢物积累上具有显著的空间分异特征，见图3。



(a) HBZ与HBG差异代谢物的OPLS-DA分析　(b) HBZ与HBS差异代谢物的OPLS-DA分析　(c) HBG与HBS差异代谢物的OPLS-DA分析

(d) HBG与HBS差异代谢物KEGG通路富集分析　(e) HBG与HBZ差异代谢物KEGG通路富集分析

(f) HBS与HBZ差异代谢物KEGG通路富集分析

图 3　HBZ、HBG 和 HBS 差异代谢物的 OPLS-DA 分析及 KEGG 通路富集分析

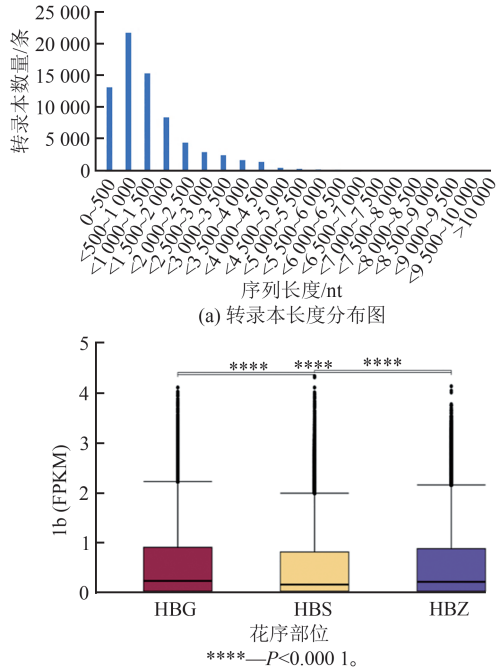
Fig. 3　OPLS-DA plots and KEGG pathway enrichment of differential metabolites in HBZ, HBG, and HBS

2.4　杭白菊不同花序部位转录组学分析

对总苞、舌状花和管状花开展转录组测序，共获得高质量 clean reads 19.89 Gb，各样品 Q20 值均高于 97.69%，Q30 值均超过 92.66%，表明数据可靠。组装得到非冗余基因 74 222 条，长度分布合理，见图 4(a)，表明转录组组装结果可靠。采用 FPKM 对各样品基因表达水平进行定量分析。不同花序部位间基因表达存在明显差异，管状花(34 968)表达丰度显著高于总苞(34 458)和舌状花(31 870)，且 3 组之间差异显著，见图 4(b)，说明杭白菊不同花序部位在转录水平上存在差异。已有研究表明，菊花不同组织中功能成分的积累与相关基因表达变化密切相关[28]。本研究中不同花序部位基因表达丰度存在明显差异，说明杭白菊不同花序部位在转录水平上存在明显分化，结合总苞中总黄酮、绿原酸、木犀草苷和异绿原酸 A 质量分数较高的结果，推测总苞中黄酮类及酚酸类成分的积累与黄酮类生物合成相关基因的差异表达有关。

进一步筛选 DEGs，发现不同部位之间均检测到大量 DEGs。舌状花与管状花比较组筛选出 8 395 个 DEGs，总苞与舌状花比较组筛选出 7 754 个 DEGs，总苞与管状花比较组筛选出 9 777 个 DEGs，见表 3。其中，总苞与管状花比较组 DEGs 数量最多，说明两者在转录调控方面差异较大。

基于 KEGG 数据库对 DEGs 进行功能注释与通路富集分析。如图 5 所示，这些基因主要参与黄酮类生物合成及氨基酸代谢等过程。不同比较组在通路富集方面呈现差异特征：舌状花与管



(a) 转录本长度分布图

(b) 不同花序部位基因表达水平箱线图

图 4　转录本长度分布与基因表达水平箱线图

Fig. 4　Distribution of transcript length and box plot of gene expression level

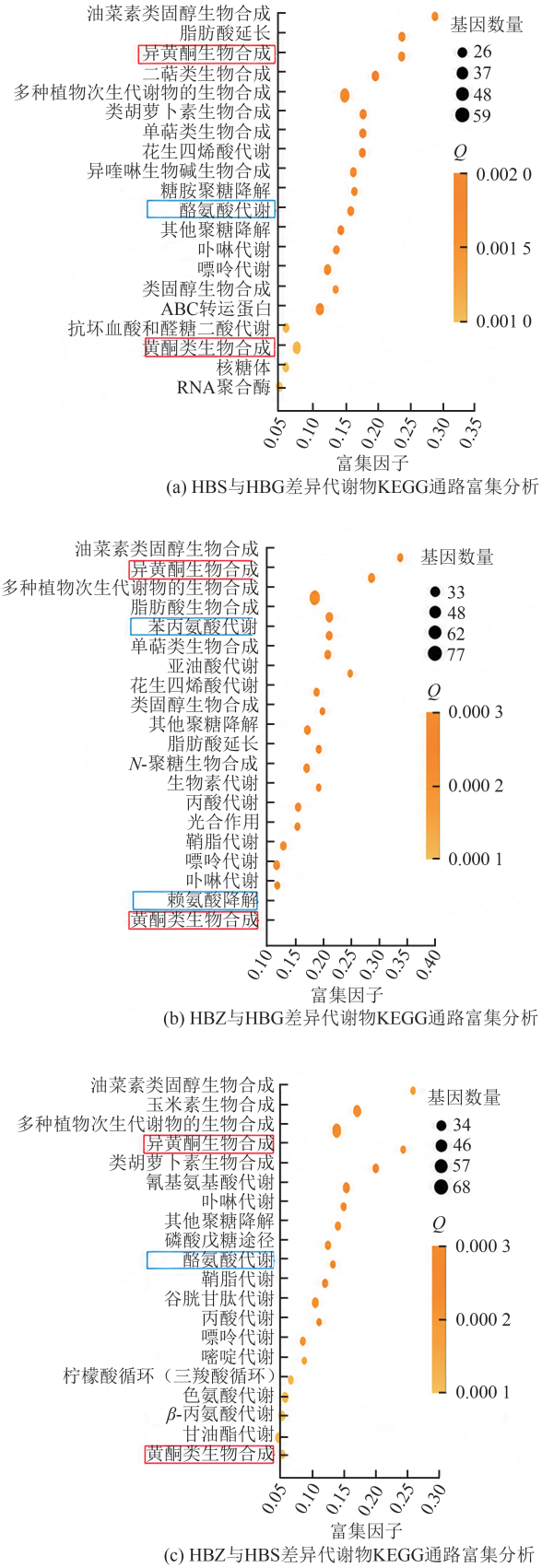
表 3　差异基因数量

Table 3　Number of DEGs

比较组	DEGs数量/个	上调基因数量/个	下调基因数量/个
HBS vs HBG	8 395	4 027	4 368
HBZ vs HBS	7 754	3 681	4 073
HBZ vs HBG	9 777	4 143	5 634

状花比较组主要富集于多种植物次生代谢物的生物合成、黄酮类生物合成、异黄酮生物合成和酪氨酸代谢等通路；总苞与管状花比较组主要富集于多种植物次生代谢物的生物合成、黄酮类生物合成、异黄酮生物合成、苯丙氨酸代谢和赖氨酸降解等通路；总苞与舌状花比较组则主要富集于多种植物次生代谢物的生物合成、黄酮类生物合成、异黄酮生物合成、酪氨酸代谢和色氨酸代谢等通路。

综合来看，不同比较组共同富集黄酮类生物合成、多种植物次生代谢物的生物合成等通路，但具体富集通路及富集程度存在差异，说明杭白菊不同花序部位在转录水平上具有不同的代谢调控特征。其中，黄酮类及异黄酮生物合成相关通路在多个比较组中富集，氨基酸代谢相关通路也在不同比较组中呈现差异富集趋势。相关研究表



(a) HBS与HBG差异代谢物KEGG通路富集分析

(b) HBZ与HBG差异代谢物KEGG通路富集分析

(c) HBZ与HBS差异代谢物KEGG通路富集分析

图 5　KEGG 通路富集分析

Fig. 5　KEGG pathway enrichment analysis

明，药食两用植物不同部位功能成分的差异积累与相关代谢通路表达变化有关[29-31]，因此，进一步结合代谢物积累特征进行联合分析。

2.5　转录组和代谢组的关联性分析结果

为解析杭白菊不同花序部位功能成分差异积累的调控机制，作者将本课题组前期筛选的差异代谢物（VIP>1，$P<0.05$）与 DEGs 进行联合分析，重点对黄酮类及氨基酸类相关代谢通路进行整合解析，结果见图 6。

在黄酮类生物合成通路中，*CHI-1*、*CHI-2*、*F3H-1*、*FLS-1*、*FLS-2*、*CYP75B1-1* 及 *CYP93G1-1* 等关键结构基因在不同部位的表达差异显著，它们在总苞中整体表达水平较高，而在舌状花和管状花中相对较低，这与芦丁、槲皮素、山柰酚、木犀草素等黄酮类代谢物在总苞中的积累趋势相对应。已有研究表明，菊花中黄酮类成分积累与黄酮类生物合成及相关次生代谢通路活性密切相关[32-35]，结合总苞中总黄酮、绿原酸、木犀草苷和异绿原酸 A 等成分质量分数较高这一结果，说明 *FLS-1*、*FLS-2*、*CYP75B1-1* 等基因在杭白菊不同花序部位黄酮类成分差异积累过程中具有重要调控作用。

在上游苯丙氨酸代谢通路中，*HPPR-1*、*DDC-1*、*AOC3-1* 等基因在不同部位间差异表达，其表达变化与 *L*-苯丙氨酸及其衍生物在不同部位中的积累差异相对应。

在甲硫氨酸代谢通路中，*NAS-1*、*speE-1*、*PheA2-1* 等关键基因在舌状花中表达水平较高，这与 *S*-腺苷-*L*-甲硫氨酸及相关氨基酸代谢物在舌状花中的积累趋势相对应。氨基酸不仅是植物初级代谢的重要组成部分，也与食品风味品质密切相关。Delompré 等[36]研究表明，多种氨基酸及其盐类具有不同味觉特征，可参与食品滋味形成。结合舌状花总氨基酸质量分数较高这一结果，说明 *NAS-1*、*speE-1*、*PheA2-1* 等氨基酸代谢相关基因在

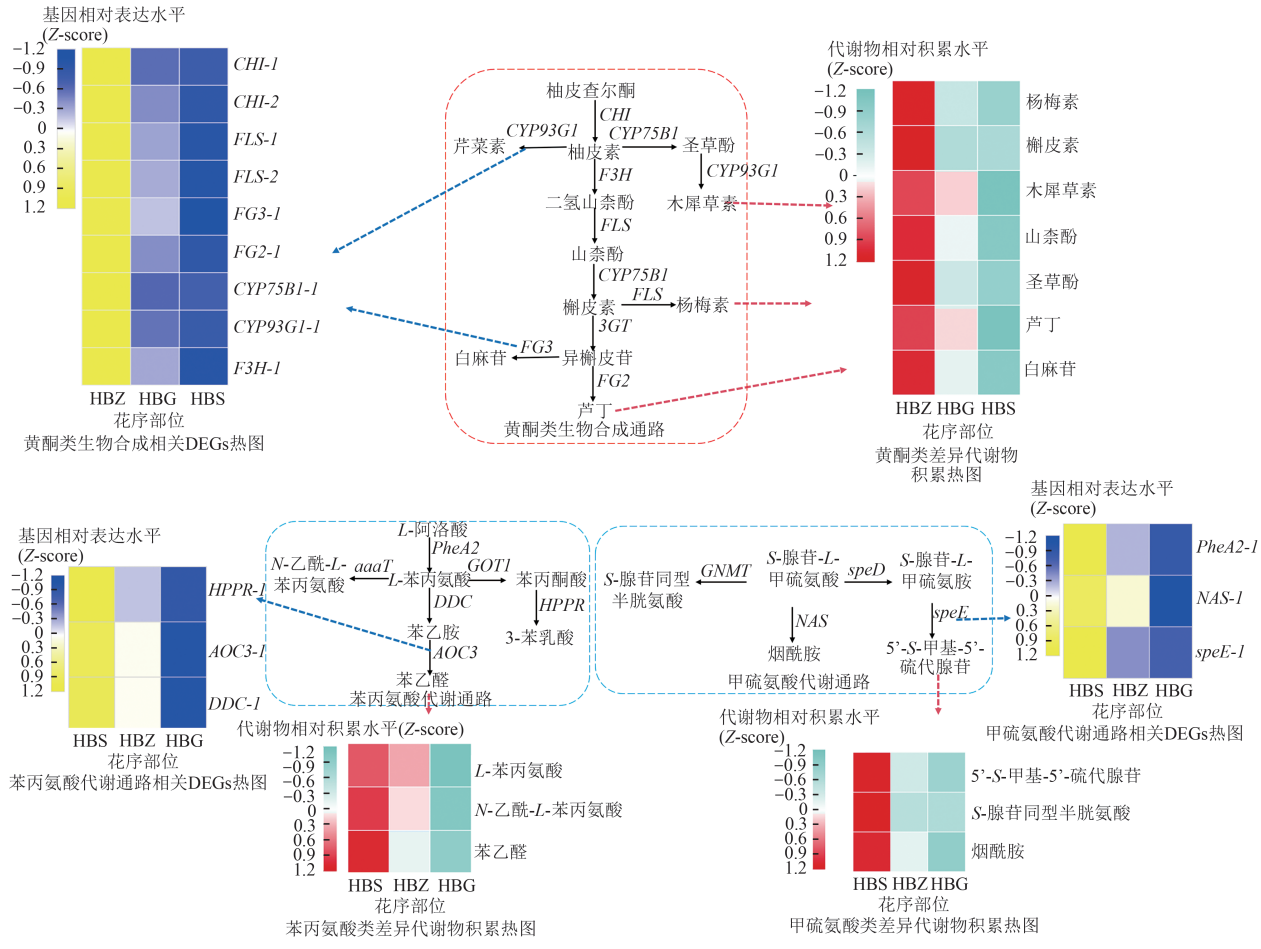


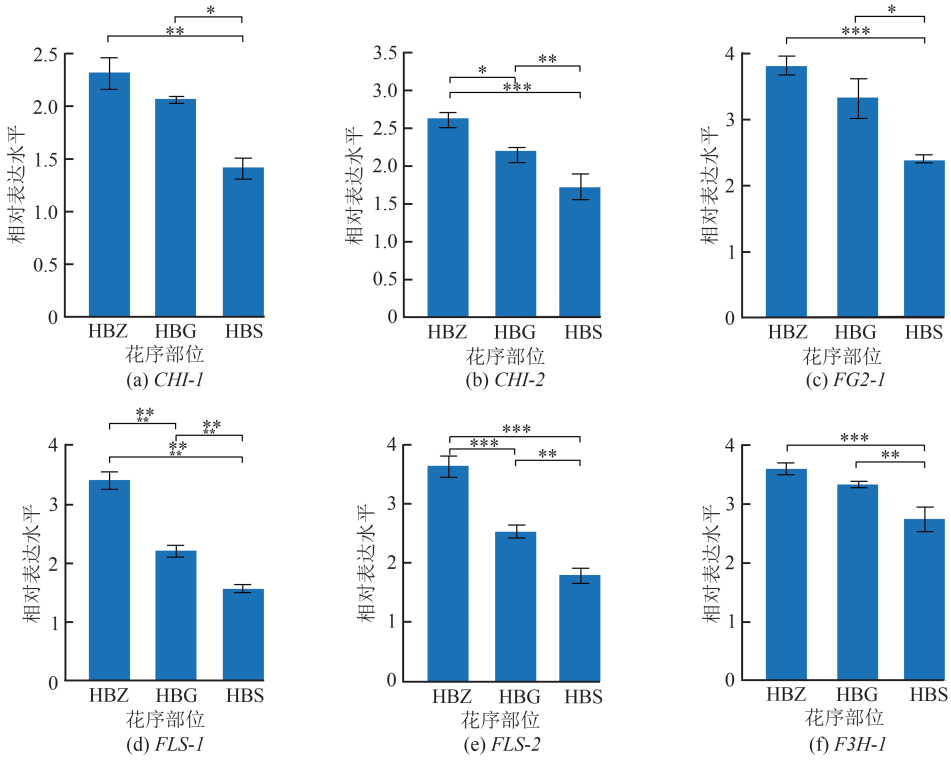
图 6　黄酮类、氨基酸类成分生物合成通路

Fig. 6　Biosynthetic pathways of flavonoids and amino acids

杭白菊不同花序部位氨基酸类成分差异积累过程中发挥了重要作用。

2.6　关键基因的qRT-PCR验证

为验证转录组结果的准确性和重复性，对与黄酮类生物合成通路相关的DEGs（*CHI-1*、*CHI-2*、*FG2-1*、*FLS*-1、*FLS*-2、*F3H*-1）进行qRT-PCR分析。如图7所示，6个DEGs的表达趋势与转录组数据一致，表明转录组测序结果具有可靠性。



*—P<0.05；**—P<0.01；***—P<0.001。

图7　qRT-PCR验证DGEs相对表达水平

Fig. 7　Validation of the relative expression levels of DEGs by qRT-PCR

3　结论

作者系统比较了杭白菊不同花序部位功能成分的分布特征及分子调控机制。结果表明，杭白菊不同花序部位在功能成分积累上存在显著差异：总苞中总黄酮、绿原酸、木犀草苷和异绿原酸A质量分数较高，具有较强的抗氧化能力；舌状花中总氨基酸质量分数较高，表现出与风味相关成分的富集特征。代谢组学与转录组学联合分析结果显示，差异代谢物主要富集于黄酮类生物合成及氨基酸代谢等通路，*FLS*、*CYP75B1*、*AOC3*、*NAS*等关键基因的表达变化与相关代谢物积累趋势相对应，表明它们在不同花序部位功能成分差异积累中发挥了重要调控作用。

从应用角度看，本研究为杭白菊不同花序部位精细化利用及功能定位提供了数据支撑。总苞可作为黄酮类和酚酸类成分的提取原料，优先用于抗氧化功能产品开发、活性成分提取及原料分级评价；舌状花可作为氨基酸和风味品质评价的重要部位，为食用型产品开发提供参考。

本研究基于转录组与代谢组关联分析揭示了候选基因与代谢物之间的关系，相关关键基因的功能验证仍需深入研究，后续将结合基因功能验证进一步明确其调控机制并评估其应用稳定性。

参考文献

[1] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典 一部：2025年版[M]. 北京：中国医药科技出版社，2025：333.

[2] 洪梦杰，柏超凡，辛明杰，等. 菊花活性成分及药理作用研究进展[J]. 农业与技术，2024，44(3)：18-21.
Hong M J，Bai C F，Xin M J，et al. Research progress on active components and pharmacological effects of *Chrysanthemum* [J]. Agriculture and Technology，2024，44(3)：18-21.(in Chinese)

[3] 李建民，李华擎，胡世霞. 杭菊花的产区和商品种类现

状[J]. 中国药师,2015(7):1098-1100.
Li J M, Li H Q, Hu S X. Current situation of production areas and varieties of *Chrysanthemum* of Hangzhou[J]. China Pharmacist,2015(7):1098-1100.(in Chinese)

[4] 蔡琳,付田田. 菊花的药理临床应用探讨[J]. 黑龙江科学,2020,11(8):26-27.
Cai L, Fu T T. Investigation of pharmacology and clinical application of *Chrysanthemum*[J]. Heilongjiang Science, 2020,11(8):26-27.(in Chinese)

[5] Li Y F, Yang P Y, Luo Y H, et al. Chemical compositions of *Chrysanthemum* teas and their anti-inflammatory and antioxidant properties[J]. Food Chemistry, 2019, 286: 8-16.

[6] Luyen B T T, Tai B H, Thao N P, et al. Anti-inflammatory components of *Chrysanthemum indicum* flowers [J]. Bioorganic & Medicinal Chemistry Letters, 2015, 25(2): 266-269.

[7] Hodaei M, Rahimmalek M, Behbahani M. Anticancer drug discovery from Iranian *Chrysanthemum* cultivars through system pharmacology exploration and experimental validation [J]. Scientific Reports, 2021, 11: 11767.

[8] Heinemann B, Hildebrandt T M. The role of amino acid metabolism in signaling and metabolic adaptation to stress-induced energy deficiency in plants [J]. Journal of Experimental Botany, 2021, 72(13): 4634-4645.

[9] Hu S H, Li K F, Zhang X, et al. The impact of the foliar application of amino acid aqueous fertilizer on the flavor of potato tubers[J]. Foods, 2023, 12(21): 3951.

[10] Long W J, Bai X Y, Wang S Y, et al. UHPLC-QTOF-MS-based untargeted metabolomics and mineral element analysis insight into the geographical differences of *Chrysanthemum morifolium* Ramat cv. "Hangbaiju" from different origins[J]. Food Research International, 2023, 163: 112186.

[11] Yang M X, Tian X, Zhang M T, et al. A holistic comparison of flavor signature and chemical profile in different harvesting periods of *Chrysanthemum morifolium* Ramat. based on metabolomics combined with bioinformatics and molecular docking strategy[J]. RSC Advances, 2022, 12(54): 34971-34989.

[12] 孙淑芳,沈学根,张新凤,等. 采收期对杭白菊4个主栽品种功效成分的影响[J]. 中国中药杂志,2011,36(21):2945-2949.
Sun S F, Shen X G, Zhang X F, et al. Effects of harvesting stage on functional constituents of four kinds of Hangbaiju [J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2011, 36(21): 2945-2949.(in Chinese)

[13] Wei J H, Zeng Z X, Song C W, et al. Color-induced changes in *Chrysanthemum morifolium*: an integrative transcriptomic and metabolomic analysis of petals and non-petals [J]. Frontiers in Plant Science, 2024, 15: 1498577.

[14] 郭梦真,李孟,邓晓颜,等. 基于GC-MS和化学计量学的怀菊不同部位挥发性成分差异分析[J]. 中国药师,2024(2):209-219.
Guo M Z, Li M, Deng X Y, et al. Analysis of volatile constituents in different parts of Huai *Chrysanthemum* by GC-MS combined with stoichiometry [J]. China Pharmacist, 2024(2): 209-219.(in Chinese)

[15] 韩正洲,杨勇,贾红梅,等. 基于植物代谢组学的栽培型与野生型野菊花的化学成分比较及定量分析[J]. 药物分析杂志,2017,37(7):1196-1206.
Han Z Z, Yang Y, Jia H M, et al. Chemical comparison of cultivated and wild type *Flos Chrysanthemi Indici* base on plant metabolomics and determination of the chemical constituents by UPLC [J]. Chinese Journal of Pharmaceutical Analysis, 2017, 37(7): 1196-1206.(in Chinese)

[16] 王梦迪,雍旭红,印敏,等. 代谢组学技术在植物次生代谢调控研究中的应用[J]. 植物科学学报,2023,41(2):269-278.
Wang M D, Yong X H, Yin M, et al. Application of metabonomics in regulation study of plant secondary metabolites[J]. Plant Science Journal, 2023, 41(2): 269-278.(in Chinese)

[17] Wang Y, Tong Y, Adejobi O I, et al. Research advances in multi-omics on the traditional Chinese herb *Dendrobium officinale*[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 12: 808228.

[18] 赖爱萍,朱加虹,刘岩,等. 贮藏条件对杭白菊功能成分的影响[J]. 食品工业科技,2021,42(16):221-228.
Lai A P, Zhu J H, Liu Y, et al. Effect of storage conditions on functional compositions of *Chrysanthemum morifolium* [J]. Science and Technology of Food Industry, 2021, 42(16): 221-228.(in Chinese)

[19] 马其华,周庆,陈巧环,等. 福白菊不同采收期不同部位有效成分及抗氧化活性评价[J]. 现代食品科技,2025,41(11):213-221.
Ma Q H, Zhou Q, Chen Q H, et al. Evaluation of active components and antioxidant activity of *Chrysanthemum morifolium* cv. Fubaiju in different organs from different harvesting stages [J]. Modern Food Science & Technology, 2025, 41(11): 213-221.(in Chinese)

[20] 余梅,焦迎春. 柴达木大肥菇多糖的体内外抗氧化活性研究[J]. 食品与生物技术学报,2024,43(12):101-109.
Yu M, Jiao Y C. Study on *in vivo* and *in vitro* antioxidant

activity of polysaccharides from *Agaricus bitorquis* (Quél.) Sacc.[J]. Journal of Food Science and Biotechnology,2024,43(12):101-109.(in Chinese)

[21] 刘毅,王亚利,崔淑琴,等. 基于非靶向代谢组学分析杭白菊花序各部位化学成分的差异[J]. 安徽中医药大学学报,2026,45(1):94-99.
Liu Y, Wang Y L, Cui S Q, et al. Differences in chemical components between different parts of *Chrysanthemum morifolium* 'Hangbaiju' inflorescence: a study based on non-targeted metabolomics[J]. Journal of Anhui University of Chinese Medicine,2026,45(1):94-99.(in Chinese)

[22] 于书艳. 杭菊头状花序中挥发性成分特征及其合成关键酶基因分析[D]. 南京:南京农业大学,2023:15-29.

[23] 赵彤,王姿婧,魏秀娟,等. 黄酮类化合物生物活性研究进展[J]. 转化医学杂志,2023,12(3):210-214.
Zhao T, Wang Z J, Wei X J, et al. Research progress in biological activities of flavonoids [J]. Translational Medicine Journal,2023,12(3):210-214.(in Chinese)

[24] Falcone Ferreyra M L, Rius S P, Casati P. Flavonoids: biosynthesis, biological functions, and biotechnological applications[J]. Frontiers in Plant Science,2012,3:222.

[25] 屈丽池,王近近,黄纯勇,等. 绿茶加工工艺对氨基酸及风味品质形成的影响研究进展[J]. 食品与发酵工业,2025,51(5):380-388.
Qu L C, Wang J J, Huang C Y, et al. Research progress on effects of processing technology of green tea on formation of amino acids and flavor quality[J]. Food and Fermentation Industries,2025,51(5):380-388.(in Chinese)

[26] 蒋滢,徐颖,朱庚伯. 人类味觉与氨基酸味道[J]. 氨基酸和生物资源,2002,24(4):70.
Jiang Y, Xu Y, Zhu G B. Human taste perception and taste characteristics of amino acid [J]. Amino Acids and Biotic Resources,2002,24(4):70.(in Chinese)

[27] Yang L, Aobulikasimu·Nuerbiye, Cheng P, et al. Analysis of floral volatile components and antioxidant activity of different varieties of *Chrysanthemum morifolium*[J]. Molecules,2017,22(10):1790.

[28] Yu K X, Hu Y H, Ye J X, et al. Integrative transcriptome and metabolome analysis reveals candidate genes related to terpene synthesis in *Chrysanthemum morifolium*[J]. BMC Plant Biology,2025,25(1):173.

[29] Zeng Y, Tian G S, Liu X, et al. Integrated metabolomic and transcriptomic analysis of polysaccharides and flavonoids in different tissues of *Houttuynia cordata*[J]. Scientia Horticulturae,2024,338:113729.

[30] Zhao R X, Yan S, Hu Y D, et al. Metabolic and transcriptomic profile revealing the differential accumulating mechanism in different parts of *Dendrobium nobile*[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2024,25(10):5356.

[31] Xing F Y, Xiao Q L, Gul H, et al. Comparative global profiling of *Perilla* leaf and stem *via* transcriptomics and metabolomics[J]. Gene,2024,929:148828.

[32] Lu C F, Yan X Y, Zhang H H, et al. Integrated metabolomic and transcriptomic analysis reveals biosynthesis mechanism of flavone and caffeoylquinic acid in *Chrysanthemum*[J]. BMC Genomics, 2024, 25 (1):759.

[33] 邵雪花,赖多,肖维强,等. 番石榴果实品质评价及黄酮类化合物合成相关基因挖掘[J]. 华南农业大学学报,2023,44(2):245-253.
Shao X H, Lai D, Xiao W Q, et al. Evaluation of guava fruit quality and mining of genes related to flavonoid synthesis [J]. Journal of South China Agricultural University,2023,44(2):245-253.(in Chinese)

[34] Yuan Y D, Zuo J J, Zhang H Y, et al. Transcriptome and metabolome profiling unveil the accumulation of flavonoids in *Dendrobium officinale* [J]. Genomics, 2022,114(3):110324.

[35] 王乙淋,李宏宇,韦共宇,等. 基于转录组和代谢组分析八角黄酮类化合物合成途径关键基因[J]. 江苏农业科学,2024,52(12):60-68.
Wang Y L, Li H Y, Wei G Y, et al. Analysis of key genes involved in flavonoid biosynthesis pathway in *Illicium verum* based on transcriptomics and metabolomics [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2024, 52(12): 60-68.(in Chinese)

[36] Delompré T, Guichard E, Briand L, et al. Taste perception of nutrients found in nutritional supplements: a review[J]. Nutrients,2019,11(9):2050.