

• 特邀稿件 •

## 姜黄中肝保护活性愈创木烷型倍半萜环化酶基因挖掘

孙宇新<sup>1,2</sup>, 田密密<sup>2</sup>, 李兴涛<sup>2</sup>, 汤林方<sup>2</sup>, 张 于<sup>2</sup>, 曹明明<sup>2,3\*</sup>, 苑春茂<sup>1,4\*</sup>

(1. 贵州中医药大学药学院, 贵州 贵阳 550025; 2. 中国科学院昆明植物研究所, 植物化学与天然药物  
全国重点实验室, 云南 昆明 650201; 3. 地道药材品质保障与资源持续利用全国重点实验室, 北京 100700;  
4. 贵州省天然产物研究中心, 贵州 贵阳 550014)

**摘要:** **目的** 挖掘姜黄中具有肝保护活性的愈创木烷型化合物原莪术烯醇(procurcumenol)合成的倍半萜环化酶基因,为利用合成生物学方法高效合成该类化合物奠定基础。**方法** 采集姜黄不同组织(主根、侧根、叶、花)的转录组数据,通过 HPLC 检测 procurcumenol 的前体在姜黄主根、侧根、花和叶中的含量,并与转录组测序结果开展关联分析。**结果** procurcumenol 的前体化合物莪术奥酮二醇(zedoarondiol)在主根中含量最高,侧根次之,花和叶的样品中未检测出。酸性条件下 zedoarondiol 可以发生脱水反应转化为 procurcumenol。结合 Blast 比对、系统发育分析和多重序列比对,从姜黄中初步筛选出 7 个可能的愈创木烷型倍半萜环化酶候选基因。**结论** 候选基因表达量与 zedoarondiol 在各组织中的含量分布趋势不一致,姜黄中参与 zedoarondiol 生成的倍半萜环化酶基因可能存在时空特异表达模式。提示愈创木烷型倍半萜在其他组织中环化,随后转运至根部发生后氧化修饰等步骤。鉴于 procurcumenol 可由其前体 zedoarondiol 通过酸催化脱水反应制备得到,增加 zedoarondiol 的产量可为制备 procurcumenol 提供原料保障。

**关键词:** 姜黄;原莪术烯醇;莪术奥酮二醇;转录组;倍半萜环化酶

**中图分类号:** R284.2;R284.3 **文献标志码:** A **文章编号:** 2097-4299(2026)02-0071-08

**DOI:** 10.19288/j.cnki.issn.2097-4299.2026.02.013

## Mining of Guaiane-Type Sesquiterpene Cyclase Genes with Hepatoprotective Activity in *Curcuma longa* L.

SUN Yuxin<sup>1,2</sup>, TIAN Mimi<sup>2</sup>, LI Xingtao<sup>2</sup>, TANG Linfang<sup>2</sup>,  
ZHANG Yu<sup>2</sup>, CAO Mingming<sup>2,3</sup>, YUAN Chunmao<sup>1,4</sup>

(1. School of Pharmacy, Guizhou University of Traditional Chinese Medicine, Guiyang 550025, China; 2. State Key Laboratory of Phytochemistry and Natural Medicines, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China; 3. State Key Laboratory for Quality Ensurance and Sustainable Use of Dao-di Herbs, Beijing 100700, China; 4. Natural Products Research Center of Guizhou Province, Guiyang 550014, China)

**ABSTRACT: Objective** Mining sesquiterpene cyclase genes involved in the biosynthesis of the hepatoprotective guaiane-type compound, procurcumenol, from *Curcuma longa*, to lay a foundation for the efficient synthesis of such compounds using synthetic biology approaches. **Methods** Transcriptome data were collected from different tissues of *Curcuma longa* (main root, lateral root, leaf, and flower). The precursor content of procurcumenol in these tissues was quantified via HPLC, followed by correlation analysis with the transcriptome sequencing results. **Results** Zedoarondiol, the precursor compound of procurcumenol, exhibited the highest content in main roots, followed by lateral roots, while it was not

**基金项目:** 中央本级重大增减支项目(2060302)

**作者简介:** 孙宇新(2000-),女,在读硕士研究生,E-mail: 1841928783@qq.com

\* **通信作者:** 曹明明(1986-),男,研究员,博士生导师,研究方向:植物及微生物活性天然产物生物合成,E-mail: caomingming@mail.kib.ac.cn; 苑春茂(1986-),男,研究员,博士生导师,研究方向:黔产药用植物中抗肿瘤、抗抑郁等活性天然产物发现及结构修饰,E-mail: yuanchunmao01@126.com

detected in flower and leaf samples. Under acidic conditions, zedoarndiol can undergo a dehydration reaction to be converted into procurcumenol. Through the combination of BLAST alignment, phylogenetic analysis, and multiple sequence alignment, 7 potential candidate genes encoding guaiene-type sesquiterpene cyclases were initially screened out from *Curcuma longa* L. **Conclusion** The expression levels of candidate genes were inconsistent with the distribution trend of zedoarndiol content in various tissues. The sesquiterpene cyclase genes involved in zedoarndiol biosynthesis in *Curcuma longa* L. may exhibit a spatiotemporal-specific expression pattern. This suggests that guaiene-type sesquiterpenes are cyclized in other tissues and then transported to the roots for subsequent steps such as oxidative modification. Given that procurcumenol can be prepared from its precursor zedoarndiol via acid-catalyzed dehydration reaction, increasing the yield of zedoarndiol can provide raw material support for the preparation of procurcumenol.

**KEY WORDS:** *Curcuma longa* L.; procurcumenol; zedoarndiol; transcriptome; sesquiterpene cyclase

姜黄(*Curcuma longa* L.)为姜科姜黄属植物,其根茎入药,富含姜黄素类与挥发油类化合物<sup>[1]</sup>。现代研究表明,姜黄中的挥发油成分具有舒张血管<sup>[2]</sup>、抑菌<sup>[3]</sup>、诱导肺癌细胞凋亡<sup>[4]</sup>等作用。姜黄挥发油因安全性高、无毒副作用<sup>[5]</sup>而受到关注,其主要成分为倍半萜类与单萜类化合物。法尼基焦磷酸(FPP)是倍半萜类化合物合成的直接前体物质<sup>[6]</sup>,其由乙酰辅酶A(Acetyl-CoA)经甲羟戊酸(MVA)途径与2-C-甲基-D-赤藓糖醇-4-磷酸酯(MEP)途径合成而来,涉及硫解酶(AACT)、3-羟基-3-甲基戊二酰CoA合成酶(HMGS)、3-羟基-3-甲基戊二酰CoA还原酶(HMGR)、甲羟戊酸激酶(MVK)、磷酸甲羟戊酸激酶(PMK)、1-脱氢-D-木酮糖-5-磷酸合成酶(DXS)、1-脱氢-D-木酮糖-5-磷酸消旋酶(DXR)、2-C-甲基-D-赤藓糖醇-4-磷酸胞嘧啶转移酶(ispD)、4-二磷酸胞苷-2-C-甲基-D-赤藓糖醇激酶(ispE)、2-C-甲基-D-赤藓糖醇2,4-环二磷酸合酶(ispF)、4-羟基-3-甲基丁烯-2-烯基-1-二磷酸还原酶(ispH)、牻牛儿基焦磷酸合酶(GPS)、法呢烯焦磷酸合酶(FPS)等多种酶。FPP经各种倍半萜合酶的催化形成线性、

单环、双环、三环等核心骨架,再通过氧化还原、糖基化等进一步修饰形成多种独特的倍半萜结构<sup>[7]</sup>。愈创木烷型倍半萜为其中常见的双环倍半萜,其基本碳骨架母核由1个五元环、1个七元环和4个甲基组成,其结构变化多样,常存在于姜科、菊科、芸香科、木兰科等植物中<sup>[8]</sup>。

原莪术烯醇(procurcumenol)属于愈创木烷型倍半萜(guaiene-type sesquiterpene),在姜黄属植物姜黄<sup>[9]</sup>、莪术<sup>[10]</sup>、温郁金<sup>[11]</sup>中均有发现。研究表明,procurcumenol有显著的抗白色链霉菌的活性<sup>[12]</sup>,且具有肝脏保护作用<sup>[13]</sup>,可以通过抑制炎症反应并调控PI3K/AKT信号通路,缓解酒精性肝损伤<sup>[9]</sup>。目前对procurcumenol的研究多集中于其药理作用机制,但其生物合成途径中关键的倍半萜环化酶基因尚未明确。同时,有关愈创木烷型倍半萜环化酶的相关研究较为匮乏,目前仅在胡杨<sup>[14]</sup>、葡萄<sup>[15]</sup>、狼毒花<sup>[16]</sup>等少数植物中鉴定了该类环化酶。姜黄中该类环化酶的研究未见报道。

procurcumenol的结构特征表明,其可能是莪术奥酮二醇(zedoarndiol)的脱水产物,但该脱水反应是酶催化反应还是自发反应有待实验验证。鉴于二者结构相似,推测它们由相同的倍半萜环化酶催化生成。前期实验发现procurcumenol在各组织中均难以检测到,所以选择含量更高的zedoarndiol进行后续实验。对姜黄各部位(主根、侧根、花以及叶)的总RNA进行了转录组测序,根据zedoarndiol在不同组织中的含量结合转录组数据中基因的表达量及功能注释,以期揭示姜黄中zedoarndiol形成的关键环化酶基因,为阐述其生物合成途径提供依据,进而为procurcumenol的高效合成奠定基础。

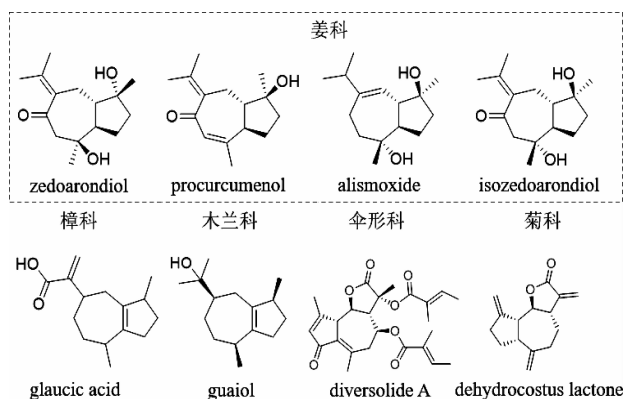


图1 不同科属植物中的代表性愈创木烷型倍半萜结构

## 1 材料与方法

1.1 实验材料 本研究所用姜黄的植物样本于2025年7月采集于云南省昆明市中国科学院昆明植物研究所植物园(坐标:24°53'18.9"N,102°49'14.7"E)。采集新鲜的主根(main root, MR)、侧根(lateral root, LR)、叶(leaf, L)和花(flower, F)若干,每个样本3个生物学重复,简单清洁后,一部分立即投入干冰中保存,用于提取总RNA,进行转录组测序,剩余样品用于化合物含量测定。

zedoarondiol 和 procurcumenol 由中国科学院昆明植物研究所张于研究员实验室提供,高效液相色谱鉴定纯度>99%。

1.2 样品溶液制备及含量测定 基于前期发现姜黄中含有 zedoarondiol, 本研究将采集的新鲜姜黄各组织(主根、侧根、花、叶)称重、粉碎、用丙酮室温浸提3次,合并丙酮提取液并减压浓缩后定容。12 000 rpm 的条件下离心5 min后,经0.22 μm 微孔滤膜过滤,即得待测样品溶液。使用高效液相色谱仪对各样品溶液进行含量测定。

向 zedoarondiol 样品中加入0.1%(v/v)三氟乙酸水溶液,将pH调节至2.0,随后于50℃水浴中减压旋蒸至干,产物用甲醇溶解经0.22 μm 滤膜过滤后进样分析。

本试验采用LC-20AT岛津液相色谱仪对样品进行HPLC分析,使用Waters XTERRA® MS C18 5 μm 色谱柱(4.6×250 mm)进行色谱分离;流动相A为水,流动相B为乙腈;检测波长:254 nm;流速1 mL/min;进样量10 μL。梯度洗脱程序:0~20 min,5%~100% B;20~25 min,100% B;25~27 min,100%~5% B;27~32 min,5% B。

1.3 转录组测序及差异表达基因筛选 样品收集后送至上海凌恩生物科技有限公司进行RNA提取和二代转录组测序。对原始测序数据进行过滤,从而得到高质量的测序数据(clean data)。具体步骤及顺序如下:(1)去除reads中的接头序列,去除由于接头自连等原因导致没有插入片段的reads;(2)将序列末端(3'端)质量较低(质量值小于20)的碱基修剪掉,如剩余序列中仍然有质量值小于10的碱基,则将整条序列剔除,否则保留;(3)去除含N比率超过10%的

reads;(4)舍弃adapter及质量修剪后长度小于75 bp的序列。再将clean data通过HISAT2与姜黄的参考基因组(<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.25303411.v2>)进行比对。采用FPKM(fragments per kilobase of exon model per million mapped reads)法使转录水平规范化,并表征基因的表达量水平。根据RNA-seq结果,以 $|\log_2FC| \geq 1$ ,且 $FDR < 0.05$ 为标准,筛选DEGs。

1.4 Blast比对分析与表达量分析 以胡杨、狼毒花和葡萄的愈创木烷型倍半萜环化酶的氨基酸序列作为查询序列,使用本地BLASTP程序,对组装的uni-genes编码的氨基酸序列进行Blast搜索比对,初步筛选姜黄中该类环化酶的同源基因。根据转录组数据筛选同源基因中与萜类化合物合成相关的基因,根据FPKM值分析各基因在各组织中的表达情况。

1.5 系统进化树的构建及多重序列比对 为获得完整的编码序列,使用TBtools软件的“Fasta Extract”功能,从姜黄的转录组序列中提取候选基因的蛋白序列。从NCBI中下载多条不同植物的萜类合酶蛋白序列,使用MEGA12软件,选择maximum likelihood的方法构建系统进化树。获得的进化树用iTOL(<https://itol.embl.de/>)在线工具进行美化。为进一步分析环化酶的序列保守性,利用ClustalW网站和ESPrpt网站对在进化树上与已知愈创木烷型环化酶聚类到同一分支的候选环化酶序列的保守基序进行多重序列比对。

## 2 结果与分析

2.1 姜黄各组织中zedoarondiol的含量对比及脱水反应结果 利用HPLC检测各组织样品中的zedoarondiol,确定目标峰的保留时间为10.959 min,对比目标峰面积,结果如图2所示,zedoarondiol在不同组织中的含量为:主根>侧根,花和叶中未检测到该成分。图3为zedoarondiol经0.1%(v/v)三氟乙酸水溶液溶解、50℃旋干后所得产物的色谱分离图,并与zedoarondiol及procurcumenol标准品进行对比。通过比较各色谱峰与对应标准品的保留时间,确定酸性处理后的产物中出现了与procurcumenol标准品保留时间一致的色谱峰,从而证实了zedoarondiol在温和酸性条件下可部分转化为procurcumenol。

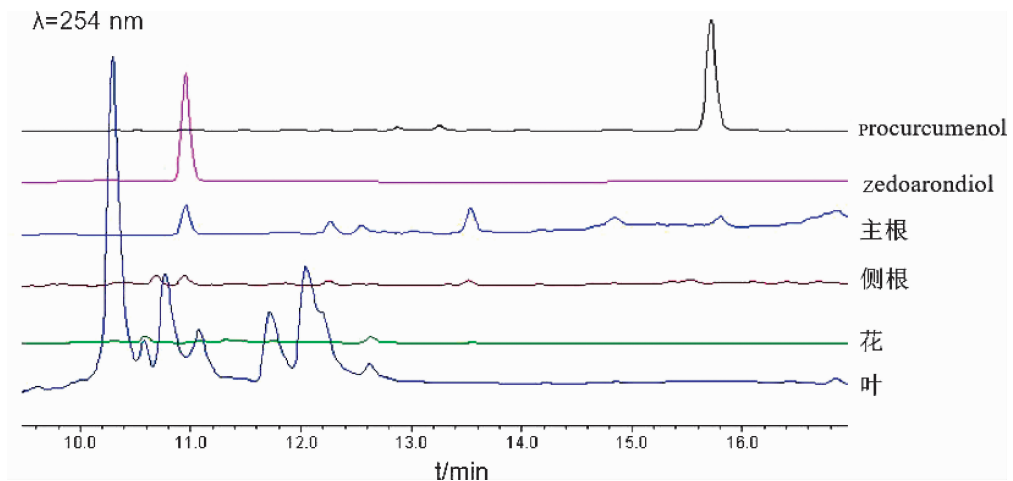


图 2 姜黄各组织中 Zedoarondiol 及 Procurcumenol 的含量对比

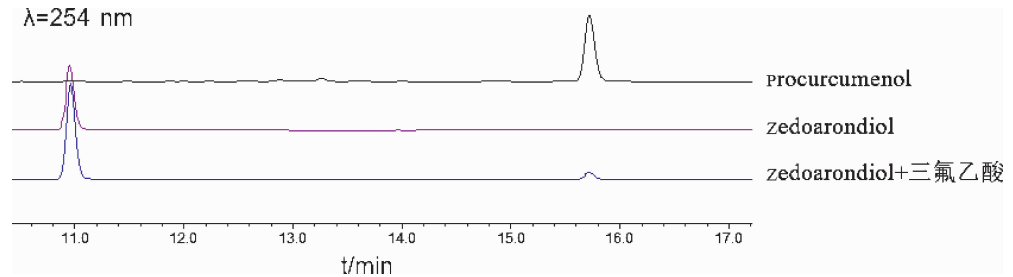


图 3 procurcumenol、zedoarondiol 和脱水反应的液相色谱图

2.2 转录组测序质量评估 通过对姜黄主根(MR)、侧根(LR)、花(F)和叶(L)进行转录组测序,各样品的Q30 碱基百分比均在 97%以上,表明转录组测序质量较高。GC 含量在 43.68%~46.49%之间,表明测序过程中不存在较高的序列偏向性。将这些高质量的 clean reads 测序数据与姜黄参考基因组做序列比对,结果显示成功比对比例所占百分比均不低于 93.9%。

2.3 差异表达基因筛选 本实验设立 3 个比较组,其差异表达基因筛选结果如图 4(a:各比较组内差异表达基因的上调与下调分布情况;b:不同比较组间共有的差异表达基因情况)所示。利用韦恩图对 3 个比较组的差异表达基因取交集,结果显示,有 4 271 个共有 DEGs。由于 zedoarondiol 在各组织的分布呈现明显差异,不同比较组间差异基因的交集很可能与

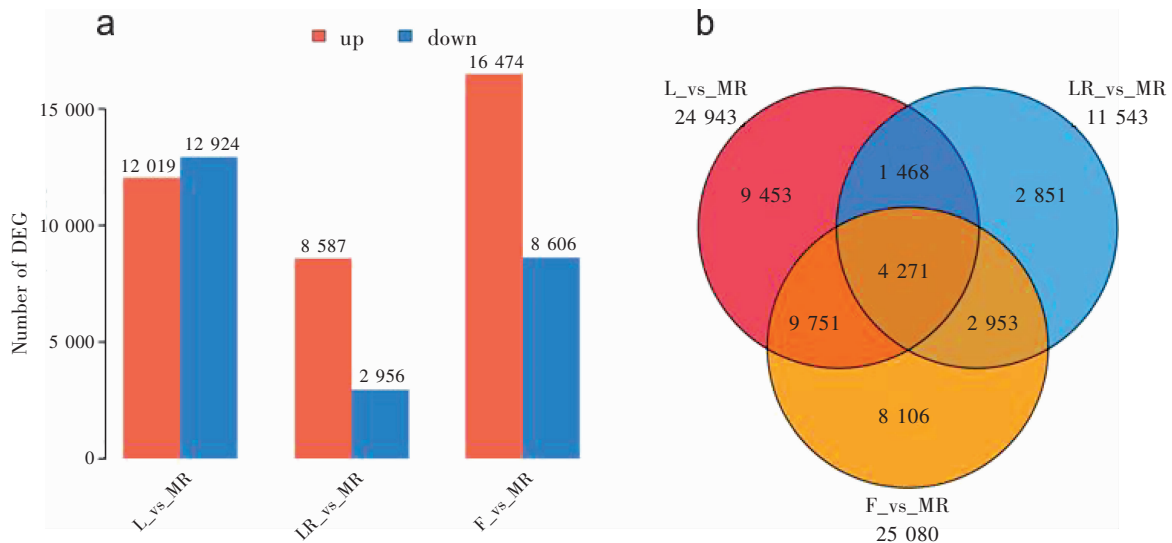


图 4 姜黄样本间的差异表达基因

zedoarondiol 的生物合成过程相关。

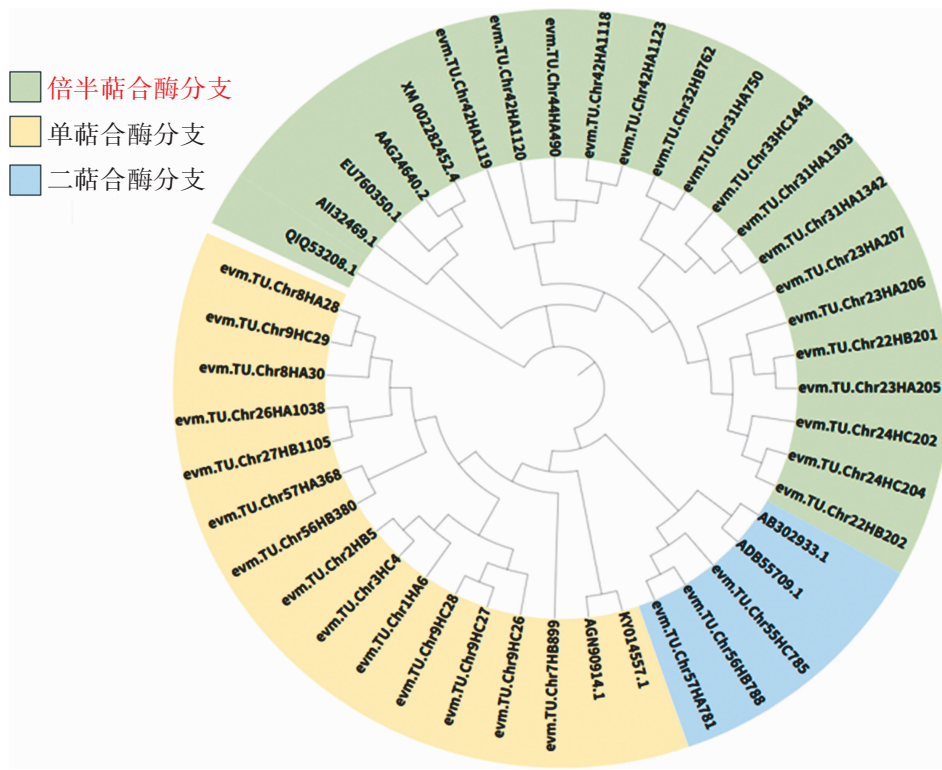
2.4 姜黄中愈创木烷型倍半萜上游生物合成途径中已鉴定的基因 萜类化合物的生成与 Ko00900(萜类化合物骨架生物合成)通路密切相关,此通路中,本研究于 F-vs-MR 组中筛选到 5 个 *HMGS*、8 个 *HMGR*、2 个 *GPS*、19 个 *DXS*、3 个 *DXR*、3 个 *IspD*、5 个 *IspH* 以及 2 个 *IspF*; 在 L-vs-MR 组中筛选到 1 个 *HMGS*、6 个 *HMGR*、1 个 *MVK*、2 个 *GPS*、16 个 *DXS*、3 个 *DXR*、3 个 *IspD*、1 个 *IspF*、6 个 *IspH* 以及 1 个 *FPPs*; 在 LR-vs-MR 组中筛选到 3 个 *HMGR*、1 个 *MVK*、3 个 *DXR*、2 个 *IspF*、9 个 *IspH*。

2.5 同源序列比对结果与候选基因的表达量分析

将胡杨、葡萄、狼毒花中的愈创木烷型环化酶基因的氨基酸序列 (AII32469.1、XM 002282452.4、QIQ 53208.1) 与姜黄参考基因中的氨基酸序列进行同源比对,共得到 221 个同源基因。经过转录组功能预测筛选,共得到 34 条基因与萜类化合物的生成有关,其中,17 个萜烯合酶 (terpene synthase, TPS) 基因、8 个萜烯合酶 10 类似物 (terpene synthase 10

like) 基因、7 个萜类合酶 (terpenoid synthase) 和 2 个萜烯合酶 10 类似物同工型 X1 (terpene synthase 10 like isoform X1) 基因。根据 FPKM 值比较各基因在不同组织中的表达量水平,结果显示,34 个候选基因在不同部位的表达呈现较大的差异,绝大多数基因在 F 与 LR 中上调,在 L 与 MR 中下调。

2.6 候选基因的进化分析 为了进一步筛选出可能的愈创木烷型倍半萜环化酶,选取已知序列和功能的萜类合酶基因与上述 34 个基因进行进化树分析,结果见图 5, QIQ53208.1 (狼毒花) 单独聚为一类,17 条候选基因以及其他已知倍半萜合酶基因聚为一类,说明 17 条候选基因与 AII32469.1 (胡杨)、XM 002282452.4 (葡萄) 以及作为阴性对照的倍半萜合酶 (AAG24640.2、EU760350.1、EU760351.1) 相似度高,可能属于倍半萜合酶基因。另外,3 条基因与二萜合酶基因 ADB55709.1、AB302933.1 相似度高,推测它们属于二萜合酶基因;14 条基因与单萜合酶基因 *AGN90914.1*、*KY014557.1* 聚为一类,表明其可能属于单萜合酶。



注:用于构建系统进化树的蛋白序列包括:薄荷 (*AGN90914.1*)、大麻 (*KY014557*)、啤酒花 (*EU760350.1*)、白云杉 (*ADB55709.1*)、黄花蒿 (*AAG24640*)、苔藓 (*AB302933*)、狼毒花 (*QIQ53208.1*)、胡杨 (*AII32469.1*)、葡萄 (*XM 002282452.4*)

图 5 萜类合酶系统进化分析

2.7 多重序列比对 为保证蛋白结构的准确性和完整性,去除氨基酸不足 350 个的基因<sup>[17]</sup>,使用 ESPript 3 将筛选后剩余的 11 条候选基因氨基酸序列与已知愈创木烷型倍半萜环化酶序列进行多重序列比对,查找序列中是否有萜类合酶的三个典型保守区域(RXR、DDXXD、NSE/DTE)。DDXXD 序列富含天冬氨酸,该区域与镁离子的结合有关,通常在距离其上游约 30 个氨基酸的位置还存在一个保守区域 RXR。另一个

保守区域是位于  $\alpha$  结构域 H 螺旋上的 NSE/DTE 基序<sup>[18]</sup>。比对结果显示,DDXXD 基序在这 11 个候选基因中高度保守,仅 7 个候选基因在 3 个典型保守区域上完全保守。

2.8 候选倍半萜环化酶序列预测 综合上述 Blast 比对、功能注释分析、系统进化分析、保守基序比对结果,推测 *evm.TU.Chr22HB202*、*evm.TU.Chr24HC202*、*evm.TU.Chr23HA207*、*evm.TU.Chr42HA1119*、*evm.TU.*

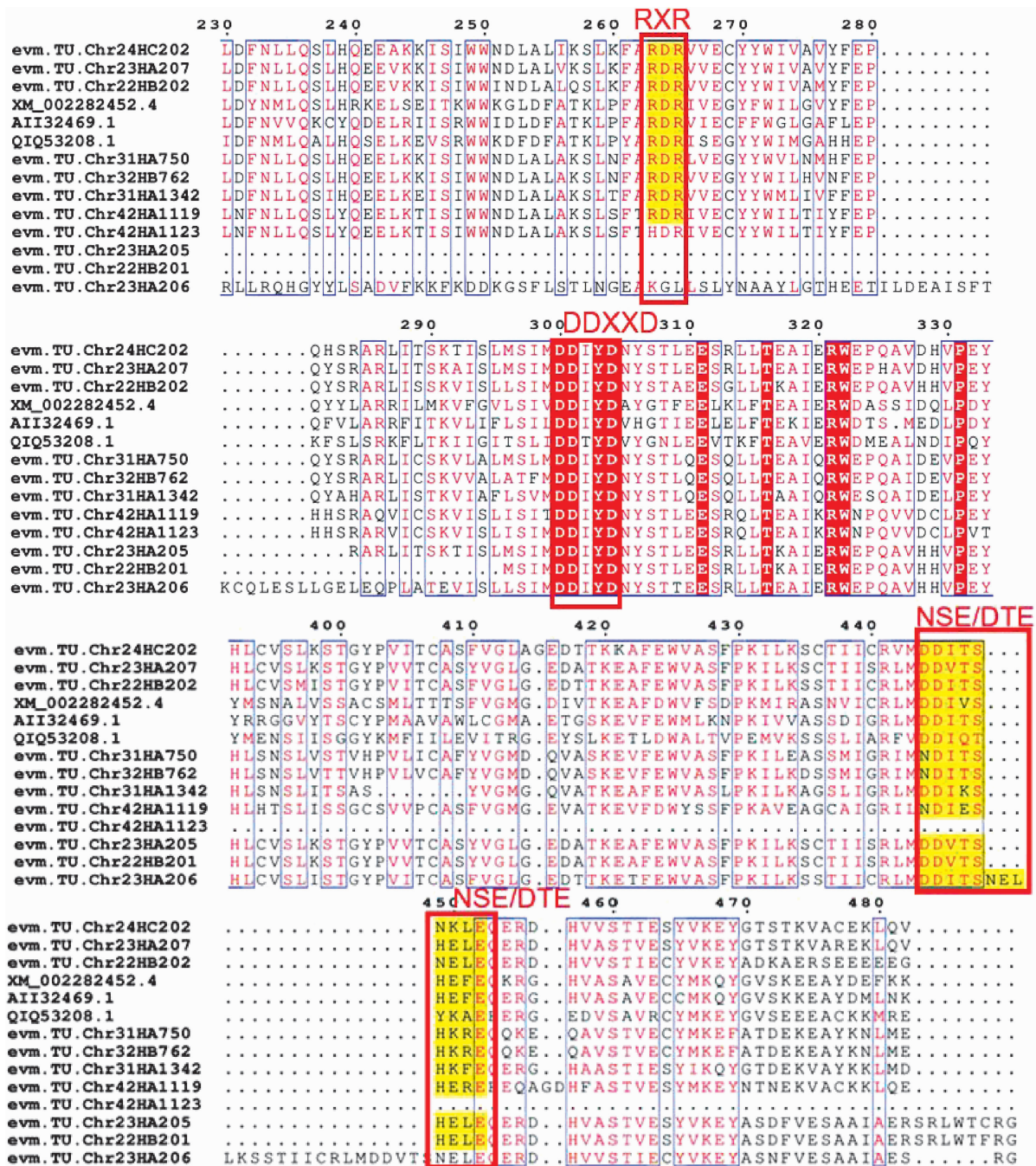


图 6 候选基因与愈创木烷型倍半萜环化酶多重序列比对

*Chr31HA750*、*evm.TU.Chr32HB762*、*evm.TU.Chr31HA1342* 为编码愈创木烷型倍半萜环化酶的基因。

### 3 讨论

倍半萜合酶(STS)是甲羟戊酸途径合成萜类化合物的催化酶,在 STS 的催化作用下,通过各种环化过程产生了多种骨架,这些骨架是倍半萜多样性的原因<sup>[9]</sup>。Zhu 等<sup>[20]</sup>发现一种倍半萜合酶 EfTSP12 能将法尼基二磷酸转化为 3 种产物,包括雪松醇、*eupho-acorenol A* 和 *eupho-acorenol B*;Sundaraj 等<sup>[21]</sup>发现来自沉香的  $\alpha$ -葑草烯合酶 AmDG2 可以诱导 FPP 产生  $\alpha$ -葑草烯和  $\beta$ -石竹烯。目前已经有许多倍半萜合酶基因被克隆和研究,明确倍半萜合酶的功能机制对于解析倍半萜类化合物生物合成途径有着重要意义。

通过综合筛选,得到的 7 条候选基因在不同组织中的表达量与 zedoarondiol 的含量之间均未表现出显著相关性。zedoarondiol 在姜黄中表现出严格的组织特异性积累,仅存在于根部,且主根中的含量高于侧根。本研究所筛选出的倍半萜合酶基因普遍在主根中呈现低表达模式,推测是由多因素共同导致。一种可能的机制是控制 zedoarondiol 合成的关键的酶基因并非在根部高表达,而是在其他部位合成后转运至根部积累,若该推测成立,则此关键合成基因在化合物实际合成部位的表达量应显著高于主根<sup>[22]</sup>。基因的表达时间也是影响次生代谢产物积累的关键因素,参与 zedoarondiol 生成的环化酶基因可能在采样前期进行了大量的转录积累,逐步合成了产物,在某一特定时期大量释放,该基因的表达量在采样前就已经达到峰值,从而导致与含量检测结果趋势不一致<sup>[23]</sup>。此外,本研究中候选基因的筛选主要依据转录组数据的功能注释信息和系统发育分析结果。这些生物信息学预测结果仅能提示其可能的功能归属,候选基因是否具备特定的愈创木烷型环化酶活性,仍需通过进一步的功能验证实验予以最终确认。

化合物 zedoarondiol 和 procurcumenol 共享一个相同的愈创木烷型核心骨架。两者在结构上的唯一区别在于,zedoarondiol 在 C-10 位上携带一个额外的羟基。通过实验证明了在温和酸性环境中,zedoarondiol 能够通过酸催化机制转化为 procurcumenol。可能归因于所使用的酸浓度过低,导致反应受到限制,转化

率不高。若要深入研究该反应的机理或将其用于定向合成 procurcumenol,必须对反应条件(如酸浓度、温度、反应时间及溶剂体系)进行系统性优化,以期提高反应的完全程度与实用性。后续可以通过调控愈创木烷型倍半萜环化酶基因的表达以促进 zedoarondiol 的生物合成,随后,利用脱水化学反应,将其定向转化为目标产物 procurcumenol。

### 参考文献:

- [1] 黄宁. 姜黄的有效成分、提取制备及其应用研究进展[J]. 当代化工研究,2025(15):43-45.
- [2] 李泊雨,陈金凤,崔婷,等. 姜黄挥发油的舒张血管活性及机制研究[J]. 药学学报,2024,59(6):1691-1697.
- [3] 蓝波妙. 泉州地区姜黄挥发油成分分析及抑菌效果研究[J]. 热带农业科学,2020,40(10):96-100.
- [4] 赵明明,卢彩会,牟德华. 姜黄挥发油诱导肺癌细胞凋亡及机理研究[J]. 食品研究与开发,2019,40(23):98-104.
- [5] 柳小莉,朱宏伟,王芳,等. 声表面波气相色谱仪快速定性分析姜黄挥发油[J]. 应用声学,2021,40(3):358-366.
- [6] 李国琼. 沉香倍半萜生物合成途径中关键基因的鉴定与功能分析[D]. 北京:北京协和医学院,2024.
- [7] 张姝. 翼齿六棱菊中倍半萜合酶基因的克隆及其功能研究[D]. 昆明:云南大学,2022.
- [8] 李鹏诚. 愈创木烷倍半萜天然产物 4-Epicurcumenol 不对称全合成研究[D]. 杭州:浙江工业大学,2018.
- [9] DONG J,ZHANG B D,LI S,et al. Identification of sesquiterpenes from *Curcuma longa* and its potential for alcoholic liver disease based on FBMN strategy and network pharmacology[J]. Food and Medicine Homology,2026,3:9420114.
- [10] CHEN J J, TSAI T H, LIAO H R, et al. New sesquiterpenoids and anti-platelet aggregation constituents from the rhizomes of *Curcuma zedoaria* [J]. Molecules, 2016, 21:1385.
- [11] LI Y H, LIU J W, WU Y C, et al. Guaiane-type sesquiterpenes from *Curcuma wenyujin* [J]. Phytochemistry, 2022, 198:113164.
- [12] HUANG H F, ZHENG C J, MO Z R, et al. Antibacterial sesquiterpenoids from the petroleum ether extract of *Curcuma wenyujin* dreg [J]. Chemistry of Natural Compounds, 2016, 52(3):527-530.

- [13] JANG M K, SOHN D H, RYU J H. A curcuminoid and sesquiterpenes as inhibitors of macrophage TNF- $\alpha$  release from *Curcuma zedoaria*[J]. *Planta Medica*, 2001, 67(6): 550-552.
- [14] LACKUS N D, MORAWETZ J, XU H, et al. The sesquiterpene synthase PtTPS5 produces (1S, 5S, 7R, 10R)-guaia-4(15)-en-11-ol and (1S, 7R, 10R)-guaia-4-en-11-ol in oomycete-infected poplar roots[J]. *Molecules*, 2021, 26(3): 555.
- [15] DREW D P, ANDERSEN T B, SWEETMAN C, et al. Two key polymorphisms in a newly discovered allele of the *Vitis vinifera* TPS24 gene are responsible for the production of the rotundone precursor  $\alpha$ -guaiene[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(3): 799-808.
- [16] AN T Y, LI L S, LIN Y, et al. Characterization of guaiene synthases from *Stellera chamaejasme* L. flowers and their application in de novo production of (-)-rotundone in yeast[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2020, 68(10): 3214-3219.
- [17] JIA Q, BROWN R, KÖLLNER T G, et al. Origin and early evolution of the plant terpene synthase family[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2022, 119(15): e2100361119.
- [18] 杨倩. 柏科植物倍半萜合酶的挖掘、功能鉴定及其相关产物的微生物合成与应用[D]. 北京:北京化工大学, 2024.
- [19] NIE S X, WANG S L, CHEN R Q, et al. Catalytic mechanism and heterologous biosynthesis application of sesquiterpene synthases[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2024, 72(13): 6871-6888.
- [20] ZHU J X, LIU L H, WU M B, et al. Characterization of a sesquiterpene synthase catalyzing formation of cedrol and two diastereoisomers of tricho-acorenol from *Euphorbia fischeriana*[J]. *Journal of Natural Products*, 2021, 84(6): 1780-1786.
- [21] SUNDARAJ Y, ABDULLAH H, NEZHAD N G, et al. Cloning, expression and functional characterization of a novel  $\alpha$ -humulene synthase, responsible for the formation of sesquiterpene in agarwood originating from *Aquilaria malaccensis*[J]. *Current Issues in Molecular Biology*, 2023(45): 8989-9002.
- [22] 徐攀, 胡轶娟, 占靓卉, 等. 白芍单萜苷成分与生物合成相关基因的时空表达特性及其相关性研究[J]. *中国现代应用药学*, 2023, 40(11): 1490-1498.
- [23] 张茜, 罗景琳, 王浩楠, 等. 百合花香合成相关基因 LiM-CS 的克隆、定位和表达特性研究[J]. *西北农业学报*, 2022, 31(8): 981-989.

(收稿日期:2026-01-27)