

• 综述 •

人参皂苷生物合成途径及其相关酶的研究进展

明乾良¹, 韩 婷¹, 黄 芳^{1,2}, 秦路平^{1*}

(1. 第二军医大学药学院 生药学教研室, 上海 200433; 2 华东师范大学生命科学学院, 上海 200063)

摘 要: 人参皂苷是人参的主要有效成分, 经研究表明其具有很好的药用价值。明确人参皂苷的生物合成途径及其相关反应酶是利用生物技术手段提高人参中皂苷含量的前提。综述人参皂苷的生物合成途径, 并介绍了 3-羟基-3-甲基戊二酸 CoA 还原酶(HMGR)、= 牛儿基二磷酸合成酶(GPS)、法尼基二磷酸合成酶(FPS)等人参皂苷合成途径相关酶的研究进展。

关键词: 人参皂苷; 生物合成; 酶

中图分类号: R282

文献标识码: A

文章编号: 0253-2670(2010)11-1913-05

Advances in studies on ginsenoside biosynthesis and its related enzymes

MING Qianliang¹, HAN Ting¹, HUANG Fang^{1,2}, QIN Luping¹

(1 Department of Pharmacognosy, School of Pharmacy, Second Military Medical University, Shanghai 200433, China;

2 School of Life Science, East China Normal University, Shanghai 200063, China)

Key words: ginsenosides; biosynthesis; enzyme

人参 *Panax ginseng* C. A. Meyer 系五加科子遗植物, 也是珍贵的中药材, 其应用历史悠久。我国现存最早的本草专著《神农本草经》将其列为上品, 谓“人参, 味甘微寒。主补五脏, 安精神, 定魂魄, 止惊悸, 除邪气, 明目, 开心益智。久服, 轻身延年。”药理学研究表明, 人参皂苷是人参的主要有效成分, 按苷元基本骨架可分为齐墩果烷型和达玛烷型, 均为三萜类化合物^[1-2]。目前已从人参中分离得到了约 90 种人参皂苷单体^[3]。研究表明, 人参皂苷在调节免疫力、抗压抗疲劳、抗氧化、抗炎、抗肿瘤、降血糖、保肝护肝、治疗勃起功能障碍等方面有着很好的功效^[4-8], 具有广阔的应用前景和可观的经济价值。但人参的野生资源稀少, 栽培周期长、技术要求高, 且人参皂苷的量低, 完全依赖从人参中获得人参皂苷这一途径很难满足市场需求。随着代谢工程和基因工程等技术的发展, 以提高人参皂苷量为目标的生物合成技术成为植物次生代谢研究领域的热点之一。本文综述了目前人参皂苷生物合成途径及其相关酶的研究进展。

1 人参皂苷的生物合成途径

人参皂苷属于三萜类化合物, 对其生物合成途径目前已有初步的认识, 可分为 3 个阶段: (1) 异戊二烯单位 3-异戊二烯焦磷酸(IPP)和二甲基烯丙基焦磷酸(DMAPP)的生物合成; (2) 重要中间前体 2, 3-角鲨烯氧化物的合成; (3) 氧化角鲨烯的环化及环上复杂官能团的修饰。

1.1 IPP 和 DMAPP 的生物合成途径: IPP 和 DMAPP 被认为是萜类成分在生物体内合成的真正前体, 是生物体内的活

性异戊二烯物质。研究发现, 植物体内存在着合成 IPP 和 DMAPP 的两条途径: 一途径是位于细胞质中的甲羟戊二酸途径(MVA 途径)^[9], 另一条途径是位于质体中的甲基-赤藓醇 4-磷酸途径(MEP 途径)^[10]。但到目前为止, 还没有关于人参中 MEP 途径的报道^[11]。所以普遍认为人参中 IPP 和 DMAPP 的生物合成途径主要是 MVA 途径, 其合成路线^[9] (图 1) 为乙酰 CoA 先后在乙酰乙酰 CoA 硫解酶(ATOT) 和 3-羟基-3-甲基戊二酰 CoA 合成酶(HMGs) 作用下形成 3-羟基-3-甲基戊二酰 CoA(HMG-CoA), 接着在 3-羟基-3-甲基戊二酰 CoA 还原酶(HMGR) 的作用下合成甲羟戊酸(MVA), 又依次在甲羟戊酸激酶(MK)、二氧磷基甲羟戊酸激酶(PMK) 和甲羟戊酸焦磷酸脱羧酶(MPD) 的作用下生成 IPP, 最后 IPP 在异构酶的作用下形成 DMAPP。

1.2 氧化鲨烯的合成: 2, 3-氧化鲨烯是甾醇和三萜等代谢产物生物合成的共同前体, 也是异戊二烯途径的终产物。其生物合成路线^[12] (图 2) 为 MVA 途径生成的 IPP 及其异构化的 DMAPP 在 = 牛儿基焦磷酸合成酶(GPS) 作用下首先形成 = 牛儿基焦磷酸(GPP), 接着利用法尼基焦磷酸合成酶(FPS) 转化成法尼基焦磷酸(FPP), 又在鲨烯合成酶(SS) 等的作用下合成鲨烯(详细步骤还不明确), 然后经鲨烯环氧酶(SE) 催化转变为 2, 3-氧化鲨烯。

1.3 氧化鲨烯的环化及环上复杂官能团的修饰: 这一部分是甾醇和三萜生物合成的分支点, 2, 3-氧化鲨烯在环化酶的作用下生成植物甾醇和三萜类骨架(图 3)。具体路线^[11]:

①收稿日期: 2010-03-26

作者简介: 明乾良(1986—), 男, 四川省达州市人, 在读硕士。 Tel: (021) 81871311 E-mail: mq1021@163.com

* 通讯作者 秦路平 Tel: (021) 81871300 E-mail: qinmmu@126.com



图 1 IPP 和 DMAPP 的生物合成途径

Fig. 1 Biosynthesis of IPP and DMAPP

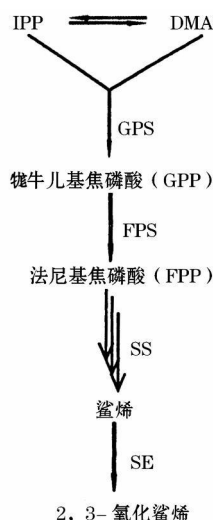


图 2 2,3-氧化鲨烯的合成

Fig. 2 Biosynthesis of 2,3-oxidosqualene

(1) 2,3-氧化鲨烯在环阿桥醇合成酶(cycloartenol synthase, CAS)的作用下合成环阿桥醇(cycloartenol),再经过一系列的催化反应生成植物甾醇;(2) 2,3-氧化鲨烯在达玛烷二醇合成酶(dammarenediol synthase, DS)的作用下合成达玛烷二醇(dammarenediol),然后在细胞色素 P450 单加氧酶、糖基转移酶和糖苷酶等化学修饰后形成达玛烷型人参皂苷;(3) 2,3-氧化鲨烯在 β -香树素合成酶(β -amyrin synthase, β -AS)的作用下合成 β -香树素(β -amyrin),之后在糖基转移酶和糖苷酶等催化作用下形成齐墩果烷型人参皂苷;(4) 2,3-氧化鲨烯分别在羽扇豆醇合成酶(lupeol synthase, LUS)和羊毛甾醇合成酶(lanosterol synthase, LS)作用下合成羽扇豆醇(lupeol)和羊毛甾醇(lanosterol)。

2 人参皂苷合成途径中的相关酶

2.1 3-羟基-3-甲基戊二酸 CoA 还原酶(3-hydroxy-3-methylglutaryl CoA reductase, HMGR): HMGR 是 MVA 途径

中的重要酶,催化 HMG-CoA 形成 MVA,被认为是 MVA 途径中的第 1 个限速酶,是萜类化合物合成过程中最先起作用的关键酶。1989 年 Caelles 等^[13]在拟南芥中首次发现了植物 HMGR 基因。现在已知 HMGR 是由 3 个基因(*hmgr-1*、*hmgr-2*、*hmgr-3*)组成的基因家族编码。Ohyama 等^[14]分离得到 *hmgr-1* 突变的拟南芥,进行培育发现基因 *hmgr-1* 缺失的拟南芥出现了矮化、过早衰老和雄性不育的现象,对其化学成分分析发现其甾醇和三萜类物质的量明显降低,说明 *hmgr-1* 是三萜生物合成途径中一个关键性的酶,同时表明其还与植物的光合作用、抗病性、生长发育等密切相关。Jiang 等^[15]从杜仲中克隆到一个 HMGR 基因 *EuHMGR* 全长 2 281 bp,开放阅读框 1 770 bp,编码 590 个氨基酸。此基因是看家基因,在 HMGR 缺失的酵母突变体 JRY2394 中表达,能有效地调控 MVA 途径。虽然 HMGR 是人参皂苷生物合成途径中一个上游的酶,但是作为一个调节 MVA 途径的关键酶,HMGR 也能通过影响人参皂苷前体 IPP 和 DMAPP 的产量而最终影响人参皂苷的生物合成。

2.2 牛儿基焦磷酸合成酶(geranyl pyrophosphate synthase, GPS):GPS 可催化各一分子和 IPP 和 DMAPP 形成一分子 GPP。GPS 在多种植物中都有分离报道,但对其研究很少。1999 年 Burke 等^[16]通过蛋白质为基础的克隆策略,从绿薄荷油腺细胞中分离并克隆出其基因。2004 年 Tholl 等^[17]从金鱼草和伯惠绣衣中分别克隆得到 GPS 基因,其编码蛋白是异构二聚体。现在已从植物中分别分离得到了 3 种序列和结构有显著差别的 GPS。目前为止还没有从同一种植物中同时分离得到这 3 种 GPS,只有 Schmidt 等^[18]从挪威云杉中分离得到了 2 种不同类型的 GPS。GPS 是异戊二烯途径中一个很重要的酶,但目前的研究主要集中在其对单萜和倍半萜的影响^[19]。关于 GPS 对人参皂苷等三萜类物质生物合成的影响还有待深入研究。

2.3 法尼基焦磷酸合成酶(farnesyl pyrophosphate synthase, FPS):FPS 可催化一分子的 IPP 和 GPP 合成 FPP。该酶首先在南瓜果肉中被分离得到并被纯化,后来在陆地棉、豌豆、蓖麻等植物中也陆续检测到该酶的活性。目前已在拟南芥水稻和三齿蒿等植物中都发现有至少 2 个不同的 FPS 异构体^[20]。Kim 等^[21]从人参中分离得了一个编码 FPS 的基因 PgFPS,其编码的氨基酸序列为 7 784,与拟南芥、橡胶树和积雪草的 FPS 有 95% 的同源性。用甲基茉莉酮处理人参的毛状根发现 PgFPS 的 mRNA 水平显著升高。之前有过甲基茉莉酮诱导人参根悬浮细胞中人参皂苷积累的报道^[22],极有可能与 PgFPS 的表达水平有关。Kim 等^[23]又将人参的 PgFPS 转移到积雪草毛状根中并让其过量表达,检测发现积雪草达玛烷合成酶的 mRNA 水平显著提高,三萜皂苷羟基积雪草苷和积雪草皂苷的量瞬时升高。上述研究表明,FPS 在三萜类物质的生物合成中扮演着很重要的角色,是运用生物工程技术提高人参皂苷量的一个重要工具酶。

2.4 鲨烯合成酶(squalene synthase, SS):2 分子的 FPP 在 SS 等的催化下可以形成 SQ。研究表明,SS 处于类异戊二烯

途径的一个分支点,催化的是甾醇和三萜类化合物合成的起始步骤,其量和活性决定了后续产物的产量。目前已经从人参、甘草、葡萄、三七、拟南芥、烟草等植物中克隆得到了 SS 基因^[24]。Lee 等^[25]研究发现,过量表达 SS 基因(*Pgssl*)造成了甾醇和三萜类化合物合成途径下游的 SE、 β -AS、CAS 等表达的上调,提高了人参中甾醇和人参皂苷的量。Seo 等^[26]以根癌农杆菌介导人参的 SS 基因转化刺五加合子胚愈伤组织,使其表达代谢终产物。结果表明,增强人参 SS 的活性会使植物甾醇的量显著增加,同时也能提高三萜皂苷的产量。因此,SS 是人参皂苷合成的一个关键酶,提高其自身的表达量不仅促进 FPP 向 SQ 的转化,同时还能上调其下游其他酶的活性,进而提高甾醇和三萜类化合物的量。所以,SS 是利用生物工程技术提高人参皂苷量的一个非常重要的调节靶酶。

2.5 鲨烯环氧化酶(squalene epoxidase, SE):SE 可催化 SQ 生成 2,3 氧化鲨烯,其实质是在 C=C 之间插入 1 个氧原子形成环氧化物。SE 是合成甾醇和三萜类化合物的第一步氧化反应,被认为是其合成的限速酶之一。目前已从多种植物和动物中分离得到了 SE 的编码基因。Choi 等^[27]在研究人

参皂苷合成的过程中发现了 3 个编码 SE 酶的转录物,这表明在人参基因组中 SE 酶形成了一个小的基因家族。Han 等^[28]对编码 SE 的两个基因 *PgSQE1* 和 *PgSQE2* 进一步研究发现,利用 RNAi 技术,沉默基因 *PgSQE1* 导致了人参中三萜皂苷的量急剧下降,同时基因 *PgSQE2* 和 CAS 的表达上调、甾醇的积累增加,说明基因 *PgSQE1* 主要是作用于人参皂苷的生物合成,而对甾醇的合成调节意义不大。因此,SE 在一定程度上可以决定甾醇和三萜皂苷生物合成的走向。运用相应的生物工程技术提高人参基因 *PgSQE1* 的表达,极有可能是一个提高人参皂苷量的有效手段。

2.6 氧化鲨烯环化酶(oxidosqualene cyclase, OSC):人参皂苷五环三萜碳环系统的生物合成主要通过 OSC 的环化作用生成,是由 2,3 氧化鲨烯在 OSC 的催化下,经过一系列的质子化作用、环化、重排和去质子化作用形成的。这一反应是三萜皂苷生物合成途径的一个分支反应,因而 OSC 是整个三萜皂苷生物合成的关键酶。目前已经从不同植物中分离得到了 5 种类型的 OSC 酶,即 DS、 β -AS、LUS、LS 和 CAS,其中前 2 个酶是分别合成达玛烷型和齐墩果烷型人参皂苷的关键酶,后 3 个酶主要催化合成甾醇和类甾醇(图 3)。

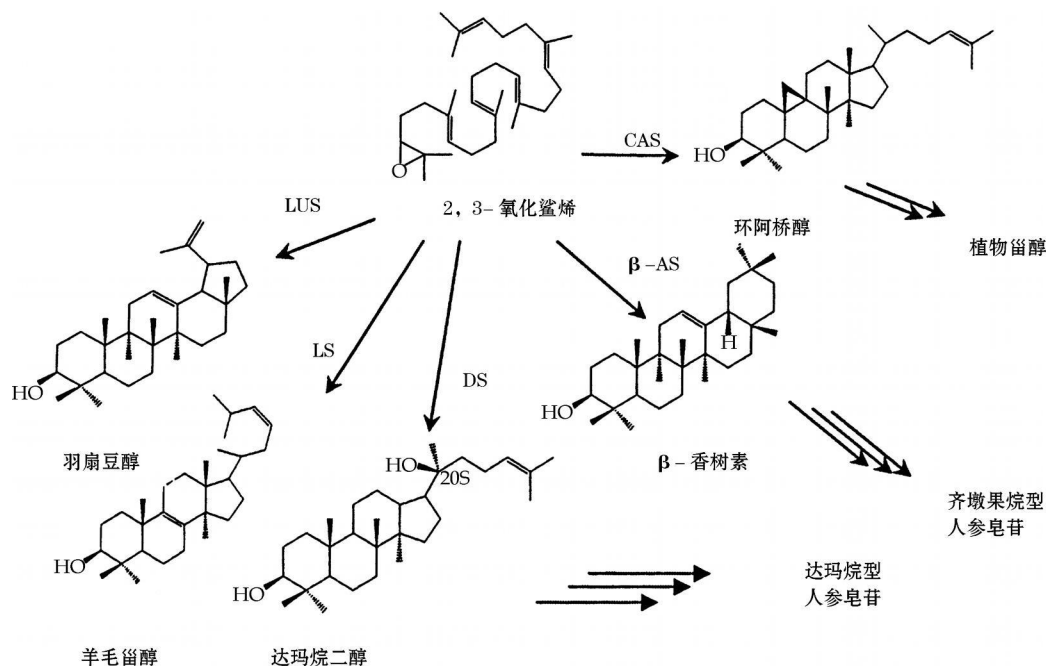


图 3 氧化鲨烯的环化及环上复杂官能团的修饰

Fig. 3 Cyclization of oxidosqualene and modifications on complex rings

2.6.1 达玛烷二醇合成酶(DS):DS 可催化 2,3 氧化角鲨烯环化为达玛烷二醇。1997 年 Kushi-ro 等^[29]从人参毛状根中提取到了微粒体部位,发现其与已发现的氧化鲨烯环化酶不同,在体外能将催化 2,3 氧化角鲨烯环化为达玛烷二醇。2006 年 Tansakul 等^[30]通过同源碱基 PCR 的方法第一次成功克隆得到了 DS II 的 cDNA 序列,并将其在羊毛固醇合成酶的酵母中表达,LC-MS 和 NMR 分析发现有大量的达玛烷二醇合成。作为合成以原人参二醇和原人参三醇为苷元的达玛烷型人参皂苷的一个分支酶,DS 是采用生物工程技术

获得达玛烷型人参皂苷的一个关键靶酶。但目前还没有关于调节 DS 的表达来提高达玛烷型人参皂苷的报道,其具体的调控机制还不清楚。

2.6.2 β -香树素合成酶(β -AS): β -AS 可催化 2,3 氧化角鲨烯环化为 β -香树素,是合成目前为止发现的唯一一种齐墩果烷型人参皂苷 R0 的关键酶。1998 年 Kushi-ro 等^[31]采用同源碱基 PCR 的方法从人参毛状根中第一次成功克隆到了 β -AS 的 cDNA 序列 PNY,其全长序列为 2 289 个核苷酸,编码 763 个氨基酸。赵寿经等^[32]利用 RT-PCR 从人参毛状根的总 RNA

中扩增出了 β -AS 基因,并成功的构建了人参 β -AS 基因的反义植物表达载体。但到目前为止还没有关于 β -AS 基因反义调控研究的报道。作为合成人参皂苷 R0 的关键酶, β -AS 为采用遗传工程技术专一性的获得人参皂苷 R0 提供了有效手段。

2.7 环上复杂官能团修饰和糖基转移酶: 人参皂苷五环三萜碳环系统合成后,碳环骨架还必须经过复杂的修饰作用,包括羟基化、糖基化等系列的反应。这一过程决定了人参皂苷单体的多样性,但目前对这一过程的具体步骤还不是十分清楚。大多数研究表明细胞色素 P450 依赖的单加氧酶和糖基转移酶参与了这一过程。Shibuya 等^[33]克隆出了几种 P450 的基因(*CYP71D8*、*CYP82A2*、*CYP82A3*、*CYP82A4* 和 *CYP93E1*),研究发现 *CYP93E1* 的表达产物具有将 β -香树素羟基化的活性。催化五环三萜皂苷元与糖通过糖苷键相连的是糖基转移酶,它是具有众多成员的大家族,具有高度的专一性。转移的糖基不同或糖基的受体不同,所需的糖基转移酶也不同。五环三铁皂苷元环上的修饰和糖基化是人

参皂苷生物合成途径中最下游的步骤,进行深入研究对选择性地获得具有较高价值的稀有人参皂苷有着重要的意义。

3 结语与展望

人参皂苷生物合成途径的基本框架及相关酶的研究已经取得了一定的进展。目前已从人参中克隆得到了 20 种编码人参皂苷生物合成途径相关酶的基因(表 1)。但人参皂苷的生物合成是一个受多因素调节、非常复杂的动态变化过程,还有很多细节步骤不清楚,距离完全破解其代谢途径尚有很多疑问急待解决。人参皂苷是人参主要的有效成分,具有多样的生物活性和可观的经济价值。由于这些成分结构复杂,人工合成异常困难,天然资源来源也受到限制,利用生物技术将是人参皂苷生产的出路^[34]。通过对人参皂苷生物合成途径相关合成酶性质以及相关基因异源表达酶活性的研究,可以筛选出其生物合成的关键酶基因,然后通过人工改造关键酶基因并使之高效表达,达到逐步确定其代谢途径的关键调节位点,以期用于增加人参皂苷的量。

表 1 从人参中克隆得到的编码人参皂苷生物合成途径相关酶的基因

Table 1 Enzymes related to ginsenoside biosynthesis gene in *P. ginseng*

基 因	登录号	基 因	登录号
HMG-CoA eductase(HMGR1)	GQ455990	oxidosqualene Cyclase <i>P.N.ZI</i>	AB009031
farnesyl diphosphate synthase(FPS)	DQ087959	dam marenediol synthase	GU 183405
squalene synthase	AB010148	dam marenediol II synthase	AB265170
squalene synthase	AB115496	dam marenediol II synthase	BD420539
squalene synthase(ssA)	EU502717	β -amyrin synthase <i>P.N.YI</i>	AB009030
squalene synthase(SS2)	GQ468527	β -amyrin synthase <i>P.N.Y2</i>	AB014057
squalene synthase(SS3)	GU 183406	β -amyrin synthase	AB122080
squalene epoxidase	AB122078	lanosterol synthase	DD464170
squalene epoxidase	AB003516	cycloartenol synthase <i>P.N.XI</i>	AB009029
squalene epoxidase(SE2)	FJ393274	cytochrome P450	AB122079

但是大量关于植物次生代谢的研究表明,植物的代谢是一个复杂的网络,本身是由灵敏的信号传导网络所调控。随着对植物信号传递网络研究的深入,研究者们发现对植物生理、生化代谢进行遗传操作更有效途径是针对代谢网络的调控基因,而不仅仅是催化某一代谢途径的关键酶基因。因为代谢途径中某一个基因的过量表达并不一定能使整个代谢途径中所有基因的表达水平提高;而一些信号传导因子可以决定整个代谢网络的开关,提高整个途径中基因的表达水平,最终提高目标化合物的量。因此,仅仅通过对一些关键酶类的改造并不是提高人参中人参皂苷含量最有效的手段。在已有酶类基因研究的基础上,对这些调控代谢网络的信号传导因子进行研究,应该是提高人参中人参皂苷量的更有效途径之一。

参考文献:

[1] 黎 阳,张铁军,刘素香,等. 人参化学成分和药理研究进展[J]. 中草药, 2009, 40(1): 164-附 2

[2] Dong H J, Jiang B H, Han Y, *et al*. Transformation of compound k from saponins in leaves of *Panax notoginseng* by immobilized β -glucanase[J]. *Chin Herb Med*, 2010, 2(1): 41-47

[3] Christensen L P. Ginsenosides: Chemistry, biosynthesis, analysis, and potential health effects[J]. *Adv Food Nutr Res*, 2009, 55: 1-99

[4] Dang H, Chen Y, Liu X, *et al*. Antidepressant effects of ginseng total saponins in the forced swimming test and chronic mild stress models of depression[J]. *Prog Neuropsychopharmacol Biol Psychiatry*, 2009, 33(8): 1417-1424

[5] Kim S J, Yuan H D, Chung S H. Ginsenoside Rg1 suppresses hepatic glucose production via AMP-activated protein kinase in HepG2 cells[J]. *Biol Pharm Bull*, 2010, 33(2): 325-328

[6] 徐晓军,石淑文,汤永民,等. 人参皂苷 Rh2 抗白血病多药耐药细胞 K562/VCR 作用研究[J]. 中草药, 2010, 41(7): 1131-1135

[7] 陈琳琳,贾韦国,苏 华,等. 人参用于治疗勃起功能障碍的最新机制及临床研究[J]. 现代药物与临床, 2010, 25(2): 116-120

[8] 程 慧,宋新波,张丽娟. 人参皂苷 Rg3 与 Rh2 的研究进展[J]. 药物评价研究, 2010, 33(54): 307-311

[9] Chappell J, Wolf F, Proulx J, *et al*. Is the reaction catalysed by 3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A reductase a rate limiting step for isoprenoid biosynthesis in plants? [J]. *Plant Physiol*, 1995, 109(4): 1337-1343

[10] Seemann M, Tse Sum Bui B, Wolff M, *et al*. Isoprenoid biosynthesis in plant chloroplasts via the MEP pathway: direct thylakoid/ferredoxin-dependent photoreduction of GcpE/IspG[J]. *FEBS Lett*, 2006, 580: 1547-1552

[11] Liang Y, Zhao S. Progress in understanding of ginsenoside biosynthesis[J]. *Plant Biol*, 2008, 10(4): 415-421

[12] Jung J D, Park H W, Hahn Y, *et al*. Discovery of genes for ginsenoside biosynthesis by analysis of ginseng expressed sequence tags[J]. *Plant Cell Rep*, 2003, 22(3): 224-230

[13] Caelles C, Ferrer A, Balcells L, *et al*. Isolation and structural characterization of a cDNA encoding *Arabidopsis thaliana* 3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A reductase[J]. *Plant Mol Biol*, 1989, 13(6): 627-638

[14] Ohyama K, Suzuki M, Masuda K, *et al*. Chemical phenotypes of the hmg1 and hmg2 mutants of *Arabidopsis* demonstrate the irreplaceable role of HMG-CoA reductase in triterpene biosynthesis[J]. *Chem Pharm Bull*, 2007, 55(10): 1518-1521

[15] Jiang J, Kai G, Cao X, *et al*. Molecular cloning of a HMG-CoA reductase gene from *Eucommia ulmoides* Oliver[J].

- Biosci Rep*, 2006, 26(2): 171-181.
- [16] Burke C C, Wildung M R, Croteau R. Geranyl diphosphate synthase: cloning, expression, and characterization of this prenyltransferase as a heterodimer [J]. *Proc Natl Acad Sci*, 1999, 96(23): 13062-13067.
- [17] Tholl D, Kish C M, Orlova I, *et al*. Formation of monoterpenes in *Antirrhinum majus* and *Clarkia breweri* flowers involves heterodimeric geranyl diphosphate synthases [J]. *Plant Cell*, 2004, 16: 977-992.
- [18] Schmidt A, Gershenzon J. Cloning and characterization of two different types of geranyl diphosphate synthases from norway spruce (*Picea abies*) [J]. *Phytochemistry*, 2008, 69: 49-57.
- [19] Lewis M J, Prosser I M, Mohib A, *et al*. Cloning and characterisation of a prenyltransferase from the aphid myzus persicae with potential involvement in alarm pheromone biosynthesis [J]. *Insect Mol Biol*, 2008, 17(4): 437-443.
- [20] 张长波, 孙红霞, 巩中军, 等. 植物萜类化合物的天然合成途径及其相关合酶 [J]. *植物生理学通*, 2007, 43(4): 779-786.
- [21] Kim O T, Bang K H, Jung S J, *et al*. Molecular characterization of ginseng farnesyl diphosphate synthase gene and its up regulation by methyl jasmonate [J]. *Biol Plant*, 2010, 54(1): 47-53.
- [22] Ali M B, Yu K W, Hahn E J, *et al*. Methyl jasmonate and salicylic acid elicitation induces ginsenosides accumulation, enzymatic and non enzymatic antioxidant in suspension culture *Panax ginseng* roots in bioreactors [J]. *Plant Cell Rep*, 2006, 25: 613-620.
- [23] Kim O T, Kim S H, Ohyama K, *et al*. Upregulation of phytoosterol and triterpene biosynthesis in *Centella asiatica* hairy roots overexpressed ginseng farnesyl diphosphate synthase [J]. *Plant Cell Rep*, 2010, 29(4): 403-411.
- [24] 张风侠, 梁新华, 王 俊. 植物三萜皂苷生物合成及关键酶鲨烯合酶的研究进展 [J]. *农业科学研究*, 2009, 30(3): 64-68.
- [25] Lee M H, Jeong J H, Seo J W, *et al*. Enhanced triterpene and phytosterol biosynthesis in *Panax ginseng* overexpressing squalene synthase gene [J]. *Plant Cell Physiol*, 2004, 45(8): 976-984.
- [26] Seo J W, Jeong J H, Shin C G, *et al*. Over expression of squalene synthase in *Eleutherococcus senticosus* increases phytoosterol and triterpene accumulation [J]. *Phytochemistry*, 2005, 66(8): 869-877.
- [27] Choi D W, Jung J, Ha Y I, *et al*. Analysis of transcripts in methyl jasmonate treated ginseng hairy roots to identify genes involved in the biosynthesis of ginsenosides and other secondary metabolites [J]. *Plant Cell Rep*, 2005, 23(8): 557-566.
- [28] Han J Y, In J G, Kwon Y S, *et al*. Regulation of ginsenoside and phytosterol biosynthesis by RNA interferences of squalene epoxidase gene in *Panax ginseng* [J]. *Phytochemistry*, 2010, 71: 36-46.
- [29] Kushiro T, Ohno Y, Shibuya M, *et al*. *In vitro* conversion of 2,3-oxidosqualene into dammarenediol by *Panax ginseng* microsomes [J]. *Biol Pharm Bull*, 1997, 20(3): 292-294.
- [30] Tansakul P, Shibuya M, Kushiro T, *et al*. Dammarenediol II synthase, the first dedicated enzyme for ginsenoside biosynthesis, in *Panax ginseng* [J]. *FEBS Lett*, 2006, 580: 5143-5149.
- [31] Kushiro T, Shibuya M, Ebizuka Y. β -Amyrin synthase cloning of oxidosqualene cyclase that catalyzes the formation of the most popular triterpene among higher plants [J]. *Eur J Biochem*, 1998, 256(1): 238-244.
- [32] 赵寿经, 侯春喜, 梁彦龙, 等. 人参皂苷合成相关 β -AS基因的克隆及其反义植物表达载体的建立 [J]. *中国生物工程杂志*, 2008, 28(4): 74-77.
- [33] Shibuya M, Hoshino M, Katsube Y, *et al*. Identification of β -amyrin and sophoradiol 24-hydroxylase by expressed sequence tag mining and functional expression assay [J]. *FEBS J*, 2006, 273(5): 948-959.
- [34] 崔玉娜, 张怡轩, 赵余庆. 利用生物转化法制备稀有人参皂苷的研究进展 [J]. *中草药*, 2009, 40(5): 676-680.

霍山石斛的生化特征及光合过程的研究进展

卢荣德, 陶小平, 孙 晴, 任煜轩*

(中国科学技术大学物理学院, 安徽 合肥 230026)

摘要: 考察安徽特产的珍稀中药霍山石斛的生态环境特征, 从不同生化因子对其光合过程的影响, 霍山石斛的药效品质特性, 以及其对光照和温度的需求规律等方面进行系统综述。提出其光合过程智能光声检测的研究思路, 以及霍山石斛生化特征及光合过程最优化检测的研究重点和发展方向。

关键词: 霍山石斛; 光合过程; 生化特征

中图分类号: R283.77

文献标识码: A

文章编号: 0253-2670(2010)11-1917-05

Advances in studies on biochemical characteristics and photosynthesis process of *Dendrobium huoshanense*

LU Rong-de, TAO Xiao-ping, SUN Qing, REN Yuxuan

(School of Physical Sciences, University of Science and Technology of China, Hefei 230026, China)

Key words: *Dendrobium huoshanense* C. Z. Tang et S. T. Cheng; photosynthesis process; biochemical characteristics

绿色植物光合作用高效吸能、传能和转能的机制及其调控原理是光合过程研究的核心问题, 是重大的科学关键问题。

光合过程同一般光与物质相互作用的能量关系有许多类同性, 在光声、光热技术发展之初就已应用到光合作用研究中,

①收稿日期: 2010-03-10

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(60974038)

作者简介: 卢荣德(1968—), 男, 安徽庐江县人, 副教授, 工学硕士, 研究方向为复杂系统物理机理优化与控制等, 主持国家自然科学基金、省部级科研课题 5 项, 国家级精品课程建设 2 项, 国家级大学物理实验示范中心、国家级教学团队建设 2 项, 校内课题 6 项。

Tel: (0551)3601332 E-mail: lrd@ustc.edu.cn