广东农业科学 2022，49（11）：74-85
Guangdong Agricultural Sciences DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2022.11.009

殷志斌，陈旭峰，江彪，晏石娟 . 脂质分析技术及其在植物种子脂质代谢调控研究中的应用进展［J］. 广东农业科学，2022，49（11）：74-85.

脂质分析技术及其在植物种子脂质代谢调控研究中的应用进展

殷志斌[1]，陈旭峰[1]，江　彪[2]，晏石娟[1]

（1. 广东省农业科学院农业生物基因研究中心 / 广东省农作物种质资源保存与利用重点实验室，广东 广州　510640；
2. 广东省农业科学院蔬菜研究所 / 广东省蔬菜新技术研究重点实验室，广东 广州　510640）

摘　要：脂质是一类具有独特生理功能活性的化合物，参与调节多种植物应答非生物胁迫过程，对维持植物组织中生理动态平衡至关重要。脂质组学（Lipidomics）自 2003 年被提出后，已迅速发展成为对脂质整体系统分析的一门新兴学科，为传统代谢组学注入新的技术支撑，有助于阐明脂类物质在植物中的代谢调控机制。同时，质谱成像技术因其具有无标记、非特异性、高灵敏度、多物质同时分析等优势，被广泛应用到植物组织中各类脂质分子的空间分布研究。介绍了脂质组学和质谱成像技术的研究现状，重点综述脂质分析技术在植物种子脂质代谢调控研究中的最新进展，特别是新兴质谱成像技术在植物种子中脂类物质的成像应用。脂质组学和质谱成像技术作为目前多组学技术的重要补充，将为植物代谢途径和调控机制的深入探究提供新的契机。亚微米级高空间分辨率质谱成像技术的不断发展，将进一步推动植物在空间分辨水平的脂质代谢调控网络的深入解析和前沿应用研究。

关键词：脂质组学；质谱成像；空间分辨；可视化检测；脂质代谢调控；植物种子

中图分类号：S513；S121　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1004-874X（2022）11-0074-12

Progress in Lipid Analysis Techniques and Their Applications to Studies of Lipid Metabolic Regulation in Plant Seeds

YIN Zhibin[1], CHEN Xufeng[1], JIANG Biao[2], YAN Shijuan[1]

（1. *Agro-biological Gene Research Center, Guangdong Academy of Agricultural Sciences / Guangdong Key Laboratory for Crop Germplasm Resources Preservation and Utilization, Guangzhou* 510640, *China;*
2. *Vegetable Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences / Guangdong Key Laboratory for New Technology Research of Vegetables, Guangzhou* 510640, *China*）

Abstract: Lipids are a class of compounds with unique physiological functions and activities. They participate in the regulation of a variety of plant responses to abiotic stress, which are essential for maintaining physiological homeostasis in plants. Since its proposal in 2003, lipidomics has rapidly developed as an emerging discipline that provides novel technical support for traditional metabolomics. Lipidomics can aid in clarifying the mechanisms of lipid metabolic regulation in

收稿日期：2022-09-08

基金项目：广东省农业科学院协同创新中心项目（XTXM202203）；广东省农业科学院高水平农科院建设-科技创新战略专项（R2020PY-JX019；R2021YJ-QG004）；广州市“青年科技人才托举工程”项目（QT20220101031）；广东省重点领域研发计划项目（2020B0202090005）

作者简介：殷志斌（1990—），男，博士，副研究员，研究方向为植物质谱成像技术，E-mail：zbyin@agrogene.ac.cn

通信作者：晏石娟（1983—），女，博士，研究员，研究方向为作物品质控制与多组学技术，E-mail：shijuan@agrogene.ac.cn

plants. Moreover, the advantages of being label-free, non-specific, highly sensitive and allowing for simultaneous elemental and molecular analysis mass spectrometry imaging (MSI) has been widely used to decipher the spatial distribution of various lipid molecules in plant tissues. Here, we introduce the current research status of lipidomics and MSI technologies, and comprehensively review recent progress in applying lipid analysis techniques to study lipid metabolic regulation in plant seeds, especially the application of MSI techniques for mapping lipid species in plants. Lipidomics and MSI are important complements to commonly used multi-omics technologies, and they will provide new opportunities for deeper exploration of plant metabolic pathways and regulatory mechanisms. The continuous development of high-spatial-resolution MSI technologies is expected to further promote the deep analysis and prospecting applications of lipid metabolism network regulation at the spatially resolved level in plants.

Key words: lipidomics; mass spectrometry imaging; spatially resolved; visual detection; lipid metabolic regulation; plant seeds

脂质是一类具有疏水结构特性的两亲性物质，根据其结构特性，主要分为以下 8 类：（1）脂肪酰类（Fatty acyl, FA），如亚油酸、花生酸等；（2）中性甘油脂类（Glycerolipid，GL），如甘油三酯（Triacylglycerol，TAG）和甘油二酯（Diacylglycerol，DAG）等；（3）甘油磷脂类（Glycerophospholipid, GP），如磷脂酰胆碱（Phosphatidylcholine，PC）、磷脂酰乙醇胺（Phosphatidylethanolamine，PE）和磷脂酰肌醇（Phosphatidylinositol，PI）等；（4）鞘脂类（Sphingolipid，SP），如神经酰胺（Ceramide，Cer）和鞘磷脂（Sphingomyelin，SM）等；（5）甾醇脂类（Sterol lipid，ST），如固醇酯（Cholesterol ester）等；（6）糖脂类（Saccharolipid，SL），如单半乳糖甘油二酯（Monogalactosyl diacylglycerol，MGDG）和硫代异鼠李糖甘油二酯（Sulfoquinovosyl diacylglycerol，SQDG）等；（7）异戊烯醇类（Prenol lipid，PR），如 CoA 等；（8）聚酮类（Polyketides，PK），如抗生素等。

脂质作为细胞膜的一部分，不仅为其提供支撑作用，还影响并调控许多植物的代谢过程。脂质在动 / 植物生命体中扮演重要角色，对维持生理动态平衡至关重要。其功能主要归纳为以下几类：（1）自组装成磷脂双分子层作为每个活细胞中细胞膜的基本骨架，维持细胞的相对独立性和完整性；（2）以脂肪酸的形式存在，作为维持多种细胞基本活动和功能的能量来源；（3）作为一些膜磷脂的特定成分，如酯化花生四烯酸酯、溶血磷脂、大麻素等可以被酶释放到游离酸中，并转化为具有多种生物效应的二级信号传递分子，参与细胞信号传导等[1]。此外，脂质还参与机体的炎症反应，调控细胞代谢及凋亡等过程[2-4]，引起脂质代谢紊乱及异常，常被认为与疾病的发生密切相关[5]。前人研究表明，脂质在植物应答胁迫过程中起重要作用，一方面作物中膜脂的流动特性能在遭遇逆境时起到一定的缓冲作用；另一方面，脂质作为信号分子或能量物质参与（非）生物胁迫的信号转导，调控植物生长发育和逆境响应。Yang 等[6]通过水稻代谢组和基因表达谱的联合分析定位到一个转录因子 OsDREB2A，能正向调控水稻种子的甘油磷脂代谢，过表达该转录因子可显著提高水稻抗旱性和耐盐性[6]。植物细胞膜本质是磷脂双分子层，磷脂不仅是膜的成分，磷脂信号也在植物生长、应激过程中具有重要作用。膜磷脂被磷脂酶 D（Phospholipase D，PLD）催化后产生的磷脂酸（Phosphatidic acid，PA）在植物响应作物胁迫时起重要作用。水解磷脂的磷脂酶分为三大类，其中磷脂酶 C 可分为非特异性磷脂酶 C（Nonspecific phospholipase C，NPC）、磷脂酰肌醇特异性磷脂酶 C（Phosphatidylinositol specific phospholipase C，PI-PLC）[7]。NPC 已被证明在调节植物对各种胁迫的反应中起重要作用，如水稻中的非特异性磷脂酶 6（Nonspecific phospholipase 6，NPC6）参与水稻中赤霉素（Gibberellic acid，GA）介导的中胚层伸长[8]。NPC3 或 NPC4 的突变通过油菜素内酯（Brassinolide，BL）反应影响根系结构[9]。在植物生长发育过程中，PI-PLC 在包括根、茎、叶、花和果实等营养器官和生殖器官中都会表达[10]。PI-PLCs 可在多种胁迫源下诱导产生，前人研究指出，油菜籽、玉米、小麦、水稻等作物遭受脱落酸（Abscisic acid，ABA）、盐、低温、水杨酸

（Salicylic acid，SA）和干旱等胁迫时能诱导产生 PI-PLCs[11-13]。不同水稻的 PLC 成员在非生物胁迫触发的信号传导和植物发育中具有重要作用，这也得到其启动子中存在相关顺式调控元件的支持[14]。前人研究还表明，植物种子中脂质代谢调控与种子的活力与寿命等复杂性状息息相关[15-19]，直接影响种子萌发、种子应答胁迫等生理过程。本文总结了基于质谱策略的脂质组学技术的发展历程和研究现状，综述了脂质分析技术特别是质谱成像技术，在植物种子脂质代谢调控研究中的应用和最新进展。

1 脂质组学技术

1.1 脂质组学发展历程

2003 年，Han 等[20-22]首次提出“脂质组学（Lipidomics）”的概念，自此“脂质组学”迅速发展成对脂质整体系统分析的一门新兴学科，既作为代谢组学的一大分支，也是全代谢组研究的拓展和延伸。通过脂质组学技术系统、深入地研究植物种子中整体脂质分子的含量、结构、组成及其空间定位的变化，对于阐明脂质分子在种子生命活动中的代谢方式和调控机制至关重要[23]。随着质谱仪器和技术的不断推陈出新，脂质组学研究方法也不断取得突破性进展。长期以来，脂质组学研究大多集中在动物组织及医学领域，近年来也在植物种子研究中大放异彩。传统的脂质组学技术主要包括脂质的提取、富集、分离及检测鉴定，其中生物质谱技术是当前脂质组学研究中的核心工具。此外，质谱成像技术作为一种新兴的无标记、可视化检测手段，可以补充传统脂质组学缺少的空间分辨信息，实现不同功能和种类的脂质分子在植物中的精准空间定位，为传统的脂质组学研究提供多维的信息深度和全新视角。

1.2 脂质提取和富集

常用的脂质提取方法主要有固相萃取（Solid phase extraction，SPE）和液液萃取（Liquid-liquid extraction，LLE）等[24]。SPE 过程经历分离和富集步骤，可大幅降低非目标物质的背景干扰，有利于一类或几类靶向物质的高灵敏度检测，因此常被用于针对脂质分子的靶向代谢组学分析；与之相比，LLE 可以提取出范围更广的脂质分子，常被用于非靶向脂质组学分析。与简单的单一溶剂萃取不同，LLE 主要利用代谢物在两种互不相溶溶剂中分配系数不同来进行分离的，也是脂质组学中最常用的萃取策略。LLE 方法主要包括 Folch 法[25]、Bligh-Dyer 法[26]和 Matyash 法[27]。Folch 法是利用氯仿 - 甲醇 - 水混合溶剂体系（体积比为 8 ∶ 4 ∶ 3）进行生物样品的全脂质提取。Bligh-Dyer 法则是对 Folch 法进行改进，采用相同溶剂体系，但体积比优化为 2 ∶ 2 ∶ 1.8，不仅降低溶剂（特别是有毒溶剂氯仿）的使用量，还大幅缩短提取时间。值得一提的是，甲醇 - 氯仿的混合有机相可以非特异性地提取多种脂质分子，且水相的引入可以增强相分离能力、提高萃取效率。Matyash 方法则是采用低密度的甲醇 - 甲基叔丁基醚（Methanol-methyl tert-butyl ether，MTBE）与甲醇 / 水组成混合萃取溶剂，通过使用 MTBE 取代原来的氯仿溶剂，降低操作过程中的高毒性，简化相分离步骤，从而获得更高的回收率[27]。

与 LLE 不同，SPE 方法的原理主要是利用不同组分在固 - 液相中的相互作用差异来进行分离提取的。首先，将被分析物吸附到固定相中，随后通过不同洗脱能力的流动相进行逐级洗脱，实现脂质分析物的分离和富集。由于 SPE 可以很好地去除萃取体系中的干扰物质，因此非常适合靶向富集某一类或多类脂质，用于靶向脂质组学检测。近年来，固相微萃取（Solid phase microextraction，SPME）因具有溶剂使用量少、分析速度快、易于自动化等优点，逐渐成为一种强有力的脂质提取和分析策略，适用于微量样品或大批次样品的快速分析。相比于 SPE 方法，SPME 通常采用一根带有特定涂层的纤维，并基于疏水相互作用、静电作用等原理提取待测物质，还可与气相色谱（Gas chromatography，GC）或气相色谱 - 质谱联用（Gas chromatography mass spectrometry，GC-MS）结合，通过顶空采样的方式对固体、液体和气体样品进行萃取吸附，实现快速解 / 吸附进样分析。此外，近年还陆续出现微波辅助萃取法（Microwave-assisted extraction，MAE）、超临界流体萃取法（Supercritical fluid extraction，SFE）、超声辅助萃取法（Ultrasound-assisted extraction，UAE）等方法，极大提升了脂质组学的鉴定数量和数据深度[28]。

1.3 脂质分离和检测

气相色谱–质谱联用技术（GC–MS）和液相–质谱联用技术（LC–MS）已成为当前脂质组学研究的主流方法[29-30]。通过利用不同性质的脂质分子在色谱柱中保留时间不同的特性，大幅提高它们在质谱分析中的检出数量和动态范围。其中，GC–MS 主要适用于易挥发性的小分子脂质检测，对于不易挥发的脂质分子则需通过衍生化处理提高其挥发性，从而实现分离检测。因此，该方法在脂质组学分析中不具有普适性，更适用于靶向脂质组学分析。相比于 GC–MS，LC–MS 无需繁琐的衍生化前处理，可以快速分离复杂的脂类物质，兼具优异的分离能力和鉴定能力，因此常被用于非靶向脂质组学分析。LC 还包括正相液相色谱（Normal phase LC，NPLC）、反相液相色谱（Reversed phase LC，RPLC）、亲水相互作用液相色谱（Hydrophilic–interaction LC，HILIC）、亲和色谱（Affinity LC）等。其中 RPLC 是目前应用最广泛的一类分离方法，主要通过非极性固定相（如 C18 柱等）和极性流动相进行脂质洗脱，可以获得较高的分离效率。NPLC 虽然也可用于脂质分离，但由于非极性流动相对一些极性脂质的溶解性较差，限制其广泛使用。相比之下，HILIC 主要采用极性固定相和混合溶剂（如水–有机溶剂等）作为流动相，非常适合极性脂质（如磷脂等）的分离。针对一些脂质组成复杂的样品，还可采用在线 / 离线二维色谱方法进行分离，提高脂类物质的分离能力[31]。对于质谱检测，目前脂质组学主要采用电喷雾电离质谱（Electrospray ionization mass spectrometry，ESI–MS）和大气压化学电离质谱（Atmospheric pressure chemical ionization mass spectrometry，APCI–MS），前者可普适于电离各类脂质分子，而后者更适合于分析脂肪酸类物质和弱极性脂质等[32]。可选择的质量分析器有四极杆、三重四极杆、飞行时间、高分辨率轨道阱等，可根据不同的分析需求（如质量分辨率、灵敏度、分析通量等）进行合理选择。尽管当前脂质组学的分离和检测方法众多，但在实际分析中仍然面临诸多挑战，如脂质分子种类繁多、质谱电离效率存在较大差异；实际样品中脂质含量动态范围宽、信号过饱和及检测灵敏度不足时常发生；缺少合适的脂质内标分子，导致定量能力有限；脂质分子存在大量的同分异构体，导致结构鉴定存在困难等。因此，除开发更高灵敏度和普适性的质谱离子源外，还可开发合适的衍生化策略[33-34]、紫外光照裂解方法[35-36]、离子淌度数据库[37-39]等，用以提高脂质分子的电离效率、同分异构体的鉴别能力等。

1.4 脂质的质谱成像方法

脂类的空间定位常可结合荧光染料或化学染色和显微镜技术进行可视化，然而显微镜只能提供脂质定位的定性信息，不能提供脂质确切的化学组成。虽然核磁共振成像（Magnetic resonance imaging，MRI）可以用来对植物组织中整体的脂质分子进行成像，提供无损且细致的代谢物三维成像[40]，但该技术常常受限于样品性质，同时无法原位分辨脂质代谢物的不同脂质类型和分子种类。因此，除传统的基于匀浆制样方式的脂质组学策略外，近年来质谱成像（Mass spectrometry imaging，MSI）技术因其具有无标记、可视化等优势而被逐渐引入研究并形成空间分辨脂质组学（Spatially resolved lipidomics）。该技术不仅具有一定程度的脂质鉴定能力，还可非靶向提供多种脂质分子在动物、植物甚至单细胞水平的空间分布，为传统的脂质组学研究提供全新视角。此外，MSI 的另一优势在于可将具有前体 / 产物关系或参与某些相互关联代谢途径的代谢物进行空间上的关联定位。通过将动 / 植物组织层面的 PCs 与 TAGs 的前体 / 产物等目标脂质可能存在的共定位进行可视化分析，有助于在组织水平上揭示 TAG 生物合成的空间位置和活性。

根据离子源不同，目前可将 MSI 技术分为基质辅助激光解吸 / 电离质谱成像（Matrix–assisted laser desorption/ionization MSI，MALDI–MSI）、二次离子质谱成像（Secondary ion mass spectrometry imaging，SIMS imaging）和解吸电喷雾电离质谱成像（Desorption electrospray ionization MSI，DESI–MSI）等[41]。其中，MALDI–MSI 是当前在动 / 植物脂质成像应用最广泛的一类技术。Woodfield 等[42]利用 MALDI–MSI 技术揭示了油菜（*Brassica napus*）中甘油三酯和部分磷脂前体在子叶和胚轴中的组织特异性分布；Horn 等[19]通过 MALDI–MSI 技术，发现 TAGs 和 PCs 等脂质分子主要贮存于陆地棉（*Gossypium hirsutum*）种子的胚

中。然而，受限于光学衍射极限，MALDI-MSI技术的空间分辨率一般为20~100 μm，较难实现细胞甚至亚细胞器尺度的成像分析。最近，Yin等[43-44]为突破光学衍射极限以实现单细胞质谱成像分析，研制了基于纳米有孔光纤的近场激光解吸后电离飞行时间质谱仪，成功实现小分子药物、代谢物及部分脂质碎片在HeLa细胞中的可视化定位；基于此，Li等[45]和Meng等[46]还成功实现了单细胞的三维质谱成像，并对靶向抗癌药物从进入细胞质到细胞核，并诱导癌细胞凋亡这一动态过程实现可视化检测。SIMS技术是目前空间分辨率最高的一类MSI技术，一般可根据离子束类别和束流大小分为动态SIMS和静态SIMS。前者可获得低至50 nm的成像分辨率，但由于束流过大，所有分子结构都会被打碎和电离为原子离子，因此主要适用于元素成像或同位素标记成像；而静态SIMS兼具高空间分辨率和保留部分完整分子信息等优点，可以获得少量的脂质分子或特征碎片离子，在脂质成像应用中有待进一步发展。与MALDI和SIMS技术不同，DESI-MSI技术是在大气压下进行采样电离，制样简单且更接近于原位检测。通过将萃取溶剂在雾化气和电压的双重作用下形成电喷雾，并以一定角度扫描样品表面，从而快速萃取组织中的代谢物和脂质分子，并形成带电液滴以合适的角度进入质谱进样口，从而被质谱检测。例如，Morse等[47]通过DESI-MSI技术对前列腺癌组织进行成像分析，获得25个差异脂质，并发现癌变组织中的脂肪酸和脑磷脂会显著上调；Sun等[48]进一步开发了空气动力辅助解吸电喷雾电离（Airflow-assisted desorption electrospray ionization，AFADESI）技术，以256例人鳞片状食管癌组织样品为研究对象，成功实现筛选出与癌细胞代谢相关的差异代谢物和脂质，并揭示包括脯氨酸合成、谷氨酸代谢和多胺生物合成等6个代谢通路的含量及空间分布变化，为深入探究肿瘤的代谢过程提供全新视角。然而，DESI-MSI技术由于空间分辨率（一般为几百微米）较低，较难进行一些微观结构的成像分析，且其在植物组织原位成像中容易受到样品表面起伏和不平整等影响。

2 脂质分析技术在植物种子脂质代谢调控应用研究

2.1 油菜（*Brassica napus*）种子

粮油作物的种子中含有大量的脂质、淀粉和氨基酸，均为种子营养的来源。对粮油作物种子中与脂质相关的潜在基因进行探索，有利于种子的营养改良。甘蓝型油菜是仅次于油棕和大豆的第三大植物油来源，产量约占全球食用油的15%[49]；且其与拟南芥中大部分基因序列高度一致，拥有约81%的保守序列[50]。因此，甘蓝型油菜被认为是一种理想的油料作物，可以将模式物种拟南芥的基础知识直接进行应用转化。在大多数植物中，油主要是以甘油三酯（TAG）形式储存在种子组织中，主要聚集在胚和/或胚乳组织。最近，Woodfield等[42]对甘蓝型油菜籽粒进行质谱成像分析，揭示了油菜籽中主要储存油脂的组织是子叶，但相当一部分油脂可以在下胚轴、胚根和外周胚乳/糊粉层组织中积累。这些成像结果也表明种子中脂质代谢可能在基因转录组和酶水平上存在差异调控机制[51-52]。同时，将MALDI-MSI与转录组数据相结合的新策略，也有望揭示与脂质组成和油脂含量相关的代谢产物和转录物的组织特异性差异原因[53]。Bhandari等[54]对萌发阶段和成熟阶段的油菜种子进行质谱成像分析，发现在种子萌发过程中，环亚精胺从种子的胚轴胚根区转移到了正在萌发的幼根上，且三咖啡酰亚精胺表现出同样的分布规律，表明亚精胺类物质与胚轴胚根的发育息息相关，为揭示植物的生长发育提供了强有力的可视化研究工具。

最近，Lu等[17]利用质谱成像技术和转录组学技术，深入探讨影响油菜油脂代谢产物空间分布的因素。以甘蓝型油菜两个具有高、低油脂积累特性的基因型（ZS11、WH5557）材料为研究对象，探究其油脂合成代谢产物和转录组的组织特异性差异。结果表明，两种植物的PCs和TAGs代谢物均以组织特异性分布在整个胚中，其中C16 ∶ 0酰基部分相对于子叶来说会在胚轴（Embryonic axis，EA）富集。此外，高油脂积累特性的ZS11基因型会使胚各部位的甘油三酯含量显著升高，而磷脂酸（PA）含量显著降低。单

个种子组织的转录组学分析为脂质的组织特异性分布以及油脂含量超过碳水化合物和脂肪酸(Fatty acid)代谢差异水平等提供了可能的解释。基于此，上述研究结果为深入剖析油菜种子中脂质代谢、转运和油脂积累的潜在机制提供了重要见解。

2.2 陆地棉（*Gossypium hirsutum* L.）种子

陆地棉是一种具有重要经济价值的多用途作物，如可以用于生产纺织品、食物配料籽油及饲养动物的高蛋白饲料。除纤维或绒毛外，棉籽也是食用油的来源，同时油脂分离后的残渣也可被用作反刍牲畜的饲料或有机肥料。一般来说，棉籽含有大致相同含量的蛋白质（20%~25%）和油脂（20%~25%）[55]。棉籽油组成约为 26% 棕榈酸（C16 ： 0）、2% 硬脂酸（C18 ： 0）、15% 油酸（C18 ： 1）和 55% 亚油酸（C18 ： 2）。此外，棉籽油还含有总含量约为 1 000 mg/L 的生育酚，其中 α 型和 γ 型分别占生育酚含量的 41% 和 58%。生育酚不仅具有重要的新陈代谢作用，还是一种强抗氧化剂，有助于延长棉籽油的保质期，并保持油炸产品的新鲜度。Salimath 等[56]通过核特异性表达了 *HvHGGT* 基因，开发了转基因棉系（HGGT1、HGGT2），实现棉籽营养价值的显著增强。他们利用 MALDI–MSI 技术验证了 *HGGT* 基因的种子特异性表达会导致生育三烯醇在棉花胚胎中合成和积累的假说。成像结果表明，α– 生育酚主要集中在棉籽的子叶组织中，而 γ– 生育酚在 Coker 312 和转基因 HGGT 胚系中相对富集在胚轴组织中，揭示了两种生育酚差异性的空间分布。与之相比，新生成的 γ– 生育三烯酚相对均匀地分布在所有转基因胚组织中，且 *HvHGGT* 在转基因型胚中的表达量并不影响 α– 生育酚和 γ– 生育酚的分布[56]。同时，该研究探究了转基因对棉种生长发育、棉籽成分的总体影响，并评价转基因种子的抗氧化特性，选育了一个抗氧化特性增强和高生育三烯酚提取量的新型棉籽油品种[56]。

Liu 等[15]综合利用代谢组学、脂质组学和 MALDI–MSI 技术，探究两个耐旱、耐盐棉籽品种中差异代谢物和脂质的空间分布规律。利用 LC–MS/MS 鉴定得到 17 种差异代谢物和 125 种差异脂质分子，并结合 MALDI–MSI 技术对棉籽组织中 9 个脂质和 4 个代谢物的含量及分布进行了可视化分析。在负离子检测模式下，成像结果表明 PE（16 ： 0/18 ： 1）、PE（18 ： 2/18 ： 2）、PE（18 ： 1/18 ： 2）、PE（18 ： 1/18 ： 1）和 PE（18 ： 0/18 ： 1）等脂质在棉籽组织全身均有分布；而在正离子检测模式下，显著下调的 DG（16 ： 0/14 ： 0）、TG（8 ： 0/10 ： 1/18 ： 2）和 MePC（34 ： 1）以及上调的 TG（19 ： 1/18 ： 2/18 ： 2）则主要积累在子叶位置。Liu 等推测这些中性甘油酯分子的组织特异性分布可能与干旱和盐胁迫下其生物合成主要发生在子叶部位有关，这也进一步证实子叶具有营养储存的生理功能。综上，通过整合 LC–MS/MS 和 MSI 技术，Liu 等揭示了差异性脂质分子的代谢调控和空间分布特征，为后续进一步研究棉花种子的耐旱和耐盐机理提供了新的见解和理论依据。

2.3 拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）种子

拟南芥是甘蓝型油菜和亚麻荠（*Camelina sativa*）的近缘种，是一种广泛应用于探索种子中脂质代谢生物化学及其调控机制的模式植物。20 世纪 90 年代开始，拟南芥便被用于鉴定和表征许多与甘油脂合成和酰基链去饱和和延伸有关的基因[57-58]。拟南芥资源丰富，且可在相对小的空间内快速繁殖，有利于遗传研究。拟南芥单个种子尺寸较小（约为 500 μm × 300 μm），如何在组织层面（如胚芽、胚轴、胚根或子叶）进行空间特异性生物化学研究有待进一步探究。为此，Sturtevant 等[53, 59]基于质谱成像技术绘制了拟南芥种子中 PC 和 PI 两类重要磷脂物质的三维空间分布，空间分辨率为 15 μm × 15 μm × 20 μm，并揭示了调控脂质代谢的基因发生变化会对种子细胞膜上脂质分布产生不可预料的变化，且无法完全通过转录机制解析。质谱成像结果表明，PC（34 ： 2）在贯穿胚胎的所有连续切片中富集于胚轴组织，而 PC（34 ： 3）富集于外周胚乳层，PC（38 ： 3）在子叶组织的所有连续切片中均有富集。与 PC 不同的是，PI（34 ： 2）富集于胚胎轴组织中，PI（36 ： 3）则富集在子叶组织中。由于 PI 的酰基基团通常不被认为是 TAGs 的合成中间体[59]，因此 PIs 的特异性分布很可能与一些重要功能或者脂质代谢物储存（如信号、膜稳定性）相关。

此外，Sturtevant 等[53, 59]还比较了 *fad2-1* 基

因型和野生型种子的脂质含量及分布差异，结果表明对于不同碳数的 PC 物质（如 C34、C36 和 C38 等），它们在 *fad2-1* 基因型和野生型中分布差异最为显著。其中，*fad2-1* 基因型的脂质变化大部分是由于脂肪酸组成的改变，如 C18 ∶ 2 和 C18 ∶ 3 脂肪酸减少，而 C18 ∶ 1 脂肪酸增加，从而产生占主导地位的含 C18 ∶ 1 脂肪酸的 PC 分子〔PC（34 ∶ 1）、PC（38 ∶ 2）和 PC（36 ∶ 2）〕。同时，在 *fad2-1* 基因型的拟南芥种子中，PC（34 ∶ 1）、PC（38 ∶ 2）和 PC（36 ∶ 2）也表现出不同程度的异质性，如 PC（38 ∶ 2）优先定位于子叶组织，而 PC（34 ∶ 1）和 PC（36 ∶ 2）相对均匀分布在整个子叶和胚胎轴组织。由于 FAD2 会影响含 C18 ∶ 1 脂肪酸的 PC 分子含量，且在 *fad2-1* 突变体中仍可观测到外周胚乳组织中 PC（34 ∶ 3）的空间分布，表明可能存在其他去饱和酶导致这些细胞类型中多不饱和脂肪酸的形成。同样地，在 *fad2-1* 突变体种子中也形成少量 PC（34 ∶ 2）、PC（36 ∶ 4）和 PC（36 ∶ 3）等脂质，但这主要局限于胚芽外周胚芽和胚根尖端组织，表明这些组织中 C18 ∶ 2 和 C18 ∶ 3 脂肪酸的合成可能有另一种途径。PC（34 ∶ 3）在子叶和胚轴中含量降低、但在外周胚乳中仍存在，这与 *fad2-1* 突变体中多不饱和 PC 分子主要在外周胚乳定位相似，表明可能存在相似的去饱和途径。此外，在 *fad3-2* 突变体中，PC（36 ∶ 5）几乎完全缺失，仅在外周胚乳中微量存在，这可能是由于 C18 ∶ 3 脂肪酸含量减少。

除 PC 磷脂分子外，Sturtevant 等在负离子检测模式下，对 PI 分子在野生型和突变体中的空间分布进行了可视化检测。结果表明，FAD2 突变在 PI 中产生了包含 C18:1 脂肪酸链的新脂质种类，PI（34 ∶ 1）相对均匀地分布在子叶和轴之间，而 PI（36 ∶ 2）相对于轴则更优先分布在子叶中。同时，成像结果表明在 *fad2-1* 种子的外周胚乳和轴组织中仍然可以检测到 PI（34 ∶ 2），表明这些组织中可能存在 C18 ∶ 1 和 C18 ∶ 2 脂肪酸的其他去饱和方式[59]。这些分子种类组成和空间定位的差异与 PC 可能用于 PI 合成的二酰基甘油部分一致。总体来说，通过 MALDI–MSI 获得的 PI 脂质相对含量与通过液质联用技术获得的定量结果大体一致。通过质谱分析确定各 PI 分子的酰基链组成，为 PI 分子的鉴定提供理论依据。

2.4 玉米（*Zea mays* L.）种子

玉米油主要由 59% 多不饱和脂肪酸、24% 单不饱和脂肪酸和 13% 饱和脂肪酸组成[60]。玉米含油量与其经济价值息息相关，而基因工程在提高玉米含油量方面功不可没[61]。例如，玉米粒为玉米提供许多养分，包括脂肪、淀粉、蛋白质，对玉米籽粒已鉴定脂质的潜在基因资源进行表达分析发现[62]，编码甘油醛 –3– 磷酸脱氢酶的 GPC1、GPC2、GPC3 和 GPC4 在授粉后的不同时间点和不同内核区室中在核细胞中高度表达。结合脂质相关基因表达谱能够为丰富玉米分子育种策略提供重要信息；Zheng 等[63]发现一个影响玉米籽粒油分以及油酸含量的高油 QTL（qHO6）编码二酰甘油酰基转移酶（DGTA1–2），该基因的过表达能增加将近一倍的油酸含量，具有降低人体内有害胆固醇、保留有益胆固醇以及软化心脑血管的优点。

种子萌发是一个高度复杂的过程，种子在相对干燥的状态下进行休眠，能够长时间存活，并通过水的吸胀来触发种子萌发过程。许多代谢物在种子萌发过程中都发生显著变化，其中大多数与种子贮藏物质（如蛋白质、多糖和脂类）的分解代谢相关。为此，Feenstra 等[18]利用质谱成像技术对玉米籽粒萌发过程中的小分子代谢物进行时空可视化分析。例如，脂质会以 TAG 分子形式储存在一种特殊的玉米组织——盾片（Scutellum）以及通过 β – 氧化分解代谢脂肪酸的含量以提供拉长胚轴的一个能源来源，脂肪酸中的碳可以用来组装新碳，支持胚生长的代谢中间体。同时随着萌发开始，胚轴的胚根开始伸长，TAGs 开始非均匀性分布，与其他脂肪酸和磷脂分子分布一致[64]。在吸胀后 36 h，Feenstra 等比较了 4 种不同类型的脂质分子（如 PE、PA、PI 和 PC）在萌发种子中的空间定位，为评估不同脂酰链组合产生的磷脂分子种类的分布提供了理论依据[64]。随着胚的扩张，胚乳被消耗，会产生新的细胞，而 4 种磷脂在胚中是最丰富的。在两个自交系中，不饱和酰基链最多的磷脂（36 ∶ 4）在胚根和其他胚组织中分布均匀。对于 PI、PC 和 PA 来说，不饱和磷脂较多（如 36 ∶ 3 和 36 ∶ 2）在

胚根中的浓度低于其他胚组织。相比之下，PE 具有独特的定位模式，双键数量为偶数的分子（如 36 ： 4 和 36 ： 2）在整个胚胎中均匀分布，包括胚根；但双键数量为奇数的分子（如 36 ： 3 和 36 ： 1）在发育中的胚根中较少。在种子萌发过程中的所有时间点存在不同脂质具有独特的空间积累模式[64]。

2.5 其他物种的种子

Dalisay 等[65]利用基因组学、转录组学、代谢组学、质谱成像和生物信息学等技术手段，研究亚麻（*Linum usitatissimum*）蒴果和种子组织中聚合木酚素和植物防御物质氰基糖苷在不同生长发育阶段的时空分布规律。油籽的工程成分变化通常通过引入新的酶促步骤和 / 或通过种子特异性的方式阻断或增强现有的酶促步骤实现。而在实际生产中，种子中积累脂质种类的数量往往与人们从酶表达水平预测的不同，这些不一致可能源于对细胞 / 组织水平上脂质代谢调节的不完全理解。为此，Horn 等[66]通过质谱成像方法发现三酰甘油及其磷脂前体在油料作物亚麻芥（*Camelina sativa*）胚胎的子叶和下胚轴 / 胚根轴内分布不同，表明甘油三酯代谢物具有组织特异性分布。富含亚油酸 18 ： 2 脂肪链的 PCs 和 TAGs 优先定位于轴状组织，而富含甘碳烯酸 C20 ： 1 的脂类代谢物优先定位于子叶。通过异源过表达酰基 – 酰基载体蛋白硫酯酶（Acyl–acyl carrier protein thioesterase），或通过抑制脂肪酸去饱和酶和延长酶来控制种子脂质组成，导致新的种子存储脂质时磷脂和 TAGs 在转基因胚中的分布模式发生改变。该研究结果揭示了亚麻芥胚中先前未知的酰基脂质分布差异规律，并暗示这种脂质的空间异质性能否在转基因种子中得到有效改变，主要取决于种子的靶向酶（Targeted enzyme）或代谢途径。

3 结语

高通量基因组、转录组、代谢组技术的相继兴起预示多组学时代的到来。脂质组学作为代谢组学中的重要组成部分之一，在过去 10 年已得到长足发展，脂质提取、富集效率、鉴定数量上均得到极大提升。植物种子中含有大量的脂质、淀粉和氨基酸，这些都是种子营养的来源。利用脂质组学技术挖掘这些植物种子，特别是粮油作物种子中脂质相关的潜在基因，有助于植物种子的营养品质改良[67-68]。此外，植物中的脂质在逆境胁迫应答过程中同样扮演重要角色，不仅可以帮助植物抵御逆境胁迫，还可作为信号分子参与非生物胁迫过程中的信号传导。今后研究可多关注植物在抗逆响应过程中的脂质合成、空间定位和信号传导等，有望更加系统地揭示植物脂质应答逆境胁迫的机理。

随着质谱仪器的空间分辨率和检测灵敏度的快速发展，基于质谱成像的脂质组学新方法得以兴起，并为其拓展到植物领域研究带来新契机。目前，质谱成像技术已被广泛应用到植物种子中代谢物和脂质分子的可视化成像中，为揭示植物种子生长发育过程中脂质代谢调控机制提供了技术支撑和理论依据。然而，鉴于脂质分类繁多且结构多样化，基于质谱成像的脂质组学策略仍然存在一些局限性，如无法同时获得关键的转录（mRNA）和翻译（蛋白质）信息；针对种类繁多且丰度差异的不同脂质，MSI 技术仍然面临基质不相容和检测灵敏度不足等问题；受限于光学衍射极限，MSI 技术在单细胞层面的脂质分布成像方法仍有待进一步开发；由于在组织层面存在异质性，导致目前定量质谱成像分析仍然具有较大挑战，通过开发新型衍生化试剂或内标物质的均匀引入将有助于提高 MSI 定量能力。相信在不久的将来，随着高空间分辨 MSI 技术的不断发展和新型基质的不断开发，该技术将会在植物细胞的脂质代谢调控研究中展现更广阔的应用前景。同时，多组学技术（如基因组、转录组、代谢组、蛋白组等）本身已经提供了丰富的生物学信息，通过进一步在高空间分辨率上对这些脂质进行空间定位，将有助于在组织甚至单细胞层面对脂质代谢产生全新的认识。

参考文献（References）：

[1] ZEMSKI B K A, HANKIN J A, BARKLEY R M, SPRAGGINS J M, CAPRIOLI R M, MURPHY R C. MALDI imaging of lipid biochemistry in tissues by mass spectrometry[J]. *Chemical Reviews*, 2011,111(10): 6491–6512. DOI:10.1021/cr200280p.

[2] WEI F, LAMICHHANE S, OREŠIČ M, HY TYL INEN T. Lipidomes in health and disease: Analytical strategies and considerations [J]. *TRAC. Trends in Analytical Chemistry*, 2019,120:115664.

DOI:10.1016/j.trac.2019.115664.

[3] ENGELMAN J A, LUO J, CANTLEY L C. The evolution of phosphatidylinositol 3-kinases as regulators of growth and metabolism [J]. *Nature Reviews Genetics*, 2006,7(8): 606-619. DOI:10.1038/nrg1879.

[4] 蔡潭溪, 刘平生, 杨福全, 杨福愉. 脂质组学研究进展[J]. 生物化学与生物物理进展, 2010,37(2):121-128.DOI: 10.3724/SP.J.1206.2009.00479.
CAI T X, LIU P S, YANG F Q, YANG F Y. The research advances in the field of lipidomics [J]. *Progress in Biochemistry and Biophysics*, 2010,37(2):121-128. DOI: 10.3724/SP.J.1206.2009.00479.

[5] QUEHENBERGER O, DENNIS E A. The human plasma lipidome [J]. *New England Journal of Medicine*, 2011, 365(19): 1812-1823. DOI:10.1056/NEJMra1104901.

[6] YANG C, SHEN S, ZHOU S, LI Y, MAO Y, ZHOU J, SHI Y, AN L, ZHOU Q, PENG W, LYU Y, LIU X, CHEN W, WANG S, QU L, LIU X, FERNIE A R, LUO J. Rice metabolic regulatory network spanning the entire life cycle [J]. *Molecular Plant*,2022,15(2):258-275. DOI:10.1016/j.molp.2021.10.005.

[7] ALI U, LU S, FADLALLA T, IQBAL S, YUE H, YANG B, HONG Y, WANG X, GUO L. The functions of phospholipases and their hydrolysis products in plant growth, development and stress responses [J].*Progress in Lipid Research*, 2022, 86:101158. DOI:10.1016/j.plipres.2022.101158.

[8] LIU L, YANG M, KANG R, WANG Z, ZHAO Y, YU Y, XIE M, YIN X, LIVESEY K M, LOTZE M T, TANG D, CAO L. HMGB1-induced autophagy promotes chemotherapy resistance in leukemia cells [J]. *Leukemia*, 2011, 25(1): 23-31.DOI:10.1038/leu.2010.225.

[9] WIMALASEKERA R, PEJCHAR P, HOLK A, MARTINEC J, SCHERER G F E. Plant phosphatidylcholine-hydrolyzing phospholipases C NPC3 and NPC4 with roles in root development and brassinolide signaling in *Arabidopsis thaliana* [J].*Molecular Plant*,2010,3(3):610-625. DOI: 10.1093/mp/ssq005.

[10] TAK Č T, NOV K D, ŠAMAJ J. Recent advances in the cellular and developmental biology of phospholipases in plants [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019,10: 362. DOI: 10.3389/fpls.2019.00362.

[11] 刘俊羽, 杨帆, 毛爽, 李书鑫, 林海蛟, 阎秀峰, 蔺吉祥. 植物脂质应答逆境胁迫生理功能的研究进展[J]. 生物工程学报, 2021,37(8): 2658-2667. DOI:10.13345/j.cjb.200600.
LIU J Y, YANG F, MAO S, LI S X, LIN H J, YAN X F, LIN J X. Advances in the physiological functions of plant lipids in response to stresses [J].*Chinese Journal of Biotechnology*, 2021,37(8):2658-2667. DOI:10.13345/j.cjb.200600.

[12] ZHU J, ZHOU Y, LI J, LI H. Genome-wide investigation of the phospholipase C gene family in *Zea mays* [J]. *Frontiers in Genetics*, 2021,11: 611414. DOI:10.3389/fgene.2020.611414.

[13] LIU H T, HUANG W D, PAN Q H, WENG F H, ZHAN J C, LIU Y, WAN S B, LIU Y Y. Contributions of PIP2-specific-phospholipase C and free salicylic acid to heat acclimation-induced thermotolerance in pea leaves [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2006,163(4): 405-416. DOI:10.1016/j.jplph.2005.04.027.

[14] SINGH A, KANWAR P, PANDEY A, TYAGI A K, SOPORY S K, KAPOOR S, PANDEY G K. Comprehensive genomic analysis and expression profiling of phospholipase C gene family during abiotic stresses and development in rice [J]. *PLoS One*,2013, 8(4): e62494. DOI:10.1371/journal.pone.0062494.

[15] LIU B, WANG X, LI K, CAI Z. Spatially resolved metabolomics and lipidomics reveal salinity and drought-tolerant mechanisms of cottonseeds [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,2021,69(28): 8028-8037. DOI: 10.1021/acs.jafc.1c01598.

[16] WAN X, WU S, LI Z, AN X, TIAN Y.Lipid metabolism: Critical roles in male fertility and other aspects of reproductive development in plants [J].*Molecular Plant*,2020,13(7):955-983. DOI:10.1016/j.molp.2020.05.009.

[17] LU S, STURTEVANT D, AZIZ M, JIN C, LI Q, CHAPMAN K D, GUO L. Spatial analysis of lipid metabolites and expressed genes reveals tissue-specific heterogeneity of lipid metabolism in high- and low-oil *Brassica napus* L. seeds [J].*The Plant Journal*, 2018, 94(6): 915-932. DOI: 10.1111/tpj.13959.

[18] FEENSTRA A D, ALEXANDER L E, SONG Z, KORTE A R, YANDEAU-NELSON M D, NIKOLAU B J, LEE Y J. Spatial mapping and profiling of metabolite distributions during germination [J]. *Plant Physiology*, 2017, 174(4): 2532-2548. DOI: 10.1104/pp.17.00652.

[19] HORN P J, KORTE A R, NEOGI P B, LOVE E, FUCHS J, STRUPAT K, BORISJUK L, SHULAEV V, LEE Y J, CHAPMAN K D. Spatial mapping of lipids at cellular resolution in embryos of cotton [J]. *The Plant Cell*, 2012, 24(2): 622-636. DOI: 10.1105/tpc.111.094581.

[20] HAN X, GROSS R W. Global analyses of cellular lipidomes directly from crude extracts of biological samples by ESI mass spectrometry: a bridge to lipidomics [J] .*Journal of Lipid Research*,2003, 44(6):1071-1079. DOI: 10.1194/jlr.R300004-JLR200.

[21] HAN X, GROSS R W. Shotgun lipidomics: Electrospray ionization mass spectrometric analysis and quantitation of cellular lipidomes directly from crude extracts of biological samples [J].*Mass Spectrometry Reviews*, 2005, 24(3): 367-412. DOI: 10.1002/mas.20023.

[22] WANG J, WANG C, HAN X. Tutorial on lipidomics [J]. *Analytica Chimica Acta*,2019,1061:28-41.DOI: 10.1016/j.aca.2019.01.043.

[23] 杨忠仁, 郝丽珍, 张凤兰, 赵清岩. 沙葱种子萌发特性及脂质代谢变化规律试验[J]. 广东农业科学, 2013, 40(1): 31-34.DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2013.01.053.
YANG Z R, HAO L Z, ZHANG F L, ZHAO Q Y. Dynamic change of germination character and lipid metablism of *Allium mongolicum* Regel seed [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2013, 40(1): 31-34.DOI10.16768/j.issn.1004-874X.2013.01.053.

[24] 宋诗瑶, 白玉, 刘虎威 . 脂质组学分析中样品前处理技术的研究进展[J]. 色谱, 2020,38(1):66-73.DOI: 10.3724/SP.J.1123.2019.07011.
SONG S Y, BAI Y, LIU H W. Advances in the development of the sample preparation techniques in lipidomics[J]. *Chinese Journal of Chromatography*, 2020, 38(1): 66-73. DOI: 10.3724/SP.J.1123.2019.07011.

[25] SUN F, CHEN H, CHEN D, TAN H, HUANG Y, COZZOLINO D. Lipidomic changes in banana (*Musa cavendish*) during ripening and comparison of extraction by Folch and Bligh-Dyer methods[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2020, 68(40): 11309-11316. DOI: 10.1021/acs.jafc.0c04236.

[26] IVERSON S J, LANG S L C, COOPER M H. Comparison of the bligh and dyer and folch methods for total lipid determination in a broad range of marine tissue[J].*Lipids*,2001,36(11):1283-1287.DOI: 10.1007/s11745-001-0843-0.

[27] MATYASH V, LIEBISCH G, KURZCHALIA T V, SHEVCHENKO A, SCHWUDKE D. Lipid extraction by methyl-*tert*-butyl ether for high-throughput lipidomics[J].*Journal of Lipid Research*,2008,49(5):1137-1146. DOI: 10.1194/jlr.D700041-JLR200.

[28] YAN S J, BHAWAL R, YIN Z B, THANNHAUSER T W, ZHANG S. Recent advances in proteomics and metabolomics in plants[J]. *Molecular Horticulture*, 2022, 2(1):17. DOI:10.1186/s43897-022-00038-9.

[29] 赵先恩, 白玉, 刘虎威 . 基于化学衍生化的靶向脂质组学质谱分析研究进展[J]. 中国科学: 化学, 2017,47(12): 1392-1400. DOI: 10.1360/N032017-00121.
ZHAO X E, BAI Y, LIU H W. Advances in chemical derivatization-based targeted lipidomics by mass spectrometric analysis[J]. *Scientia Sinica Chimica*, 2017, 47(12): 1392-1400. DOI:10.1360/N032017-00121.

[30] 邓权清, 鲁清, 刘浩, 洪彦彬, 李海芬, 梁炫强, 王润风, 李少雄, 陈小平 . 基于广泛靶向脂质组学与近红外技术的高低油酸花生鉴评[J]. 广东农业科学, 2021,48(12):54-63.DOI: 10.16768/j.issn.1004-874X.2021.12.007.
DENG Q Q, LU Q, LIU H, HONG Y B, LI H F, LIANG X Q, WANG R F, LI S X, CHEN X P. Evaluation of high and low oleic acid peanuts based on widely targeted lipidomics and near infrared spectroscopy[J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2021, 48(12): 54-63. DOI: 10.16768/j.issn.1004-874X.2021.12.007.

[31] ZHAO Y Y, WU S P, LIU S, ZHANG Y, LIN R C. Ultra-performance liquid chromatography-mass spectrometry as a sensitive and powerful technology in lipidomic applications[J]. *Chemico-Biological Interactions*, 2014,220: 181-192. DOI:10.1016/j.cbi.2014.06.029.

[32] LI M, ZHOU Z, NIE H, BAI Y, LIU H. Recent advances of chromatography and mass spectrometry in lipidomics[J]. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*,2011,399(1):243-249. DOI: 10.1007/s00216-010-4327-y.

[33] IWAMA T, KANO K, SAIGUSA D, EKROOS K, VAN ECHTEN-DECKERT G, VOGT J, AOKI J. Development of an on-tissue derivatization method for MALDI mass spectrometry imaging of bioactive lipids containing phosphate monoester using phos-tag[J]. *Analytical Chemistry*,2021,93(8):3867-3875.DOI: 10.1021/acs.analchem.0c04479.

[34] ANGELINI R, YUTUC E, WYATT M F, NEWTON J, YUSUF F A, GRIFFITHS L, COOZE B J, EL ASSAD D, FRACHE G, RAO W, ALLEN L B, KORADE Z, NGUYEN T T A, RATHNAYAKE R A C, COLOGNA S M, HOWELL O W, CLENCH M R, WANG Y, GRIFFITHS W J. Visualizing cholesterol in the brain by on-tissue derivatization and quantitative mass spectrometry imaging[J]. *Analytical Chemistry*, 2021,93(11):4932-4943. DOI: 10.1021/acs.analchem.0c05399.

[35] LI H F, ZHAO J, CAO W, ZHANG W, XIA Y, OUYANG Z. Site-specific photochemical reaction for improved C=C location analysis of unsaturated lipids by ultraviolet photodissociation[J]. *Research*, 2022, 2022: 9783602. DOI: 10.34133/2022/9783602.

[36] MA X, ZHANG W, LI Z, XIA Y, OUYANG Z. Enabling high structural specificity to lipidomics by coupling photochemical derivatization with tandem mass spectrometry[J].*Accounts of Chemical Research*,2021,54(20): 3873-3882. DOI: 10.1021/acs.accounts.1c00419.

[37] ZHOU Z, LUO M, CHEN X, YIN Y, XIONG X, WANG R, ZHU Z-J. Ion mobility collision cross-section atlas for known and unknown metabolite annotation in untargeted metabolomics[J].*Nature Communications*, 2020, 11(1): 4334. DOI: 10.1038/s41467-020-18171-8.

[38] LI T, YIN Y, ZHOU Z, QIU J, LIU W, ZHANG X, HE K, CAI Y, ZHU Z J.Ion mobility-based sterolomics reveals spatially and temporally distinctive sterol lipids in the mouse brain[J].*Nature Communications*, 2021, 12(1): 4343. DOI: 10.1038/s41467-021-24672-x.

[39] WU X, ZHANG Y, QIN R, LI P, WEN Y, YIN Z, ZHANG Z, XU H. Discrimination of isomeric monosaccharide derivatives using collision-induced fingerprinting coupled to ion mobility mass spectrometry[J]. *Talanta*,2021, 224: 121901. DOI: 10.1016/j.talanta.2020.121901.

[40] BORISJUK L, NEUBERGER T, SCHWENDER J, HEINZEL N, SUNDERHAUS S, FUCHS J, HAY J O, TSCHIERSCH H, BRAUN H P, DENOLF P, LAMBERT B, JAKOB P M, ROLLETSCHEK H. Seed architecture shapes embryo metabolism in oilseed rape[J].*The Plant Cell*,2013,25(5):1625-1640.DOI: 10.1105/tpc.113.111740.

[41] WANG T, CHENG X, XU H, MENG Y, YIN Z, LI X, HANG W. Perspective on advances in laser-based high-resolution mass spectrometry imaging[J]. *Analytical Chemistry*, 2020,92(1):543-553. DOI:10.1021/acs.analchem.9b04067.

[42] WOODFIELD H K, STURTEVANT D, BORISJUK L, MUNZ E,

GUSCHINA I A, CHAPMAN K, HARWOOD J L. Spatial and temporal mapping of key lipid species in *Brassica napu*s seeds [J].*Plant Physiology*, 2017, 173(4): 1998–2009. DOI: 10.1104/pp.16.01705.

[43] YIN Z, CHENG X, LIU R, LI X, HANG L, HANG W, XU J, YAN X, LI J, TIAN Z. Chemical and topographical single–cell imaging by near–field desorption mass spectrometry [J].*Angewandte Chemie International Edition*, 2019, 58(14): 4541–4546. DOI: 10.1002/anie.201813744.

[44] CHENG X, YIN Z, RONG L, HANG W. Subcellular chemical imaging of structurally similar acridine drugs by near–field laser desorption/laser postionization mass spectrometry [J].*Nano Research*,2020, 13(3): 745–751.DOI: 10.1007/s12274–020–2686–z.

[45] LI X, HANG L, WANG T, LENG Y, ZHANG H, MENG Y, YIN Z, HANG W. Nanoscale three–dimensional imaging of drug distributions in single cells *via* laser desorption post–ionization mass spectrometry [J]. *Journal of the American Chemical Society*, 2021, 143(51): 21648–21656. DOI:10.1021/jacs.1c10081.

[46] MENG Y, CHENG X, WANG T, HANG W, LI X, NIE W, LIU R, LIN Z, HANG L, YIN Z, ZHANG B, YAN X. Micro–lensed fiber laser desorption mass spectrometry imaging reveals subcellular distribution of drugs within single cells [J]. *Angewandte Chemie International Edition*,2020,59(41):17864–17871.DOI: 10.1002/anie.202002151.

[47] MORSE N, JAMASPISHVILI T, SIMON D, PATEL P G, REN K Y M, WANG J, OLESCHUK R, KAUFMANN M, GOODING R J, BERMAN D M. Reliable identification of prostate cancer using mass spectrometry metabolomic imaging in needle core biopsies [J]. *Laboratory Investigation*,2019,99(10):1561–1571.DOI: 10.1038/s41374–019–0265–2.

[48] SUN C, LI T, SONG X, HUANG L, ZANG Q, XU J, BI N, JIAO G, HAO Y, CHEN Y, ZHANG R, LUO Z, LI X, WANG L, WANG Z, SONG Y, HE J, ABLIZ Z. Spatially resolved metabolomics to discover tumor–associated metabolic alterations [J].*Proceedings of the National Academy of Sciences*,2019,116(1):52–57.DOI: 10.1073/pnas.1808950116.

[49] LIU S, FAN C, LI J, CAI G, YANG Q, WU J, YI X, ZHANG C, ZHOU Y. A genome–wide association study reveals novel elite allelic variations in seed oil content of *Brassica napus* [J].*Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129(6): 1203–1215. DOI: 10.1007/s00122–016–2697–z.

[50] PARKIN I A P, GULDEN S M, SHARPE A G, LUKENS L, TRICK M, OSBORN T C, LYDIATE D J. Segmental structure of the *Brassica napus* genome based on comparative analysis with *Arabidopsis thaliana* [J].*Genetics*, 2005,171(2):765–781. DOI: 10.1534/genetics.105.042093.

[51] HORN P J, STURTEVANT D, CHAPMAN K D. Modified oleic cottonseeds show altered content, composition and tissue–specific distribution of triacylglycerol molecular species [J].*Biochimie*, 2014,96:28–36.DOI: 10.1016/j.biochi.2013.08.010.

[52] HORN P J, CHAPMAN K D. Lipidomics in tissues, cells and subcellular compartments [J].*The Plant Journal*, 2012,70(1): 69–80. DOI:10.1111/j.1365–313X.2011.04868.x.

[53] STURTEVANT D, LEE Y J, CHAPMAN K D.Matrix assisted laser desorption/ionization–mass spectrometry imaging (MALDI–MSI) for direct visualization of plant metabolites *in situ* [J].*Current Opinion in Biotechnology*, 2016, 37: 53–60. DOI:10.1016/j.copbio.2015.10.004.

[54] BHANDARI D R, WANG Q, FRIEDT W, SPENGLER B, GOTTWALD S, R MPP A. High resolution mass spectrometry imaging of plant tissues: towards a plant metabolite atlas [J]. *Analyst*,2015,140(22):7696–7709. DOI: 10.1039/C5AN01065A.

[55] HORN P J, NEOGI P, TOMBOKAN X, GHOSH S, CAMPBELL B T, CHAPMAN K D.Simultaneous quantification of oil and protein in cottonseed by low–field time–domain nuclear magnetic resonance [J]. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, 2011, 88(10): 1521–1529. DOI: 10.1007/s11746–011–1829–5.

[56] SALIMATH S S, ROMSDAHL T B, KONDA A R, ZHANG W, CAHOON E B, DOWD M K, WEDEGAERTNER T C, HAKE K D, CHAPMAN K D.Production of tocotrienols in seeds of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) enhances oxidative stability and offers nutraceutical potential [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2021,19(6): 1268–1282. DOI: 10.1111/pbi.13557.

[57] SOMERVILLE C, BROWSE J. Plant lipids: metabolism, mutants, and membranes [J]. *Science*,1991,252(5002): 80–87. DOI:10.1126/science.252.5002.80.

[58] OKULEY J, LIGHTNER J, FELDMANN K, YADAV N, LARK E, BROWSE J. *Arabidopsis* FAD2 gene encodes the enzyme that is essential for polyunsaturated lipid synthesis [J].*The Plant Cell*,1994,6(1):147–158.DOI: 10.1105/tpc.6.1.147.

[59] STURTEVANT D, DUEÑAS M E, LEE Y J, CHAPMAN K D. Three–dimensional visualization of membrane phospholipid distributions in *Arabidopsis thaliana* seeds: A spatial perspective of molecular heterogeneity [J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Molecular and Cell Biology of Lipids*, 2017,1862(2):268–281.DOI: 10.1016/j.bbalip.2016.11.012

[60] DUPONT J, WHITE P J, CARPENTER M P, SCHAEFER E J, MEYDANI S N, ELSON C E, WOODS M, GORBACH S L. Food uses and health effects of corn oil [J]. *Journal of the American College of Nutrition*, 1990,9(5): 438–470. DOI: 10.1080/07315724.1990.10720403.

[61] BROUN, P GETTNER S, SOMERVILLE C. Genetic engineering of plant lipids [J].*Annual Review of Nutrition*, 1999,19(1): 197–216. DOI: 10.1146/annurev.nutr.19.1.197.

[62] HOU Q, ZHANG T, SUN K, YAN T, WANG L, LU L, ZHAO W, QI Y, LONG Y, WEI X, WAN X. Mining of potential gene resources for breeding nutritionally improved maize [J]. *Plants*, 2022,11(5):627. DOI: 10.3390/plants11050627.

[63] ZHENG P, ALLEN W B, ROESLER K, WILLIAMS M E, ZHANG S, LI J, GLASSMAN K, RANCH J, NUBEL D, SOLAWETZ W,

BHATTRAMAKKI D, LLACA V, DESCHAMPS S, ZHONG G Y, TARCZYNSKI M C, SHEN B. A phenylalanine in DGAT is a key determinant of oil content and composition in maize[J]. *Nature Genetics*, 2008, 40(3): 367–372. DOI:10.1038/ng.85.

[64] FEENSTRA A D, HANSEN R L, LEE Y J. Multi–matrix, dual polarity, tandem mass spectrometry imaging strategy applied to a germinated maize seed: toward mass spectrometry imaging of an untargeted metabolome[J]. *Analyst*, 2015, 140(21): 7293–7304. DOI: 10.1039/C5AN01079A.

[65] DALISAY D S, KIM K W, LEE C, YANG H, R BEL O, BOWEN B P, DAVIN L B, LEWIS N G. Dirigent protein–mediated lignan and cyanogenic glucoside formation in flax seed: Integrated omics and MALDI mass spectrometry imaging[J].*Journal of Natural Products*,2015,78(6):1231–1242.DOI: 10.1021/acs.jnatprod.5b00023.

[66] HORN P J, SILVA J E, ANDERSON D, FUCHS J, BORISJUK L, NAZARENUS T J, SHULAEV V, CAHOON E B, CHAPMAN K D. Imaging heterogeneity of membrane and storage lipids in transgenic *Camelina sativa* seeds with altered fatty acid profiles[J]. *The Plant Journal*, 2013, 76(1): 138–150. DOI: 10.1111/tpj.12278.

[67] 李施蒙. 芸薹属 AC 基因组 *MTP1* 基因的生物信息学分析[J]. 广东农业科学,2018,45(9):21–27.DOI:10.16768/j.issn.1004–874X.2018.09.004.
LI S M.Bioinformatics analysis on *MTP1* genes in the AC genomes of *Brassicas*[J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2018,45(9):21–27. DOI: 10.16768/j.issn.1004–874X.2018.09.004.

[68] 陈美伶, 姜玉松. 生姜转录因子基因 ZoNAC17 的克隆与表达分析[J]. 广东农业科学, 2018,45(6):30–35,2.DOI:10.16768/j.issn.1004–874X.2018.06.006.
CHEN M L, JIANG Y S.Cloning and expression analysis of transcription factor gene ZoNAC17 in ginger[J].*Guangdong Agricultural Sciences*,2018,45(6):30–35,2.DOI: 10.16768/j.issn.1004–874X.2018.06.006.

（责任编辑　白雪娜）



殷志斌，博士，广东省农业科学院农业生物基因研究中心副研究员。拥有十余年的质谱仪器研发经历，长期从事质谱仪器的整机研制与单细胞质谱成像研究，自主研制了 4 台基于激光离子源的飞行时间质谱仪。发表 SCI 论文 40 篇，其中以第一作者或通讯作者（含共同）在《Angewandte Chemie International Edition》《Trends in Plant Science》《Analytical Chemistry》《Nano Research》和《Food Chemistry》等化学、植物和材料领域国际权威期刊发表 21 篇，授权国家发明专利 4 项。研究成果被《Angewandte Chemie International Edition》期刊选为 Back Inside Cover 和 Hot Paper，并在 Press Release 进行专题报道。2022 年入选广州市“青年科技人才托举工程”和院“青年研究员”；2019 年入选“广东省博士博士后 100 名创新人物”；2018 年入选“博新计划”，并于第一届中国质谱学术大会获“优秀论文奖”和第二届全国质谱分析学术报告会获“优秀青年报告奖”。主持国家自然科学青年基金、全国博士后创新人才支持计划、博士后科学基金面上一等等国家及省部市级项目 6 项。



晏石娟，博士，研究员，硕士研究生导师。现任广东省农业科学院农业生物基因研究中心副主任，作物品质控制与多组学技术创新团队的负责人。德国马普植物分子生理研究所和康奈尔大学生物技术研究所访问学者。先后获广东省特支计划科技创新青年拔尖人才、广东省农科院“青年研究员”“金颖之星”等人才称号。主要从事代谢组与蛋白质组学技术研发、作物品质性状形成机理与调控研究。主持承担国家自然科学基金、省重点研发计划等科研项目 18 项；研究成果发表学术论文共 84 篇，其中以第一作者或通讯作者（含并列）在《Plant Cell》《Trends in Plant Science》《Green Chemistry》等领域内重要期刊发表论文 41 篇；获授权专利 12 项。参编著作 1 部。