

刺人参 *AP2/ERF* 转录因子家族的鉴定及其在 MeJA 诱导下的表达特征分析

康孟莹^{1,2}, 王鑫^{1,2}, 张贺^{1,2}, 张继康^{1,2}, 刘京^{1,2}, 卞朝阳^{1,2}, 吴昊^{1,2}, 李玉花^{1,2*}, 王宇^{1,2*}

1. 黑龙江省植物天然活性物质的生物合成与利用重点实验室, 黑龙江 哈尔滨 150040

2. 东北林业大学 东北盐碱植被恢复与重建教育部重点实验室, 黑龙江 哈尔滨 150040

摘要: **目的** 系统鉴定刺人参 *Oplopanax elatus* *AP2/ERF* 家族的组成与结构特征, 并解析其对茉莉酸甲酯 (methyl jasmonate, MeJA) 的转录响应规律。 **方法** 采用 HMM、TBtools、MAFFT 等生物信息工具开展全基因组层面的家族成员鉴定、系统发育、蛋白理化性质、基因结构与顺式作用元件分析; 基于组培根材料进行 75 $\mu\text{mol/L}$ MeJA 处理 (0~12 h) 并获取转录组数据, 分析 *AP2/ERF* 成员的时序表达特征。 **结果** 共鉴定出 167 个 *AP2/ERF* 家族成员, 按系统发育可划分为 ERF、DREB、AP2、RAV 和 B3 5 个亚家族, 分布于 12 条染色体上。成员间的蛋白理化性质差异显著 (氨基酸长度 100~699 aa、相对分子质量 11 410~76 697、等电点 4.45~11.22、不稳定性系数 23.47~78.46、脂肪系数 45.52~83.15、总平均亲水性 -1.245~-0.240)。启动子区顺式作用元件富集于光响应、激素信号与胁迫调控相关类别。RNA-seq 结果表明, MeJA 处理显著上调根系三萜皂苷合成相关酶基因表达; *OeAP2/ERF* 家族呈现多样化时序响应, 共计 32 个成员被诱导上调, 其中 *OeAP2/ERF4*、*OeAP2/ERF48*、*OeAP2/ERF131* 和 *OeAP2/ERF143* 在根部保持较高表达水平。 **结论** 系统揭示了刺人参 *AP2/ERF* 家族的组成与结构特征, 明确其对 MeJA 处理的时序响应规律, 筛选到 4 个在根部高表达且受 MeJA 正调控的关键候选转录因子 (*OeAP2/ERF4*、*OeAP2/ERF48*、*OeAP2/ERF131*、*OeAP2/ERF143*), 为进一步解析该家族基因在三萜皂苷合成调控中的功能提供了理论依据与研究参考。

关键词: 刺人参; *AP2/ERF* 转录因子; 茉莉酸甲酯; 三萜皂苷; 表达分析

中图分类号: R283

文献标志码: A

文章编号: 0253-2670(2026)03-1064-13

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2026.03.023

Identification of *AP2/ERF* transcription factors in *Oplopanax elatus* and analysis of their expression characteristics under MeJA induction

KANG Mengying^{1,2}, WANG Xin^{1,2}, ZHANG He^{1,2}, ZHANG Jikang^{1,2}, LIU Jing^{1,2}, BIAN Chaoyang^{1,2}, WU Hao^{1,2}, LI Yuhua^{1,2}, WANG Yu^{1,2}

1. Heilongjiang Key Laboratory of Plant Bioactive Substance Biosynthesis and Utilization, Harbin 150040, China

2. Key Laboratory of Saline-alkali Vegetation Ecology Restoration, Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: **Objective** To systematically define the composition and structural features of the *AP2/ERF* family in *Oplopanax elatus* and to characterize its transcriptional responses to methyl jasmonate (MeJA). **Methods** Using bioinformatics tools such as HMM, TBtools, and MAFFT to conduct genome-wide identification of *AP2/ERF* family members, phylogenetic inference, and analyses of protein physicochemical properties, gene structures, and promoter cis-acting elements. *In vitro*-cultured adventitious roots were treated with 75 $\mu\text{mol/L}$ MeJA for 0–12 h, followed by RNA-seq to profile time-resolved expression patterns of *AP2/ERF* genes. **Results** We identified 167 *AP2/ERF* genes, classified into five subfamilies—ERF, DREB, AP2, RAV, and B3—distributed across 12 chromosomes. Members exhibited broad variation in protein properties (amino acid length, 100–699 aa; molecular mass, 11 410–76 697; isoelectric point, 4.45–11.22; instability index, 23.47–78.46; aliphatic index, 45.52–83.15; grand average of hydropathicity [GRAVY], -1.245 to -0.240). Promoter analysis revealed enrichment of cis-elements associated with light responsiveness, hormone signaling, and stress regulation. RNA-seq showed that MeJA treatment markedly upregulated root-expressed genes encoding enzymes in the triterpenoid

收稿日期: 2025-10-02

基金项目: 国家自然科学基金项目 (U21A20243); 国家自然科学基金项目 (32271823); 黑龙江省自然基金项目 (TD2022C001)

作者简介: 康孟莹 (2001—), 女, 硕士研究生, 研究方向为植物次生代谢。E-mail: 15776608061@163.com

*通信作者: 王宇, 教授, 博士生导师, 从事植物次生代谢调控研究。E-mail: vonov@sina.com

李玉花, 教授, 博士生导师, 从事植物次生代谢合成与调控研究。E-mail: lyhshen@126.com

saponin pathway. Thirty-two *OeAP2/ERF* members were MeJA-inducible, among which *OeAP2/ERF4*, *OeAP2/ERF48*, *OeAP2/ERF131*, and *OeAP2/ERF143* maintained high expression levels in roots. **Conclusion** This work delineates the composition and structural characteristics of the AP2/ERF family in *O. elatus* and defines its time-resolved transcriptional responses to MeJA. Four root-preferential, positively MeJA-responsive transcription factors (*OeAP2/ERF4*, *OeAP2/ERF48*, *OeAP2/ERF131*, and *OeAP2/ERF143*) are prioritized as key candidates, providing a foundation for functional dissection of AP2/ERF-mediated regulation of triterpenoid saponin biosynthesis and for subsequent metabolic engineering.

Key words: *Oplopanax elatus* Nakai; AP2/ERF transcription factors; methyl jasmonate; triterpenoid saponins; expression profiling

刺人参 *Oplopanax elatus* Nakai 隶属于五加科刺人参属, 是一种珍稀的多年生药用灌木^[1]。其根茎粗大, 茎直立, 叶片呈掌状分裂, 茎叶及叶脉布满小刺, 故俗称刺人参。该植物主要分布于中国吉林长白山高山地带, 亦见于俄罗斯远东地区及朝鲜北部山区^[2]。由于该物种存在种子结实率低、发芽困难等问题, 加之自然分布区域狭窄且生态环境多变, 刺人参的野生资源面临严重威胁, 其种群数量呈现持续下降趋势, 目前已被列为国家二级重点保护植物^[3]。

刺人参根茎为主要药用部位, 历史上被广泛用于中医药治疗。据《全国中草药汇编》记载, 其性温味苦, 具有补气、壮阳、解热、止痛、抗真菌、延缓衰老及调节神经系统等功效, 在治疗神经衰弱、抑郁症、老年痴呆以及皮肤真菌感染等方面具有显著疗效。现代药理学研究进一步证实, 刺人参具有抗菌^[4]、抗炎^[5]、调节免疫^[6]和改善睡眠功能^[7]等多重作用。其丰富的药理活性主要归因于所含的多种活性物质, 尤其是三萜皂苷。

三萜皂苷是一类由异戊二烯单元缩合形成的五环或四环结构的天然产物^[8], 广泛分布于植物体内, 是刺人参的主要次生代谢产物和药效物质。研究表明, 三萜皂苷具有抗炎^[9]、抗肿瘤^[10]、降血糖^[11]及抗氧化^[12]等多方面的生物活性, 在临床和药物开发中具有重要应用价值。三萜皂苷的合成主要通过胞质的甲羟戊酸 (mevalonate, MVA) 途径和质体的甲基赤藓糖醇磷酸 (2-C-methyl-D-erythritol-4-phosphate, MEP) 途径实现^[13], 最终生成 2,3-氧化角鲨烯, 并在氧化鲨烯环化酶 (oxido squalene cyclase, OSC)、细胞色素 P450 单加氧酶 (cytochrome P450, CYP) 及 UDP-糖基转移酶 (uridine diphosphate glycoside, UGT) 等的作用下形成多样化的皂苷产物^[14]。外源信号分子茉莉酸甲酯 (methyl jasmonate, MeJA) 被证实能够显著诱导多种植物中三萜皂苷的积累^[15], 但其在刺人参中的分子调控机制尚未得到阐明。

AP2/ERF 转录因子家族是植物中特有的一类

大基因家族, 具有保守的 AP2 结构域, 可根据结构特征划分为 ERF、DREB、AP2 和 RAV 等亚家族^[16]。AP2/ERF 因子广泛参与植物的生长发育、激素信号转导及逆境胁迫应答, 尤其在次生代谢调控中发挥着重要作用。例如, 在三七中, ERF 类转录因子能够促进三萜皂苷合成关键基因的转录^[17], 从而提高皂苷含量; 在丹参、烟草等药用植物中, 多个 AP2/ERF 因子已被证明可调控特定次生代谢产物如丹参酸、尼古丁的积累^[18-19]。这些研究提示, AP2/ERF 转录因子在药用植物活性成分生物合成的调控中具有潜在的关键作用。然而, 目前关于刺人参 AP2/ERF 转录因子的系统鉴定及其在 MeJA 诱导下的功能研究尚属空白。本研究旨在利用基因组与转录组数据, 对刺人参 AP2/ERF 基因家族进行全基因组水平的系统鉴定, 解析其系统进化关系、染色体定位、保守结构域及顺式作用元件特征, 并结合 RNA-seq 数据探讨其在 MeJA 诱导下的表达模式。研究结果有助于筛选与三萜皂苷合成相关的关键转录因子, 为阐明刺人参有效成分的分子调控机制提供理论依据, 并为其资源开发与利用提供参考。

1 材料

本研究所用材料为实验室温室栽培的两年生刺人参 *O. elatus* Nakai。分别采集其根、茎、叶、芦头、芽及叶柄组织, 迅速投入液氮速冻, 并长期保存于 -80 °C 超低温冰箱中。拟南芥 *Arabidopsis thaliana* AP2/ERF 家族的蛋白序列从拟南芥信息资源中心 (<https://www.arabidopsis.org/>, TAIR) 下载, 作为参考序列。刺人参的基因组及转录组数据由本课题组前期测序获得。

2 方法

2.1 刺人参基因组 AP2/ERF 基因序列的搜索与鉴定

为系统鉴定刺人参基因组中的 AP2/ERF 家族基因, 基于前期获得的基因组数据, 采用 Pfam 数据库中 AP2/ERF 保守结构域模型 (PTHR31729) 进行全基因组预测。去除含有不完整结构域及冗余的序

列后, 利用 NCBI 保守结构域数据库 (CDD) 进一步验证候选基因的保守结构域, 筛选出具有典型 AP2/ERF 结构域的基因用于后续分析。随后, 借助 TBtools 软件预测其蛋白理化性质, 包括氨基酸残基数、相对分子质量及理论等电点等。

2.2 刺人参 *AP2/ERF* 基因的染色体定位和命名、系统发育分析

通过刺人参基因组注释文件提取 *AP2/ERF* 基因的染色体定位信息 (包括染色体号、染色体长度及基因起止位置), 并利用 R 包 RIdiogram 对其进行可视化。基因命名依据其在染色体上的顺序依次编号为 *OeAP2/ERF1*~*OeAP2/ERF167*。在系统发育分析中, 以 TAIR 数据库下载的 90 条拟南芥 AP2/ERF 蛋白序列为参考, 结合刺人参的 167 条 AP2/ERF 蛋白序列, 采用 Mafft 软件进行多序列比对, 并利用 FastTree 软件构建系统发育树, 最终在 iTOL 平台 (Interactive Tree of Life) 上进行结果可视化。

2.3 刺人参 *AP2/ERF* 基因的保守结构域和顺式作用元件分析

利用 NCBI CD-Search 在线工具对刺人参 *AP2/ERF* 基因的蛋白序列进行保守结构域分析 (参数设置为默认值), 并通过 TBtools 对分析结果进行可视化。进一步地, 利用 TBtools 提取每个 *AP2/ERF* 基因转录起始位点上游 2 kb 的序列作为启动子区段, 将其上传至 PlantCARE 数据库 (<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>) 进行顺式作用元件预测, 并通过 TBtools 对结果进行可视化展示。

2.4 刺人参组培不定根外源施加 MeJA 处理

将实验室已建立的生长状态良好的刺人参不定根从固体培养基转移至液体培养基中悬浮培养 14 天。随后向培养液中加入 75 $\mu\text{mol/L}$ MeJA 溶液进行处理, 并在处理 0、3、6、9、12 h 后分别收集不定根组织, 迅速投入液氮中速冻, 并置于 $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 超低温冰箱中保存。

2.5 刺人参基因的表达分析

将经 75 $\mu\text{mol/L}$ MeJA 处理不同时间点的悬浮培养不定根样品, 以及两年生刺人参的不同组织样品, 送至华大基因公司进行转录组测序。利用 HISAT2 软件将测序数据与参考基因组比对, 随后通过 FeatureCounts 软件统计基因表达量, 获得 *AP2/ERF* 基因的表达矩阵。最后, 利用 TBtools 软件绘制基因表达热图并进行聚类分析。

3 结果与分析

3.1 刺人参 *AP2/ERF* 基因家族成员鉴定与染色体分布分析

基于 AP2/ERF 保守结构域对刺人参基因组中编码 AP2/ERF 家族蛋白的基因进行鉴定, 共获得 167 个 *AP2/ERF* 家族基因。利用刺人参基因组注释信息, 根据 167 个基因在染色体上的位置先后顺序将 167 个基因依次命名为 *OeAP2/ERF1*~*OeAP2/ERF167*。进一步, 使用 R 包 (RIdiogram) 对这些基因在染色体上的分布进行可视化分析。结果显示, 刺人参 *AP2/ERF* 家族基因主要分布于各染色体两臂的基因密度较大的区域; 并且基因在各染色体上分布不均匀, 在 Chr05 上分布的基因最多, 为 22 个; 其次为 Chr11 和 Chr14, 均有 19 个基因; 在 Chr01 上分布的基因最少, 仅为 6 个 (图 1)。

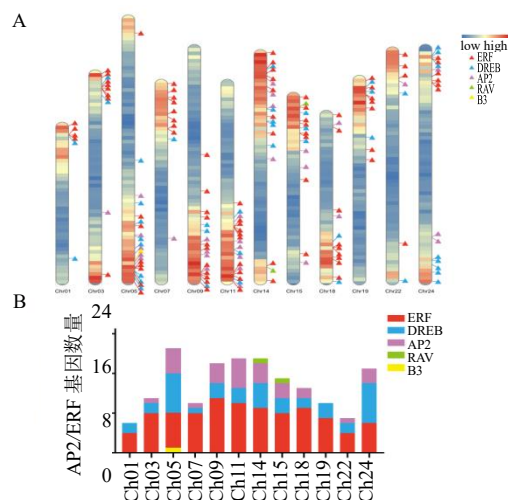


图 1 *OeAP2/ERFs* 家族基因染色体定位 (A) 及分布 (B)
Fig. 1 Localization (A) and distribution (B) of *OeAP2/ERFs* across chromosomes

3.2 刺人参 *AP2/ERF* 基因家族成员系统发育分析

将鉴定的刺人参 *AP2/ERF* 基因与 *AtAP2/ERF* 蛋白序列使用 Mafft 和 Fasttree 软件进行多序列比对及系统发育树构建, 根据建树中 *OeAP2/ERFs* 和 *AtAP2/ERFs* 基因家族成员的亲缘关系进行分类, 结果表明 *OeAP2/ERFs* 基因共分成 5 个亚族, 包括 ERF、DREB、AP2、RAV 和 B3 亚家族 (图 2)。其中被归类到 ERF 亚族的 *OeAP2/ERF* 基因数量最多, 共有 92 个, 其次是 DREB 和 AP2 亚族, 分别有 42 和 30 个, 最少的为 RAV 和 B3 亚族。

3.3 刺人参 *AP2/ERF* 基因家族成员理化性质分析

对所鉴定的 167 个 *OeAP2/ERF* 基因所推倒的编

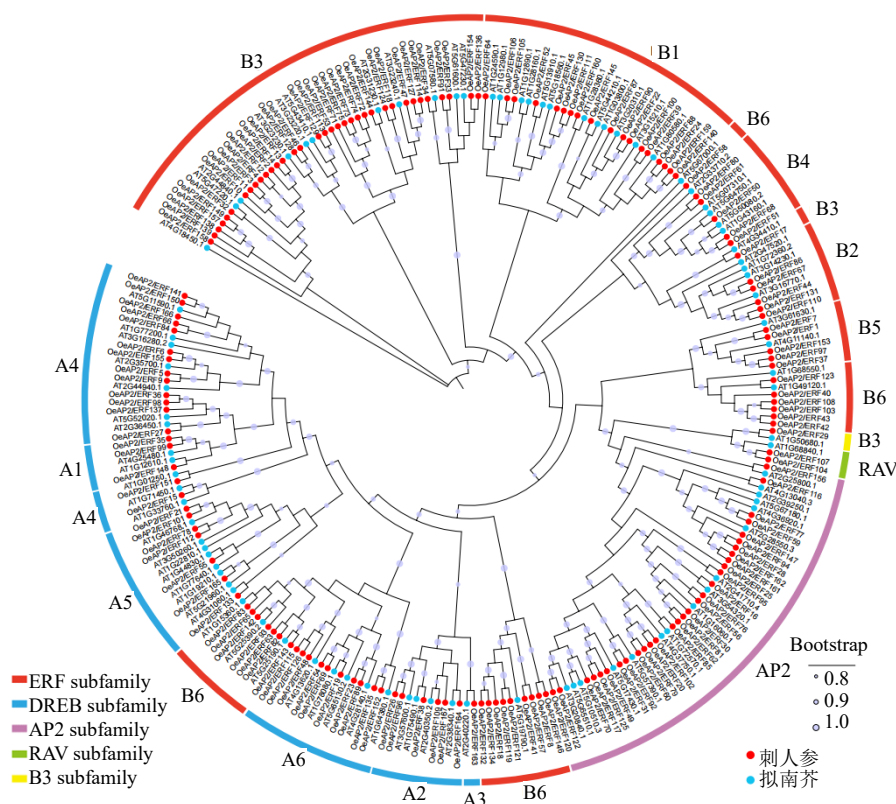


图 2 *OeAP2/ERFs* 家族基因系统发育树

Fig. 2 Phylogenetic tree of *OeAP2/ERFs*

码蛋白质的理化性质进行分析(表 1)。预测结果表明, 刺人参 *AP2/ERF* 家族编码蛋白质的氨基酸数在 100 (*OeAP2/ERF112*)~699 (*OeAP2/ERF117*), 平均值为 301.05; 相对分子质量在 11 410.16 (*OeAP2/ERF112*)~76 697 (*OeAP2/ERF117*), 平均值为 33 474.48; 等电点在 4.45 (*OeAP2/ERF41*)~11.22 (*OeAP2/ERF157*), 平均值为 6.81; 不稳定系数在 23.47 (*OeAP2/ERF78*)~78.46 (*OeAP2/ERF105*), 平均值为 53.46; 脂肪系数在 45.52 (*OeAP2/ERF116*)~83.15 (*OeAP2/ERF156*), 平均值为 63.36; 总平均亲水性范围在 -1.245 (*OeAP2/ERF116*)~-0.240 (*OeAP2/ERF27*), 平均值为 -0.68。

3.4 刺人参 *AP2/ERF* 家族成员基因结构及保守基序特征分析

蛋白保守结构域通常与特定功能相关, 本研究对刺人参 *AP2/ERF* 蛋白进行保守结构域鉴定(图 3), 共识别 3 类核心结构域(AP2、AP2 superfamily 和 B3)。其中, AP2 结构域在家族内最为保守且分布最广, 除个别成员(*OeAP2/ERF25*、*OeAP2/ERF95*、*OeAP2/ERF123*、*OeAP2/ERF156*)外均可检测到。结构域构成显示(图 3): ERF 与亚族的大多数基因

成员仅含 1 个 AP2 结构域(ERF 亚族中的 *OeAP2/ERF123* 为例外, 含 1 个 AP2 superfamily 结构域); AP2 亚族成员通常含 2 个 AP2 结构域或 1 个 AP2 superfamily 结构域(*OeAP2/ERF95* 与 *OeAP2/ERF156* 除外); RAV 与 B3 亚族则同时包含 1 个 AP2 结构域和 1 个 B3 结构域。同时, 本研究对刺人参 *AP2/ERF* 蛋白进行保守 Motif 鉴定(图 4), 共鉴定到 10 种最为保守的核心 Motif, 这对刺人参 *AP2/ERF* 基因家族发挥特定功能具有重要作用。

3.5 刺人参 *AP2/ERF* 基因的顺式作用元件

转录因子在植物应对生物与非生物胁迫中发挥关键作用。为评估刺人参 *AP2/ERF* 基因潜在的胁迫应答能力, 对其上游启动子区的顺式作用元件进行了预测与统计(图 5), 共识别出 27 类元件, 主要涉及非生物胁迫响应、激素调控以及生长发育相关调控。总体来看(表 2), 光响应元件占比最高(51.01%), 为数量最为丰富的生长发育类元件; 其后依次为脱落酸(abscisic acid, ABA)响应元件(6.83%)与茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MeJA)诱导的激素响应元件(6.12%)。上述结果表明, 刺人参

表1 刺人参167个AP2/ERF家族基因编码蛋白质理化性质

Table 1 Physicochemical properties of proteins encoded by 167 AP2/ERF family genes in *Oplopanax elatus*

基因ID	编号	亚家族	氨基酸/aa	相对分子质量	等电点	不稳定系数	脂肪系数	总平均亲水性
OeAP2/ERF1	Oela01G00078	ERF	294	33 683.82	5.53	56.41	70.99	-0.696
OeAP2/ERF2	Oela01G00302	ERF	229	25 709.34	5.13	64.61	64.32	-0.666
OeAP2/ERF3	Oela01G00304	ERF	198	22 296.78	5.60	64.36	68.08	-0.797
OeAP2/ERF4	Oela01G00306	ERF	124	13 851.61	8.95	66.97	72.5	-0.606
OeAP2/ERF5	Oela01G00324	DREB	282	30 605.63	5.93	49.14	60.35	-0.571
OeAP2/ERF6	Oela01G01482	DREB	217	24 176.79	7.02	47.90	59.95	-0.762
OeAP2/ERF7	Oela03G00076	ERF	316	35 956.50	5.35	52.45	67.22	-0.720
OeAP2/ERF8	Oela03G00202	ERF	274	30 030.24	9.27	60.75	57.99	-0.620
OeAP2/ERF9	Oela03G00324	DREB	301	32 844.42	6.66	48.99	63.62	-0.639
OeAP2/ERF10	Oela03G00350	ERF	187	21 373.98	6.97	61.40	69.95	-0.790
OeAP2/ERF11	Oela03G00352	ERF	200	22 354.26	6.98	54.71	73.25	-0.616
OeAP2/ERF12	Oela03G00359	ERF	189	21 541.24	7.84	52.41	63.02	-0.657
OeAP2/ERF13	Oela03G00365	ERF	221	24 847.66	5.40	72.01	69.77	-0.661
OeAP2/ERF14	Oela03G00366	ERF	201	22 694.49	6.12	57.13	71.89	-0.610
OeAP2/ERF15	Oela03G00451	DREB	181	20 435.71	5.20	54.69	62.10	-0.765
OeAP2/ERF16	Oela03G01108	AP2	408	46 188.72	5.39	60.45	60.07	-0.861
OeAP2/ERF17	Oela03G01979	ERF	272	30 404.92	6.15	52.88	47.79	-0.788
OeAP2/ERF18	Oela05G00386	ERF	255	28 681.20	7.65	48.93	59.33	-0.634
OeAP2/ERF19	Oela05G01112	DREB	363	40 180.85	5.34	50.62	65.07	-0.571
OeAP2/ERF20	Oela05G01444	AP2	637	70 552.98	6.27	62.75	57.33	-0.705
OeAP2/ERF21	Oela05G01556	DREB	136	15 507.36	9.59	63.43	61.03	-1.001
OeAP2/ERF22	Oela05G01798	ERF	199	22 181.82	6.96	66.59	60.90	-0.730
OeAP2/ERF23	Oela05G01968	DREB	447	50 041.17	5.03	66.46	51.57	-0.844
OeAP2/ERF24	Oela05G02002	ERF	233	25 146.26	6.79	43.47	68.63	-0.405
OeAP2/ERF25	Oela05G02208	AP2	314	34 675.70	9.65	51.42	61.24	-0.721
OeAP2/ERF26	Oela05G02220	DREB	342	38 301.33	8.74	45.21	79.06	-0.468
OeAP2/ERF27	Oela05G02524	DREB	206	21 868.40	4.68	49.22	75.00	-0.240
OeAP2/ERF28	Oela05G02648	AP2	424	47 575.62	6.28	49.64	56.42	-0.666
OeAP2/ERF29	Oela05G02853	B3	352	40 590.40	5.45	32.40	70.60	-0.570
OeAP2/ERF30	Oela05G02887	AP2	372	41 960.77	8.63	46.20	60.62	-0.764
OeAP2/ERF31	Oela05G02943	AP2	499	54 596.91	6.50	48.99	57.13	-0.624
OeAP2/ERF32	Oela05G03038	ERF	244	26 751.12	6.85	66.41	68.03	-0.482
OeAP2/ERF33	Oela05G03040	ERF	300	33 303.35	5.86	49.57	73.73	-0.547
OeAP2/ERF34	Oela05G03042	ERF	215	24 112.08	9.03	39.79	59.49	-0.776
OeAP2/ERF35	Oela05G03124	DREB	235	25 771.94	4.98	59.35	67.06	-0.426
OeAP2/ERF36	Oela05G03125	DREB	218	23 105.87	5.93	62.96	62.29	-0.510
OeAP2/ERF37	Oela05G03204	ERF	378	42 895.01	4.91	50.93	63.73	-0.641
OeAP2/ERF38	Oela05G03309	DREB	315	35 860.26	5.02	42.25	68.44	-0.642
OeAP2/ERF39	Oela05G03450	ERF	227	24 640.76	9.92	52.10	72.78	-0.412
OeAP2/ERF40	Oela07G00081	ERF	333	38 014.03	4.95	39.96	77.84	-0.639
OeAP2/ERF41	Oela07G00274	ERF	338	37 500.82	4.45	44.69	63.88	-0.741
OeAP2/ERF42	Oela07G00402	ERF	366	40 948.62	4.89	51.58	70.38	-0.810
OeAP2/ERF43	Oela07G00441	ERF	360	40 329.93	4.92	52.51	69.94	-0.834
OeAP2/ERF44	Oela07G00860	ERF	252	27 898.12	5.50	52.55	60.83	-0.766
OeAP2/ERF45	Oela07G00922	ERF	340	37 816.30	5.07	51.73	53.12	-0.748
OeAP2/ERF46	Oela07G01192	ERF	146	16 609.26	6.18	61.68	52.88	-1.121
OeAP2/ERF47	Oela07G01195	ERF	218	24 462.14	5.25	64.16	70.18	-0.647
OeAP2/ERF48	Oela07G01352	DREB	307	34 475.08	9.24	48.57	68.40	-0.735
OeAP2/ERF49	Oela07G01890	AP2	655	71 587.89	6.19	47.61	61.73	-0.658
OeAP2/ERF50	Oela09G00668	ERF	388	41 937.09	6.34	59.29	54.05	-0.655
OeAP2/ERF51	Oela09G00892	ERF	385	41 804.55	6.18	52.70	46.00	-0.746
OeAP2/ERF52	Oela09G01121	ERF	297	32 891.74	5.40	51.32	46.63	-0.795
OeAP2/ERF53	Oela09G01215	ERF	208	23 713.69	6.35	58.84	70.34	-0.789
OeAP2/ERF54	Oela09G01342	DREB	344	38 057.67	6.00	64.03	61.63	-0.528
OeAP2/ERF55	Oela09G01460	DREB	225	24 763.60	5.57	66.52	59.91	-0.473
OeAP2/ERF56	Oela09G01745	AP2	417	47 551.23	9.39	61.67	62.04	-0.829

表1 (续)

基因ID	编号	亚家族	氨基酸/aa	相对分子质量	等电点	不稳定系数	脂肪系数	总平均亲水性
<i>OeAP2/ERF57</i>	Oela09G01807	ERF	405	45 173.44	4.54	52.90	63.21	-0.763
<i>OeAP2/ERF58</i>	Oela09G01985	ERF	251	28 159.76	9.83	47.09	53.63	-0.895
<i>OeAP2/ERF59</i>	Oela09G02008	AP2	524	58 733.72	7.00	59.18	52.33	-0.917
<i>OeAP2/ERF60</i>	Oela09G02083	AP2	674	74 608.30	6.42	47.72	52.30	-0.796
<i>OeAP2/ERF61</i>	Oela09G02629	ERF	283	31 406.46	6.59	66.61	56.93	-0.794
<i>OeAP2/ERF62</i>	Oela09G02658	AP2	361	40 727.19	8.92	56.70	56.59	-0.894
<i>OeAP2/ERF63</i>	Oela09G02687	ERF	179	20 310.70	6.66	47.13	61.68	-0.764
<i>OeAP2/ERF64</i>	Oela09G02694	ERF	253	27 854.38	9.91	53.29	58.62	-0.591
<i>OeAP2/ERF65</i>	Oela09G02731	ERF	210	22 857.79	9.32	65.90	70.62	-0.634
<i>OeAP2/ERF66</i>	Oela09G02795	DREB	207	22 537.31	6.08	59.05	68.94	-0.456
<i>OeAP2/ERF67</i>	Oela09G02917	ERF	384	42 825.38	5.19	34.47	57.42	-0.734
<i>OeAP2/ERF68</i>	Oela11G00910	ERF	376	40 524.29	9.27	66.71	45.53	-0.674
<i>OeAP2/ERF69</i>	Oela11G01156	DREB	347	38 560.13	5.31	62.92	67.52	-0.557
<i>OeAP2/ERF70</i>	Oela11G01217	AP2	530	58 665.85	7.04	52.42	63.92	-0.675
<i>OeAP2/ERF71</i>	Oela11G01300	ERF	209	23 670.13	5.03	57.67	66.75	-0.975
<i>OeAP2/ERF72</i>	Oela11G01301	ERF	210	24 047.61	4.97	62.30	68.71	-0.833
<i>OeAP2/ERF73</i>	Oela11G01302	ERF	182	20 881.87	5.09	68.26	54.18	-0.959
<i>OeAP2/ERF74</i>	Oela11G01304	ERF	210	24 047.61	4.97	62.30	68.71	-0.833
<i>OeAP2/ERF75</i>	Oela11G01305	ERF	182	20 911.89	5.10	69.19	53.63	-0.973
<i>OeAP2/ERF76</i>	Oela11G01646	AP2	379	43 086.25	8.75	58.77	68.73	-0.683
<i>OeAP2/ERF77</i>	Oela11G01888	AP2	425	47 670.69	9.16	45.94	53.53	-0.874
<i>OeAP2/ERF78</i>	Oela11G01890	DREB	144	16 269.44	9.12	23.47	72.57	-0.815
<i>OeAP2/ERF79</i>	Oela11G01969	AP2	643	70 971.44	6.37	47.21	58.41	-0.709
<i>OeAP2/ERF80</i>	Oela11G02513	ERF	278	31 286.36	6.55	65.44	55.50	-0.903
<i>OeAP2/ERF81</i>	Oela11G02547	AP2	344	38 730.84	7.68	49.07	61.57	-0.722
<i>OeAP2/ERF82</i>	Oela11G02578	ERF	221	24 973.06	8.62	52.73	62.76	-0.697
<i>OeAP2/ERF83</i>	Oela11G02627	ERF	190	20 994.81	9.16	60.48	79.68	-0.495
<i>OeAP2/ERF84</i>	Oela11G02713	DREB	204	22 622.28	6.52	56.10	67.50	-0.575
<i>OeAP2/ERF85</i>	Oela11G02804	AP2	513	57 865.86	6.50	49.77	55.17	-0.896
<i>OeAP2/ERF86</i>	Oela11G02838	ERF	383	42 498.06	4.85	33.10	56.08	-0.682
<i>OeAP2/ERF87</i>	Oela14G00058	ERF	216	23 510.29	8.88	56.23	57.45	-0.655
<i>OeAP2/ERF88</i>	Oela14G00558	ERF	228	24 910.01	8.63	44.50	74.43	-0.478
<i>OeAP2/ERF89</i>	Oela14G00584	DREB	432	48 857.78	5.54	56.77	49.93	-0.829
<i>OeAP2/ERF90</i>	Oela14G00706	ERF	199	22 112.78	8.70	60.40	55.03	-0.765
<i>OeAP2/ERF91</i>	Oela14G00782	ERF	304	34 125.33	6.02	51.69	73.19	-0.575
<i>OeAP2/ERF92</i>	Oela14G00867	AP2	546	59 110.61	7.31	42.94	51.70	-0.694
<i>OeAP2/ERF93</i>	Oela14G01071	ERF	189	20 791.27	8.46	62.56	74.29	-0.546
<i>OeAP2/ERF94</i>	Oela14G01203	AP2	444	49 835.93	6.11	55.22	51.69	-0.771
<i>OeAP2/ERF95</i>	Oela14G01668	AP2	446	49 259.34	8.78	47.36	61.55	-0.688
<i>OeAP2/ERF96</i>	Oela14G01676	DREB	285	32 166.80	5.93	42.24	64.77	-0.807
<i>OeAP2/ERF97</i>	Oela14G01840	ERF	411	46 045.43	4.95	56.48	67.64	-0.565
<i>OeAP2/ERF98</i>	Oela14G01957	DREB	289	30 787.34	4.93	61.60	59.62	-0.543
<i>OeAP2/ERF99</i>	Oela14G01958	DREB	222	24 483.38	5.45	59.15	56.44	-0.566
<i>OeAP2/ERF100</i>	Oela14G02184	ERF	227	24 423.31	9.24	56.59	62.47	-0.521
<i>OeAP2/ERF101</i>	Oela14G02380	DREB	151	17 091.97	8.93	58.03	58.34	-0.989
<i>OeAP2/ERF102</i>	Oela14G02511	AP2	543	60 713.25	6.75	58.41	60.24	-0.760
<i>OeAP2/ERF103</i>	Oela14G03022	ERF	377	41 635.63	4.58	48.07	70.69	-0.628
<i>OeAP2/ERF104</i>	Oela14G03043	RAV	357	39 775.85	9.13	37.18	68.26	-0.572
<i>OeAP2/ERF105</i>	Oela14G03338	ERF	438	47 745.87	6.80	78.46	53.95	-0.648
<i>OeAP2/ERF106</i>	Oela15G00117	ERF	443	48 313.38	6.60	75.22	49.84	-0.686
<i>OeAP2/ERF107</i>	Oela15G00382	RAV	357	39 702.74	9.24	33.76	64.73	-0.599
<i>OeAP2/ERF108</i>	Oela15G00402	ERF	381	42 180.34	4.53	47.52	71.94	-0.613
<i>OeAP2/ERF109</i>	Oela15G00565	DREB	216	24 282.73	6.52	40.47	51.99	-0.910
<i>OeAP2/ERF110</i>	Oela15G00806	ERF	244	27 493.05	7.69	38.76	66.35	-0.712
<i>OeAP2/ERF111</i>	Oela15G00864	ERF	334	36 765.68	5.62	63.49	59.13	-0.537
<i>OeAP2/ERF112</i>	Oela15G00983	DREB	100	11 410.16	9.99	27.12	72.3	-0.643
<i>OeAP2/ERF113</i>	Oela15G01093	ERF	128	14 538.19	6.76	49.62	60.31	-0.983

表 1 (续)

基因ID	编号	亚家族	氨基酸/aa	相对分子质量	等电点	不稳定系数	脂肪系数	总平均亲水性
<i>OeAP2/ERF114</i>	Oela15G01094	ERF	223	25 103.95	5.41	58.97	69.60	-0.674
<i>OeAP2/ERF115</i>	Oela15G01240	DREB	373	42 051.28	8.19	49.81	66.97	-0.680
<i>OeAP2/ERF116</i>	Oela15G01440	AP2	258	29 253.87	9.40	27.74	45.52	-1.245
<i>OeAP2/ERF117</i>	Oela15G01583	AP2	699	76 697.00	6.18	45.15	59.10	-0.732
<i>OeAP2/ERF118</i>	Oela15G01658	ERF	213	23 801.26	4.56	73.66	73.24	-0.614
<i>OeAP2/ERF119</i>	Oela15G01999	ERF	265	29 918.14	5.36	40.88	55.62	-0.774
<i>OeAP2/ERF120</i>	Oela15G02104	AP2	544	60 282.26	5.94	49.42	60.97	-0.719
<i>OeAP2/ERF121</i>	Oela18G00051	ERF	258	28 922.32	7.67	30.86	59.03	-0.683
<i>OeAP2/ERF122</i>	Oela18G00163	AP2	546	60 537.49	6.11	47.94	59.18	-0.728
<i>OeAP2/ERF123</i>	Oela18G00175	ERF	116	13 073.08	10.18	44.98	72.41	-0.828
<i>OeAP2/ERF124</i>	Oela18G00585	ERF	193	22 222.90	4.72	70.42	75.80	-0.532
<i>OeAP2/ERF125</i>	Oela18G00643	AP2	651	71 940.61	5.84	45.74	57.17	-0.769
<i>OeAP2/ERF126</i>	Oela18G01004	DREB	368	41 756.28	8.55	52.56	71.60	-0.591
<i>OeAP2/ERF127</i>	Oela18G01138	ERF	220	24 646.49	5.75	56.33	70.95	-0.705
<i>OeAP2/ERF128</i>	Oela18G01139	ERF	136	15 474.96	4.85	62.75	58.16	-0.968
<i>OeAP2/ERF129</i>	Oela18G01140	ERF	143	15 956.60	5.69	51.79	55.38	-0.908
<i>OeAP2/ERF130</i>	Oela18G01370	ERF	336	37 151.86	4.84	56.51	57.29	-0.584
<i>OeAP2/ERF131</i>	Oela18G01428	ERF	245	27 502.87	5.65	39.71	63.76	-0.759
<i>OeAP2/ERF132</i>	Oela18G01844	ERF	276	30 997.68	8.48	41.34	54.49	-0.717
<i>OeAP2/ERF133</i>	Oela18G01927	DREB	252	27 613.78	5.82	41.86	63.10	-0.700
<i>OeAP2/ERF134</i>	Oela19G00105	ERF	280	31 199.83	8.13	51.91	58.61	-0.619
<i>OeAP2/ERF135</i>	Oela19G00237	DREB	299	33 301.55	8.72	54.14	70.80	-0.564
<i>OeAP2/ERF136</i>	Oela19G00277	ERF	347	38 229.71	6.67	60.53	73.92	-0.494
<i>OeAP2/ERF137</i>	Oela19G00375	DREB	172	18 573.89	5.80	55.35	62.62	-0.421
<i>OeAP2/ERF138</i>	Oela19G00468	ERF	217	24 419.38	5.84	66.34	65.16	-0.557
<i>OeAP2/ERF139</i>	Oela19G00469	ERF	223	24 706.72	6.44	71.33	67.85	-0.592
<i>OeAP2/ERF140</i>	Oela19G00839	ERF	226	24 132.04	9.73	57.49	69.12	-0.395
<i>OeAP2/ERF141</i>	Oela19G01395	DREB	234	25 639.59	5.70	50.93	69.23	-0.489
<i>OeAP2/ERF142</i>	Oela19G01543	ERF	204	22 530.45	8.44	58.88	73.68	-0.544
<i>OeAP2/ERF143</i>	Oela19G01632	ERF	166	19 094.85	8.96	54.29	73.55	-0.589
<i>OeAP2/ERF144</i>	Oela22G00183	ERF	223	25 008.82	5.32	55.31	68.70	-0.632
<i>OeAP2/ERF145</i>	Oela22G00505	ERF	184	20 674.83	10.37	72.63	62.17	-0.597
<i>OeAP2/ERF146</i>	Oela22G00786	ERF	433	46 407.69	6.30	47.97	69.45	-0.506
<i>OeAP2/ERF147</i>	Oela22G00820	AP2	455	49 997.27	9.02	56.61	52.99	-0.755
<i>OeAP2/ERF148</i>	Oela22G01012	DREB	237	26 529.72	5.13	49.80	64.30	-0.608
<i>OeAP2/ERF149</i>	Oela22G01759	ERF	234	25 707.58	5.66	58.71	68.93	-0.489
<i>OeAP2/ERF150</i>	Oela22G02277	DREB	259	28 013.01	5.03	57.27	65.56	-0.447
<i>OeAP2/ERF151</i>	Oela24G00092	DREB	147	16 500.82	9.17	32.45	69.05	-0.569
<i>OeAP2/ERF152</i>	Oela24G00118	DREB	298	33 201.90	6.46	52.45	73.36	-0.615
<i>OeAP2/ERF153</i>	Oela24G00137	ERF	337	37 176.26	4.98	42.85	64.24	-0.552
<i>OeAP2/ERF154</i>	Oela24G00156	ERF	294	33 177.05	5.64	57.73	68.74	-0.651
<i>OeAP2/ERF155</i>	Oela24G00163	DREB	249	27 289.14	5.82	52.00	63.61	-0.672
<i>OeAP2/ERF156</i>	Oela24G00353	AP2	216	24 191.32	6.65	61.21	83.15	-0.404
<i>OeAP2/ERF157</i>	Oela24G00471	ERF	166	18 208.69	11.22	56.91	68.37	-0.509
<i>OeAP2/ERF158</i>	Oela24G00524	ERF	183	20 175.48	8.89	41.80	63.06	-0.720
<i>OeAP2/ERF159</i>	Oela24G00548	ERF	227	24 544.24	8.95	45.60	63.26	-0.586
<i>OeAP2/ERF160</i>	Oela24G00549	ERF	160	17 453.74	9.90	62.21	70.19	-0.502
<i>OeAP2/ERF161</i>	Oela24G01566	AP2	499	55 375.67	6.62	56.28	66.67	-0.629
<i>OeAP2/ERF162</i>	Oela24G01573	AP2	445	49 395.96	8.11	54.86	67.51	-0.678
<i>OeAP2/ERF163</i>	Oela24G01859	DREB	318	34 394.71	9.38	47.77	51.01	-0.721
<i>OeAP2/ERF164</i>	Oela24G01875	DREB	337	37 187.34	5.51	34.24	66.56	-0.803
<i>OeAP2/ERF165</i>	Oela24G01937	DREB	216	23 698.83	5.06	47.71	46.57	-0.735
<i>OeAP2/ERF166</i>	Oela24G02109	DREB	244	26 464.22	5.20	55.75	59.67	-0.573
<i>OeAP2/ERF167</i>	Oela24G02351	DREB	439	49 531.52	4.82	58.46	76.38	-0.551

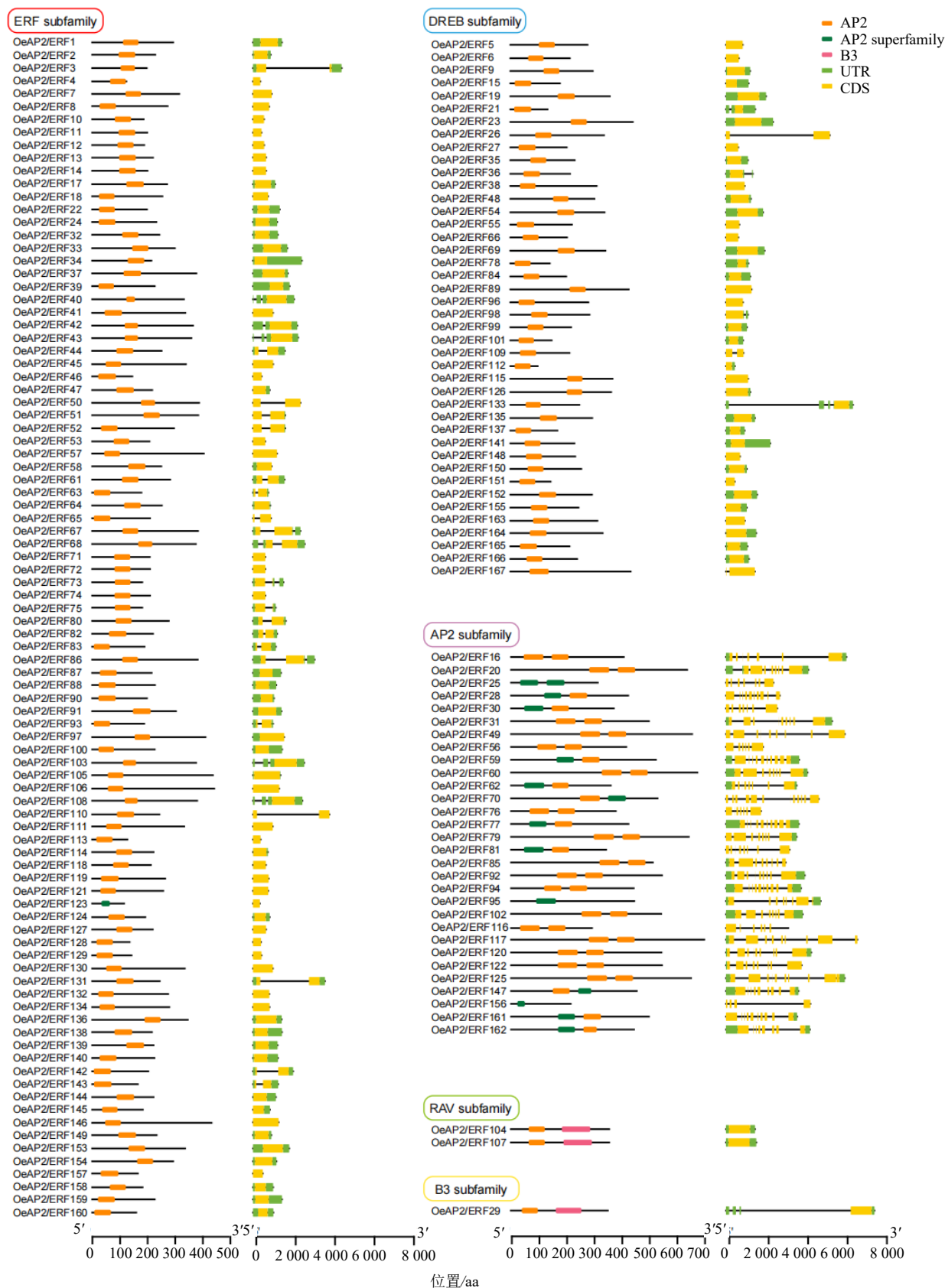


图 3 *OeAP2/ERFs* 家族基因结构及结构域分析

Fig. 3 Analysis of gene structure and domain of *OeAP2/ERFs*

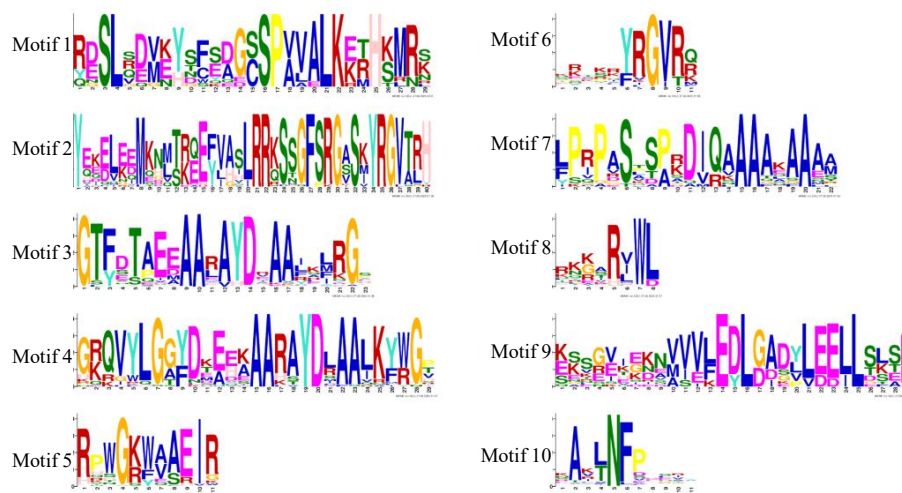


图 4 *OeAP2/ERFs* 家族基因 Motif 分析

Fig. 4 Motif analysis of *OeAP2/ERFs*

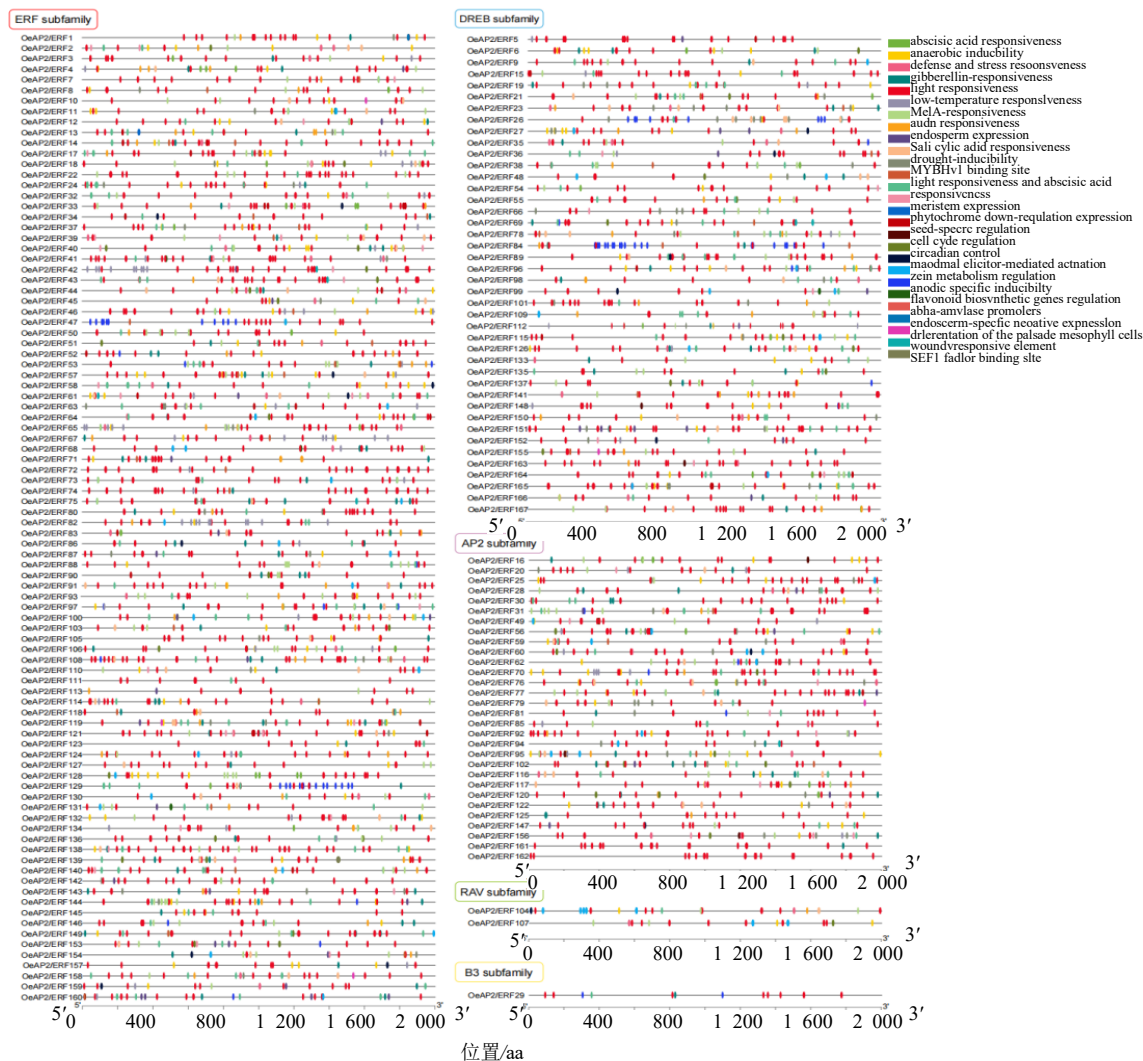


图 5 *OeAP2/ERFs* 家族基因启动子顺式作用元件分析

Fig. 5 Analysis of cis-acting elements in promoters of *OeAP2/ERFs*

表 2 *OeAP2/ERFs* 家族基因启动子顺式作用元件分析
Table 2 Analysis of cis-acting elements in promoters of *OeAP2/ERFs*

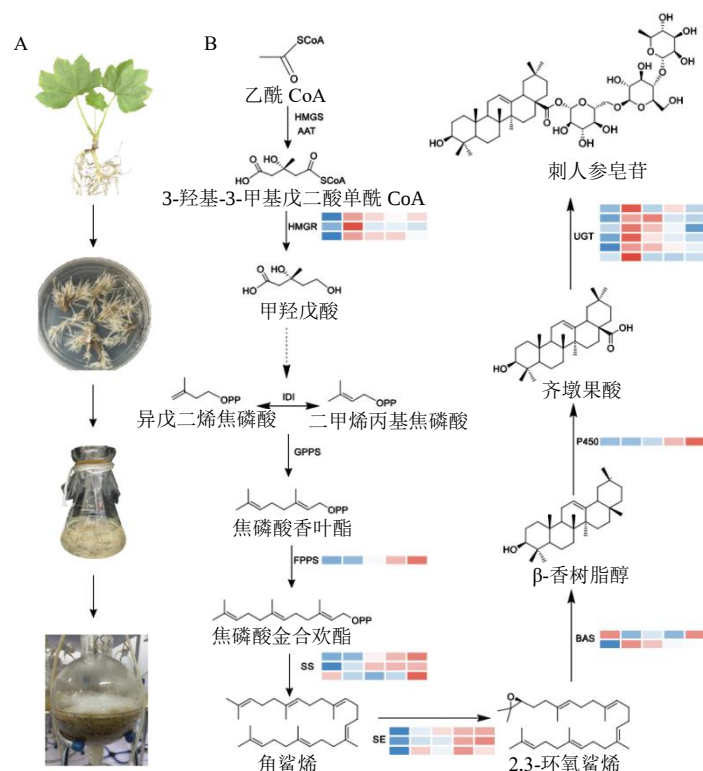
启动子顺式作用元件名称	数量	占比/%	包含该元件的基因数目
光响应性元件	1 792	51.01	167
光响应性和脱落酸响应性元件	240	6.83	117
茉莉酸甲酯响应性元件	215	6.12	112
厌氧诱导性元件	197	5.61	109
赤霉素响应性元件	144	4.10	98
生长素响应性元件	113	3.22	90
干旱诱导性元件	104	2.96	67
低温响应性元件	95	2.70	53
水杨酸响应性元件	87	2.48	64
缺氧特异性诱导性元件	76	2.16	23
防御与胁迫响应性元件	65	1.85	52
玉米醇溶蛋白代谢调控元件	55	1.57	44
分生组织表达元件	49	1.39	40
脱落酸响应性元件	48	1.37	37
胚乳表达元件	47	1.34	38
MYBHv1 结合位点元件	45	1.28	39
昼夜节律调控元件	44	1.25	36
种子特异性调控元件	37	1.05	24
最大激发子介导的激活（2 个拷贝）元件	17	0.48	17
栅栏叶肉细胞的分化元件	12	0.34	11
类黄酮生物合成基因的调控元件	11	0.31	9
细胞周期调控元件	8	0.23	8
创伤响应元件元件	8	0.23	7
胚乳特异性负表达元件	1	0.03	1
光敏色素下调表达元件	1	0.03	1
SEF1 因子结合位点元件	1	0.03	1
α -淀粉酶启动子元件	1	0.03	1

AP2/ERF 家族成员很可能通过与多类型顺式元件的协同作用,参与光信号整合与激素介导的逆境响应,并在生长发育调控中扮演重要角色,从而促进植株对外界环境刺激的适应与自身生理代谢的精细调节。

3.6 MeJA 诱导刺人参不定根中 *AP2/ERF* 基因表达模式分析

刺人参的主要活性成分为三萜皂苷。为阐明茉莉酸甲酯（methyl jasmonate, MeJA）对刺人参不定根中三萜皂苷生物合成及 *OeAP2/ERF* 家族基因转录调控的影响,本研究以 75 $\mu\text{mol/L}$ MeJA 分别处理 0、3、6、9、12 h 的不定根材料开展转录组测序。结果显示,三萜皂苷合成途径的多类催化酶基因在 MeJA 处理后整体显著上调(图 6),

表明 MeJA 能够促进相关代谢网络的转录激活,从而有利于三萜皂苷的积累。进一步以 $\text{FPKM} > 5$ 为阈值筛选 *OeAP2/ERF* 家族表达基因为研究对象,结合系统发育关系,对其在不同诱导时长及两年生植株不同组织中的转录特征进行比较分析(图 7)。结果表明,在 MeJA 诱导下,有 32 个 *OeAP2/ERF* 成员呈诱导型上调表达,其中 *OeAP2/ERF4*、*OeAP2/ERF48*、*OeAP2/ERF131* 和 *OeAP2/ERF143* 在根部保持较高表达水平;此外,有 9 个 *OeAP2/ERF* 成员呈下调表达趋势。以上结果表明,*OeAP2/ERF* 家族可能参与 MeJA 介导的刺人参不定根代谢途径与三萜皂苷生物合成调控。



A-刺人参不定根的培养和诱导; B-刺人参三萜皂苷合成基因的合成通路及在 $75 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MeJA 处理下的表达模式分析。
A-Induction and cultivation of adventitious roots from *Oplopanax elatus*; B-Biosynthetic pathway of triterpenoid saponin biosynthesis in *Oplopanax elatus* and expression profiles of the corresponding genes under $75 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MeJA treatment.

图 6 刺人参三萜皂苷合成基因 MeJA 处理下的表达模式分析

Fig. 6 Analysis of expression patterns of triterpenoid saponin synthesis genes in *Oplopanax elatus* under MeJA treatment

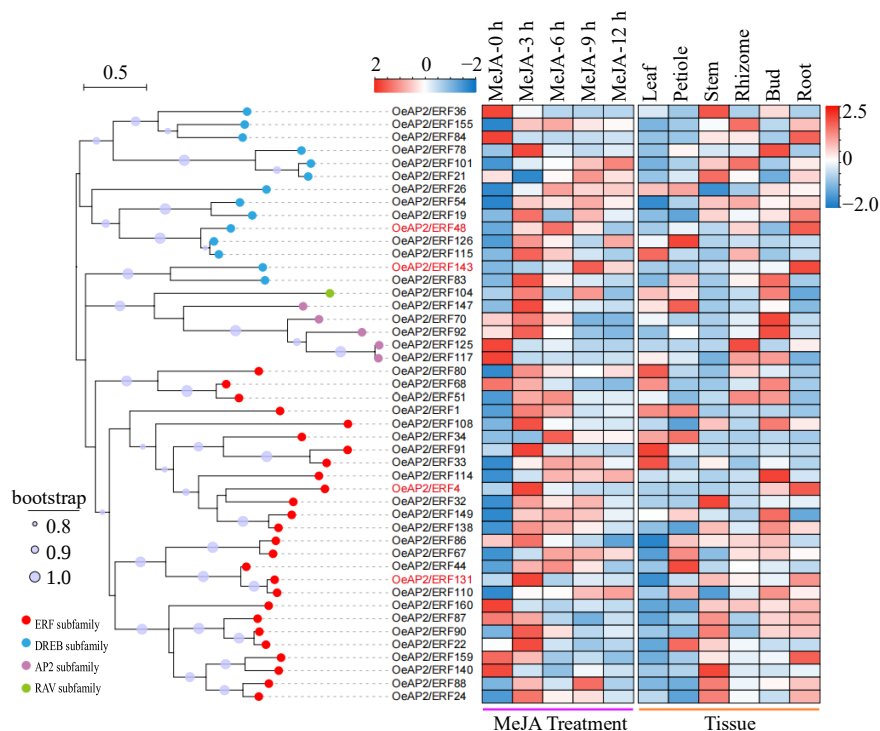


图 7 *OeAP2/ERFs* 家族基因在 MeJA 处理下的表达模式分析

Fig. 7 Analysis of expression patterns of *OeAP2/ERFs* under MeJA treatment

4 讨论

本研究系统解析了刺人参 AP2/ERF 超家族转录因子的序列组成、结构特征与启动子顺式作用元件构成,并分析了该基因家族在 MeJA 诱导下的组培不定根中的表达特征。结果表明,AP2/ERF 家族呈现与模式植物一致的结构域分布与功能分群,启动子显著富集光与激素相关元件;在外源施加 75 $\mu\text{mol/L}$ MeJA 的 0~12 h 时序诱导过程中,三萜皂苷合成关键酶基因与 32 个 *OeAP2/ERF* 成员协同上调;其中 *OeAP2/ERF4*、*OeAP2/ERF48*、*OeAP2/ERF131*、*OeAP2/ERF143* 在根部高表达,提示其为刺人参三萜皂苷生物合成的关键候选调控因子。

从家族组成与结构保守性出发,刺人参 *OeAP2/ERF* 的亚族划分(ERF/DREB: 单 AP2 域; AP2: 双 AP2 域; RAV: AP2+B3)与拟南芥和水稻的既定系统发育框架高度一致^[16,20],提示该家族在被子植物中受到持续而稳固的进化约束。同时,个别成员在结构域层面的细微变异为功能分化提供了潜在的结构基础。上述结果与 Licausi 等^[20]关于“保守骨架与功能多样化并存”的论述相吻合。*OeAP2/ERF* 家族基因启动子区的光、ABA 与 JA 响应元件富集,解释了我们在 MeJA 处理后观察到的基因转录激活,并与 JA 核心通路“COI1-JAZ-MYC2”级联释放转录因子活性、进而驱动 ERF/DREB 二级调控的模型一致^[21]。

ERF 类转录因子在植物次生代谢中充当“信号-通路”的关键枢纽。其通过识别 GCC-box 等典型顺式作用元件并与 JA/ET 通路的核心转录模块(如 COI1-JAZ-MYC2 级联)发生层级耦合,将外源或内源信号快速转换为代谢通路基因的协同激活,从而实现萜类、生物碱、苯丙素等专一代谢网络的转录重编程^[22-24]。跨物种证据显示,ERF 簇可直接驱动通路限速酶与修饰酶表达:烟草 ERF189 簇调控烟碱生物合成^[25],丹参 SmERF1L1/SmERF128 上调二萜及酚酸通路^[26-27],而人参 PgERF 成员与三萜皂苷通路呈正相关^[28]。结合本研究结果,*OeAP2/ERF4*、*OeAP2/ERF48*、*OeAP2/ERF131*、*OeAP2/ERF143* 在根部的高表达与 MeJA 诱导的同向上调,符合“JA→ERF→三萜皂苷途径”信号转导组织的组织特异性实现方式,提示其在刺人参三萜皂苷生物合成中具有枢纽地位。

本研究对刺人参 AP2/ERF 超家族进行了系统注释及生物信息学分析,并建立其 MeJA 响应表达

图谱,该体系为挖掘并鉴定调控刺人参三萜皂苷生物合成通路的关键转录因子奠定了坚实基础。进一步,结合不定根的遗传转化/基因编辑与代谢工程策略(如目标启动子顺式作用元件精准编辑、多基因模块化表达与通量平衡),有望持续提升刺人参参与相关药用植物三萜皂苷的合成效率与谱系可控性,最终实现三萜皂苷的稳定、高效、规模化生产。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

- [1] 吉林省中医中药研究所. 长白山植物药志 [M]. 长春: 吉林人民出版社, 1982: 56.
- [2] 李婉莹, 张楠淇, 王英平. 濒危药用植物刺人参研究进展 [J]. 东北农业科学, 2021, 46(6): 123-128.
- [3] 傅立国. 中国植物红皮书 (第一册) 稀有濒危植物 [M]. 北京: 科学出版社, 1991: 58.
- [4] 孟晓伟, 付爱华, 刘兵, 等. GC-MS 法研究东北刺人参挥发油抗真菌活性成分 [J]. 中国实验方剂学杂志, 2012, 18(21): 136-138.
- [5] 李贺. 刺人参不定根提取物抗氧化及抗炎特性的研究 [D]. 延吉: 延边大学, 2018.
- [6] 胡彦武. 刺人参茎叶提取物对环磷酰胺致免疫抑制小鼠免疫功能的影响 [J]. 中国实验方剂学杂志, 2011, 17(7): 156-158.
- [7] 王红坤, 颜岳衡, 何金铭, 等. 刺人参总皂苷提取工艺的优化及睡眠-觉醒节律调节作用研究 [J]. 食品安全质量检测学报, 2023, 14(5): 283-291.
- [8] 杨洪飞, 闵清. 三萜类化合物的药理作用研究进展 [J]. 湖北科技学院学报: 医学版, 2023, 37(1): 67-69.
- [9] Li D X, Luo Z B, Zhu J, et al. Ginsenoside F2-mediated intestinal microbiota and its metabolite propionic acid positively impact the gut-skin axis in atopic dermatitis mice [J]. *J Agric Food Chem*, 2024, 72(1): 339-350.
- [10] Liu X Y, Li J J, Huang Q Q, et al. Ginsenoside Rh2 shifts tumor metabolism from aerobic glycolysis to oxidative phosphorylation through regulating the HIF1- α /PDK4 axis in non-small cell lung cancer [J]. *Mol Med*, 2024, 30(1): 56.
- [11] Han S R, Zhang X Y, Li Z W, et al. A ginsenoside G-Rg3 PEGylated long-circulating liposome for hyperglycemia and insulin resistance therapy in streptozotocin-induced type 2 diabetes mice [J]. *Eur J Pharm Biopharm*, 2024, 201: 114350.
- [12] 万嘉欣, 张文松, 贺新平, 等. 不同时期连翘花叶总三萜含量及抗氧化分析 [J]. 农村经济与科技, 2024, 35(15): 25-27.
- [13] Hou M Q, Wang R F, Zhao S J, et al. Ginsenosides in

- Panax* genus and their biosynthesis [J]. *Acta Pharm Sin B*, 2021, 11(7): 1813-1834.
- [14] 李传旺, 张贺, 饶攀, 等. 植物五环三萜类化合物生物合成途径研究进展 [J]. *中草药*, 2021, 52(11): 3436-3452.
- [15] Jiang T, Zhang Y, Zuo G G, *et al.* Transcription factor PgNAC72 activates Dammareniol Synthase expression to promote ginseng saponin biosynthesis [J]. *Plant Physiol*, 2024, 195(4): 2952-2969.
- [16] Nakano T, Suzuki K, Fujimura T, *et al.* Genome-wide analysis of the ERF gene family in *Arabidopsis* and rice [J]. *Plant Physiol*, 2006, 140(2): 411-432.
- [17] Deng B, Huang Z J, Ge F, *et al.* An AP2/ERF family transcription factor PnERF1 raised the biosynthesis of saponins in *Panax notoginseng* [J]. *J Plant Growth Regul*, 2017, 36(3): 691-701.
- [18] Huang Q, Sun M H, Yuan T P, *et al.* The AP2/ERF transcription factor SmERF1L1 regulates the biosynthesis of tanshinones and phenolic acids in *Salvia miltiorrhiza* [J]. *Food Chem*, 2019, 274: 368-375.
- [19] Shoji T, Moriyama K, Sierro N, *et al.* Natural and induced variations in transcriptional regulator genes result in low-nicotine phenotypes in tobacco [J]. *Plant J*, 2022, 111(6): 1768-1779.
- [20] Licausi F, Ohme-Takagi M, Perata P. APETALA2/Ethylene Responsive Factor (AP2/ERF) transcription factors: Mediators of stress responses and developmental programs [J]. *New Phytol*, 2013, 199(3): 639-649.
- [21] Chini A, Boter M, Solano R. Plant oxylipins: COI1/JAZs/MYC₂ as the core jasmonic acid-signalling module [J]. *FEBS J*, 2009, 276(17): 4682-4692.
- [22] Chini A, Fonseca S, Fernández G, *et al.* The JAZ family of repressors is the missing link in jasmonate signalling [J]. *Nature*, 2007, 448(7154): 666-671.
- [23] Wasternack C, Hause B. Jasmonates: Biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. An update to the 2007 review in *Annals of Botany* [J]. *Ann Bot*, 2013, 111(6): 1021-1058.
- [24] Du M M, Zhao J H, Tzeng D T W, *et al.* MYC₂ orchestrates a hierarchical transcriptional cascade that regulates jasmonate-mediated plant immunity in tomato [J]. *Plant Cell*, 2017, 29(8): 1883-1906.
- [25] Shoji T, Kajikawa M, Hashimoto T. Clustered transcription factor genes regulate nicotine biosynthesis in tobacco [J]. *Plant Cell*, 2010, 22(10): 3390-3409.
- [26] Huang Q, Sun M H, Yuan T P, *et al.* The AP2/ERF transcription factor SmERF1L1 regulates the biosynthesis of tanshinones and phenolic acids in *Salvia miltiorrhiza* [J]. *Food Chem*, 2019, 274: 368-375.
- [27] Zhang Y, Ji A J, Xu Z C, *et al.* The AP2/ERF transcription factor SmERF128 positively regulates diterpenoid biosynthesis in *Salvia miltiorrhiza* [J]. *Plant Mol Biol*, 2019, 100(1/2): 83-93.
- [28] Cao H Z, Nuruzzaman M, Xiu H, *et al.* Transcriptome analysis of methyl jasmonate-elicited *Panax ginseng* adventitious roots to discover putative ginsenoside biosynthesis and transport genes [J]. *Int J Mol Sci*, 2015, 16(2): 3035-3057.

[责任编辑 时圣明]