特约评述

DOI: 10.12211/2096-8280.2026-086

植物特色底盘细胞的开发改造及应用实践

万文豪[1,2]，侯余勇[2,3]，刘绍琴[1]，邱云峰[1]，赵磊[2,3]
（[1] 哈尔滨工业大学，生命科学与医学学部医学与健康学院，黑龙江 哈尔滨 150001；[2] 中国科学院天津工业生物技术研究所，天津 300308；[3] 低碳合成工程生物学全国重点实验室，天津 300308）

摘要：植物合成生物学是融合工程学与植物生物学的新兴交叉学科，也是绿色生物制造的核心研究方向。传统微生物底盘细胞虽可实现部分高附加值化合物的规模化合成，但存在蛋白翻译后修饰能力不足、病原体污染风险及低碳生产成本高等固有短板，难以适配高端生物医药与功能性天然产物的高效、绿色、低成本生产需求。相较于微生物体系，植物底盘具备较完善的蛋白翻译后修饰、完整真核蛋白修饰系统、精细亚细胞区室化结构等独特生理优势，能够高效完成复杂次生代谢通路重构与高活性天然产物合成，契合低碳绿色生物制造的产业发展理念，已成为替代传统微生物底盘、推动生物制造产业升级的重要发展趋势。随着基因编辑、多组学解析、代谢工程与模块化元件组装等使能技术的持续迭代，植物底盘的遗传改造体系与产业化应用体系日趋成熟，推动生物合成底盘体系由传统微生物逐步向多功能高等植物拓展。本文系统梳理了本氏烟草、拟南芥、水稻、颠茄、浮萍等典型模式植物与特色药用植物底盘，以及腺毛、毛状根、悬浮细胞等特化细胞与离体培养底盘的生物学特性、适配改造策略与代谢调控特征，总结了各类植物底盘在药用重组蛋白、萜类、酚类、芪类等高附加值生物活性产物定向合成中的最新研究进展，对比阐明了植物合成生物学相较于传统生物制造体系的技术优势与应用潜力。同时，本文归纳了植物底盘在产业化进程中面临的核心瓶颈，包括植株生长与再生周期长、质体转化体系物种适用性窄以及特化细胞单细胞精准编辑效率低等问题。针对上述短板，本文进一步提出差异化底盘联用与特化细胞调控元件库构建等优化策略，以期为植物底盘的精准改造、复杂代谢通路的高效重构以及绿色、低碳、规模化生物制造体系的构建提供理论参考与技术支撑。

关键词：植物合成生物学；特色植物底盘细胞；植物天然产物；适配性改造

中图分类号：Q81　　**文献标志码：**A

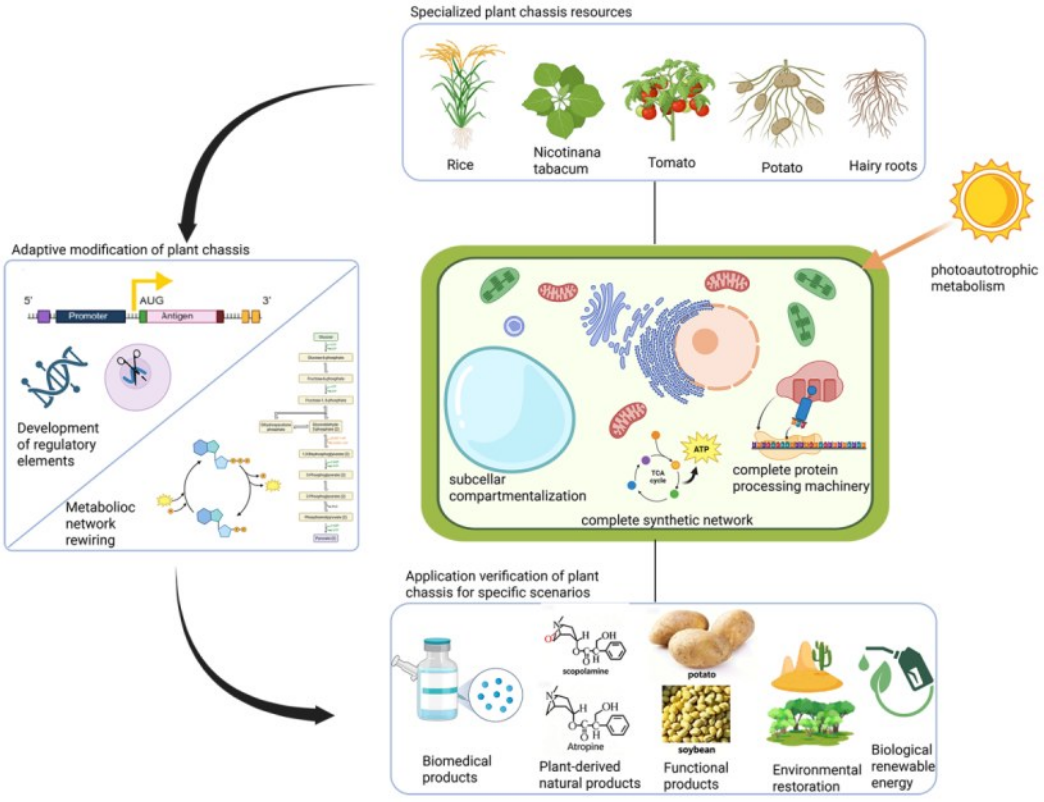
Development，engineering and applications of plant specialty chassis cells

WAN Wenhao[1,2]，HOU Yuyong[2,3]，LIU Shaoqin[1]，QIU Yunfeng[1]，ZHAO Lei[2,3]
（[1]*School of Medicine and Health*，*Faculty of Life Science and Medicine*，*Harbin Institute of Technology*，*Harbin 150001*，*Heilongjiang*，*China*；[2]*Tianjin Institute of Industrial Biotechnology*，*Chinese Academy of Sciences*，*Tianjin 300308*，*China*；[3]*National Key Laboratory of Low-Carbon Synthetic Engineering Biology*，*Tianjin 300308*，*China*.）

Abstract: Plant synthetic biology is an emerging interdisciplinary subject integrating engineering and plant biology,

收稿日期：2026-08-21 修回日期：2026-11-13
基金项目：国家重点研发计划“前沿生物技术”重点专项（2025YFC3409200）
引用本文：万文豪，侯余勇，刘绍琴，邱云峰，赵磊. 植物特色底盘细胞的开发改造及应用实践[J]. 合成生物学，2026，7. DOI: 10.12211/2096-8280.2026-086
Citation: WAN Wenhao, HOU Yuyong, LIU Shaoqin, QIU Yunfeng, ZHAO Lei. Development, engineering and applications of plant specialty chassis cells[J]. Synthetic Biology Journal, 2026, 7. DOI: 10.12211/2096-8280.2026-086

and also a core research direction of green biomanufacturing. Although traditional microbial chassis cells can achieve large-scale synthesis of some high-value-added compounds, they have inherent limitations such as inadequate capacity for protein post-translational modification, risk of pathogen contamination, and high costs for low-carbon production, making it difficult for them to meet demands for efficient, green and low-cost production of high-end biopharmaceuticals and functional natural products. Compared with microbial systems, plant chassis possess unique physiological advantages including well-developed protein post-translational modification machinery, a complete eukaryotic protein modification system, and sophisticated subcellular compartmentalization. These features enable the efficient reconstruction of complex secondary metabolic pathways and the synthesis of highly active natural products, aligning with the industrial development philosophy of low-carbon and green biomanufacturing. Plant chassis have therefore become a promising alternative to conventional microbial chassis and drive the upgrading of the biomanufacturing industry. With continuous advances in enabling technologies such as gene editing, multi-omics profiling, metabolic engineering and modular part assembly, the genetic manipulation and industrial application systems for plant chassis have become increasingly mature, promoting the shift of biosynthetic chassis from conventional microorganisms toward multifunctional higher plants. This paper systematically reviews the biological characteristics, tailored engineering strategies and metabolic regulatory features of typical model and specialized medicinal plant chassis including *Nicotiana benthamiana*, *Arabidopsis thaliana*, rice, *Atropa belladonna* and duckweed, as well as specialized cell/organ chassis in planta and in vitro, including glandular trichomes, hairy roots, and suspension cells. It summarizes the latest research progress on the targeted synthesis of high-value bioactive products including medicinal recombinant proteins, terpenoids, phenolics and stilbenoids in various plant chassis, and comparatively illustrates the technical advantages and application potential of plant synthetic biology over traditional biomanufacturing systems. Meanwhile, this paper identifies key bottlenecks hindering the industrialization of plant chassis, including long plant growth and regeneration cycles, limited species applicability of plastid transformation



systems, and low efficiency of single-cell precise editing in specialized cells. To address these constraints, optimization strategies such as combined use of differentiated chassis and construction of regulatory part libraries for specialized cells are further proposed. This work aims to provide theoretical references and technical support for the precise engineering of plant chassis, efficient reconstruction of complex metabolic pathways, and establishment of green, low-carbon and large-scale biomanufacturing platforms.

Keywords: plant synthetic biology; specialty plant chassis cells; plant-derived natural products; adaptation engineering

植物产生的次级代谢产物大多数具有抗菌、抗病毒、抗氧化等生物活性，在食品加工、医药研发、美妆生产等领域具备较高应用价值[1-2]。但目前主流获取方式仍存在一定局限性：化学合成法面临合成难度大、转化效率低、副产物复杂等问题；从野生或栽培植株直接提取需要消耗大量的原材料，且多数目标产物天然丰度较低，过度采收还可能造成严重的生态破坏[3-4]；异源微生物表达体系虽然替代了传统工艺，但仍存诸多局限性，较难实现部分复杂天然产物的高效量产[5-6]。

相较于传统工艺与微生物发酵体系，模式植物及特色药用植物底盘展现出独特的合成优势。除毛状根和离体悬浮培养细胞外，大多数植物底盘能够实现自养代谢，一般可依托光能、二氧化碳、水分及基础无机营养，支撑自身生长繁殖与目标代谢产物合成；在常规栽培条件下一般无需额外补充外源有机碳源，对精密发酵设备与严苛无菌培养环境的依赖程度相对更低。这类体系具备能耗少、环境相对友好等特点，在一定应用场景下契合工业化绿色生产需求[7]。但受产物胞内定位、基质杂质干扰等因素限制，目标产物的下游提取纯化工艺仍存在优化空间；体系综合经济性高度依赖底盘类型、目标产物种类以及采收与下游加工方案。正因如此，开发新型特色植物底盘资源已成为行业的迫切需求。

研究发现，由于各类植物底盘细胞的生物学特性不同，其所适配的应用场景也各有侧重。本氏烟草遗传转化技术成熟，适合外源代谢通路的瞬时高效表达与初步功能验证[8]；水稻依靠胚乳特异性表达的相对稳定特性，可在可控栽培培养条件下实现目标产物的稳定富集，适用于医用原料的规模化制备[9]；浮萍增殖速度快、光合固碳效率高，是低成本量产功能性原料的候选底盘之一[10]；毛状根遗传稳定性强、次生代谢通路完整，多用于药用萜类、皂苷类活性物质的合成与富集研究[11]；植物腺毛细胞内含发达的质体、内质网与高尔基体系统，能够为萜类、苯丙烷类等核心次生代谢通路富集充足的酶系与底物供应[12]。

目前已实现多种植物底盘的迭代优化，核心改造手段集中于标准化调控元件开发、内源信号通路调控、代谢流定向引导三个方向，可改善异源代谢通路与宿主内源代谢网络的适配性及兼容性[13]。经过人工改造的植物底盘，已经成功量产珍稀药用代谢物、医用蛋白与疫苗、功能性食品原料、天然色素等多类高附加值产物[14-17]。Wang 等[18] 揭示了植物广谱杀菌性植保素德布尼醇（debneyol）的完整生物合成通路，阐明了 miR1919-MCD1 模块调控 debneyol 合成的分子机制，并证实 MCD1 作为代谢组织者可增强关键酶活性并促进底物通道化；Sun 等[19] 在烟草中重构了二萜药物毛喉素（Forskolin）的异源合成途径，采用靶向腺毛的基因表达以及阻断内源竞争性途径策略，使毛喉素高效富集；在棉花中首次实现了通过基因编辑特异选择化合物对映异构体右旋棉酚[20]，为复杂天然产物的不对称合成开辟了新途径。这些研究验证了多元化调控手段重塑植物代谢格局的可行性，为植物代谢工程的产业化应用提供了坚实支撑。

尽管现有研究已经充分证明了植物底盘的合成优势，但从实验室研究到工业化落地，依旧存在不少技术瓶颈。本文将重点阐述各底盘适配性改造策略以及其在生物医药、天然产物、生物可

再生资源等方面的场景应用案例，展望未来发展方向。

1 新型植物底盘资源开发及适配性改造

微生物底盘因基因工程化简单、生长迅速、生命周期短、培养条件可控（图1），便于设计生物感受器与重构代谢通路，长期以来是天然产物异源合成的主力平台。然而，其在复杂天然产物合成中面临固有局限。如表1所示，微生物与植物在天然产物合成过程中存在本质差异：微生物受体膜区室缺失的限制，膜结合酶（如细胞色素P450）易错误折叠、错定位或聚集为不可溶包涵体，且对有毒产物耐受性较差。

而植物借助叶绿体、内质网等区室化亚细胞结构，能够形成理化性质差异化的微环境。将代谢酶与中间产物进行空间分隔，在一定程度上减轻各类代谢通路相互干扰，为复杂人工合成通路的运行提供结构性便利。这一结构优势有助于膜结合酶的正确折叠与定位，并可依托真核翻译后修饰系统完成糖基化、羟基化等加工修饰，有利于维持重组蛋白的天然活性与结构完整性。但需注意，蛋白修饰存在物种特异性，植物修饰产物的糖链结构等与动物源体系仍可能存在差别。此外，不同植物独特的次生代谢通路，可为复杂天然产物合成提供充足的前体物质。

总体而言，植物底盘在复杂真核蛋白表达、部分天然产物合成以及特定产品储存递送方面具备一定优势。

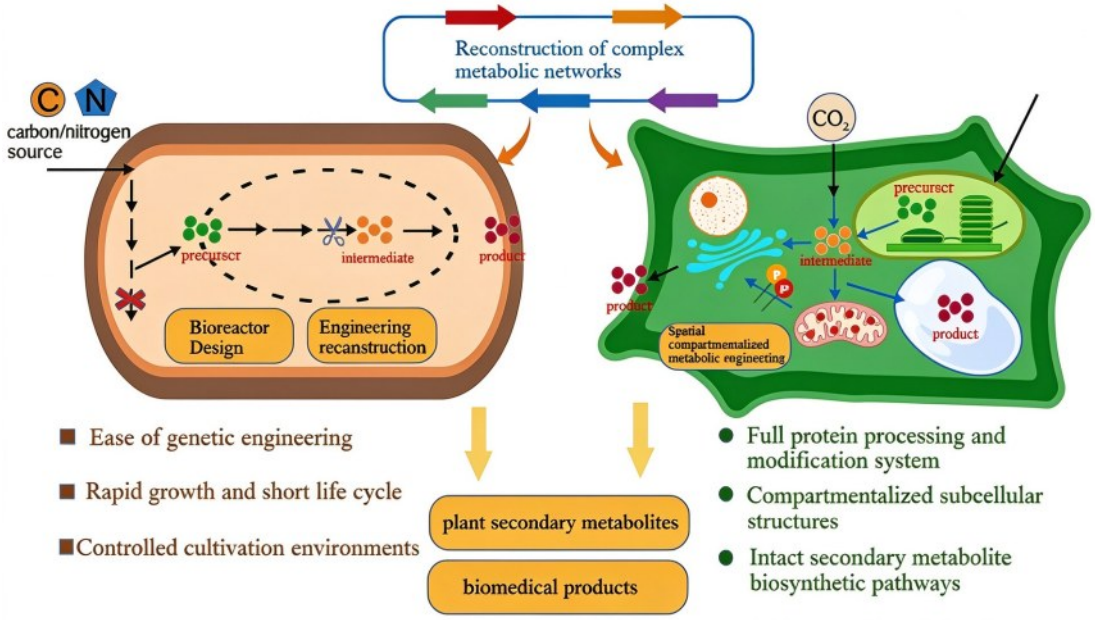


图1 微生物和植物细胞中植物天然产物的生物合成

Fig. 1 Biosynthesis of plant natural products in microbial and plant cells

植物底盘并非单一体系。根据不同植物底盘的遗传特性、生长模式与代谢调控体系存在显著物种差异，其在天然产物合成、重组蛋白表达等方面各具优势与局限，据此主要可分为模式植物底盘、特用植物底盘、植物特化细胞结构底盘等。

1.1 模式植物底盘资源开发与适配性改造

模式植物底盘是植物合成生物学的理论基础与技术试验载体，其共性在于遗传背景清晰、转化体系成熟、改造迭代快，适宜作为通路验证与元件开发的标准化平台，但不同物种在组织器官定位与产业化侧重上各不相同。

1.1.1 本氏烟草

本氏烟草作为植物合成生物学的标杆底盘，其突出价值在于基因瞬时表达技术与代谢通路快速验证。本氏烟草内源代谢体系丰富、天然合成前体充足，可适配绿原酸、大豆素、三酰甘油、

表1 利用植物和微生物作为天然产物生产底盘的比较

Table 1 Comparison of plants and microorganisms as chassis for natural product production

	植物底盘	微生物底盘
优点	依靠可再生大气碳、水、必需养分和阳光实现自养生长	基因操作简便
	具有相对丰富的酶辅因子与代谢前体（供应受光照/营养状态限制）	生长快、生命周期短
	具有分化的细胞和组织，可区室化储存/富集多类代谢物	培养条件受控、易放大
	植物细胞培养和毛状根培养为天然产物提供平台	
缺点	生长周期较长	依赖外源性碳源和能量（自养微生物除外）
	受季节、土地或光照限制	缺乏膜区室，膜结合蛋白易错误折叠/错定位
	遗传操作周期长；纯化需去除宿主色素、多糖、酚类等，工艺复杂、成本较高	对有毒产物/中间物的耐受性相对较低
	转基因植物生物安全性（基因漂移、过敏原性等）	植物来源膜结合酶（如P450s）常难以功能表达；转基因微生物的释放/泄露亦需管控

脱辅基类胡萝卜素等多类高值产物[21-28]。但也存在转化、再生、传代、收获周期长的瓶颈问题。因此，其更适合作为复杂通路的快速试验平台，而非长效量产主体。

近些年本氏烟草已形成较成熟的系统化改造体系，显著提升了外源蛋白产量与通路适配性。在遗传操作层面，烟草已实现高效、精准、多基因协同的标准化改造，基于ErCas12a RNP的原生质体基因编辑效率最高达95.3%[29]，并通过基因编辑沉默多酚过氧化酶（PPO）基因，构建出高纯度、低污染的清洁型药用蛋白底盘[30]；通过对光呼吸途径改造优化[31]，提高了光合作用效率，并使烟草生物量增加40%，从产能维度实现底盘升级。

随着标准化改造技术的日益成熟，烟草已经能够合成萜类、天然药用产物。例如，在本氏烟草中导入17个外源关键酶基因，完整重构紫杉醇前体巴卡亭III通路[32]；Yuan等[33]阐明了石蒜属中从4'-O-甲基诺贝拉定到加兰他敏的下游合成途径，利用烟草瞬时表达系统，成功搭建了加兰他敏生物合成平台。

1.1.2 拟南芥

拟南芥的定位是理论基石与试验载体，在机制解析方面具有不可替代的关键作用。它可以为经济作物与工程底盘的改造提供研究范式与核心靶点。其基因组体量小、谱系清晰、生长周期短、繁殖效率高，内源次生代谢通路完善、代谢可塑性极强，被誉为植物界的“果蝇”，是植物分子生物学与合成生物学领域核心的模式底盘。

其专有农杆菌花浸转化法与成熟CRISPR基因编辑体系，适配于快速完成基因功能验证与基础性状精准改造。如精准预测转录组图谱模型EXPLICIT的开发[34]以及植株再生瓶颈的突破[35-37]。

值得关注的是，其价值更多体现在机制解析与元件验证。目前在拟南芥中已成功重构紫杉醇关键前体巴卡亭III、长春碱前体等抗癌药物合成通路[38]。Zhou等[39]揭示了FAMA-bHLH090-TGG1调控模块作用机制，促进了黑芥子细胞的发育与黑芥子酶生物合成。通过构建紫杉二烯合酶（TXS）糖皮质激素诱导表达系统，在拟南芥中重构紫杉醇前体紫杉二烯合成支路[40]。

1.1.3 水稻

与本氏烟草、拟南芥的瞬时快速试验平台不同，水稻是首个完成全基因组精细测序的粮食作物，其优势在于胚乳器官特异性[41-45]，可实现特定重组蛋白的长效封存与口服递送[46]。但其改造复杂度高于烟草，须依赖于多基因编辑和胚乳特异性启动子的成套设计。

目前，水稻已建立从基因定点编辑、多基因叠加到大片段通路导入的全流程体系。农杆菌介导法与基因枪法成熟，可精准完成单碱基突变、片段插入缺失与结构变异重塑[47-49]；多基因编辑（MGE）与2A肽介导多顺反子、胚乳特异表达调控策略的配套，使多个功能基因乃至整条代谢通路同步导入与协同表达[50-53]。

凭借水稻底盘资源的开发与改造技术的深度适配，水稻已在功能性作物[54-57]、生物医药[58]以

及绿色生物能源[59-61]方面取得相应科研进展。例如，培育出富含β-胡萝卜素、虾青素等系列功能型材料，口服乙肝疫苗等生物医药的工业化生产，攻克了水稻秸秆酶解糖化效率与生物质利用率低的难题。

1.1.4 番茄

与本氏烟草相比，番茄自花授粉易纯合、食用安全性强，天然富集类胡萝卜素与多种维生素[62]，更适合功能性食品与非药口服制剂的研发。同时，依托番茄较为完善的多组学数据库体系与成熟的基因编辑技术，可高效创制遗传稳定的改造株系，展现出良好的工程化适配潜力[63]。

番茄的突出优势在于时空精准表达。核心转录因子SlERF.H6的发现[64]，系统解析了其调控番茄甾体糖苷生物碱（SGA）合成的分子机制；果实特异CYP450启动子、成熟特异E8-2启动子等番茄专属启动子的鉴定，突破了35S组成型启动子的表达局限，实现组织特异、时序精准表达[65-66]；配合GoldenGate多基因共表达、CRISPR多基因编辑与TGSII堆叠体系，可实现多代谢通路同步重构，有助于破解复杂次生代谢通路的精准调控难题。

在作物精准改良方向，Zhang等[67]锁定了镉积累关键基因*SlLCT1*，其3'UTR的SNP3-A变异（T→A）显著降低果实镉富集；在高值产物方向，已实现黄酮醇与羟基肉桂酸类物质的果实特异合成[68]；并挖掘出了关键基因*BvCYP76AD6*[69]，在果实中高效合成帕金森病药物原料L-多巴。

1.1.5 马铃薯

马铃薯与水稻同属贮藏器官型，均适配于封存稳定、易口服药用产品；但马铃薯特化的地下贮藏块茎形成稳定封闭的代谢微环境，可实现外源功能蛋白与高值产物的长效稳定积累与低损耗储存，兼具粮食品质改良与生物制造双重属性。

马铃薯器官特异元件的开发与优化，突破了传统35S组成型启动子的表达局限[70]。ProB33块茎特异启动子的开发，可实现目标基因在块茎定向富集并增产[71]；叶片特异启动子Prbcs则打破了仅在块茎合成的局限，驱动人白细胞介素等药用蛋白的叶部异源表达[72]。

在农业方向，块茎特异转录因子StbHLH93调控前质体向淀粉体的分化，促进马铃薯块茎膨大与淀粉积累[73]；编辑Vinv-5'UTR可显著降低低温贮藏条件下马铃薯块茎中的还原糖含量及薯片产品的丙烯酰胺含量[74]；精准调控花青素合成酶*ANS*、花青素O-甲基转移酶*AOMT*等关键基因，培育花青素高积累的功能性马铃薯品种[75]；构建的Rpi-brk1-R1模块[76]攻克了主栽病害防控晚疫病的难题；并且StNF-YA8-YB20-YC5模块[77]可调控马铃薯块茎休眠的解除。在植物口服疫苗领域，以马铃薯为底盘培育出可合成霍乱毒素B亚基（CTB）五聚体[78]的苗株，证实食用型植物底盘可直接作为口服递送载体，无需复杂蛋白纯化步骤即可激发免疫应答，为利用植物生产可食用重组疫苗奠定了早期基础。

1.2 特用植物底盘资源开发与适配性改造

区别于模式植物，特用植物底盘拥有天然、独有、不可替代的代谢通路资源。如颠茄富含托烷生物碱专属合成通路与红球藻可富集虾青素能力。这类植物底盘具有特殊的产业化价值，其改造重点多在于保留并放大内源优势通路，而非从头搭建。

1.2.1 颠茄

相较于烟草、拟南芥等模式底盘，颠茄是茄科典型的托烷类生物碱（tropane alkaloids，TAs）特异型药用植物合成底盘，拥有不可替代的天然代谢资源优势。颠茄内源完整保留莨菪碱、东莨菪碱的专属合成通路，代谢网络简洁清晰、编辑难度低[79]，其天然产物阿托品与东莨菪碱是临床麻醉、解毒、平喘的核心药物原料[80]，在抗胆碱药领域具有重要的市场应用价值。

核心代谢通路分子机理与关键靶点的系统解析，是颠茄底盘精准适配改造、实现药用生物碱增产的核心理论基础。在托烷骨架合成环节，系统阐明了III型聚酮合酶PYKS的催化机制，并证实了茄科颠茄PYKS与古柯科EnPKSs存在趋同进化特征[81]，二者活性位点骨架结构存在显著差异，但可催化相同的起始反应，凸显了颠茄内源生物碱合成酶系具备较高的催化可塑性。在产物修饰与通量调控层面，莨菪碱6β-羟化酶（H6H）是调控莨菪碱向东莨菪碱转化的关键限速酶，直接决

定终产物的积累比例[82]；而转录调控网络的解析进一步补全了代谢调控体系，先后证实AbMYB93为托烷生物碱合成的关键转录因子，并挖掘出*AbPPAR*、*UGT1*、*LS*、*CYP82M3*等一系列关键功能基因[83-86]，为底盘靶向改造提供了丰富且成熟的分子靶点资源。

颠茄的特殊性在于其专有通路不可替代。然而，作为特色药用植物，颠茄底盘仍存在抗逆性弱、量产稳定性不足的短板。未来，需结合离体规模化培养工艺的优化，充分挖掘其潜力，推动托烷类生物碱的绿色工业化制造。

1.2.2 小立碗藓

小立碗藓（*Physcomitrella patens*）作为水生向陆生演化的典型过渡模式苔藓，其整个生命周期以单倍体配子体为主要生长阶段，细胞分化程度低、原生质体分离与再生能力突出，且基因组较为精简、基因家族冗余度较低，光合叶绿体能持续供给较为充足的碳骨架、ATP与还原力，为外源异源合成通路提供稳定前体。这一先天发育特性使其天然适配精准基因编辑操作，是面向基础基因操作与高值产物生物合成的特色工程植物底盘。

小立碗藓的主要优势在于同源重组效率高，可实现高效的基因打靶。依托PEG介导的原生质体转化体系[87]，其可实现高效同源重组，直接完成目标基因的定点敲除与定点插入，转化初代材料即可稳定呈现编辑表型，无需多代自交纯化，从而大幅缩短基因修饰周期。Yu等[88]开发了名为“GenoDesigner”的小立碗藓在线基因组编辑工具，用于大规模人工基因组重设计、序列重构与合理化改造，并据此完成了首版SynMoss基因组的设计；同时，结合完整T2T基因组挖掘获得的内源启动子、终止子、叶绿体转运肽等调控元件，小立碗藓可实现多基因人工代谢回路的模块化组装，支撑萜类、药用次生代谢物等高附加值产物的定向合成。

凭借小立碗藓单倍体优势与高效同源重组效率，使其成为人工基因组合成、基因功能精准解析等基础合成生物学研究的理想平台。然而，作为模式苔藓，其规模化生产体系尚不成熟，高值产物的规模化合成与产业化落地仍处于起步阶段，目前主要定位为基础研究型底盘，为其他维管植物底盘的改造提供理论范式与经验借鉴。

1.2.3 雨生红球藻

雨生红球藻（*Haematococcus pluvialis*）是自然界虾青素富集效率最高的生物资源之一，该先天物质合成特性奠定其不可替代的底盘价值。最优胁迫培养条件下，部分雨生红球藻细胞虾青素积累量最高可达细胞干重的5.32%[89]；积累的天然虾青素抗氧化活性优于维生素C和维生素E；其天然3S，3'S构型与酯化形式赋予其优于化学合成虾青素（外消旋体）及酵母来源虾青素（3R，3'R）的生物利用度[90-93]。雨生红球藻种质资源存在遗传多样性，为底盘优良种质筛选、基因编辑改造提供丰富原始材料储备[94]。

雨生红球藻独特的阶段化代谢调控模式，是其适配人工改造的核心生理基础。藻体存在二元生长代谢模式[95-96]：在温和光照、适宜盐温环境下，优先进行营养生长，快速增殖以获取足量生物量；而当遭遇强光、高盐、低温等环境胁迫时，内源代谢通路发生自动重编程，碳代谢流大规模定向流向虾青素合成支路，以抵御氧化损伤。这种天然的先增殖、后积累分阶段调控机制，为代谢工程靶向强化产物合成提供了可调控的天然开关。

在产业化层面，国内现已搭建成熟、规模化的低碳循环养殖体系，可同步固定工业CO_2并实现虾青素的连续量产，形成了绿色低碳的生物制造工艺[97]。

与陆生底盘不同，红球藻以微藻快速增殖为特色，兼具能源固定与高值合成的双重属性，是兼顾碳捕集与高值产物联产的代表性底盘。但是，红球藻底盘的天然产能仍受胁迫触发机制的制约。虾青素积累依赖强光、高盐、低温等极端胁迫条件，因而整体产能受限且难以稳定控制。未来需通过分阶段调控策略，先温和培养积累生物量，再定向诱导虾青素合成。并结合基因编辑强化关键酶活、优化碳流分配，从而突破依赖极端胁迫的短板。

1.2.4 浮萍

与红球藻同属水生底盘，浮萍以生长快、繁殖迅速、上游原料与能耗成本较低、环境相对友好为突出特色；同时在清洁栽培条件下，部分浮

萍品系具备全株可食用的先天优势[98-99]。其基因组中从头DNA甲基化通路（RdDM）的保守基因缺失，非CG（CHH/CHG）甲基化水平显著低于拟南芥、水稻等陆生植物；由于导向重复序列沉默的24 nt siRNA大幅减少，导致RdDM介导的外源基因转录沉默（TGS）风险更低[100]。为持续高效合成外源药用蛋白、高值次生代谢物提供潜在的遗传优势[101]，在生物医药、清洁能源、环境修复等多个领域展现出复合应用潜力。

针对该独特遗传本底，现有研究已开发匹配浮萍的CRISPR-Cas9精准编辑系统[102]，可完成淀粉、脂质通路关键基因定点的敲除与定点插入，并突破早期基因依赖型转化局限，建立了快速浸泡瞬时转化法与重复性稳定农杆菌转化体系，形成适配浮萍水培生长特征的全套遗传操作工具[103-105]。基于低表观沉默特性，Wei等[106]发现了内源强启动子LpSUT2在抗生素胁迫下不被甲基化、维持高活性（而35S启动子易被甲基化沉默），为浮萍遗传操作提供了更稳定的内源启动子元件，有助异源蛋白的稳定表达。

浮萍底盘能够根据水体营养条件动态重编程光合碳分配。在富营养环境下，光合碳源主要用以快速增殖与生物量扩繁；在营养饥饿/胁迫条件下，碳代谢转向淀粉等储能产物积累[107]，实现生物量扩繁与储能产物富集双向可控。基于该代谢调控特性，通过基因编辑强化脂质、淀粉合成通路或导入萜类、类黄酮外源合成模块，可定向改造浮萍生产生物乙醇、生物柴油原料及药用活性代谢产物[108-111]。

1.3 植物特化细胞与离体培养底盘资源开发与适配性改造

相较于完整植株底盘，特化细胞结构底盘以功能专一、合成效率高、离体易培养为突出优势，是植物底盘从整株走向微型反应器的关键方向；但其单细胞工程与规模化工艺仍是主要制约。

1.3.1 植物腺毛

植物腺毛（Plant glandular trichomes，GTs）是植株地上组织表皮细胞分化出来的特殊结构，广泛存在于约30%的维管植物中，因独特的合成与储存特性，被誉为天然“微型生物合成工厂”。腺毛细胞胞内富集大量代谢酶与转运蛋白，可专一性地合成萜类、生物碱、酚类、苯丙烷类等高价值植物次级代谢产物[112]，是植物高值天然产物合成与富集的核心功能性组织。

相较于普通植物组织，其独特优势在于专属储存腔室与角质层屏障可隔离高浓度、高毒性次生代谢物，规避细胞毒性[113]，部分分泌型腺毛的外泌特性也有望简化提纯，降低生产损耗与成本；腺毛的代谢与发育活动可精准响应光照、温度、虫害等外界环境信号，有望通过环境调控与基因改造定向提升目标产物合成效率[114-116]。

凭借上述独特优势，腺毛靶向代谢工程技术已实现多种珍稀活性物质的高效异源合成与产量升级。例如，Zhang等[117]以青蒿特化的腺毛分泌腺体为底盘，通过单核转录组学解析了青蒿素生物合成的分子机制；Zhu等[118]揭示了CsYABBY3-CsAS1正反馈调控环路，为同步调控腺毛发育与大麻素合成提供了靶点。

尽管腺毛产物浓度远超普通体细胞，但其走向产业化仍面临核心瓶颈。腺毛单细胞水平的遗传操作技术难度较高，精准编辑效率有限[119-120]。未来，随着基因调控、代谢流精准重塑与单细胞编辑等技术的持续完善，植物腺毛的底盘适配性将进一步提升，并且其产业化价值将得到充分释放。

1.3.2 植物毛状根

毛状根（hairy root）是由发根农杆菌Ri质粒T-DNA整合到植物基因组后诱导形成的特异性转化根系[121]，是植物离体生物制造的核心底盘之一。作为基因工程与细胞工程融合的成熟体系，毛状根保留了植物根系完整的次生代谢调控体系，可特异性合成、积累多种珍稀次级代谢产物，部分活性物质产量优于天然植株与常规离体培养体系，为高附加值天然产物规模化生产提供了先天结构与代谢基础。

在底盘改造技术方面，毛状根可通过发根农杆菌介导的快速转化体系高效构建转基因株系，是植物基因功能解析、代谢通路验证的核心试验载体，为底盘适配性优化提供分子靶点[122-124]。同时，现已突破荔枝、龙眼等顽拗型木本果树的遗传转化难题，显著拓展了植物底盘的研究与应用

范围[125]。

在底盘适配性方面，毛状根可适配多类植物次生代谢物的合成与富集，目前已在丹参、黄芪等多种药用及经济植物中构建了稳定诱导与培养体系，产物覆盖萜类、生物碱、黄酮、天然色素等，产业化应用潜力突出[126-127]。多项研究证实，通过人工适配改造可进一步放大毛状根的合成效能。例如，优化后马蓝毛状根靛蓝积累量可提升至0.78 mg/g FW[128]；药用活性成分L-多巴也实现定向增产[129]，产量达32.71 mg/g DW。

毛状根与腺毛在功能上形成互补。前者利于离体规模化培养与基因功能验证，后者利于高浓度原位合成与自主分泌。然而，毛状根在规模化培养工艺上仍存在不足。未来，依托CRISPR-Cas9基因编辑、多基因共表达、前体饲喂与诱导子调控等合成生物学技术，可实现毛状根底盘的精准改良。既能够优化离体培养工艺、提升生物量积累，也可敲除内源竞争代谢通路、定向富集目标产物，从底盘结构、代谢调控与培养工艺多维度解决传统植物产物产量低、提取难和改造难度大的痛点。

1.3.3 植物厚壁组织细胞

植物厚壁纤维细胞是一类特化的次生厚壁组织细胞，区别于已报道的其他植物细胞底盘，其具备先天的材料适配优势。细胞分化成熟后形成高度有序的细胞壁堆叠结构，纤维素占比高、结构稳定性强，机械力学性能优异且可加工性好，可作为天然高强度生物基材，是绿色生物材料领域极具开发潜力的天然植物底盘。

底盘发育机制解析是挖掘厚壁纤维天然适配潜力、锁定改造靶点的核心前提。围绕棉纤维（典型单细胞厚壁纤维模式体系）的极性生长、组分沉积与环境响应机制，国内科研团队已取得系列突破性成果：Wang等[130]基于原子力显微镜、活体细胞成像与计算机模拟技术，动态可视化活体观察棉纤维中纤维素合酶复合体（CSC），揭示了棉纤维极性生长的全新核心机制，为纤维长度、强度等核心品质性状改良提供了关键底盘改造靶点；Sun等[131]挖掘出两个关键转录因子GhAGL1、GhAGL4，二者可以通过形成异源二聚体精准调控棉纤维的起始分化与伸长进程，为调控纤维细胞数量与纵向生长提供转录靶点。

在定向适配改造层面，近期研究发现了调控棉花茎秆机械强度的候选基因*GhCCR25*、*GhCCR52*、*GhCCR64*[132]以及木质素合成关键基因*GhCAD6*[133]，可适度提升纤维木质素积累量，增强纤维结构稳定性与机械强度，为解析木质素合成、茎秆强度形成的分子基础提供候选靶点。基于已鉴定的纤维素合酶基因*PdLTF1*、*PdCesA4*、*PdCesA7A*与*PdCesA8A*，在纤维细胞中利用基因共表达技术可同步调控木质素与纤维素的生物合成[134]。研发的绿色解聚、温和改性技术，可在保留改良纤维优异结构与力学性能的前提下，制备兼具疏水性与抗菌活性的二维纳米纤维素片材[135]；同时依托改良纤维的组分优势，开发出高强度、形状记忆型纤维素基光固化树脂复合材料[136]，广泛适配3D打印成型等前沿制造领域。

与其他特化细胞不同，厚壁纤维的制约并不在于合成产物本身，而在于加工工艺。传统植物纤维加工工艺依赖强酸强碱，存在污染大、纤维结构损伤严重、利用率低等问题，限制了天然纤维底盘的产业化价值。正因如此，底盘的分子改良必须与绿色、低损伤的加工工艺协同推进，方能使天然生物材料的产业化潜力真正落地。

1.3.4 植物悬浮细胞

植物悬浮细胞培养是将植物细胞或细胞团置于液体培养基中离体增殖的技术，具有周期短、条件可控、易于放大等突出优势，为天然产物的快速生产提供了理想平台[137]。与整株植物底盘相比，悬浮细胞摆脱了季节、土地与气候的限制，可在生物反应器中实现工业化规模的连续生产；同时，其细胞增殖快、代谢可塑性强、易于遗传操作与过程控制，是植物合成生物学中一类重要的离体细胞底盘。

在改造技术层面，植物悬浮细胞可通过农杆菌介导转化、基因枪法或原生质体转化实现遗传改造[138]，并可通过代谢工程与诱导子/前体饲喂（如茉莉酸甲酯、环糊精、氨基酸前体）定向强化目标产物合成。此外，悬浮细胞体系便于培养基优化与过程控制，可通过调控碳氮源、光照、pH等参数实现产物的高效积累[139]。

随着细胞培养诱导调控与代谢工程技术的结

合，葡萄、胡萝卜等典型的悬浮培养细胞体系已实现萜类、重组酶替代药物的高效合成。其中葡萄细胞作为白藜芦醇天然合成宿主，全基因组分析发现白藜芦醇合酶STS家族中至少32个具备调控果实内源萜类积累的潜在功能[140]，通过细胞离体悬浮培养（引入*RhOOMT*基因[141]或过表达*STS*[142]），已实现白藜芦醇及紫檀萜的高效合成。胡萝卜细胞表达系统则被用于生产重组酶替代药物他利苷酶α[143]。

然而，植物悬浮细胞底盘也存在遗传稳定性下降、长期继代易发生表观遗传漂移、批次间产量波动等瓶颈，需通过细胞系筛选、冷冻保存与过程优化加以克服。与毛状根等离体平台相比，悬浮细胞更易于均匀放大与过程控制，但缺乏器官化的次生代谢调控体系，二者在离体生产上形成互补。

综上所述，不同植物底盘在生长周期、转化效率、适用产物、技术瓶颈与产业化程度上差异显著（表2）。本氏烟草、拟南芥、颠茄等整株水平底盘生物量大、转化成熟，适于复杂代谢通路验证；水稻胚乳、马铃薯块茎等贮藏器官水平底盘依靠器官特异表达适配于口服药用制剂与功能化食品生成，但依赖器官特异启动子与多基因成套导入；腺毛、毛状根、厚壁纤维细胞等离体组织/细胞水平底盘功能专一、合成效率高，充当"微型生物工厂"，但仍受限于单细胞编辑与离体规模化工艺；浮萍、小立碗藓、雨生红球藻等微型个体/单细胞底盘倍增周期短、上游原料与能耗成本较低、对环境相对友好，多用于环境修复与绿色能源、功能原料生产。

2 植物底盘面向特定场景的应用验证

2.1 生物医药相关产物的高效合成

药用重组蛋白是指通过基因工程技术，在微生物、植物、动物细胞等宿主细胞中表达，并通过亲和层析和离子交换层析等纯化手段得到具有药用价值的蛋白质，这些蛋白质通常与天然蛋白质在结构和功能上高度相似，可用于治疗多种疾病。

如表3所示，植物底盘产出的代表性生物医药产品可分为药用蛋白、药用多肽、抗原/疫苗与治疗性抗体四类。其中人乳铁蛋白、人血清蛋白和人白介素等药用蛋白，具有免疫增强、抗炎、代谢调节、抗病毒等功能；多效降压肽和抗菌肽等药用多肽，有降血压、广谱抗菌作用；霍乱毒素B亚基和β-淀粉样蛋白-42等抗原/疫苗，可用于治疗霍乱、阿尔茨海默病等疾病；2G12治疗性抗体，具有中和HIV病毒的能力。从功能分布看，植物底盘已从单一蛋白延伸至多肽、疫苗、抗体，基本覆盖了生物医药的几大类核心制品，体现出其多品类、广谱化的产出能力。

传统生产生物医药产品主要依赖微生物和动物细胞体系，但这两类体系均存在一定的局限性：多数微生物难以完成复杂蛋白的完整真核翻译后修饰加工，部分革兰氏阴性底盘（如大肠杆菌）会产生内毒素，工程菌意外释放后还存在抗性标记基因水平转移、逃逸菌株在环境定植增殖的风险；动物细胞上游培养成本高，培养通常需要血清、生长因子以及专属营养组分，培养环境与质控条件要求严格。然而，植物在生产重组蛋白（包括治疗性蛋白）[144-151]方面具备诸多优势：上游生产成本低，无需动物来源血清试剂培养；具备真核翻译后修饰能力，有能力表达结构较为复杂蛋白质，但异源表达产物存在潜在免疫原性；种子、块茎储藏型器官可长期储存特定产物[152]。

水稻胚乳凭借器官特异表达与长效封存特性，已成为药用蛋白生产的重要平台[153]，可实现多种高端医用产物的稳定合成，且多数产物可常温长期储存、口服保留生物活性[154]。

在药用蛋白生产上，水稻种子生物反应器可生产重组人血清白蛋白（OsrHSA， HY1001），OsrHSA占种子总可溶性蛋白的10.58%，纯化纯度超99%，理化性质与血浆源人血清白蛋白（pHSA）等效[155]，并且水稻重组人白蛋白注射液已获批上市，用于治疗肝硬化低白蛋白血症[156]；人粒细胞巨噬细胞集落刺激因子、人胰岛素样生长因子-1与HIV活性蛋白病毒阻断剂GRFT等已在水稻中实现重组表达，展现出临床转化潜力[157-158]。在药用多肽领域，水稻底盘可稳定合成降压肽与广谱抗菌肽[159]，产物耐热性强、生物活性稳定。在疫苗研发领域，水稻源霍乱口服疫苗[160]已完成一期人体临床试验，阿尔茨海默病口服疫苗[161]、

表2 不同植物底盘系统横向比对

Table 2 Comparative analysis of different plant chassis systems

底盘类型	植物底盘	组织/细胞特性	主导应用方向	技术瓶颈	产业化程度
整株水平底盘	本氏烟草	叶片瞬时表达	Covifenz新冠疫苗（Medicago，2022年加拿大获批，世界首个植物源新冠疫苗，VLP路线）；通路快速验证（重楼皂苷PPV、秋水仙碱前体等）	叶绿体转化体系应用受限，位置效应与基因沉默易致表达不稳定	临床研究
	拟南芥	全株，基因组精简	苯丙烷/类黄酮通路机制解析	生物量小、难以直接产业化	实验室验证
	番茄	果实代谢网络丰富、成熟多组学	紫色番茄花青素、白藜芦醇、L-多巴	果实时序表达调控难度大；组成型表达干扰生长	实验室验证
	颠茄	内源托烷生物碱通路完整	阿托品/东莨菪碱定向合成	抗逆性不足；量产稳定性较差；东莨菪碱合成限速酶H6H活性偏低	中试/规模化
贮藏器官水平底盘	水稻	胚乳特异表达、基因组清晰	药用蛋白（OsrHSA 2025年获NMPA批准上市）；口服疫苗（MucoRice-CTB）；营养强化粮	胚乳特异表达调控、多基因协同改造依赖胚乳特异因子	产品商业化
	马铃薯	块茎封闭代谢环境、长效封存	口服疫苗、药用蛋白	块茎特异表达可用元件少、表达量偏低	实验室验证
微型个体/单细胞底盘	小立碗藓	单倍体配子体、超高同源重组	药用次生代谢物、人工基因组合成（如SynMoss）	尚处基础阶段，大规模合成体系待完善	实验室验证
	雨生红球藻	天然虾青素富集、二元代谢模式	虾青素膳食补充剂、高端色素	依赖强光/高盐/缺氮等胁迫触发，胁迫诱导与大规模培养的工艺匹配困难，天然产能受限	产品商业化
	浮萍	水培浮叶倍增快（1-3天）、无转基因逃逸	口服疫苗（PEDV/IL-17B/IBV）、功能食品	重金属吸收-转运-区室化网络解析不足	临床研究
离体组织/细胞水平底盘	植物腺毛	特化分泌细胞、毒性隔离、	青蒿素/毛喉素/大麻素	腺毛发育与次生代谢协同调控机制未明；单细胞精准编辑难	实验室验证
	植物毛状根	器官化调控保留、性状稳定	丹参酮、人参皂苷、紫杉醇前体、靛蓝	生物反应器放大与提纯成本	规模化生产
	植物厚壁组织	高纤维素、层状细胞壁	绿色生物材料	材料加工工艺	规模化生产
	植物悬浮细胞	周期短、易放大	白藜芦醇/紫檀芪、他利苷酶α（用于治疗戈谢病）	遗传稳定性下降、缺乏器官化调控导致次生代谢低产	产品商业化

肉毒中毒口服疫苗[162]与新冠蛋白疫苗S1[163]均多为动物/临床前阶段，可同时激活体液免疫和黏膜免疫。在治疗性抗体领域，靶向治疗轮状病毒[164]、中和HIV病毒的抗体[165]表现出良好的稳定性和抗病毒活性，并探索多抗体复合表达以增强治疗效果。

2.2 植物天然产物的合成

上述药物类产物主要利用植物真核表达体系优势与可口服的优良特性；而植物底盘的另一大独特价值，在于其内源丰富的次生代谢资源库更适配于结构复杂、难以在微生物中合成的天然次级代谢产物。

天然次级代谢产物是生物在生长发育进入特定阶段后或在特定环境条件下，由初级代谢产物衍生而来的一类小分子有机化合物。这类化合物通常不直接参与生物的生长、发育和繁殖等基本生命活动。尽管已有大量利用微生物中定向合成

表3 代表性生物医药相关产品

Table 3 Representative biomedical-related products

类别	代表性产物	功能
药用蛋白	人乳铁蛋白（hLF）	提升婴幼儿免疫力
	人粒细胞巨噬细胞集落刺激因子（hGM-CSF）	治疗白细胞减少症
	人胰岛素样生长因子-1（hIGF-1）	生长激素不敏感/IGF-1缺乏型生长障碍
	人白介素-10（hIL-10）	抗炎/免疫调节
	人血清白蛋白（hSA）	维持体液平衡与血容量
	碱性成纤维细胞生长因子-2（bFGF-2）	促进创面愈合与组织修复
	人α1-抗胰蛋白酶（hAAT）	治疗遗传性肺气肿（α1-AT缺乏症）
	格里菲辛（GRFT）	结合gp120，HIV阻断剂
药用多肽	多效降压肽（MAHPs）	ACE抑制，降血压
	抗菌肽（AMPs）	广谱抗菌
抗原/疫苗	霍乱毒素B亚基（CTB）	霍乱疫苗、黏膜佐剂
	β-淀粉样蛋白-42（Aβ-42）	阿尔茨海默病疫苗
	SARS-CoV-2刺突蛋白S1亚基（rS1）	新冠病毒亚单位抗原
治疗性抗体	2G12	识别HIV gp120高甘露糖簇，中和病毒

目标代谢物的成功案例[166]，但异源膜结合酶（如CYP450）在微生物重组表达体系常发生错误折叠，并聚集成不可溶包涵体[167]。凭借自身优势，植物细胞培养体系已被用于生产多种天然次级代谢产物。根据来源和结构特征，主要可分为萜类化合物、生物碱类化合物、酚类化合物。

2.2.1 高附加值萜类化合物

萜类化合物是药用植物特化代谢产物中种类十分丰富的重要家族[168]，具有突出的结构多样性与广泛的生物活性。如抗炎抗菌的挥发油、抗肿瘤的紫杉醇以及调节代谢的皂苷类成分等，均属于萜类化合物。如表4所示，按照异戊二烯单位数量分为不同亚类，包括半萜（异戊烯醇、异戊醛）、单萜（香叶醇、α-蒎烯、芍药苷）、倍半萜（青蒿素、金合欢醇、脱落酸）、二萜（维生素A、丹参酮、紫杉醇、雷公藤甲素）、三萜（人参皂苷、灵芝三萜、熊果酸）、四萜（α/β/γ-胡萝卜素、番茄红素、玉米黄质、虾青素）和多萜（天然橡胶、杜仲胶）。因此，萜类家族的进阶式复杂度正对应其多样的生物活性与应用价值，也决定了不同萜类在合成工程中的难度。

植物具有完整的MVA、MEP萜类合成途径，可直接代谢工程改造，无需从头构建。

毛状根是天然萜类合成的主流底盘。目前在丹参毛状根中实现了达玛烯二醇（DD）和前体原人参二醇（PPD）的高效合成，产量分别达4.5 μg/g DW、16.4 μg/g DW[169-170]；Yao等[11]以人参底盘细胞为载体，采用多模块策略改造三萜代谢途径，提升了人参皂苷Rg3合成产量。Song等[171]通过甾体皂苷通路重构、糖基转移酶筛选和UDP-糖供体工程优化，在本氏烟草中建立了重楼皂苷（PolyphyllinV， PPV）的高效植物源合成平台，

表4 代表性天然萜类化合物

Table 4 Representative natural terpenoid compounds

萜类亚类	代表性天然产物
半萜	异戊烯醇、异戊醛
单萜	香叶醇、α-蒎烯、芍药苷、薄荷醇、柠檬烯、樟脑、芳樟醇
倍半萜	青蒿素、金合欢醇、脱落酸、青蒿酸、姜烯、雪松醇
二萜	银杏内酯、穿心莲内酯、丹参酮、紫杉醇、雷公藤甲素、松香酸
三萜	甘草酸、黄芪甲苷、人参皂苷、灵芝三萜、熊果酸、重楼皂苷、柴胡皂苷、角鲨烯
四萜	叶黄素、辣椒红素、α/β/γ-胡萝卜素、番茄红素、玉米黄质、虾青素
多萜	天然橡胶、杜仲胶

产量可达284.92 μg/g DW，相比天然积累水平提升约30倍。Xu等[172]系统分析植物辅酶Q侧链长度在陆生植物中的演化轨迹及关键酶自然变异，揭示了其分子机制，并精准编辑决定CoQ链长的5个氨基酸位点，创制了合成辅酶Q10的水稻新种质。

作为真核生物，植物除了拥有丰富酶系可完成复杂结构修饰[173-174]外，还具备叶绿体、线粒体、内质网、高尔基体等多种膜细胞器，可用于区室化工程改造。Li等[175]通过采用叶绿体分区工程化策略，将紫杉二烯合酶（TDS）、紫杉二烯-5α-羟化酶与细胞色素P450还原酶靶向叶绿体，并结合类异戊二烯前体池增强，在本氏烟草中实现紫杉二烯（56.6 μg/g FW）与5α-羟基紫杉二烯（1.3 μg/g FW）的积累。

2.2.2 生物碱类生物活性化合物

萜类的核心在于异戊二烯单元的多样组装，而生物碱则构建于氨基酸骨架之上，两者在合成的起始原料与骨架生成机制上截然不同。

生物碱直接或间接来源于精氨酸和酪氨酸等氨基酸[176]。如表5所示，按生物碱的化学母核结构将其划分为四类[177]，包括萜类吲哚生物碱TIAs、苄基异喹啉生物碱BIAs、托烷类生物碱TNAs以及嘌呤生物碱等。这四类生物碱的骨架来源各异，TIAs源自裂环马钱子苷和色胺缩合、BIAs源自酪氨酸、TNAs源自鸟氨酸/精氨酸、嘌呤碱源自嘌呤。相应地，其合成工程的控制靶点与宿主选择也各不相同。其在人体治疗武器库中提供重要的药理活性，如抗肿瘤、镇痛和抗炎活性，或作为兴奋剂。

颠茄、本氏烟草、水稻和长春花都可用于生物碱定向改造。其中，颠茄依托其完整的托烷类生物碱合成通路[86, 178]，是TAs定向改造的代表性底盘：Meng等[179]通过过表达PMT、H6H、PYKS等关键酶并阻断竞争支路，增强托品烷骨架与终产物的积累；Bai等[180]挖掘出颠茄中正调控生物量的关键基因*AbSAUR1*，同时促进了生物量和单株生物碱产量。

本氏烟草是精神活性生物碱尼古丁合成的主要宿主，Chang等[15]揭示了烟草尼古丁生物碱合成机制，构建了NtMATE1转运蛋白介导的代谢区室化模块，实现了尼古丁的从头合成；Chu等[181]鉴定出药用植物萝芙木中催化3S→3R差向异构化的关键酶RvDTS1/RvDTR，并结合工程化改造拓宽底物谱，使多种螺环氧化吲哚天然产物可以集群合成；Nett等[182]解析了完整的秋水仙碱生物合成通路，并在本氏烟草中完成重构，可高效积累其关键前体N-甲酰脱乙酰秋水仙碱；Tian等[183]发现并表征了三尖杉酮碱、高刺桐碱合成通路中两种细胞色素P450酶（CfCYP2、CfCYP3），并在本氏烟草中重构了两种生物碱的完整合成途径。

稻米胚乳是营养生物强化的优秀生物反应器。Tan等[184]利用反馈不敏感TyrA（推）与RUBY（拉）的合成代谢工程策略开发出增强型的eRUBY报告系统，培育出高富含甜菜红素的水稻种质。天仙子属植物富含药用托品烷类生物碱，该类物质具备抗胆碱、解痉与镇静作用，Hedayati等[185]证实了二氧化硅纳米颗粒（SiO_2 NPs）可作为高效诱导子，提升了天仙子毛状根中莨菪碱与东莨菪碱的积累量。长春花（*Catharanthus roseus*）全株含有130余种单萜吲哚生物碱，是抗癌药物长春碱和长春新碱合成的主要天然来源，Caputi等[186]通过转录组学与代谢通路重构成功鉴定出长春花碱生物合成通路中的两个关键酶，解析了完整合成机制，为构建异源合成平台奠定基础。

表5 代表性天然生物碱化合物

Table 5 Representative natural alkaloid compounds

生物碱分类	代表性天然产物
萜类吲哚生物碱（TIAs）	利血平、长春花碱、长春新碱、番木鳖碱、马钱子碱
二萜类生物碱	乌头碱
苄基异喹啉生物碱（BIAs）	吗啡、可待因、蒂巴因、罂粟碱、那可汀、小檗碱、巴马汀、四氢帕马丁
托烷类生物碱（TNAs）	阿托品、东莨菪碱、山莨菪碱、樟柳碱、托品酮、颠茄碱、可卡因
吡啶生物碱	尼古丁
其他生物碱	秋水仙碱、麻黄碱、苦参碱

2.2.3 酚类有机化合物

生物碱以含氮杂环为核心，而酚类化合物则以带酚羟基的芳香环为特征，二者覆盖了植物次生代谢中含氮与含氧两大重要分支，其合成工程分别由不同的前体与酶系主导。

酚类有机化合物是指分子结构中含有直接连接于芳香苯环的酚羟基（-OH）的一类有机化合物，广泛存在于植物界，是植物次级代谢产物的重要组成部分。绝大多数植物酚类来源于苯丙烷生物合成途径，主要包含简单酚酸、香豆素、木脂素、黄酮类、单宁等，黄酮类化合物是苯丙烷途径下游的重要分支。

2.2.3.1 苯丙烷类化合物苯丙烷类化合物是指含有苯丙烷（C_6-C_3）基本结构单元的酚类化合物，其生物合成途径始于苯丙氨酸或酪氨酸，经脱氨、氧化等一系列反应生成。如表6所示，苯丙烷类按结构细分为酚酸类（肉桂酸、香豆酸、咖啡酸、阿魏酸等）、木脂素类（松脂素二葡萄糖苷、芝麻素、五味子素）与木质素类（H/G/S型木质素单体）。可见苯丙烷类既是众多活性小分子的母源，又是木质素等结构大分子的前体。这些化合物作为共同前体参与黄酮类、香豆素类等多种次级代谢产物的合成，同时其衍生物具有抗氧化、抗炎、抗菌等多种生物活性。

表6 代表性天然苯丙烷类化合物

Table 6 Representative natural phenylpropanoid compounds

分类	代表性天然化合物
酚酸类	肉桂酸、香豆酸、咖啡酸、对羟基苯乙酸、阿魏酸
木脂素类	松脂素二葡萄糖苷、芝麻素、五味子素
木质素类	H型（对香豆醇）、G型（松柏醇）、S型（芥子醇）

烟草、拟南芥、番茄是苯丙烷类代谢工程研究的代表性底盘。

烟草遗传操作体系成熟，Cao等[187]挖掘并鉴定出负责催化特征性顺式B/C环的非典型2ODD氧化酶（Af2ODD），揭示了其氧化还原中性的环化机制，并在本氏烟草中实现了六种鱼藤酮类化合物的从头合成。拟南芥适合解析苯丙烷通路调控机理，为其他作物改造提供理论模板[188]；通过表达萜合酶（STS），成功合成白藜芦醇[189]，实现了萜类在模式植物中的异源合成。番茄本身富含苯丙烷类前体（苯丙氨酸和肉桂酸），是合成黄酮类、绿原酸、白藜芦醇等化合物的原料；通过表达金鱼草Del与Ros1转录因子[190]，成功培育出紫色番茄，果实花青素抗氧化能力提高三倍，并在癌症易感小鼠中显著延长寿命，这是苯丙烷通路工程极为著名的合成应用之一。

2.2.3.2 黄酮类化合物黄酮类化合物是指含有C_6-C_3-C_6基本结构单元的酚类化合物，广泛存在于水果、蔬菜及其他粮食作物中[191]。如表7所示，依据结构差异，黄酮类化合物主要可分为：黄酮类、黄酮醇类、二氢黄酮类、二氢黄酮醇类、异黄酮类、黄烷醇类、花青素类。诸多黄酮类物质本身属于天然色素，尤以花色苷最为典型[192]。大量研究证实，黄酮类化合物及其糖苷衍生物具备抗氧化、抗肿瘤、抗炎、免疫调节及心血管保护等功效，对人体健康具有潜在益处。

表7 代表性天然黄酮类化合物

Table 7 Representative natural flavonoid compounds

分类	代表性天然化合物
黄酮类	黄芩苷、木犀草素、芹菜素
黄酮醇类	槲皮素、山柰酚、异鼠李素
二氢黄酮（醇）类	橙皮苷
异黄酮类	大豆素、大豆苷、葛根素
花青素类	矢车菊素、飞燕草素花色苷
黄烷醇类	儿茶素、表儿茶素

在植物组织中黄酮类化合物天然含量偏低，从根本上制约了其商业化产能。为克服该问题，开发微生物细胞工厂一直是研究热点，已构建槲皮素等微生物细胞工厂[193-197]。然而，微生物在重构复杂黄酮/异黄酮类天然产物通路时具有一定难度。例如，在酵母体系中，大豆抗毒素（glyceollins I-III）的从头合成需经紫檀素（pterocarpan）骨架形成、依赖异戊二烯前体（DMAPP）的异戊烯基化，以及终末氧化环化等多个模块[198-199]。而植物可利用内源前体与完整代谢网络直接为类黄酮合成提供丰富前体。例如，构建基于XVE的β-雌二醇诱导型表达系统，仅通过调控转录因子SbMYB75与SbDel，即可在胡萝卜、烟草、牵牛花毛状根中合成花青素[200]；而酵母体系则需要导入完整从头合成通路，并敲除花青素降解关键酶基因*EXG1*、过表达花青素转运蛋白基因*GSTF6*，花青素产量仅15.1 mg/L[201]。

目前已建立烟草、大豆、水稻等植物黄酮合成平台。烟草遗传体系成熟，Jo等[202]证实了梨转录因子PbbHLH2可通过与R2R3-MYB蛋白相互作用，调控果皮中花青素积累。豆科植物是异黄酮合成的主要植物群体，大豆是异黄酮含量最丰富的豆科植物之一，迄今已鉴定出12种主要异黄酮[203]，以大豆苷元、染料木素和黄豆黄素为主；Zhang等[204]采用CRISPR多基因编辑*GmF3H1*/*GmF3H2*/*GmFNSII-1*，T0代三突变体叶片异黄酮含量显著提高，T3代纯合三突变体叶片异黄酮含量约为野生型的两倍。水稻胚乳中外源黄酮类化合物可随着种子成熟持续积累，已成功用于合成二氢槲皮素、槲皮素、儿茶酸、芹菜素等化合物，并富集内源麦黄酮[205-206]。

除了植物茎叶器官外，毛状根也可作为合成黄酮的高效生物反应器[207]。其可在摇瓶或发酵罐中进行离体培养，降低生长对自然环境条件的依赖，现已用于生产黄酮类次级代谢产物[208-210]。Li等[211]发现苦荞麦中FtMYB16与Ftimportin-α1互作，通过核质转运调控芦丁的生物合成；在黄芩毛状根中过表达玉米叶色基因*Lc*与拟南芥花青素基因*PAP1*，使得黄芩毛状根中黄芩苷、黄芩素、汉黄芩素总含量大幅度提升[212]。

2.2.4 天然芪类化合物

上述黄酮类以C_6-C_3-C_6母核为特征，而芪类（二苯乙烯类）则以C_6-C_2-C_6骨架、以乙烯桥连接两苯环为特色，属于结构更为线性的多酚，其活性与黄酮类形成补充。

天然芪类化合物是一类重要的植物多酚，其特征为具有C_6-C_2-C_6骨架（1,2-二苯乙烯），该骨架由两个苯环通过乙烯桥连接而成。目前已发现400余种二苯乙烯类化合物[213-215]，白藜芦醇是其中研究较深的代表性母体。白藜芦醇经结构修饰可生成白皮杉醇、虎杖苷、紫檀芪、异戊烯基化白藜芦醇、白藜芦醇多聚体等功能性衍生物（表8）。这些修饰可在一定程度上改善其溶解性、代谢稳定性与生物利用度，并赋予抗肿瘤、抗炎、抗氧化、抗衰老等多种生物活性。

表8 代表性天然芪类化合物

Table 8 Representative natural stilbene compounds

类别	代表性天然化合物
芪类单体	白藜芦醇、紫檀芪、康普瑞汀A-4（Combretastatin A-4，顺式芪）、2,3,5,4'-四羟基二苯、乙烯-2-O-β-D-葡萄糖苷、银松素
芪类二聚体	ε-葡萄素、白藜芦醇二聚体（Pallidol）
芪类低聚物	白藜芦醇三聚体、白藜芦醇四聚体
其他代表性芪类化合物	桑皮苷A、桑皮苷B

水稻、葡萄、毛状根是芪类代谢改造代表性植物底盘[216]。国外研究团队利用细胞培养诱导调控与代谢工程技术，转入人源细胞色素P450羟化酶（HsCYP1B1）的葡萄悬浮细胞可生成白皮杉醇，产量最高可达20 mg/L[217]；通过环糊精与茉莉酸甲酯诱导处理表达*STS*基因的葡萄悬浮培养细胞Vitis，可显著增加白藜芦醇的积累量[218]。Yang等[219]构建了花生毛状根培养体系，借助茉莉酸甲酯（MeJA）和甲基-β-环糊精（CD）诱导子处理，促进白藜芦醇、白皮杉醇和花生素积累。水稻胚乳作为合成白藜芦醇、紫檀芪等芪类化合物的生物反应器，目前已成功培育出富含白藜芦醇的水稻DJ526[220]。

二苯乙烯合酶（STS）是白藜芦醇生物合成的关键酶，其活性可能是限制芪类合成的重要因素之一[221]。未来，针对芪合酶（STS）的限速瓶颈，可以通过定向进化（易错PCR/饱和突变）构建STS酶突变文库，结合荧光底物/色谱高通量筛选催化活性、热稳定性与溶剂耐受性更优的变体。

2.2.5 有机酸类生物活性物质

芪类属结构聚合物型多酚，而有机酸类则回归小分子酸范畴，参与植物体内pH稳态、能量代谢与防御等生理过程，二者在分子尺度与生理功能上形成对照。

有机酸广泛分布在中草药的叶、根以及果实中，如五味子、覆盆子。如表9所示，有机酸类生物活性物质可分为脂肪族有机酸（草酸、琥珀酸、苹果酸、柠檬酸、酒石酸）、芳香族有机酸（苯甲

酸、水杨酸、咖啡酸、绿原酸、原儿茶酸）、萜类衍生有机酸（齐墩果酸、熊果酸、甘草次酸）。三类有机酸的差异在于碳骨架来源不同，脂肪族源于三羧酸循环，芳香族源自莽草酸/苯丙烷途径，萜类源自MEP/MVA途径。这类化合物具备抗氧化、抗炎、抗菌、调节免疫等多种潜在生理活性。

表9 代表性有机酸类生物活性物质

Table 9 Representative bioactive substances of organic acids

类别	代表性天然化合物
脂肪族有机酸	草酸、琥珀酸、苹果酸、柠檬酸、酒石酸
芳香族有机酸	苯甲酸、水杨酸、咖啡酸、绿原酸、原儿茶酸
萜类有机酸	齐墩果酸、熊果酸、甘草次酸

目前对水杨酸（SA）以及抗坏血酸已有一定研究基础，在烟草、水稻等植物底盘中已构建相关合成平台。烟草遗传体系成熟，适合有机酸途径快速改造与产物积累，Wang等[222]采用多学科攻坚策略，在本氏烟草中完整解析了一条全新的水杨酸合成的PAL-BSH途径，挖掘出增强作物SA合成能力的三个关键功能靶点BEBT、BBO、BSH，为药用植物中水杨酸类活性成分的生产奠定基础。水稻虽是重要经济作物，但其地上部分水杨酸的含量几乎是拟南芥的近百倍，且代谢流更为活跃。水稻中SA的基础合成依赖苯丙氨酸解氨酶（PAL）途径而非异分支酸合酶途径，这有利于有效研究PAL途径的完整机制，这些特性使水稻成为研究水杨酸（SA）合成通路的天然理想材料[223]。Liu等[224]揭示了水稻从苯甲酰辅酶A到水杨酸的酯化-羟化-水解（BEBT-BBH-BSE）三步酶联反应模块，打通了水稻的水杨酸合成途径。

2.3 特定功能性农业食品

当生物活性天然产物（如花青素、虾青素、维生素）富集于可食用农作物时，植物底盘的价值便从药物延伸到功能性食品。功能性食品是指具有营养功能、感觉功能和调节生理活动功能的食品，涵盖增强机体免疫能力、调节身体生理节律、发挥抗氧化与延缓衰老作用，可在膳食层面辅助降低部分慢性疾病发生风险，但不具备疾病治疗作用。

大豆、水稻是该领域主流植物底盘[225]。大豆可定向培育高异黄酮和富锌品系[226]。Yang等[227]经GWAS鉴定了GmMYB4为异黄酮积累的正调控因子，发现其通过调控MBW复合体组装，使共同前体在花青素（GmANS3）与异黄酮（GmIFS2）两条竞争支路间重新分配，并由GmMAPK6磷酸化GmMYB4而强化该模块功能；Shi等[228]构建合成遗传线路，显著提高大豆种子中天然活性物质褪黑素的含量；Wang等[229]研究发现将白三叶草异黄酮合成酶基因*TrIFS*导入大豆中，可提高种子中异黄酮含量。

水稻胚乳是精米的主要可食用组分，仅含少量的微量必需维生素与矿物质，长期食用精制抛光米易引发人体微量营养素缺乏，是全球亟待解决的公共卫生问题。采用合成生物学与分子育种策略已成功改造水稻种质，提高了籽粒中维生素B1、B2、B6、B9[230-232]及铁、锌等矿质元素[233-236]含量。除营养强化外，通过靶向编辑水稻代谢通路关键基因，已成功培育出籽粒镉、砷超低积累的水稻品种[237]，兼顾食用健康性与食用安全性。科研人员还创制了一系列富集功能性活性成分的特色水稻新种质。Cui等[238]通过代谢工程改良，成功培育出富集5-羟色胺和褪黑素且不影响籽粒产量的功能型水稻；Bai等[239]异源表达玉米八氢番茄红素合酶基因*ZmPSY1*、莱茵衣藻β-胡萝卜素酮化酶基因*stPAC*和菠萝泛菌八氢番茄红素脱氢酶基因*PaCRTI*，培育出籽粒中积累角黄素及虾青素的水稻品种。

此外，植物激素是调控植物营养物质生物合成与积累的核心内源信号分子，广泛参与果蔬、粮食作物品质建成。脱落酸（ABA）可增加成熟果实中维生素C积累量[240]，优化果实品质与商品价值。机制研究表明，ABA可通过SlMAPK8-SlARF4-SlMYB11信号通路精准调控番茄果实发育过程中抗坏血酸的合成与积累[241-242]。

2.4 植物底盘修复环境

重金属污染已成为全球性、跨介质的环境难题。近年来，农田遭受不同程度的铅、镉、铬、砷、汞等重金属污染。这类污染物难以被生物降

解，只会在土壤、水、植物、食物链中持久积累。

客土置换等传统修复易造成二次污染，微生物修复在应对含多种金属与有机污染物的复合污染体系时存在一定局限。植物作为生态系统的初级生产者，天然具备对重金属胁迫的感知与适应能力[243]，可通过吸收、富集、转运、螯合、区室化固持等生理过程协同修复污染场地。相较于传统修复手段，该方式生态友好，可在污染场地原位实施，兼具景观与碳汇效益。结合基因编辑与合成生物学技术，定向强化植物的吸收、螯合、区室化存储与地上部转运能力，可提高修复效率，为污染场地的长效生态治理提供可行路径。

植物修复效能的关键在于植物体内高效的金属转运与区室化网络。重金属在植物体内的分布与毒害程度，取决于金属转运蛋白对离子跨膜运输的调控，主要包括ZIP、NRAMP与HMA等家族。ZIP家族以IRT1为代表[244]，是根系摄取二价金属离子的关键质膜通道，负责转运铁、锌、锰等必需元素；但其底物特异性宽泛，会非特异性共吸收镉、铅等有毒重金属。HMA家族P1B-型ATP酶通过胞内重金属外排、液泡封存与木质部装载提升植株耐受性：ZmHMA3调控玉米对镉、锌的耐受[245]；水稻OsHMA2负责将镉装载进入木质部，功能缺失后根向地上部的镉转运能力显著下降[246]。NRAMP家族成员OsNRAMP5是自然抗性相关巨噬细胞蛋白，是水稻根部细胞参与吸收外部Mn^{2+}、Cd^{2+}和Fe^{2+}的主要转运蛋白，同时负责这些离子从根部向地上部的运输[247]。除转运蛋白外，植物还进化出小分子螯合系统：植物螯合肽（PCs）富含半胱氨酸，在Cd^{2+}、Pb^{2+}、Hg^{2+}胁迫下由PC合成酶以谷胱甘肽为底物合成[248]，其巯基以高亲和力螯合金属离子，形成金属-PC复合物后被转运至液泡或质外体区室化封存，降低游离金属的细胞毒性。转运蛋白与PCs相互配合，共同构建了植物重金属解毒与稳态维持的完整防线。

众多候选修复植物中，水生植物浮萍表现突出[249-250]。其具备对铅、锌、铜等重金属的富集与生物浓缩能力，是理想的重金属富集材料；同时可高效去除水体中的氮、磷等富营养化污染物，单位面积固碳能力与污染去除效益突出。经遗传改造后，浮萍的重金属富集与耐受能力还可获得进一步强化，使其成为兼具水生态修复与生物质资源化双重价值的新型绿色底盘。

2.5 生物可再生能源生成

植物和藻类等光合生物，利用光能储备碳的天然能量转化系统，将大气中的CO_2同化为有机生物质。经生物转化（发酵、厌氧消化）或热化学转化（热解、气化、水热液化等）途径，制备为生物乙醇、生物柴油、沼气、生物航油等清洁能源。相较于太阳能、风能等间歇性可再生能源，生物质能兼具可储存、可运输、可转化的优势，且其利用过程可实现碳的排放与固定相对闭环。

与传统生物能源玉米等陆生淀粉作物不同，浮萍与微藻开辟了非粮、水培与高产的生物能源新路径，浮萍以高淀粉为特色，微藻以高油脂、强固碳为特色。

浮萍全株（叶状体）均可作为淀粉原料，诱导后淀粉含量可达干重40%-50%，且无需分离"籽粒/秸秆"，生物质整体可利用性高；相较于传统经济作物玉米，浮萍在非粮、水培、全株利用与快速扩繁上更具优势，在燃料乙醇、丁醇和沼气生产方面具备较强的应用潜力[251]。Guo等[252]对浮萍活体资源库开展系统筛选并优化培养条件，成功建立起一套高淀粉浮萍培养技术体系，通过营养限制联合高CO_2培养，仅需10天浮萍全植株的淀粉含量可达干重的72.2%，生产效率10.4 g m^{-2} d^{-1}，折合年产量38 t ha^{-1}。研究进一步发现，浮萍能够代谢木糖进行混合营养生长[253]。与单纯自养浮萍相比，混合营养浮萍的生物量增加了2.8倍；并且显著促进了浮萍的淀粉积累，其淀粉产量达到光自养浮萍的9.7倍。为木质纤维原料（如秸秆水解液）的可持续资源化利用提供了新思路。此外，针对浮萍淀粉积累的优化，构建了二氧化碳（CO_2）强化的浮萍废水处理系统[254]，通过向浮萍废水处理体系注入CO_2强化营养盐去除、碳捕获与生物质生产效率，为解决水污染、碳中和与生物能源难题提供了一体化方案。

微藻生长速度快，可消耗CO_2与含氮衍生化合物[255]。其光合作用固定二氧化碳的能力是普通植物的10~50倍[256]，这源于其高效的光能利用率与

快速的细胞分裂周期。微藻生物质干重的碳含量约占50%[257]，在自然光或人工光照条件下，每生产100吨微藻生物质可固定约180吨CO_2。若将微藻培养与工业烟道气结合，可实现对碳排放的“捕集—转化”耦合，成为极具潜力的碳汇途径。传统物化脱硝技术成本高昂，且易产生二次废弃物，需后续处理[258]；相比之下，微藻能够以烟气中的氮氧化物（NO_x）作为氮源进行代谢消耗，在脱除污染物的同时实现自身生长。部分绿藻还可进一步用于生物燃料制备。

微藻合成的油脂是制备生物柴油最具潜力的原料之一。Shakya等[259]利用藻类水热液化（HTL）制备得到的生物原油，经溶剂提取与简单纯化后，高脂质藻源产物的组分分布与热值达到燃料区间，具备直接作为燃料的应用潜力。水解液化后的生物质灰可回用作藻类培养的营养底物，形成循环经济闭环。例如，Chen等[260]以小球藻Chlorellasp.C2为材料，发现小球藻能够以烟气中的氮氧化物（NO_x）为氮源，将其转化为自身生长的营养物质，同时实现油脂合成。

3 结论与展望

经过长期技术迭代与体系完善，植物合成生物学已从基础机制解析逐步迈向产业化应用。这一转变，既得益于基因编辑、合成生物学元件库、多组学解析与代谢工程等使能技术的持续突破，也源于绿色生物制造对可持续、低碳生产方式的迫切需求。然而，植物底盘从实验室走向产业化生产，仍需突破以下瓶颈：

底盘固有的生长周期与转化再生是首要制约。以番茄、烟草等常用底盘为例，其转化、再生、传代、收获的完整周期往往耗时数月，直接制约了“设计-构建-测试-学习（DBTL）”循环。核基因组转化多依赖农杆菌介导的随机整合，存在插入位点不可控、拷贝数与结构变异、位置效应与边界效应以及转基因沉默与逐代衰减等问题，从而导致表达不稳定。质体转化通过同源重组实现定点、单拷贝整合，具备无位置效应、表达量高、可多基因顺式排列（多顺反子）以及母系遗传带来的生物安全优势。但质体转化技术成熟度高度集中于少数物种，迄今仅烟草具备完整、高效、可常规操作的质体转化与同质化体系，经济作物的稳定转化与再生体系尚未建立，并且还存在筛选与再生周期、可选标记有限和异源调控元件常失效等问题，严重限制了商业底盘的实际应用。

腺毛、毛状根等特化细胞与器官结构，本可作为高效的天然微型反应器，是植物底盘区别于整株改造的独特优势。但是腺毛单细胞精准编辑的效率低、毛状根规模化培养工艺仍待优化。当前CRISPR/Cas9等工具虽已在植物中普及，但细胞类型特异性启动子、单细胞层面的定点改造、多基因组合编辑等精确调控技术仍不成熟，难以在腺毛、表皮细胞（角质层）等特化细胞中实现高通量、低脱靶的精准操作[120-121]；毛状根呈高度分支的根系形态，在反应器中易相互缠绕、形成团块，导致传质（氧气、营养、代谢物）不均、局部缺氧与剪切损伤，难以像悬浮细胞那样实现均匀、可控的培养环境。

为突破以上瓶颈问题，今后可参考以下策略：针对植物转化与再生瓶颈，可结合烟草高效编辑体系[29]与浮萍低表观沉默特性[102-104]，构建快周期多基因平台；通过共递送形态发生因子，维持转化细胞的去分化胚性状态来促进体胚快速再生；在烟草等成熟体系基础上，将质体再生流程向经济作物移植，同时发展基于纳米载体的质体核酸递送等不依赖组织培养的质体工程路径。针对就特化细胞的改造而言，腺毛需要细胞型特异调控元件挖掘、新型递送载体（如纳米载体介导的CRISPR递送）与高通量单细胞编辑筛选体系的突破；毛状根则依赖于低剪切高传质反应器设计、灌注/连续培养模式与数字化过程控制的成熟。两条路线的协同推进，是实现腺毛、表皮、毛状根等天然微型反应器从概念验证走向规模化生产的关键。。

未来，植物合成生物学将在生物医药、绿色生物制造、生态环境治理等领域持续提供创新解决方案。依托多元化植物底盘构建人工细胞工厂，可高效合成稀有天然活性产物、药用重组蛋白及新型生物疫苗；凭借光合自养的独特优势，构建低能耗、绿色低碳的规模化生产模式，替代传统高能耗、高污染的化工制备工艺，为生物产业绿

色转型升级、助力“双碳”目标实现提供重要技术支撑。

参 考 文 献

[1] ACQUAVIVA D, MALFA G A, DI GIACOMO C. Plant-Based bioactive molecules in improving health and preventing lifestyle diseases[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(6): 2991.

[2] SUBRAMANIAM S, SELVADURAY K R, RADHAKRISHNAN A K. Bioactive compounds: natural defense against cancer?[J]. Biomolecules, 2019, 9(12): 758.

[3] BARNUM C R, ENDELMAN B J, SHIH P M. Utilizing plant synthetic biology to improve human health and wellness[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 691462.

[4] NOGUEIRA M, ENFISSI E M, ALMEIDA J, et al. Creating plant molecular factories for industrial and nutritional isoprenoid production[J]. Current Opinion in Biotechnology, 2018, 49: 80-87.

[5] LIU J, WANG X, DAI G, et al. Microbial chassis engineering drives heterologous production of complex secondary metabolites[J]. Biotechnology Advances, 2022, 59(12): 107966.

[6] NAVALE G R, DHARNE M S, SHINDE S S. Metabolic engineering and synthetic biology for isoprenoid production in *Escherichia coli* and *Saccharomyces cerevisiae*[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2021, 105(2): 457-475.

[7] YAO L, WU X, JIANG X, et al. Subcellular compartmentalization in the biosynthesis and engineering of plant natural products[J]. Biotechnology Advances, 2023, 69: 108258.

[8] CHEN W, YAN M, CHEN S, et al. The complete genome assembly of *Nicotiana benthamiana* reveals the genetic and epigenetic landscape of centromeres[J]. Nature Plants, 2024, 10 (12): 1928-1943.

[9] QIN P, LU H W, DU H L, et al. Pan-genome analysis of 33 genetically diverse rice accessions reveals hidden genomic variations[J]. Cell, 2021, 184(24): 5820-5838.

[10] DOMBEY R, BUENDIA A D, BARRAGAN B V, et al. Atypical epigenetic and small RNA control of degenerated transposons and their fragments in clonally reproducing *Spirodela polyrhiza*[J]. Genome Research, 2025, 35(3): 522-544.

[11] YAO L, ZHANG H, LIU Y, et al. Engineering of triterpene metabolism and overexpression of the lignin biosynthesis gene *PAL* promotes ginsenoside Rg3 accumulation in ginseng plant chassis[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2022, 64(9): 1739-1754.

[12] HUCHELMANN A, BOUTRY M, HACHEZ C. Plant glandular trichomes: natural cell factories of high biotechnological interest[J]. Plant Physiology, 2017, 175(1): 6-22.

[13] ZHOU L, GAO R, CHEN J, et al. SlbHLH127 redirects metabolic flux into tomato steroidal glycoalkaloid biosynthesis via directly activates *SlGAME4* and *SlGAME12*[J]. The Plant Journal, 2026, 125(6): e70797.

[14] TAN C L, YU X, FENG H C, et al. A synthetic biology roadmap for sustainable production of the plant-originated anti-cancer drug paclitaxel[J]. Trends in Biotechnology, 2026, 44 (7): 1939-1959.

[15] CHANG L, XU Z, DENG P, et al. Complete biosynthesis of nicotine[J]. Cell, 2026, 189(9): 2700-2713.e20.

[16] LIU C Y, CHEN Q, QU Y, et al. The plant platform for natural products synthesis: tobacco[J]. Industrial Crops and Products, 2025, 225: 120605.

[17] CHEN Q, LIU C, LI N, et al. Biosynthesis of ginsenoside compound K in *Panax japonicus* by metabolic regulation[J]. The Plant Journal, 2025, 122(4): e70235.

[18] WANG Z, HAN L, GAO L, et al. Genetic basis of phytoalexin-mediated chemical defense in plants[J]. Cell, 2026, 189(13): 4059-4074.e20.

[19] SUN X, WU X, JIANG X, et al. Heterologous production of forskolin in tobacco (*Nicotiana tabacum*) via glandular trichome specific engineering and metabolic flux redirection [J]. Plant Biotechnology Journal, 2026, 24(8): 1548-1563.

[20] LIN J L, FANG X, LI J X, et al. Dirigent gene editing of gossypol enantiomers for toxicity-depleted cotton seeds[J]. Nature Plants, 2023, 9(4): 605-615.

[21] MOLINA H F J, VAZQUEZV M, DANDREA L, et al. Engineering metabolism in nicotiana species: a promising future[J]. Trends in Biotechnology, 2021, 39(9): 901-913.

[22] LI R, XU J, QI Z X, et al. High-resolution genome mapping and functional dissection of chlorogenic acid production in *Lonicera maackii*[J]. Plant Physiology, 2023, 192(4): 2902-2922.

[23] XIE J, TIAN J, KHAN S, et al. Glyceollin biosynthesis in a plant chassis engineered for isoflavone production[J]. Nature Chemical Biology, 2025, 21(9): 1497-1508.

[24] VICENTE G, MARTINEZ M, ARACIL J. Optimisation of integrated biodiesel production. Part I. A study of the biodiesel purity and yield[J]. Bioresource Technology, 2007, 98(9): 1724-1733.

[25] ANDRIANOV V, BORISJUK N, POGREBNYAK N, et al. Tobacco as a production platform for biofuel: overexpression of *Arabidopsis DGAT* and *LEC2* genes increases accumulation and shifts the composition of lipids in green biomass[J]. Plant Biotechnology Journal, 2010, 8(3): 277-287.

[26] LIANG M H, HE Y J, LIU D M, et al. Regulation of carotenoid degradation and production of apocarotenoids in natural and engineered organisms[J]. Critical Reviews in Biotechnology, 2021, 41(4): 513-534.

[27] GONG X, LI F, LIANG Y, et al. Characteristics of NtCCD1-3 from tobacco, and protein engineering of the CCD1 to enhance β -ionone production in yeast[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 1011297.

[28] BALLY J, JUNG H, MORTIMER C, et al. The rise and rise of *Nicotiana benthamiana*: a plant for all reasons[J]. Annual Review of Phytopathology, 2018, 56: 405-426.

[29] BLUMBERG L C, BAKKER M, VAN D K A, et al. Highly efficient transgene-free ErCas12a RNP-protoplast genome editing and single-cell regeneration in *Nicotiana benthamiana* for glyco-engineering[J]. Plant Biotechnol Journal, 2026, 24: 239-255.

[30] IAO H P, MENG H X, XU X J, et al. Knocking out two polyphenol oxidase genes significantly improves recombinant protein purification in *Nicotiana benthamiana*[J]. Plant Biotechnology Journal, 2026, 24(11): 5588–5596.

[31] SOUTH P F, AMANDA P C, HELEN W L, et al. Synthetic glycolate metabolism pathways stimulate crop growth and productivity in the field[J]. Science, 2019, 363(6422): eaat9077.

[32] MCCLUNE C J, LIU J C, WICK C, et al. Discovery of *FoTO1* and *Taxol* genes enables biosynthesis of baccatin III[J]. Nature. 2025, 643(8071):582-592.

[33] YUAN L, CHEN Q L, YANG Q, et al. Deciphering the galantamine biosynthetic pathway in Lycoris species lays the foundation for plant chassis-based production[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2026, 233: 111252.

[34] GENG H, WANG M, GONG J, et al. An *Arabidopsis* expression predictor enables inference of transcriptional regulators for gene modules[J]. The Plant Journal, 2021, 107 (4): 1023-1038.

[35] PENG J, ZHANG Q, TANG L P, et al. LEC2 induces somatic cell reprogramming through epigenetic activation of plant cell totipotency regulators[J]. Nature Communications, 2025, 16 (1): 4185.

[36] WANG F X, SHANG G D, WANG J W. Towards a hierarchical gene regulatory network underlying somatic embryogenesis[J]. Trends in Plant Science, 2022, 27(12): 1209-1217.

[37] HE Y, XU L, LIU Q. The cellular epigenetic blueprint of plant regeneration[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2025, 88: 102784.

[38] JIANG B, GAO L, WANG H, et al. Characterization and heterologous reconstitution of Taxus biosynthetic enzymes leading to baccatin III[J]. Science, 2024, 383(6681), 622-629.

[39] ZHOU L J, ZHU L Y, LIU S Y, et al. bHLH090 promotes insect resistance by positively regulating myrosin idioblast development and myrosinase biosynthesis[J]. Plant Physiology, 2025, 199(3): kiaf529.

[40] BESUMBES O, SAURET G S, MICHAEL A P, et al. Metabolic engineering of isoprenoid biosynthesis in *Arabidopsis* for the production of taxadiene, the first committed precursor of Taxol[J]. Biotechnology and Bioengineering, 2004, 88(2): 168-175.

[41] LI Y F, WANG Y F, DENG W. Research progress on the interactive regulation between ethylene and other phytohormones during postharvest fruit deterioration[J]. Postharvest Biology and Technology, 2026, 237: 114324.

[42] SASAKI T. The map-based sequence of the rice genome[J]. Nature, 2005, 436(7052): 793-800.

[43] HONG W J, KIM Y J, CHANDRAN A K N, et al. Infrastructures of systems biology that facilitate functional genomic study in rice[J]. Rice, 2019, 12(1): 15.

[44] SAEED P A, GHORBANI A, ROSTAMI M, et al. Integrating multi-omic data to identify key genes and pathways involved in rice bacterial leaf streak disease[J]. Scientific Reports, 2025, 15(1): 21025.

[45] SHANG L, LI X, HE H, et al. A super pan-genomic landscape of rice[J]. Cell Research, 2022, 32(10): 878-896.

[46] WANG W, MAULEON R, HU Z, et al. Genomic variation in 3010 diverse accessions of Asian cultivated rice[J]. Nature, 2018, 557(7703): 43-49.

[47] ZHU Q, TAN J, LIU Y G. Molecular farming using transgenic rice endosperm[J]. Trends in Biotechnology, 2022, 40(10): 1248-1260.

[48] ANZALONE A V, KOBLAN L W, LIU D R. Genome editing with CRISPR-Cas nucleases, base editors, transposases and prime editors[J]. Nature Biotechnology, 2020, 38(7): 824-844.

[49] CHEN R, DENG Y, DING Y, et al. Rice functional genomics: Decades efforts and roads ahead[J]. Science China Life Sciences, 2022, 65(1): 33-92.

[50] ZHONG Z, FAN T, HE Y, et al. An improved plant prime editor for efficient generation of multiple-nucleotide variation and structural variations in rice[J]. Plant Communications, 2024, 5(3): 100976.

[51] ZHU Q L, YU S Z, ZENG D C, et al. Development of "purple endosperm rice" by engineering anthocyanin biosynthesis in the endosperm with a high-efficiency transgene stacking system [J]. Molecular Plant, 2017, 10(7): 918-929.

[52] HATHWAIK L T, HORSTMAN J, THOMSON J G, et al.

Efficient gene stacking in rice using the GAANTRY system[J]. Rice, 2021, 14(1): 17.

[53] HUANG Y, DONG H, SHANG M, et al. CRISPR/Cas systems: The link between functional genes and genetic improvement[J]. The Crop Journal, 2021, 9(4): 678-687.

[54] TAN W, LIANG S, GU X, et al. Application and prospects of genome-editing technology for improvement of grain yield and quality in rice[J]. Chinese Science Bulletin, 2024, 70(22): 2468-2482.

[55] PAINE J A, SHIPTON C A, CHAGGAR S, et al. Improving the nutritional value of golden rice through increased pro-vitamin a content[J]. Nature Biotechnology, 2005, 23(4): 482-487.

[56] ZHU Q L, ZENG D C, YU S Z, et al. From golden rice to aSTARice: Bioengineering astaxanthin biosynthesis in rice endosperm[J]. Molecular Plant, 2018, 11(12): 1440-1448.

[57] HA S H, KIM J K, JEONG Y S, et al. Stepwise pathway engineering to the biosynthesis of zeaxanthin, astaxanthin and capsanthin in rice endosperm[J]. Metabolic Engineering, 2019, 52: 178-189.

[58] CHEN K, CHAI N, CHEN S, et al. Engineering of amygdalin biosynthesis in rice endosperm for pharmaceutical production and sitophilus oryzae resistance[J]. Plant Biotechnology Journal, 2026, 24(10): 2189-2198.

[59] NIU J, Gao Y, Wang G, et al. Rice-derived recombinant human serum albumin as an alternative to human plasma for patients with decompensated liver cirrhosis: a randomised, double-blind, positive-controlled and non-inferiority trial[J]. Gut, 2025, 74(9): 1476-1485.

[60] TEO KSK, KONDO K, KHATTAB SMR, et al. Enhancing bioethanol production from rice straw through environmentally friendly delignification using versatile peroxidase[J]. Journal of agricultural and food chemistry, 2024, 72(5): 2657-2666.

[61] JIANG H, REN Y, GUO J, et al. CEF3 is involved in membrane trafficking and essential for secondary cell wall biosynthesis and its mutation enhanced biomass enzymatic saccharification in rice[J]. Biotechnol Biofuels Bioprod, 2022, 15(1): 111.

[62] ELSHAMEY E, ZENG Y, DING Y, et al. Functional phytochemicals in tomatoes: biosynthesis, gene regulation, and human health implications[J]. Frontiers in Plant Science, 2025, 16: 1662388.

[63] MENG X G, KANG Z, CHEN G,et al. SlNOR interacts with SlMYB60 to regulate the jasmonic acid-mediated low-temperature stress response in tomato[J]. Plant Physiology, 2026, 200(3): kiag144.

[64] HAO Y, XIANG L, LAI J, et al. SlERFH6 mediates the orchestration of ethylene and gibberellin signaling that suppresses bitter-SGA biosynthesis in tomato[J]. New Phytologist, 2023, 239(4): 1353-1367.

[65] YASCHENKO A E, ALONSO J M, STEPANOVA A N. Synthetic promoter design in plants: integration of computational and experimental approaches[J]. Frontiers in Plant Science, 2026, 17: 1768521.

[66] SONG W, WANG L Y, FU B X, et al. Advances in identification and syuthesis of promoter elements in higher plants. Chinese Bulletin of Botany. 2024, (5): 691 -708.

[67] ZHANG Y, ZHANG X, QING M, et al. Co-selection of low cadmium accumulation and high yield during tomato breeding [J]. Advanced Science, 2024, 12(39): e05138.

[68] ZHANG Y, BUTELLI E, AISEEKH S, et al. Multi-level engineering facilitates the production of phenylpropanoid compounds in tomato[J]. Nature Communications, 2015, 6: 8635.

[69] BREITEL D, BRETT P, ALSEEKH S, et al. Metabolic engineering of tomato fruit enriched in L-Dopa[J]. Metabolic Engineering, 2021, 65: 185-196.

[70] LI Y, TANG W, CHEN J, et al. Development of marker-free transgenic potato tubers enriched in caffeoylquinic acids and flavonols[J]. Journal of agricultural and food chemistry, 2016, 64(14): 2932-2940.

[71] DENG R, HUANG S, DU J, et al. The brassinosteroid receptor StBRI1 promotes tuber development by enhancing plasma membrane H+-ATPase activity in potato[J]. The Plant Cell, 2024, 36(9): 3498-3520.

[72] 杨加伟, 程小玲, 葛正龙 . 马铃薯叶片特异性启动子克隆分析及其驱动的人白细胞介素-12表达载体构建[J]. 基因组学与应用生物学, 2014, 33(4): 875-881.
YANG J W, CHENG X L, GE Z L. Cloning and Characterization of Leaf Specific Promoter from Potato (Solanum tuberosum L.) and its Application in Human IL12 Expression Vector Construction[J]. Genomics and Applied Biology, 2014, 33(4): 875-881.

[73] YANG R, SUN Y, ZHU X, et al. The tuber-specific *StbHLH93* gene regulates proplastid-to-amyloplast development during stolon swelling in potato[J]. New Phytologist, 2024, 241(4): 1676-1689.

[74] SHUMBE L, SOARES E, MUHOVSKI Y, et al. Mutation of the Vinv 5′UTR regulatory region reduces acrylamide levels in processed potato to reach EU food‐safety standards[J]. Plant Biotechnology Journal, 2024, 22(10): 2738.

[75] LEE C M, SHIN S Y, PARK S J, et al. Analysis of genotypic variations in the anthocyanin biosynthetic pathway in potatoes [J]. Plant Direct, 2025, 9(9): e70093.

[76] WANG L, LI H, KE Y, et al. Plug-in strategy for resistance engineering inspired by potato NLRome[J]. Nature, 2026, 649 (8096): 396-405.

[77] WANG X, WEI H, ZHANG N, et al. StNF-YA8-YB20-YC5 module regulates potato tuber dormancy by modulating gibberellin and abscisic acid pathways[J]. The Plant Journal, 2025, 121(6): e70106.

[78] ARAKAWA T, DANIEL K X, LANGRIDGE W H R. Efficacy of a food plant-based oral cholera toxin B subunit vaccine[J]. Nature Biotechnology, 1998, 16(3):292.

[79] QIU F, YAN Y, ZENG J, et al. Biochemical and metabolic insights into hyoscyamine dehydrogenase[J]. ACS Catalysis, 2021, 11(5): 2912-2924.

[80] ZHAO T, LI S Q, WANG J, et al. Engineering tropane alkaloid production based on metabolic characterization of ornithine decarboxylase in *Atropa belladonna*[J]. ACS Synthetic Biology, 2020, 9(2):437-448.

[81] TIAN T, WANG Y J, HUANG J P, et al. Catalytic innovation underlies independent recruitment of polyketide synthases in cocaine and hyoscyamine biosynthesis[J]. Nature Communications, 2022, 13(1):4994.

[82] 陈曦, 吴洽庆, 朱敦明. 多功能氧化酶莨菪碱6β-羟化酶的研究进展[J]. 生物工程学报, 2024, 40(9): 2786-2796
CHEN X, WU Q Q, ZHU D M. Research progress of the multifunctional oxidase scopolamine 6β -hydroxylase[J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2024, 40(9): 2786-2796.

[83] 廖志华, 陈敏, 李旭锋, 等. 过表达AbMYB93蛋白在促进颠茄托品烷生物碱合成中的应用和方法. 中国专利: CN202411220478.5[P]. 2024-12-11.
LIAO Z H, CHEN M, LI X F, et al. Application and method for overexpressing AbMYB93 protein to promote tropane alkaloid biosynthesis in Atropa belladonna: CN202411220478.5[P]. 2024-12-11.

[84] QIU F, YANG C, YUAN L, et al. A phenylpyruvic acid reductase is required for biosynthesis of tropane alkaloids[J]. Organic Letters, 2018, 20(24): 7807-7810.

[85] 梁梦娇. 基于颠茄发根的托品烷生物碱代谢工程研究[D]. 重庆: 西南大学, 2022.
LIANG M J. Metabolic engineering of tropane alkaloids based on *Atropa belladonna* hairy roots[D]. Chongqing: Southwest University, 2022.

[86] WANG Y J, TIAN T, YU J Y, et al. Genomic and structural basis for evolution of tropane alkaloid biosynthesis[J]. PNAS, 2023, 120(17): e2302448120.

[87] 赵孟楷, 李晓政, 戴俊彪, 等. 一种小立碗藓原生质体的制备方法. 中国专利: CN106119185A[P]. 2016-11-16.
ZHAO M K, LI X Z, DAI J B, et al. A preparation method for protoplasts of *Physcomitrium patens*: CN106119185A[P]. 2016-11-16.

[88] YU W, ZHANG S, ZHAO S, et al. Designing a synthetic moss genome using genodesigner[J]. Nature Plants, 2024, 10(6): 848-856.

[89] WANG X, MOU J H, QIN Z H, et al. Supplementation with rac-GR24 facilitates the accumulation of biomass and astaxanthin in two successive stages of *Haematococcus pluvialis* cultivation[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2022, 70(15): 4677-4689.

[90] 陈涛, 沼泽彻, 杨福梅, 等. 雨生红球藻中天然虾青素的应用研究[J]. 农业工程技术, 2023, 43(15): 76-77.
CHEN T, ZHAO Z C, YANG F M, et al. Applied research of natural astaxanthin from *Haematococcus pluvialis*[J]. Agricultural Engineering Technology, 2023, 43(15): 76-77.

[91] 张晓丽, 刘建国. 虾青素的抗氧化性及其在营养和医药应用方面的研究[J]. 食品科学, 2006, 27(10): 258-262.
ZHANG X L, LIU J G. Antioxidant activity of astaxanthin and its application in nutrition and medicine[J]. Food Science, 2006, 27(10): 258-262.

[92] 董学卫, 孙 敏, 颜世超, 等. 虾青素药理学作用及其在眼科疾病治疗中的应用[J]. 山东化工, 2020, 49(22): 133-135.
DONG X W, SUN M, YAN S C, et al. Advances on investigation of pharmacological activities and applications of astaxanthin in the treatmentof ocular diseases[J]. Shandong Chemical Industry, 2020, 49(22): 133-135.

[93] 梅洪, 赵先富, 郭斌, 等. 中国淡水藻类生物多样性研究进展[J]. 生态科学, 2003, 22(4): 356-359.
MEI H, ZHAO X F, GUO B, et al. Advances in freshwater algae biodversity in China[J]. Ecological Science, 2003, 22(4): 356-359.

[94] ALLEWAERT C C, VANORMELINGEN P, PROSCHOLD T, et al. Species diversity in European *Haematococcus pluvialis* (Chlorophyceae, Volvocales) [J]. Phycologia, 2015, 54(6): 583-598.

[95] 吴娇, 刁庆宇, 白雪, 等. 雨生红球藻的培养及虾青素的提取与检测[J]. 大连民族大学学报, 2019, 21(5): 406-411.
WU J, DIAO Q Y, BAI X, et al. Cultivation of *Haematococcus pluvialis* and extraction and detection of astaxanthin[J]. Journal of Dalian Minzu University, 2019, 21(5): 406-411.

[96] 姜思, 佟少明. 雨生红球藻虾青素合成研究进展[J]. 生物工程学报, 2019, 35(6): 988-997.
JIANG S, TONG S M. Advances in astaxanthin biosynthesis in *Haematococcus pluvialis*[J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2019, 35(6): 988-997.

[97] LIU Z, HAO N, HE C, et al. Enhanced removal and valorization of CO_2-adsorbent monoethanolamine by

microalgae for green biomanufacturing[J]. Green Carbon, 2025, 3(2): 196-207.

[98] ACOSTA K, APPENROTH K J, BORISJUK L, et al. Return of the lemnaceae: duckweed as a model plant system in the genomics and postgenomics era [J]. The Plant Cell, 2021, 33 (10): 3207-3234.

[99] LIANG Y, YU X H, ANAOKAR Set al. Engineering triacylglycerol accumulation in duckweed (*Lemna japonica*) [J]. Plant Biotechnology Journal, 2023, 21(2): 386-399.

[100] HARKESS A, BEWICK A J, LU Z, et al. The unusual predominance of maintenance DNA methylation in S*pirodela polyrhiza*[J]. G3: Genes, Genomes, Genetics, 2024, 14(4): jkae004.

[101] KHVATKOV P, CHERNOBROVKINA M, OKUNEVA A, et al. Transformation of *Wolffia arrhiza* (L.) horkel ex wimm.[J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 2015, 123(2): 299-307.

[102] LIU Y, WANG Y, XU S, et al. Efficient genetic transformation and CRISPR/Cas9-mediated genome editing in *Lemna aequinoctialis*[J]. Plant Biotechnology Journal, 2019, 17(11): 2143-2152.

[103] ISLAM T, KALKAR S, TINKER K R, et al. The "duckweed dip": aquatic *Spirodela polyrhiza* plants can efficiently uptake dissolved, DNA-wrapped carbon nanotubes from their environment for transient gene expression[J]. ACS Synthetic Biology, 2024, 13(2): 687-691.

[104] BARRAGAN B V, SANTANA L A, RODRIGUES B E D, et al. Strain, procedures, and tools for reproducible genetic transformation and genome editing of the emerging plant model *spirodela polyrhiza*[J]. New Phytologist, 2026, 250(2): 735-756.

[105] SUN Z, ZHAO X, LI G, et al. Metabolic flexibility during a trophic transition reveals the phenotypic plasticity of greater duckweed (*Spirodela polyrhiza* 7498) [J]. New Phytologist, 2023, 238(4): 1386-1402.

[106] WEI C, HU Z, WANG S, et al. An endogenous promoter LpSUT2 discovered in duckweed: a promising transgenic tool for plants[J]. Frontiers in Plant Science, 2024, 15: 1368284.

[107] SUN Z, GUO W, YANG J, et al. Enhanced biomass production and pollutant removal by duckweed in mixotrophic conditions [J]. Bioresource Technology, 2020, 317: 124029.

[108] KO S M, SUN H J, OH M J, et al. Expression of the protective antigen for PEDV in transgenic duckweed, Lemna minor[J]. Horticulture, Environment, and Biotechnology, 2011, 52(5): 511-515.

[109] TAN X, CHEN S, FANG Y, et al. Rapid and highly efficient genetic transformation and application of interleukin-17b expressed in duckweed as mucosal vaccine adjuvant[J]. Biomolecules, 2022. 12(12): 1881.

[110] TAN X, GUO L, CHEN S, et al. Duckweed-based edible vaccine confers complete protection against avian infectious bronchitis virus by inducing robust mucosal and systemic immunity[J]. Plant Biotechnology Journal, 2025, 23(11): 4683-4693.

[111] UJONG A, NAIBAHO J, GHALAMARA S, et al. Duckweed: exploring its farm-to-fork potential for food production and biorefineries[J]. Sustainable Food Technology, 2025, 3(1): 54-80.

[112] HAO N, KAMIYA T, WU T. Morphology of glandular trichome and lignin-based structure for its function[J]. Fundamental Research, 2025, 6(2): 834-836.

[113] HAO N, YAO H, SUZUKI M, et al. Novel lignin-based extracellular barrier in glandular trichome[J]. Nature Plants, 2024, 10(3): 381-389.

[114] SCHILMILLER A L, LAST R L, PICHERSKY E. Harnessing plant trichome biochemistry for the production of useful compounds[J]. The Plant Journal, 2008, 54(4): 702-711.

[115] FENG Z, SUN L, DONG M, et al. Novel players in organogenesis and flavonoid biosynthesis in cucumber glandular trichomes[J]. Plant Physiology, 2023, 192(4): 2723-2736.

[116] ZHU Q, WANG B, TAN J, et al. Plant synthetic metabolic engineering for enhancing crop nutritional quality[J]. Plant Communications, 2020, 1(1): 100017.

[117] ZHANG M, LI M, AN Y, et al. Single-nucleus transcriptomics reveal the morphogenesis and artemisinin biosynthesis in *Artemisia annua* glandular trichomes[J]. Nat Communications, 2025, 16(1): 8646.

[118] ZHU X W, MI Y L, CAO X, et al. A novel CsYABBY3-CsAS1 feedback loop coordinates trichome differentiation and cannabinoid biosynthesis in *Cannabis sativa L*[J]. Advanced Science, 2026, 13(34): e75055.

[119] KOICHI S, JORDAN J Z, BRIAN S A, et al. Flavonoid deficiency disrupts redox homeostasis and terpenoid biosynthesis in glandular trichomes of tomato[J]. Plant Physiology, 2022, 188(3): 1450-1468.

[120] FAN P, LEONG B J, Last R L. Tip of the trichome: evolution of acylsugar metabolic diversity in *Solanaceae*[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2019, 49: 8-16.

[121] 汪虞骅, 黄思远, 郝雪婷, 等. 植物毛状根研究与应用进展[J]. 现代农业科技, 2024, (22): 138-142.
WANG Y H, HUANG S Y, HAO X T, et al. Research and application progress of plant hairy roots[J]. Modern Agricultural Science and Technology, 2024, (22): 138-142.

[122] CHEN L, CAI Y P, LIU X J, et al. Soybean hairy roots

produced in vitro by *Agrobacterium rhizogenes*-mediated transformation[J]. The Crop Journal, 2018, 6(2): 162-171.

[123] CHENG Y, WANG X, CAO L. et al. Highly efficient *Agrobacterium rhizogenes*-mediated hairy root transformation for gene functional and gene editing analysis in soybean[J]. Plant Methods, 2021, 17: 73.

[124] WU X, ZHU Z, LI P, et al. Insight into the genetic underpinnings of tobacco hairy root formation by variant-associated genes based on whole-genome resequencing[J]. Planta, 2025, 261(6): 138.

[125] YIN M, JIANG Y, WEN Y, et al. Establishment of an efficient *Agrobacterium rhizogenes*-mediated hairy root transformation method for subtropical fruit trees[J]. Horticultural Plant Journal, 2025, 11(4): 1699-1702.

[126] LIN J J, LI W, LIU Y, et al. Engineering *Salvia miltiorrhiza* hairy roots as a scalable platform for high-yield production of paclitaxel and ginsenoside precursors[J]. Plant Communications, 2026, 7(5): 2590-3462.

[127] JIN C H. 黄芪皂苷在毛状根体系中的高效生产研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2025.
JIN C H. Efficient production of astragalosides in hairy root system[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2025.

[128] DEVI R L, DEVI S T, SANATOMBI K. Hairy root culture of *Strobilanthes cusia* for the production and enhancement of indigo biosynthesis[J]. Plant Cell Tiss Organ Cult, 2024, 157 (3): 62.

[129] SATHISH S, VASUDEVAN V, KARTHIK S, et al. Precursor feeding enhances L-Dopa production in hairy root culture of Hybanthus enneaspermus (L.) F. Muell[J]. Biologia, 2023, 78 (3): 913-923.

[130] WANG G, WANG J, YANG H. et al. Differential cellulose distribution drives polarized growth of cotton fibers[J]. Nat Communications, 2026, 17(1), 4745.

[131] SUN M, XIAO Y, LIU X, et al. Heterodimers of the MADS transcription factors GhAGL1 and GhAGL4 modulate cotton fiber initiation and elongation[J]. Plant Cell, 2026, 38(8): koag107.

[132] FENG C H, LI D, LIU S, et al. Genome-wide characterization and expression profiling of the CCR gene family associated with stem strength in upland cotton (*Gossypium hirsutum L.*) [J]. Life, 2026, 16(5): 861.

[133] TUERXUN Z, LI C, LI X, et al. Overexpression of *GhCAD6* in upland cotton (*Gossypium hirsutum L.*) enhances fiber quality and increases lignin content in fibers[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2025, 26(19): 9518.

[134] LI J, HAN Y, LU X, et al. Simultaneous regulation of both lignin and cellulose biosynthesis modifies xylem fiber properties in *Populus*[J]. Frontiers in Plant Science, 2025, 16: 1646316.

[135] SELVAM G S, DHEIVASIGAMANI T, PRABHU A, et al. Embellishing 2-D MoS nanosheets on lotus thread devices for enhanced hydrophobicity and antimicrobial activity[J]. ACS Omega, 2022, 7(28): 24606-24613.

[136] ZHAO X, LI J, XIAO S. Additive manufacturing of cellulose-based photopolymerizable resin with high strength and shape-memory[J]. Nature Communications, 2026, 17(1), 3423.

[137] WU T, KERBLER S M, FERNIE A R, et al. Plant cell cultures as heterologous bio-factories for secondary metabolite production[J]. Plant Communications, 2021, 2(5): 100235.

[138] HELLWIG S, DROSSARD J, TWYMAN R M, et al. Plant cell cultures for the production of recombinant proteins[J]. Nature Biotechnology, 2004, 22(11): 1415-1422.

[139] WILSON S A, ROBERTS S C. Recent advances towards development and commercialization of plant cell culture processes for the synthesis of biomolecules[J]. Plant Biotechnology Journal, 2012, 10(3): 249-268.

[140] VANNOZZI A, DRY I B, FASOLI M, et al. Genome-wide analysis of the grapevine stilbene synthase multigenic family: genomic organization and expression profiles upon biotic and abiotic stresses[J]. BMC Plant Biology, 2012, 12: 130.

[141] MARTÍNEZ M A, MORANTE C J A, PALAZON J, et al. Rosa hybrida orcinol O-methyl transferase-mediated production of pterostilbene in metabolically engineered grapevine cell cultures[J]. New Biotechnology, 2018, 42: 62-70.

[142] CHU M, PEDREÑO M A, ALBURQUERQUE N, et al. A new strategy to enhance the biosynthesis of trans-resveratrol by overexpressing stilbene synthase gene in elicited Vitis vinifera cell cultures[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2017, 113: 141-148.

[143] SHAALTIEL Y, BARTFELD D, HASHMUELI S, et al. Production of glucocerebrosidase with terminal mannose glycans for enzyme replacement therapy of Gaucher's disease using a plant cell system[J]. Plant Biotechnology Journal, 2007, 5(5): 579-590.

[144] FISCHER R, BUYEL J F. Molecular farming—The slope of enlightenment[J]. Biotechnology Advances, 2020, 40:107519.

[145] KELADA K D, TUSE D, GLEBA Y, et al. Process simulation and techno-economic analysis of large-scale bioproduction of sweet protein thaumatin II[J]. Foods, 2021, 10(4): 838.

[146] MCNULTY M J, KELADA K D, PAUL D, et al. Techno-economic process modelling and monte carlo simulation data of uncertainty quantification in field-grown plant-based manufacturing[J]. Data in Brief, 2021, 38: 107317.

[147] SCHILLBERG S, SPIEGEL H. Recombinant protein production in plants: a brief overview of strengths and challenges[J]. Methods in Molecular Biology, 2022, 2480: 1-13.

[148] SCHILLBERG S, RAVEN N, SPIEGEL H, et al. Critical analysis of the commercial potential of plants for the production of recombinant proteins [J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 720.

[149] LI X, LI X, FAN B, et al. Specialized endoplasmic reticulum-derived vesicles in plants: functional diversity, evolution, and biotechnological exploitation[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2022, 64(4): 821-835.

[150] NANDI S, KWONG A T, HOLTZ B R, et al. Techno-economic analysis of a transient plant-based platform for monoclonal antibody production[J]. mAbs, 2016, 8(8): 1456-1466.

[151] MCNULTY M J, GLEBA Y, TUSE D, et al. Techno-economic analysis of a plant-based platform for manufacturing antimicrobial proteins for food safety[J]. Biotechnology Progress, 2020, 36(1): e2896.

[152] KHAN M S, JOYIA F A, MUSTAFA G. Seeds as economical production platform for recombinant proteins[J]. Protein and Peptide Letters, 2020, 27(2): 89-104.

[153] TAKAIWA F, WAKASA Y, OZAWA K, et al. Improvement of production yield and extraction efficacy of recombinant protein by high endosperm-specific expression along with simultaneous suppression of major seed storage proteins[J]. Plant Science, 2021, 302: 110692.

[154] ZHANG C C, WANG Y, CHEN L, et al. Advances in rice synthetic biology: toward a better staple crop and beyond[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2026, 25(5): 1741-1759.

[155] HE Y, NING T, XIE T, et al. Large-scale production of functional human serum albumin from transgenic rice seeds[J]. PNAS, 2011, 108(47): 19078-19083.

[156] YANG D C. Method for producing recombinant human serum albumin using rice endosperm cells as bioreactor: US9023990 [P]. 2015-04-14.

[157] XIE T, QIU Q, ZHANG W, et al. A biologically active rhIGF-1 fusion accumulated in transgenic rice seeds can reduce blood glucose in diabetic mice via oral delivery[J]. Peptides, 2008, 29 (11): 1862-1870.

[158] VAMVAKA E, ARCALIS E, RAMESSAR K, et al. Rice endosperm is cost-effective for the production of recombinant griffithsin with potent activity against HIV[J]. Plant Biotechnology Journal, 2016, 14(6): 1427-1437.

[159] SONG X, QIAO Y, MA J, et al. Co-expression of four penaeidins in transgenic rice seeds: an alternative strategy for substitute antibiotic agricultural products [J]. Transgenic Research, 2023, 32(5): 463-473.

[160] YUKI Y, NOJIMA M, HOSONO O, et al. Oral MucoRice-CTB vaccine for safety and microbiota-dependent immunogenicity in humans: a phase 1 randomised trial[J]. The Lancet Microbe, 2021, 2(9): e429-e440.

[161] NOJIMA J, ISHII-KATSUNO R, FUTAI E, et al. Production of anti-amyloid β antibodies in mice fed rice expressing amyloid β[J]. Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry, 2011, 75(2): 396-400.

[162] YUKI Y, MEJIMA M, KUROKAWA S, et al. RNAi suppression of rice endogenous storage proteins enhances the production of rice-based *Botulinum* neutrotoxin type A vaccine [J]. Vaccine, 2012, 30(28): 4160-4166.

[163] SONG L, WEN Y, ZHOU Y. Rice-derived SARS-CoV-2 glycoprotein S1 subunit vaccine elicits humoral and cellular immune responses[J]. Plant Biotechnology Journal, 2025, 23 (7): 2570-2582.

[164] TOKUHARA D, ÁLVAREZ B, MEJIMA M, et al. Rice-based oral antibody fragment prophylaxis and therapy against rotavirus infection[J]. Journal of Clinical Investigation, 2013, 123(9): 3829-3838.

[165] VAMVAKA E, TWYMAN R M, MURAD A M, et al. Rice endosperm produces an underglycosylated and potent form of the HIV-neutralizing monoclonal antibody 2G12[J]. Plant Biotechnology Journal, 2016, 14(1): 97-108.

[166] MEADOWS A L, HAWKINS K M, TSEGAYE Y, et al. Rewriting yeast central carbon metabolism for industrial isoprenoid production[J]. Nature, 2016, 537(7622): 694-697.

[167] SABATE R, DEGROOT N S, VENTURA S. Protein folding and aggregation in bacteria[J]. Cellular and Molecular Life Sciences, 2010, 67(16): 2695-2715.

[168] CHRISTIANSON D W. Structural and chemical biology of terpenoid cyclases[J]. Chemical Reviews, 2017, 117(17): 11570-11648.

[169] HAN J Y, BAEK S H, JO H J, et al. Genetically modified rice produces ginsenoside aglycone (protopanaxadiol) [J]. Planta, 2019, 250(4): 1103-1110.

[170] MONMAI C, KIM J S, BAEK S H. Transgenic rice seed extracts exert immunomodulatory effects by modulating immune-related biomarkers in RAW264.7 macrophage cells[J]. Nutrients, 2022, 14(19): 4143.

[171] SONG W, SHAFI S, ZENG W, et al. De novo biosynthesis of polyphyllin v in *Nicotiana benthamiana* through pathway reconstruction and UDP-sugar engineering[J]. ACS Synthetic Biology, 2026, 15(7): 2817-2822.

[172] XU J J, LEI Y, ZHANG X F, et al. Design of CoQ10 crops based on evolutionary history[J]. Cell, 2025, 188(7): 1941-

1954.

[173] VASILEV N, SCHMITZ C, GRÖMPING U, et al. Assessment of cultivation factors that affect biomass and geraniol production in transgenic tobacco cell suspension cultures [J]. PLOS ONE, 2014, 9(8): e104620.

[174] SHEN Q, ZHANG L, LIAO Z, et al. The genome of artemisia annua provides insight into the evolution of asteraceae family and artemisinin biosynthesis [J]. Molecular Plant, 2018, 11(6): 776-788.

[175] LI J, MUTANDA I, WANG K, et al. Chloroplastic metabolic engineering coupled with isoprenoid pool enhancement for committed taxanes biosynthesis in *Nicotiana benthamiana*[J]. Nature Communications, 2019, 10: 4850.

[176] ZIEGLER J, FACCHINI P J. Alkaloid biosynthesis: metabolism and trafficking[J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59: 735-769.

[177] MATSUURA H N, FETT-NETO A G. Plant alkaloids: main features, toxicity, and mechanisms of action[M]. Plant Toxins. Dordrecht: Springer, 2017: 243-261.

[178] ZENG L J, ZHANG Q Z, JIANG C X, et al. Development of *Atropa belladonna L.* plants with high-yield hyoscyamine and without its derivatives using the CRISPR/Cas9 system[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(4): 174.

[179] MENG Y, WANG Y, CHEN W, et al. Rational design of hyoscyamine 6β -hydroxylase for the efficient production of scopolamine[J]. Plant Biotechnology Journal, 2026, 24(5): 3368-3370.

[180] BAI F, LI S Q, YANG C X, et al. Overexpression of the *AbSAUR1* gene enhanced biomass production and alkaloid yield in *Atropa belladonna*[J]. Industrial Crops and Products, 2019, 140: 111705.

[181] CHU D, WANG H, NIE Z, et al. Collective Biosynthesis of plant spirooxindole alkaloids through enzyme discovery and engineering[J]. Journal of the American Chemical Society, 2025, 147(25): 21600-21609.

[182] NETT R S, LAU W, SATTELLY E S. Discovery and engineering of colchicine alkaloid biosynthesis[J]. Nature, 2020, 584(7819): 148-153.

[183] TIAN R, LIN F, GUO N, et al. Complete biosynthesis of the anticancer cephalotaxinone and homoerythratine[J]. Cell, 2026, 189(18): 5673-5687.

[184] TAN J, WANG Y, LIN Z, et al. eRUBY rice: co-expression of a feedback-insensitive TyrA arogenate dehydrogenase with RUBY enhances endosperm betalain levels[J]. Plant Physiology, 2025, 199(2): kiaf416.

[185] HEDAYATI A, HOSSEINI B, PALAZON J, et al. Improved tropane alkaloid production and changes in gene expression in hairy root cultures of two hyoscyamus species elicited by silicon dioxide nanoparticles[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 155: 416-428.

[186] CAPUTI L, FRANKE J, FARROW S C, et al. Missing enzymes in the biosynthesis of the anticancer drug vinblastine in *Madagascar periwinkle*[J]. Science, 2018, 360(6394): 1235-1239.

[187] CAO W, YANG J, HONG B. Discovery and engineering of the biosynthesis of rotenoids[J]. Nature Synthesis, 2026, 5(1), 103-116.

[188] DONG N Q, LIN H X. Contribution of phenylpropanoid metabolism to plant development and plant-environment interactions[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2021, 63 (1): 180-209.

[189] CARLOS H L, SHIMSHOCK R, NG C, et al. Screening carica papaya native promoters driving stilbene synthase expression in *Arabidopsis thaliana* for resveratrol glucoside (piceid) synthesis[J]. Plant Biotechnology Reports, 2015, 9(5): 307-317.

[190] BUTELLI E, TITTA L, GIORGIO M, et al. Enrichment of tomato fruit with health-promoting anthocyanins by expression of select transcription factors[J]. Nature Biotechnology, 2008, 26(11): 1301-1308.

[191] YING S, SU M, WU Y, et al. Trichome regulator SlMIXTA-like directly manipulates primary metabolism in tomato fruit [J]. Plant Biotechnology Journal, 2020, 18(2): 354-363.

[192] SHEN N, WANG T, GAN Q, et al. Plant flavonoids: classification, distribution, biosynthesis and antioxidant activity [J]. Food Chemistry, 2022, 383: 132531.

[193] LI Y, RAN L, MO T, et al. Yellow petal locus GaYP promotes flavonol biosynthesis and yellow coloration in petals of Asiatic cotton (*Gossypium arboreum*) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2023, 136(5): 98.

[194] ZHENG H, DUAN B, YUAN B, et al. Flavanone and flavonoid hydroxylase genes regulate fiber color formation in naturally colored cotton[J]. The Crop Journal, 2022, 11(3): 766-773.

[195] WANG J, CHEN C, GUO Q, et al. Advances in flavonoid and derivative biosynthesis: systematic strategies for the construction of yeast cell factories[J]. ACS Synthetic Biology, 2024, 13(9): 2667-2683.

[196] TARTIK M, LIU J, MOHEDANO M T, et al. Optimizing yeast for high-level production of kaempferol and quercetin[J]. Microbial Cell Factories, 2023, 22(1): 74.

[197] LV Y, XU S, LYU S, et al. Engineering enzymatic cascades for the efficient biotransformation of eugenol and taxifolin to silybin and isosilybin[J]. Green Chemistry, 2019, 21(7): 1660-1667.

[198] UCHIDA K, AKASHI T, AOKI T. The missing link in leguminous pterocarpan biosynthesis is a dirigent domain-containing protein with isoflavanol dehydratase activity[J]. Plant and Cell Physiology, 2017, 58(2): 398-408.

[199] SUN Y, CHEN C, LIN C, et al. Elucidation and de novo reconstitution of glyceollin biosynthesis[J]. Molecular Plant, 2025, 18(5): 820-832.

[200] LIU J, ZHAO Y, ZHANG J, et al. Production of species-specific anthocyanins through an inducible system in plant hairy roots[J]. Metabolic Engineering, 2024, 81: 182-196.

[201] XU S, LI G, ZHOU J, et al. Efficient production of anthocyanins in *Saccharomyces cerevisiae* by introducing anthocyanin transporter and knocking out endogenous degrading enzymes[J]. Frontiers in Bioengineering and Biotechnology, 2022, 10: 899182.

[202] LI X, XIANG F, HAN W, et al. The MIR-domain of PbbHLH2 is involved in regulation of the anthocyanin biosynthetic pathway in "Red Zaosu" (*Pyrus bretschneideri Rehd*.) pear fruit [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(6): 3026.

[203] YU O, SHI J, HESSION A O, et al. Metabolic engineering to increase isoflavone biosynthesis in soybean seed[J]. Phytochemistry, 2003, 63: 753-763

[204] ZHANG P, DU H, WANG J, et al. Multiplex CRISPR/Cas9-mediated metabolic engineering increases soya bean isoflavone content and resistance to soya bean mosaic virus[J]. Plant Biotechnology Journal, 2020, 18(6): 1384-1395.

[205] SHIN Y M, PARK H J, YIM S D, et al. Transgenic rice lines expressing maize C1 and R-S regulatory genes produce various flavonoids in the endosperm[J]. Plant Biotechnology Journal, 2006, 4(3): 303-315.

[206] ZHU J, ZHOU S, WANG W, et al. Development of "Tea Rice" by engineering catechin biosynthesis in rice endosperm[J]. Plant Biotechnology Journal, 2025, 23(6): 2364-2366.

[207] OGO Y, OZAWA K, ISHIMARU T, et al. Transgenic rice seed synthesizing diverse flavonoids at high levels: a new platform for flavonoid production with associated health benefits[J]. Plant Biotechnology Journal, 2013, 11(6): 734-746.

[208] ZHU Y, ZHU X, WEN Y, et al. Plant hairy roots: induction, applications, limitations and prospects[J]. Industrial Crops and Products, 2024, 219: 119104.

[209] HAO X, XIE C, RUAN Q, et al. The transcription factor OpWRKY2 positively regulates the biosynthesis of the anticancer drug camptothecin in *Ophiorrhiza pumila*[J]. Horticulture Research, 2021, 8(1): 7.

[210] KOCHAN E, BALCERCZAK E, SZYMCZYK P, et al. Abscisic acid regulates the 3-hydroxy-3-methylglutaryl CoA reductase gene promoter and ginsenoside production in *Panax quinquefolium* hairy root cultures[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(6): 1310.

[211] LI J, ZHANG K, MENG Y, et al. FtMYB16 interacts with ftimportin-α1 to regulate rutin biosynthesis in *Tartary buckwheat* [J]. Plant Biotechnology Journal, 2019, 17(8): 1479-1481.

[212] PARK C, XU H, YEO H, et al. Enhancement of the flavone contents of *Scutellaria baicalensis* hairy roots via metabolic engineering using *Maize Lc* and *Arabidopsis PAP1* transcription factors[J]. Metabolic Engineering, 2021, 64: 64-73.

[213] CHONG J, POUTARAUD A, HUGUENEY P. Metabolism and roles of stilbenes in plants[J]. Plant Science, 2009, 177(3): 143-155.

[214] EL KHAWAND T, COURTOIS A, VALLS J, et al. A review of dietary stilbenes: sources and bioavailability[J]. Phytochemistry Reviews, 2018, 17(5): 1007-1029.

[215] TIAN B, LIU J. Resveratrol: a review of plant sources, synthesis, stability, modification and food application[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2020, 100(4): 1392-1404.

[216] DUBROVINA A S, KISELEV K V. Regulation of stilbene biosynthesis in plants[J]. Planta, 2017, 246(4): 597-623.

[217] MARTÍNEZ M A, MORANTE C J A, RAMÍREZ E K, et al. Production of highly bioactive resveratrol analogues pterostilbene and piceatannol in metabolically engineered grapevine cell cultures[J]. Plant Biotechnology Journal, 2016, 14(9): 1813-1825.

[218] LIJAVETZKY D, ALMAGRO L, BELCHI N S, et al. Synergistic effect of methyljasmonate and cyclodextrin on stilbene biosynthesis pathway gene expression and resveratrol production in *Monastrell grapevine* cell cultures[J]. BMC Research Notes, 2008, 1: 132.

[219] YANG T, FANG L, NOPO-OLAZABAL C, et al. Enhanced production of resveratrol, piceatannol, arachidin-1, and arachidin-3 in hairy root cultures of peanut co-treated with methyl jasmonate and cyclodextrin[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2015, 63(15): 3942-3950.

[220] BAEK S H, SHIN W C, RYU H S, et al. Creation of resveratrol-enriched rice for the treatment of metabolic syndrome and related diseases[J]. PLoS ONE. 2013, 8(3): e57930.

[221] WANG C, ZHI S, LIU C, et al. Characterization of stilbene synthase genes in mulberry (*Morus atropurpurea*) and metabolic engineering for the production of resveratrol in *Escherichia coli*[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2017, 65(8): 1659-1668.

[222] WANG Y, SONG S, ZHANG W, et al. Deciphering phenylalanine-derived salicylic acid biosynthesis in plants[J]. Nature, 2025, 645(8079): 208-217.

[223] XU L, ZHAO H Y, WANG J B, et al. AIM1-dependent high basal salicylic acid accumulation modulates stomatal aperture in rice[J]. New Phytologist, 2023, 238(4): 1420-1430.

[224] LIU Y, XU L, WU M, et al. Three-step biosynthesis of salicylic acid from benzoyl-CoA in plants[J]. Nature, 2025, 645(8079): 201-207.

[225] TIOZON R J N, FERNIE A R, SREENIVASULU N. Reconfiguring biofortification strategies to transform food systems and address micronutrient deficiency of the 21st century[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2026, 68(8): 2511-2547.

[226] QIN B, BILAL M, WANG Y, et al. Bridging biosynthesis and bioavailability: integrated strategies for tailoring soybean isoflavone profiles[J]. Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety, 2026, 25(5): e70576.

[227] YANG C, ZHANG P, JIANG P, et al. GmMYB4 positively regulates isoflavone biosynthesis via the GmMAPK6-GmMYB4-MBW module[J]. Plant Biotechnology Journal, 2026, 24(3): 1482-1499.

[228] SHI Y, HAN Z, ZHANG W, et al. Enhancing melatonin biosynthesis in crops through synthetic genetic circuits: a strategy for nutritional fortification in soybean and stress resistance in cotton[J]. Plant Biotechnology Journal, 2025, 23 (10): 4428-4439.

[229] WANG B, CHENG S, YU C, et al. TrIFS strengthens isoflavonoid accumulation and improves aluminum tolerance involved with GmALDH22A2-GmRBOHL pathway in soybean[J]. Journal of Hazardous Materials, 2026, 503: 141118.

[230] MAJUMDER S, DATTA K, DATTA S K. Rice biofortification: high iron, zinc, and vitamin-A to fight against "Hidden Hunger" [J]. Agronomy, 2019, 9(12): 803.

[231] STROBBE S, VERSTRAETE J, STOVE C, et al. Metabolic engineering of rice endosperm towards higher vitamin B1 accumulation[J]. Plant Biotechnology Journal, 2021, 19: 1253-1267.

[232] TIAN Y S, XU J, WANG B, et al. Riboflavin fortification of rice endosperm by metabolic engineering[J]. Plant Biotechnology Journal, 2021, 19(8): 1483-1485.

[233] MANGEL N, FUDGE J B, LI K T, et al. Enhancement of vitamin B6 levels in rice expressing *Arabidopsis* vitamin B6 biosynthesis *de novo* genes[J]. The Plant Journal, 2019, 99(6): 1047-1065.

[234] LAI C, HU S, JIAO G, et al. Enhancing folate content in japonica rice through co-expression of *OsADCS* and *OsGTPCHI* indica alleles[J]. Rice Science, 2025, 32(3): 353-366.

[235] PENG F, LI C Y, LU C K, et al. IRONMAN peptide interacts with OsHRZ1 and OsHRZ2 to maintain Fe homeostasis in rice [J]. Journal of Experimental Botany, 2022, 73(18), 6463-6474.

[236] TRIJATMIKO K R, DUENAS C, TSAKIEPALOGLOU N, et al. Biofortified indica rice attains iron and zinc nutrition dietary targets in the field[J]. Scientific Reports, 2016, 6, 19792

[237] HU S, ZHOU L, WANG J, et al. Production of grains with ultra-low heavy metal accumulation by pyramiding novel alleles of OsNRAMP5 and OsLSI2 in two-line hybrid rice[J]. Plant Biotechnology Journal, 2024, 22(10), 2921-2931.

[238] CUI Y, HOU X, WANG A, et al. Engineering hormonal crosstalk to enhance serotonin melatonin levels in rice[J]. Nature Communications, 2025, 16(1): 10092.

[239] BAI C, BERMAN J, FARRE G, et al. Reconstruction of the astaxanthin biosynthesis pathway in rice endosperm reveals a metabolic bottleneck at the level of endogenous β -carotene hydroxylase activity[J]. Transgenic Research, 2017, 26(1): 13-23.

[240] MIRET J A, MUNNÉ-BOSCH S. Abscisic acid and pyrabactin improve vitamin C contents in raspberries[J]. Food Chemistry, 2016, 203: 216-223.

[241] XU X, ZHANG Q D, GUO X L, et al. Auxin and abscisic acid antagonistically regulate ascorbic acid production via the SlMAPK8-SlARF4-SlMYB11 module in tomato[J]. The Plant Cell, 2022, 34(11): 4409-4427.

[242] AN J P, ZHANG X W, LIU Y J, et al. ABI5 regulates ABA-induced anthocyanin biosynthesis by modulating the MYB1-bHLH3 complex in apple[J]. Journal of Experimental Botany, 2021, 72(4): 1460-1472.

[243] REZANIA S, TAIB S M, MD DIN M F, et al. Comprehensive review on phytotechnology: heavy metals removal by diverse aquatic plants species from wastewater[J]. Journal of Hazardous Materials, 2016, 318: 587-599.

[244] YANG Y Y. Plant ZIP transporter: functional analysis on metal uptake, transport, and homeostasis[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2025, 229: 110336.

[245] LIAO C, LI Y, WU X, et al. ZmHMA3, a Member of the heavy-metal-transporting ATPase family, regulates Cd and Zn tolerance in *Maize*[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2023, 24(17): 13496.

[246] TAKAHASHI R, ISHIMARU Y, SHIMO H, et al. The OsHMA2 transporter is involved in root-to-shoot translocation of Zn and Cd in rice[J]. Plant, Cell Environment, 2012, 35(11): 1948-1957.

[247] SASAKI A, YAMAJI N, YOKOSHO K, et al. Nramp5 is a major transporter responsible for manganese and cadmium uptake in rice[J]. Plant Cell, 2012, 24(5): 2155-2167.

[248] COBBETT C S. Phytochelatins and their roles in heavy metal detoxification[J]. Plant Physiology, 2000, 123(3): 825-832.

[249] HOU W, CHEN X, SONG G, et al. Effects of copper and cadmium on heavy metal polluted waterbody restoration by duckweed (*Lemna minor*) [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2007, 45(1): 62-69.

[250] BASILE A, SORBO S, CONTE B, et al. Toxicity, accumulation, and removal of heavy metals by three aquatic macrophytes[J]. International Journal of Phytoremediation, 2012, 14(4): 374-387.

[251] CUI W, CHENG J J. Growing duckweed for biofuel production: a review[J]. Plant Biology, 2015, 17: 16-23.

[252] GUO L, FANG Y, WANG S, et al. Duckweed: a starch-hyperaccumulating plant under cultivation with a combination of nutrient limitation and elevated CO_2[J]. Frontiers in Plant Science, 2025, 16: 1531849.

[253] SUN ZL, ZHAO X Y, XIA M L, et al. Use of hemicellulose-derived xylose for environmentally sustainable starch production by mixotrophic duckweed[J]. Sustainable Energy Fuels2023; 7(3): 641-651.

[254] GUO L, ZHAO Y G, XIAO Y, et al. Pilot-scale duckweed-CO_2 wastewater bioremediation system: a synergistic approach for nutrient removal, carbon capture, and biomass production[J]. Bioresource Technology, 2025, 434: 132785.

[255] YAN C, ZHU L, WANG Y. Photosynthetic CO_2 uptake by microalgae for biogas upgrading and simultaneously biogas slurry decontamination by using of microalgae photobioreactor under various light wavelengths, light intensities, and photoperiods[J]. Applied Energy, 2016, 178: 9-18.

[256] CHISTI Y. Biodiesel from microalgae[J]. Biotechnology Advances, 2007, 25(3): 294-306

[257] WANG B, LI Y, WU N, et al. CO_2 bio-mitigation using microalgae[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2008, 79(5): 707-718.

[258] JIN Y, VEIGA M C, KENNES C. Bioprocesses for the removal of nitrogen oxides from polluted air[J]. Journal of Chemical Technology Biotechnology, 2005, 80(5): 483-494.

[259] SHAKYA R, ADHIKARI S, MAHADEVAN R, et al. Catalytic upgrading of bio-oil produced from hydrothermal liquefaction of *Nannochloropsis sp*[J]. Bioresour Technol. 2018, 252:28-36.

[260] CHEN H, WANG J, ZHENG Y L, et al. Algal biofuel production coupled bioremediation of biomass power plant wastes based on Chlorella sp C2 cultivation[J]. Applied Energy, 2018, 211: 296-305.



通讯作者：赵磊，男，博士，研究员/博士生导师，主要研究方向为低碳合成生物系统的人工设计与创建等研究工作。研究内容包括重要功能元件的发掘、设计与模块组装，并综合运用遗传学、细胞生物学、合成生物学等原理和方法，进行重要植物底盘细胞的人工设计改造及应用，已实现高附加值化学品、重组蛋白、天然产物等的绿色生物制造。

E-mail：zhaol@tib. cas. cn



通讯作者：邱云峰，男，博士，教授/博士生导师，研究方向为纳米生物技术开发及应用。围绕纳米光电材料的设计、可控制备与性能调控，挖掘其赋能生物制造的增效潜力；针对生物塑料、高附加值功能蛋白等目标产物，开展生物制造过程强化研究；同时研发光、电、磁外场驱动的新型生物反应器。综合纳米材料与生物工程的理论及技术手段，助力生物制造与生物能源领域实现绿色低碳转化。

E-mail：qiuyf@hit. edu. cn



第一作者：万文豪，男，博士研究生。研究方向：植物底盘高光效代谢工程。

E-mail：wwh13589976069@163. com

作者贡献声明：

万文豪：参与研究思路提出、起草并撰写论文、文献调研与整理；修订并审核论文；绘制示意图等；侯余勇：文献调研与整理；刘绍琴：参与研究思路提出、撰写论文；赵磊、邱云峰：提出概念及基本框架，参与制定具体方向、论文框架；参与论文修订、论文最终版本修订等。

所有作者均已阅读并同意文章发布版本。

利益冲突：

无利益冲突。