

人参不定根皂苷生物合成分子调控与培养策略研究进展

张 慧, 吕新芳*

山东大学海洋学院, 山东 威海 264200

摘要: 人参 *Panax ginseng* 是一种兼具药用和食用价值的珍贵中药材, 其主要活性成分为人参皂苷。受限于野生资源匮乏、市场需求旺盛及传统栽培模式的局限, 构建高效可控的体外培养体系已成为研究热点。结合近年来的多组学研究成果, 综述了人参皂苷的生物合成通路及其关键酶基因的表达调控机制, 系统探讨了人参不定根培养的优势及其在次生代谢产物生产中的应用潜力, 重点分析了培养基优化、诱导策略和环境因子对人参皂苷生产的影响。未来研究应进一步揭示皂苷生物合成中的后修饰步骤, 整合多组学数据构建动态代谢模型, 并优化绿色诱导策略, 以加速人参不定根培养技术向规模化、工业化生产的转化。

关键词: 人参不定根; 人参皂苷; 人参皂苷合成通路; 多组学分析; 培养条件

中图分类号: R283 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2026)05-1971-11

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2026.05.032

Advances in molecular regulation and cultivation strategies of ginsenoside biosynthesis in *Panax ginseng* adventitious roots

ZHANG Hui, LYU Xinfang

Marine college, Shandong University, Weihai 264200, China

Abstract: *Panax ginseng* is a valuable traditional Chinese medicinal herb with both therapeutic and nutritional properties, and ginsenosides are its principal active components. Due to the limited availability of wild resources, increasing market demand, and constraints of conventional cultivation methods, the development of an efficient and controllable *in vitro* culture system has become a major research focus. Based on recent multi-omics studies, this review summarizes the biosynthetic pathways of ginsenosides and the regulatory mechanisms of their key enzyme genes. It systematically discusses the advantages of adventitious root culture and its potential applications in the production of secondary metabolites, with particular emphasis on the effects of medium optimization, elicitor strategies, and environmental factors on ginsenoside production. Future studies should aim to uncover the post-modification steps in ginsenoside biosynthesis, integrate multi-omics data to construct dynamic metabolic models, and refine eco-friendly elicitation strategies to facilitate the industrial-scale application of adventitious root culture technology in *P. ginseng* production.

Key words: *Panax ginseng* C. A. Meyer; adventitious root; ginsenoside; ginsenoside synthesis pathway; multi-omics analysis; culture conditions

人参 *Panax ginseng* C. A. Meyer 为五加科 (Araliaceae) 多年生草本植物, 始载于《神农本草经》。经过千年的药用与发展, 其根部被认为是主要的药用部位, 因功效显著, 被誉为“百草之王”。药理研究表明, 人参皂苷是人参的主要活性成分, 具有调节血压、神经保护、免疫调节等药理作用, 同时在抗肿瘤和抗衰老方面也表现出显著活性^[1-2]。

截至 2021 年, 我国人参年产量为 69 850 t, 年

需求量高达 70 031.9 t^[1]。由于市场需求巨大, 人参生境遭到严重破坏, 供应几乎完全依赖于人工栽培, 而人工种植周期长、劳动强度大, 难以满足持续增长的市场需求^[3]。近年来, 体外培养技术在人参次生代谢产物高效生产方面取得了显著进展, 研究主要集中于不定根、细胞悬浮培养和毛状根等体系^[4]。其中, 细胞悬浮培养具有生长周期短、增殖快等优点, 但其培养体系尚不完善, 次生代谢产物

收稿日期: 2025-10-31

作者简介: 张 慧, 女, 硕士研究生, 研究方向为分子生物学。E-mail: 2998231375@qq.com

*通信作者: 吕新芳, 博士, 副教授, 从事植物生理生态学研究。E-mail: lvxinfang@hotmail.com

积累效率较低^[5], 易受代谢废物积累的影响。毛状根体系在代谢产物合成方面表现优越, 但其诱导过程依赖农杆菌介导转化, 存在基因组不稳定及外源基因插入等潜在隐患^[6]。相比之下, 不定根培养具有诱导过程简便、无需遗传转化、性状稳定和培养周期短等优势^[7-9], 对提升产品质量一致性与实现人参资源可持续利用具有重要意义。研究表明, 愈伤组织培养物和毛状根培养物中人参皂苷总含量低于天然根, 而不定根培养物的人参皂苷含量显著高于天然主根, 基本达到天然须根的水平^[10]。因此, 不定根培养在人参次生代谢产物的生产中具有广阔的应用前景, 有望通过优化培养条件和生物技术手段提高产量。

尽管近年来关于人参不定根的研究不断增加, 但目前缺乏对该领域研究热点与发展趋势的系统梳理。为进一步明确该领域的研究重点与发展脉络, 本研究基于 CNKI 与 Web of Science 数据库, 选取“人参不定根”“人参组织培养”等关键词, 采用 VOSViewer1.6.20 软件对近 15 年来相关文献进行了共现性可视化分析(图 1)。结果显示, 人参不定根研究主要分为 3 个相互关联的模块: 蓝色模块以“ginsenoside biosynthesis”(皂苷生物合成)、

“elicitation”(诱导)、“methyl jasmonate”(茉莉酸甲酯)为核心, 聚焦于皂苷生物合成通路, 重点研究如何通过化学与生物诱导策略激活并提升人参皂苷等目标次生代谢产物的合成与积累。绿色模块该类别以“transcriptome”(转录组)、“metabolomics”(代谢组学)、“gene expression”(基因表达)及“transcription factor”(转录因子)为技术核心, 聚焦于不定根皂苷合成的分子调控机制, 揭示人参不定根的代谢特征与调控网络, 为代谢工程提供靶点。红色模块主要包括该类别以“adventitious root culture”(不定根培养)、“bioreactor”(生物反应器)、“scale-up process”(放大工艺)为核心, 关联“sucrose”(蔗糖)、“auxin”(生长素)等工艺优化关键词, 致力于通过工艺改进实现不定根生物量的高效积累, 是产业化的应用基础。三者共同构成了当前人参不定根研究的主要框架, 既体现了对皂苷生物合成的深入关注, 也为培养条件优化与多组学研究提供了理论支撑。因此, 本文围绕人参皂苷生物合成通路、不定根皂苷合成的分子调控机制及组培体系优化 3 个方面展开系统综述, 为人参不定根的深入研究与应用提供参考。

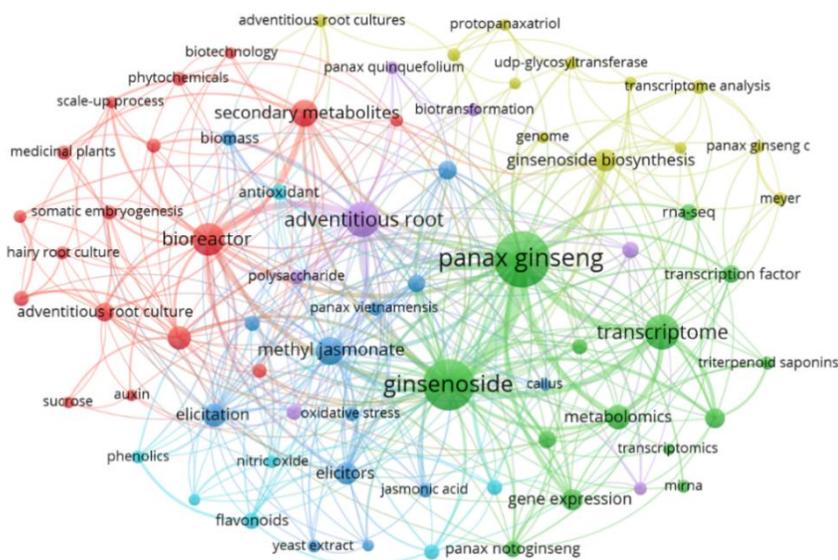


图 1 当前人参不定根研究的聚类图

Fig. 1 Cluster diagram of current *P. ginseng* adventitious roots research

1 人参皂苷生物合成通路

人参皂苷是一类由皂苷苷元与 1 个或多个糖基结合形成的三萜化合物, 是评估人参产品质量和类别的重要标志物。目前已从人参中分离鉴定出数百种皂苷单体^[11], 主要分为达玛烷型、齐墩果烷型和奥克梯隆型 3 类。其中, 达玛烷型含量最高, 可进一步分

为原人参二醇皂苷(protopanaxadiol-type ginsenosides, PPD)和原人参三醇皂苷(protopanaxatriol-type ginsenosides, PPT)。PPD 型人参皂苷主要包括人参皂苷 Rb₁、Rb₂、Rc、Rd、Rg₃ 和 F₂ 等; PPT 型人参皂苷主要包括人参皂苷 Re、Rg₁、Rf 和 Rg₂ 等^[11]。人参皂苷积累模式在不同人参物种中存在显著差异, 如人

参皂苷 Rf 是亚洲人参的特有成分,而人参皂苷 F₁₁ 仅存在于西洋参中^[12],人参皂苷 Rg₁/人参皂苷 Rb₁ 和人参皂苷 Rb₂/人参皂苷 Rb₁ 均<0.4 的一般为西洋参^[13]。

随着组学技术的发展,人参皂苷合成通路及其关键酶基因已被系统地解析。通常认为其合成途径分 3 个阶段^[2]: (1) 异戊烯基二磷酸 (isopentenyl diphosphate, IPP) 和二甲基烯丙基二磷酸 (dimethylallyl diphosphate, DMAPP) 的形成; (2) 2,3-氧化角鲨烯中间前体的形成; (3) 氧化角鲨烯环化、氧化及羟基化生成人参皂苷。

1.1 IPP 和 DMAPP 的生物合成

在人参中,IPP 及其异构体 DMAPP 通过甲羟戊酸途径和甲基赤藓糖醇磷酸 (methylerythritol phosphate, MEP) 途径合成,二者共同作为异戊二烯类化合物的通用前体。研究表明,甲羟戊酸途径是一种古老且保守的代谢途径,广泛存在于除部分古生菌外的真核生物中^[14]。在某些原核生物(如链霉菌)中,MEP 和甲羟戊酸途径在细胞内可依次参与类异戊二烯化合物的合成,而在植物中,这 2 条途径被分隔独立运行^[15]。其中甲羟戊酸途径定位于细胞质,而 MEP 途径发生于叶绿体,因此 MEP 通路的表达易受光照或光敏色素信号的诱导调控^[16]。

甲羟戊酸途径合成过程如下: 2 分子乙酰辅酶 A (acetyl-CoA) 在乙酰辅酶 A 酰基转移酶 (acetoacetyl-CoA thiolase, AACT) 催化下缩合生成乙酰乙酰辅酶 A (acetoacetyl-CoA), 随后由羟甲基戊二酰辅酶 A 合酶 (hydroxymethylglutaryl-CoA synthase, HMGS) 催化生成 3-羟基-3-甲基戊二酰辅酶 A (3-hydroxy-3-methylglutaryl-CoA, HMG-CoA), 此反应需要 Fe²⁺ 和质体醌协同完成^[17]。接着,在还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸 (nicotinamide adenine dinucleotide phosphate, NADPH) 的参与下,羟甲基戊二酰辅酶 A 还原酶 (3-hydroxy-3-methylglutaryl-CoA reductase, HMGR) 催化生成甲羟戊酸, HMGR 被认为是该通路的限速酶,也是代谢调控的关键靶点^[18]。研究表明,使用特异性抑制剂阻断 HMGR 活性可显著降低人参不定根中皂苷含量,而 PgHMGR1 的过表达则可促进皂苷合成^[11]。随后,甲羟戊酸在甲羟戊酸激酶 (mevalonate kinase, MVK)、磷酸甲羟戊酸激酶 (phosphomevalonate kinase, PMK) 和甲羟戊酸焦磷酸脱羧酶 (mevalonate diphosphate decarboxylase, MVD) 的依次催化下生成 IPP^[14]。

MEP 途径是一条补充通路,其反应起始于丙酮

酸与 3-磷酸甘油醛 (glyceraldehyde-3-phosphate, G3P) 在 1-脱氧木酮糖-5-磷酸合成酶 (1-deoxy-D-xylulose-5-phosphate synthase, DXS) 催化下生成 1-脱氧-D-木酮糖-5-磷酸 (1-deoxy-D-xylulose-5-phosphate, DXP), DXS 是该途径的关键限速酶^[14]。随后在还原异构酶 (1-deoxy-D-xylulose-5-phosphate reductoisomerase, DXR) 作用下生成 MEP, 并经一系列酶促反应转化为 DMAPP^[14]。异戊烯基二磷酸异构酶 (isopentenyl diphosphate isomerase, IDI) 可催化 IPP 与 DMAPP 的可逆转化,为后续三萜骨架合成提供底物。

1.2 IPP 和 DMAPP 转化为 2,3-氧化角鲨烯

人参皂苷合成通路的中游阶段是三萜碳环骨架的形成,其核心中间体系为 2,3-氧化角鲨烯,同时也是甾醇和三萜类化合物的共同前体。合成路径如下^[2]: IPP 和 DMAPP 在一系列酶催化下生成法尼基焦磷酸 (farnesyl pyrophosphate, FPP), 最终在鲨烯合成酶 (squalene synthase, SS) 和鲨烯环氧酶 (squalene epoxidase, SE) 的作用下进一步转变为 2,3-氧化角鲨烯。

1.3 氧化鲨烯的环化及环上复杂官能团的修饰

2,3-氧化角鲨烯在氧化角鲨烯环化酶 (oxidosqualene cyclases, OSCs) 的催化下转化为不同的前体化合物,这一过程是甾醇和三萜类物质生物合成的分支点。OSCs 家族的代表性成员包括 β-香树脂合酶 (β-amyrin synthase, β-AS)、环阿屯醇合酶 (cycloartenol synthase, CAS) 和达玛烷合酶 (dammareniol synthase, DS)。其中, CAS 催化 2,3-氧化角鲨烯生成环阿屯醇,为植物甾醇的生物合成提供前体; β-AS 和 DS 分别催化形成 β-香树脂醇 (β-amyrin) 和达玛烯二醇-II (dammareniol-II), 分别作为齐墩果烷型和达玛烷型人参皂苷的核心骨架结构^[9]。在此基础上,三萜骨架还需经历一系列由细胞色素 P450 酶 (cytochrome P450s, CYP450s) 介导的氧化与羟基化修饰及尿苷二磷酸糖基转移酶 (UDP-glycosyltransferases, UGTs) 催化的糖基化修饰,最终形成结构多样、具有多种药理活性的人参皂苷单体 (图 2)。

2 人参不定根中人参皂苷生物合成的分子调控机制

2.1 人参皂苷生物合成关键基因的表达调控

转录组测序技术为揭示人参皂苷生物合成途径提供了重要的基因资源^[20],现已成为重建整个转录组结构与分析基因表达的核心工具^[21]。

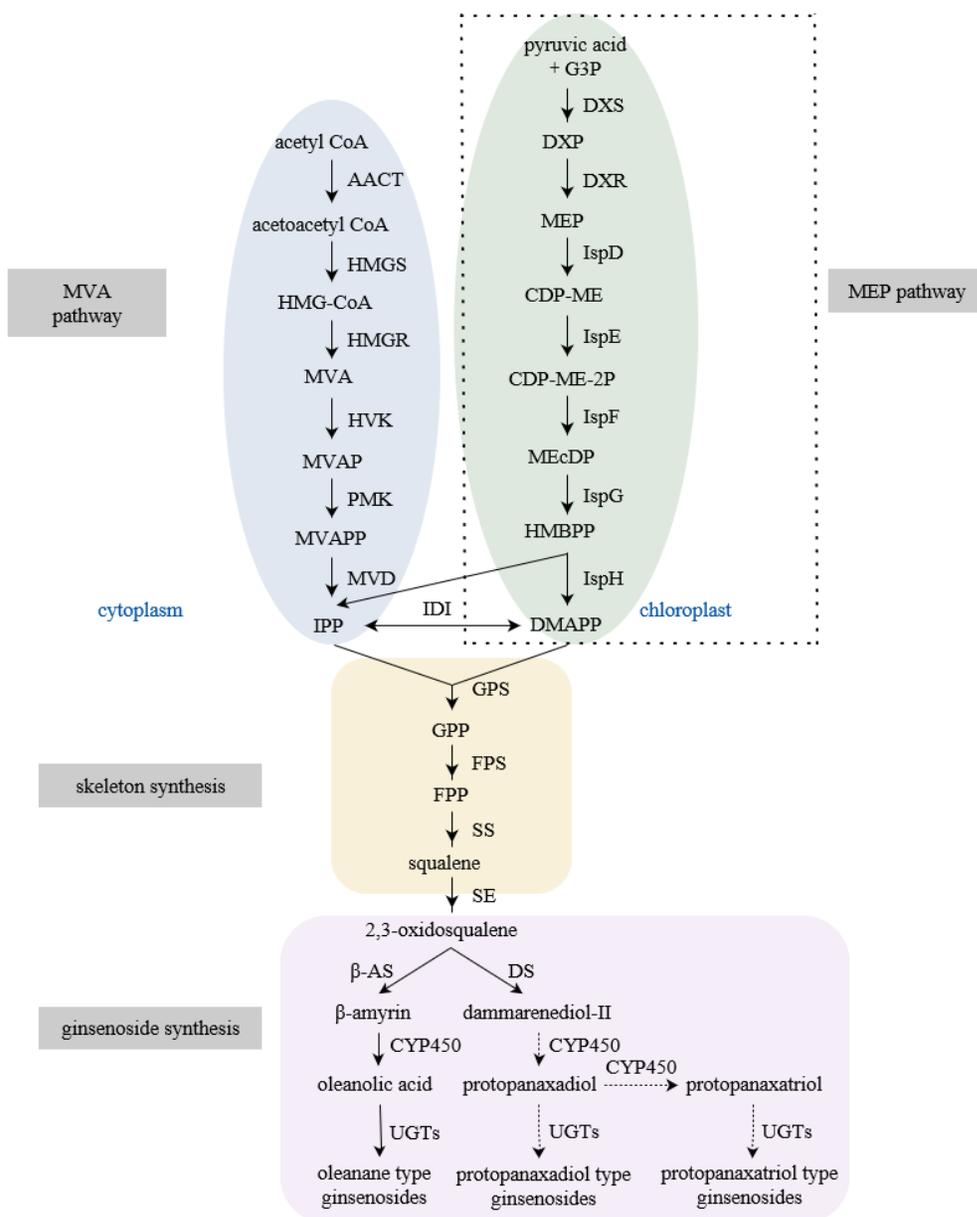


图2 人参皂苷化合物生物合成途径
Fig. 2 Biosynthetic pathway of ginsenosides

Jayakodi 等^[22]发现人参不定根的转录本可能较正常根更为广泛, 该研究比较了2个品种不定根的基因表达, 发现其表达模式高度相似, 高表达基因主要涉及应激响应和蛋白质代谢过程, 并鉴定出21个与UGTs蛋白相关的转录本, 其中3个与已知的三萜皂苷合成基因密切相关^[22]。UGTs在人参皂苷生物合成的末端阶段催化糖基转移, 对皂苷的结构多样性、生物活性与稳定性具有关键作用^[14]。后续研究进一步拓展了对UGTs家族的认识, Bin 等^[23]通过多组学整合分析鉴定出11个参与PPD型人参皂苷生物合成的候选UGTs, 其中8个为首次报道。

这些发现系统揭示了皂苷生物合成下游途径的糖基化修饰调控机制。

除组织特异性外, 皂苷合成还受到发育阶段特异性的精细调控。Jayakodi 等^[24]对不同发育阶段的人参根转录组进行了分析, 发现皂苷生物合成上游通路中的关键酶基因(如编码MEP和甲羟戊酸途径的基因)在1年生根中高表达, 而下游基因如SE、β-AS和原人参三醇合成酶(protopanaxatriol synthase, PPTS)在6年生根中显著上调, 说明皂苷合成存在发育阶段特异性的精细调控机制, 即上游骨架合成与下游修饰反应在不同发育阶段被差

异性激活。

2.2 代谢通路调控机制的多组学解析

随着组学技术的发展,整合转录组与代谢组的联合分析策略已成为解析植物代谢网络的有力工具。近年来,该策略已在多个人参属物种中取得了重要进展,Koo等^[25]通过多组学整合对比了人参、西洋参、越南人参、三七,发现在皂苷生物合成通路中关键酶基因(如 *OSCs*、*CYP450s*、*UGTs*)的表达水平与特定皂苷的积累趋势显著相关,揭示了皂苷合成在物种水平上存在保守且特异的转录-代谢协同调控网络。Lee等^[26]研究则进一步从品种内变异的角度揭示了调控的复杂性,比较了5个人参自交系不定根的初级代谢物,结合转录组测序技术,识别出与糖代谢和氨基酸代谢相关的差异表达基因,进而发现茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MeJA)处理后不同品种的皂苷产量和关键基因(如 *SE* 和 *DS*)表达响应存在显著差异^[27]。这一系列研究不仅阐明了人参皂苷生物合成的品种特异性调控规律,也为优化诱导策略和提升皂苷产量提供了理论依据和调控手段。

2.3 诱导剂在促进人参组培不定根皂苷累积中的调控作用

次生代谢产物的生物合成受多层次的精细调控,其中 MeJA 作为一种高效的诱导剂,已被证实能够上调人参皂苷合成途径中的多个关键基因,促进人参皂苷的合成与积累^[28-30]。研究表明,随着 MeJA 浓度增加,三萜皂苷合成途径中的 *SS*、*SE* 和 β -*AS* 等基因的表达均上调^[31]。同时, *PgHMGR1* 和 *PgDDS* 基因的表达水平也显著增强^[32]。类似地,在刺人参不定根中,MeJA 处理可使 *SS*、*SE*、 β -*AS*、*CYP450s* 和 *UGTs* 等皂苷合成关键酶基因的表达量上调 1.3~58.6 倍^[33],这些结果一致表明,MeJA 对人参皂苷生物合成途径具有广泛且高效的调控作用。

除直接调控合成基因外,MeJA 还可能通过激活与跨膜运输相关的基因,协同促进次生代谢产物的转运与贮存。Zhang等^[34]在人参不定根中发现1个新型 PDR 型 ABC 转运蛋白基因 *PgPDR3*,该基因在 MeJA 处理下呈现与 *PgSS*、*PgSE* 等合成基因相似的时间相关性上调表达。功能研究表明,该基因编码的蛋白可将细胞质中合成的人参皂苷转运至胞外或液泡中,其表达水平与皂苷积累呈显著正相关^[35]。该发现揭示了诱导剂在调控皂苷代谢时,存在一种“合成-转运”协同机制,该机制通过同步

激活生物合成与跨膜转运过程,不仅促进了皂苷的生成,更保障了其能够被及时转运与区隔化储存,从而可能避免了产物积累对细胞合成的反馈抑制,维持了代谢的高效与稳定。

此外,诱导剂还可通过激活防御系统间接促进皂苷积累。在西洋参不定根研究中,MeJA 处理能够诱导一氧化氮、水杨酸、茉莉酸和脱落酸(abscisic acid, ABA)等防御相关信号分子的积累,并同时上调 HMGR、DXR、法呢基焦磷酸合成酶(farnesyl pyrophosphate synthase, FPS)和 CYP450s 等皂苷合成关键基因的表达^[36]。真菌类诱导剂也有类似机制,Li等^[37]采用热带假丝酵母、黑曲霉及其混合物处理西洋参不定根,发现其不仅上调皂苷合成关键基因(*SS*、*SE*、*DS*、 β -*AS*、*PPTS* 及 *UGT*)的表达,还伴随过氧化氢酶和过氧化物酶活性升高,通过清除活性氧,激活氧化胁迫响应,促进皂苷的积累。鉴于人参与西洋参在基因组结构与三萜皂苷生物合成通路上的高度保守性,可以推测在人参不定根体系中,外源诱导剂亦可能通过类似的防御信号感应、氧化还原平衡调控与转录调控网络等多层次机制,协同促进皂苷生物合成。

综上,各类诱导剂不仅能够直接激活不定根皂苷生物合成途径中的关键酶基因,还能通过调控次生代谢物的转运和储存、激活植物防御系统等多重机制协同促进皂苷的积累。这些发现揭示了诱导剂在调控药用植物次生代谢中的多维作用机制,为深入理解植物对环境胁迫的响应策略提供新的视角。

3 人参组培不定根的生产与优化

植物不定根的发生方式分为2类^[38]:一类为直接发生,即不定根直接由外植体诱导生成;另一类为间接发生,即先形成愈伤组织,再由拟分生组织发育为不定根。人参不定根通常以间接发生方式为主,其诱导和生长均依赖于培养时间、培养基组成、诱导剂以及环境条件等因素。

3.1 培养时间

有研究对不同培养年限的人参不定根进行比较,结果表明短期培养(1年)的人参不定根在生物量和总皂苷含量方面均优于长期培养(20年)样品,而长期培养样品则出现生物量下降和部分皂苷减少的现象,说明长期培养可能导致代谢活性及皂苷合成能力减弱^[39]。在此基础上,Chen等^[40]进一步发现,总皂苷含量随着培养时间的延长而增加,尤其是人参皂苷 Rd 和人参皂苷 Rb₁ 的累积显著,但

部分皂苷 [如 20(S)-人参皂苷 Rh₁、20(R)-人参皂苷 Rg₃ 和人参皂苷 Rf] 在培养至 40 d 后含量下降, 可能与细胞代谢模式的转变或营养耗竭有关。这些结果表明, 长期培养过程中人参不定根的生理状态及其代谢途径可能发生动态变化, 从而影响特定皂苷的合成与降解。因此, 培养时间对皂苷的积累表现出明显的阶段性调控作用, 合理优化培养周期对于提升人参不定根的工业化培养具有重要意义。

3.2 培养基的类型和组成

培养基成分对不定根生长与代谢至关重要。Cui 等^[41]以马来西亚人参叶片为外植体, 在不同类型培养基中培养不定根, 结果显示添加吲哚丁酸 3.0 mg/L 和蔗糖 30 g/L 的 3/4 MS 培养基最有利于不定根的增殖和代谢产物的累积。培养基中的蔗糖既是能量来源, 也是次生代谢的前体, 有研究表明 4% 浓度最有利于皂苷的累积^[10], 而 5% 浓度则可获得最高的生物量和较高的皂苷产量^[42]。在盐浓度方面, 0.75 倍盐浓度的 MS 培养基通常能实现最高的生物量和皂苷水平^[10]。进一步研究还发现, Mg²⁺ 和 Ca²⁺ 是促进皂苷合成的关键元素, 可协同促进不定根生长和皂苷积累^[43], 高浓度的 Cu²⁺ 和 Mn²⁺ 亦有促进作用, 但 Co²⁺ 和 K⁺ 在高浓度下则表现出抑制效应^[42]。有研究发现, 在总氮恒定的条件下, NH₄⁺ 与 NO₃⁻ 的比值对人参不定根的生长和皂苷积累具有显著影响。当 NH₄⁺/NO₃⁻ 为 7.19/18.5 时, 人参不定根可获得最大生物量^[44], 而无铵高硝酸盐条件下, 皂苷含量最高, 反之皂苷含量最低^[42-43, 45]。这主要是由于人参不定根能通过调控硝酸盐转运蛋白、亚硝酸盐还原酶和硝酸还原酶等基因的表达, 提高硝态氮的还原效率, 同时硝态氮还能诱导内源激素水平变化, 进一步上调人参皂苷生物合成通路中多种转录因子和关键酶基因表达, 协同促进人参皂苷的累积^[45]。

不定根在生物反应器中的增殖还受生长调节剂和培养基补充策略等多种因素的影响。生长素在植物组织培养系统中发挥着关键作用, 主要调控细胞分裂、生长、愈伤组织形成及根的诱导等生理过程^[46]。Paek 等^[44]比较了 2,4-二氯苯氧乙酸、吲哚丁酸、生长素和萘乙酸 4 种常用生长激素对不定根诱导和皂苷合成的影响, 结果发现以吲哚丁酸为生长调节剂时, 能够获得较高的皂苷产量, 并最适于促进不定根和侧根的形成与增殖。Kevers 等^[47]进一步采用新型合成生长素苯并硒乙酸 (benzoselenoacetic acid, BSAA) 建立了人参与西洋参的不定根培养体

系, 研究发现 BSAA 在培养初期可显著促进不定根的诱导和增殖, 但其促进效果随培养时间延长逐渐减弱。除了激素调控外, 添加前体物也是一种有效的策略, 如亚麻酸作为茉莉酸生物合成的重要底物, 在不定根培养基中添加可促进内源性茉莉酸的生物合成, 进而促进人参皂苷的积累^[48]。此外, 还有研究表明, 在培养 20 d 后补充 1 倍浓度的 MS 培养基或每周更换 1 次培养基, 均可显著提升不定根的生长速率和皂苷合成效率^[47, 49]。

3.3 诱导剂的选择

3.3.1 化学诱导 植物在感知环境变化时, 会通过信号转导途径激活防御机制, 应对病原体及多种胁迫, 同时增强次生代谢物合成。因此, 为提高皂苷含量, 常利用外源化合物作为诱导剂来调控相关基因的表达和关键酶的活性, 从而促进皂苷的合成^[4]。研究表明, MeJA 处理可使人参根的总皂苷含量提高约 2 倍, 其中 PPD 型皂苷增加尤为显著^[32, 50]。Ali 等^[51-52]进一步发现, MeJA、水杨酸和低浓度的 Cu²⁺ 均可通过诱导氧化应激激活抗氧化系统, 促进人参不定根皂苷的积累。然而, MeJA 在早期施用会抑制根系发育降低生物量。为此, 有研究提出两阶段培养策略, 即先促生长后添加 MeJA, 该策略被证实可使总人参皂苷含量较对照组高 7 倍^[53-54]。此外, MeJA 与其他调控物质联合使用展现出了协同效应, 如与吲哚丁酸联用可协同提升不定根生物量及皂苷产量^[55], 与中等浓度乙烯利联用时生物量不受抑制, 皂苷积累量可较单独使用乙烯利提升 3 倍^[56]。

除 MeJA 外, 其他化学诱导剂亦表现出良好效果。有机锗不仅能促进生物量和皂苷积累, 还避免了人参皂苷 Rb 类/人参皂苷 Rg 类值的改变^[57]。一氧化氮通过激活 NADPH 氧化酶促进 O₂⁻ 的生成, 进而刺激根生长和皂苷积累^[58], 水杨酸则可通过诱导一氧化氮与活性氧信号通路增强皂苷合成^[59]。

3.3.2 生物诱导 MeJA 是应用最广泛的化学诱导剂之一, 但其高昂成本限制了工业化应用。因此, 研究者开始探索更具经济效益且环境友好的诱导手段, 其中内生菌因能在宿主组织内共生而不致病, 被认为是重要的生物诱导资源^[60-61]。研究表明, 菌株 LB 5-3 可使皂苷含量达到对照组的 4 倍, 并显著促进人参不定根生物量的积累^[62]; 毛壳菌属 *Chaetomium* sp. 内生菌与人参不定根共培养, 不仅能产生类似人参的活性成分, 还能进一步提高皂苷水平^[63]。

真菌诱导剂的研究尤为深入，其中黑曲霉 *Aspergillus niger* 干菌丝体在短期内即可诱导人参皂苷显著增加^[64]，该效应部分源于产生的乳酸，乳酸可促进皂苷合成关键基因和抗性基因表达，使总皂苷含量提升^[65]。此外，人参链格孢 *Alternaria panax* 悬浮匀浆的诱导效果与 MeJA 相当，但不会抑制生物量且成本更低^[66-67]。细菌诱导剂亦展现出调控潜力。多种来源于根际土壤和发酵食品的细菌培养液可通过调节培养基理化特性促进不定根的生长，并显著增强人参皂苷 Rb₂ 和人参皂苷 Rb₃ 等 PPD 型皂苷的积累^[68]。

3.3.3 物理诱导 γ 射线诱变是人参不定根遗传改良中应用广泛的物理诱变技术，在提升皂苷积累方面显示出巨大潜力^[69-71]。研究表明， γ 射线辐照可通过上调皂苷合成途径中限速酶等关键基因的表达，使总皂苷含量达到自然生长人参根的 1.7 倍^[70]。然而，辐照剂量对植物组织具有双重效应：低剂量可刺激组织生长，而高剂量则增加突变频率并可能导致细胞死亡^[72]，因此需优化剂量以兼顾效率与基因组稳定性。此外，不同组织或基因型对辐照的响应差异较大，所获突变体在不同培养条件下皂苷合成能力亦存在波动，这为其应用带来一定不确定性。此外，其他物理胁迫方式也能调控皂苷合成。Wu 等^[73]发现高渗透压处理可显著提高皂苷含量，尽管对细胞生长有一定抑制，但通过营养补料可缓解负效应。这一发现为物理胁迫与培养优化的联合应用提供了理论依据，也为提升皂苷产量开辟了新的思路。

3.4 环境因素

温度是影响植物代谢的重要环境因子，人参不定根在 25 °C 条件下生长和皂苷积累最佳^[74]。然而，适度低温胁迫可激活防御通路并促进次生代谢物合成。研究显示，4 °C 处理可使总皂苷含量提升约 8 倍，尤其促进 PPT 型皂苷积累^[34]。10 °C 处理 7d 后，总皂苷含量及其合成相关基因表达水平均显著高于 25 °C 对照组，其中 *FPS* 基因表达上升 3.26 倍，Rg 类人参皂苷含量提高 4.7 倍^[74]。此外，低温还能促进不定根中内源脱落酸的生成，并上调 *DS* 和 *PPTS* 基因表达，促进人参皂苷 Rg₁ 和人参皂苷 Rg_e 的积累^[75]。这些结果表明，温度可能通过调控激素水平和关键酶基因的表达来激活代谢通路，促进皂苷合成。

光照也是影响植物细胞生长和代谢的重要因

素，不同光质和光强对产物积累作用差异显著。在人参毛状根培养中，红光或黑暗条件下有利于生物量的积累，而荧光灯条件则获得最高皂苷产量^[76]，黑暗处理人参植株 48 h 可显著提升 *HMGR* 基因表达和酶活性，使叶和根中皂苷含量分别提升 24% 和 35%^[77]，在不定根培养中可能存在类似的现象。

气体成分同样对人参不定根具有重要影响。提高氧气浓度可促进不定根生长和皂苷积累，其中 40% 的氧气浓度为最佳水平；二氧化碳在 0.5% 时可提升皂苷产量，过高浓度会引起 pH 变化抑制其生长；适量乙烯有利于不定根的发育^[78]。

人参不定根的生产与优化通常通过调控培养时间、优化培养基成分以及联合应用诱导剂等多种手段协同实现（表 1）。其中，培养基优化是基础，化学诱导是提高皂苷积累最常用的策略，而生物诱导剂作为绿色替代方式亦展现出良好的应用潜力。

4 结语与展望

近年来，人参不定根组培技术在次生代谢产物高效生产方面展现出显著优势，成为突破传统栽培瓶颈的重要途径。但其应用仍面临诸多挑战，需从基础机制研究与技术应用转化 2 个层面协同推进。

在代谢通路解析方面，对人参皂苷生物合成后修饰步骤及其调控网络的认知仍存在不足。未来应结合多种组学和功能分析，解析关键酶的作用位点及其在不同发育阶段或胁迫条件下的动态调控，实现对关键基因的精准调控。同时，多组学整合仍是重点，现有研究虽已通过转录组与代谢组关联分析筛选出部分关键基因与代谢物，但尚未形成系统性模型。未来可通过整合基因组、转录组、蛋白组及代谢组数据，构建动态代谢网络，预测限速步骤并优化代谢通量。此外，还需评估长期继代培养的不定根遗传稳定性，并揭示表观遗传修饰对皂苷合成的影响，以确保工业化生产的可持续性。

在技术层面，利用体外培养技术生产人参皂苷仍面临多重挑战。首先，细胞株遗传不稳定及培养条件复杂，导致目标产物含量偏低，难以维持长期高效的代谢能力。其次，放大培养过程中氧传递受限、代谢废物积累等问题易引起代谢紊乱，从而降低皂苷产量，进一步制约了规模化生产。此外，现有培养基成本较高、下游提取与纯化流程复杂，使得总体生产成本显著高于传统种植。目前，仅有少数科研机构和企业开展了小规模的不定根生物反应器培养探索，但尚未形成成熟的商业化模式，未

表 1 人参不定根的诱导方法和影响

Table 1 Induction methods and effects of *P. ginseng* adventitious roots

因素	条件	影响	文献
培养时间	培养时间延长	时间对皂苷积累有阶段性影响, 短期培养总皂苷增加, 长期培养生物量下降、部分皂苷减少	39-40
培养基的类型 和组成	3/4 MS培养基	有利于不定根生长及次生代谢物积累	41
	蔗糖浓度	4%蔗糖浓度最利于皂苷积累, 5%为最佳碳源浓度, 可获得最高生物量和较高皂苷产量	10, 42
	金属离子	Mg ²⁺ 和Ca ²⁺ 促进不定根生长和皂苷积累的必要条件; 高浓度Cu ²⁺ 和Mn ²⁺ 可提高皂苷产量; 高浓度Co ²⁺ 和K ⁺ 抑制皂苷产量	42-43
	硝态氮	低铵高硝盐度可提高皂苷含量	42-45
	吲哚丁酸生长调节剂	适合诱导不定根, 提高皂苷产量	44
	添加前体物 (亚麻酸)	刺激人参根中内源性茉莉酸的生物合成, 促进人参皂苷的积累	48
	合成生长素苯并硒乙酸	培养初期显著促进不定根形成和增殖	47
化学诱导	MeJA	总皂苷提高2倍, 但抑制了生物量累积; 2阶段培养策略皂苷可提升7倍; 与特定浓度的吲哚丁酸或乙烯利联用可协同提升生物量及皂苷产量	32, 50, 52-56
	水杨酸	诱导氧化应激, 激活抗氧化系统, 促进不定根中人参皂苷的累积	52, 59
	低浓度的Cu ²⁺	诱导氧化应激, 激活抗氧化系统, 促进不定根中人参皂苷的累积	51
	有机锗	促进生物量和人参皂苷的累积, 且不会显著改变人参皂苷Rb类/人参皂苷Rg类的值或引起化学组成的异质性	57
	一氧化氮	激活NADPH氧化酶, 促进超氧阴离子(O ₂ ⁻)的生成, 进而刺激根生长和皂苷积累	58
	乳酸	总皂苷含量可达对照组的2.38倍	65
生物诱导	内生菌	可以显著刺激次生代谢物积累以及生物量增加	62-63
	真菌诱导剂	可显著提高人参皂苷积累, 可能会生成新的蛋白条带和人参皂苷	64-67
	细菌诱导剂	通过改变培养基的pH和电导率, 影响不定根的生长和代谢, 从而提高人参皂苷的积累	68

来需在培养基低成本化、诱导体系优化等方面持续突破, 寻求更合适的培养条件和易于工业化生产的技术方式, 以满足人们对人参药材及人参皂苷类成分的医药及研发需求^[79]。

在应用层面, 中国、日本及韩国等国家已建立了较为完善的人参组培苗、不定根及细胞悬浮培养体系, 为皂苷的体外生产奠定了基础。然而, 培养条件复杂导致成本高、体系稳定性不足及采后褐变等问题仍限制了其产业化推广, 同时部分诱导剂存在抑制效应与潜在生态风险, 亟需开发环境友好的绿色诱导方案。未来研究应聚焦于培养基低成本化、诱导体系优化及代谢调控网络的系统解析, 推动连续化反应器与实时监测技术的应用, 进一步改进储藏和提取工艺, 以提高生产效率、延长贮藏期, 实现人参皂苷体外生产的规模化与产业化发展。

人参组培不定根技术凭借其高效、可控及环境友好等特性, 为人参皂苷的可持续生产提供了新的途径。本研究总结了人参皂苷生物合成通路中关键

基因与代谢物的调控网络, 并概述了培养基优化、诱导策略及多组学应用等方面的研究进展。然而, 从基础研究到产业化仍需跨越诸多障碍。未来需加强多种组学整合构建动态代谢模型, 突破通路解析、规模化生产及绿色诱导等技术瓶颈。同时, 应完善相关政策与安全性评估, 推动不定根培养技术由实验室向工业化转化, 为人参资源的可持续利用和高附加值活性成分的高效合成提供科学支撑。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

[1] 魏来, 罗志勇. 人参皂苷生物合成及关键酶的研究进展 [J]. 湖南中医杂志, 2017, 33(10): 212-215.
 [2] 王超, 孙浩栋, 魏凤凤, 等. 人参皂苷 Rb₁ 改善心力衰竭的研究进展 [J]. 现代药物与临床, 2023, 38(3): 731-737.
 [3] Wu J, Zhong J J. Production of ginseng and its bioactive components in plant cell culture: Current technological and applied aspects [J]. *J Biotechnol*, 1999, 68(2/3): 89-99.
 [4] Xu F J, Valappil A K, Mathiyalagan R, et al. *In vitro*

- cultivation and ginsenosides accumulation in *Panax ginseng*: A review [J]. *Plants*, 2023, 12(17): 3165.
- [5] 尹双双, 高文远, 王娟, 等. 药用植物不定根培养的影响因素 [J]. 中国中药杂志, 2012, 37(24): 3691-3694.
- [6] Adil M, Jeong B R. *In vitro* cultivation of *Panax ginseng* C.A. Meyer [J]. *Ind Crops Prod*, 2018, 122: 239-251.
- [7] Szymańska G, Kochan E, Szymczyk P. Field cultivation and *in vitro* cultures, root-forming callus cultures and adventitious root cultures, of *Panax quinquefolium* as a source of ginsenosides [J]. *Z Naturforsch C J Biosci*, 2013, 68(11/12): 482-488.
- [8] Murthy H N, Dandin V S, Paek K Y. Tools for biotechnological production of useful phytochemicals from adventitious root cultures [J]. *Phytochem Rev*, 2016, 15(1): 129-145.
- [9] 左北梅, 高文远, 董艳艳, 等. 药用植物人参的组织培养研究进展 [J]. 中国现代中药, 2012, 14(1): 34-37.
- [10] Huang T, Gao W Y, Wang J, *et al.* Selection and optimization of a high-producing tissue culture of *Panax ginseng* C. A. Meyer [J]. *Acta Physiol Plant*, 2010, 32(4): 765-772.
- [11] Kim Y J, Zhang D B, Yang D C. Biosynthesis and biotechnological production of ginsenosides [J]. *Biotechnol Adv*, 2015, 33(6 Pt 1): 717-735.
- [12] Nag S A, Qin J J, Wang W, *et al.* Ginsenosides as anticancer agents: *in vitro* and *in vivo* activities, structure-activity relationships, and molecular mechanisms of action [J]. *Front Pharmacol*, 2012, 3: 25.
- [13] Yuan C S, Wang C Z, Wicks S M, *et al.* Chemical and pharmacological studies of saponins with a focus on American ginseng [J]. *J Ginseng Res*, 2010, 34(3): 160-167.
- [14] 房晓雪. 栽培人参的驯化模式及其与野生人参皂苷含量差异的转录调控机制 [D]. 长春: 东北师范大学, 2024.
- [15] Liang Y, Zhao S. Progress in understanding of ginsenoside biosynthesis [J]. *Plant Biol*, 2008, 10(4): 415-421.
- [16] Luthra R, Roy A, Pandit S, *et al.* Biotechnological methods for the production of ginsenosides [J]. *S Afr NJ Bot*, 2021, 141: 25-36.
- [17] Bach T J, Boronat A, Caelles C, *et al.* Aspects related to mevalonate biosynthesis in plants [J]. *Lipids*, 1991, 26(8): 637-648.
- [18] 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.
- [19] 明乾良, 韩婷, 黄芳, 等. 人参皂苷生物合成途径及其相关酶的研究进展 [J]. 中草药, 2010, 41(11): 1913-1917.
- [20] 季宏与, 丁常宏, 于丹, 等. 转录组学技术在人参皂苷生物合成途径研究中的应用进展 [J]. 食品与发酵工业, 2022, 48(16): 318-325.
- [21] Wang Z, Gerstein M, Snyder M. RNA-Seq: A revolutionary tool for transcriptomics [J]. *Nat Rev Genet*, 2009, 10(1): 57-63.
- [22] Jayakodi M, Lee S C, Park H S, *et al.* Transcriptome profiling and comparative analysis of *Panax ginseng* adventitious roots [J]. *J Ginseng Res*, 2014, 38(4): 278-288.
- [23] Bin K K, Jayakodi M, Lee Y S, *et al.* Identification of candidate UDP-glycosyltransferases involved in protopanaxadiol-type ginsenoside biosynthesis in *Panax ginseng* [J]. *Sci Rep*, 2018, 8(1): 11744.
- [24] Jayakodi M, Lee S C, Lee Y S, *et al.* Comprehensive analysis of *Panax ginseng* root transcriptomes [J]. *BMC Plant Biol*, 2015, 15: 138.
- [25] Koo H, Lee Y S, Nguyen V B, *et al.* Comparative transcriptome and metabolome analyses of four *Panax* species explore the dynamics of metabolite biosynthesis [J]. *J Ginseng Res*, 2023, 47(1): 44-53.
- [26] Lee Y S, Park H S, Lee D K, *et al.* Comparative analysis of the transcriptomes and primary metabolite profiles of adventitious roots of five *Panax ginseng* cultivars [J]. *J Ginseng Res*, 2017, 41(1): 60-68.
- [27] Lee Y S, Park H S, Lee D K, *et al.* Integrated transcriptomic and metabolomic analysis of five *Panax ginseng* cultivars reveals the dynamics of ginsenoside biosynthesis [J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1048.
- [28] Subramaniam S, Mathiyalagan R, Natarajan S, *et al.* Transcript expression profiling for adventitious roots of *Panax ginseng* Meyer [J]. *Gene*, 2014, 546(1): 89-96.
- [29] Wu X H, Fan M Z, Li X F, *et al.* Involvement of putrescine, nitric oxide, and hydrogen peroxide in methyl jasmonate-induced ginsenoside synthesis in adventitious root cultures of *Panax ginseng* C. A. Meyer [J]. *J Plant Growth Regul*, 2021, 40(4): 1440-1449.
- [30] Lambert E, Faizal A, Geelen D. Modulation of triterpene saponin production: *In vitro* cultures, elicitation, and metabolic engineering [J]. *Appl Biochem Biotechnol*, 2011, 164(2): 220-237.
- [31] 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.
- [32] Oh J Y, Kim Y J, Jang M G, *et al.* Investigation of ginsenosides in different tissues after elicitor treatment in

- Panax ginseng* [J]. *J Ginseng Res*, 2014, 38(4): 270-277.
- [33] 向文珍, 张贺, 王鑫, 等. 茉莉酸甲酯诱导刺人参不定根三萜皂苷合成及其关键酶基因表达研究 [J]. *中药材*, 2024, 47(9): 2146-2153.
- [34] Zhang R, Huang J J, Zhu J, *et al.* Isolation and characterization of a novel *PDR*-type *ABC* transporter gene *PgPDR3* from *Panax ginseng* C. A. Meyer induced by methyl jasmonate [J]. *Mol Biol Rep*, 2013, 40(11): 6195-6204.
- [35] 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.
- [36] Wang J, Li J X, Li J L, *et al.* Transcriptome profiling shows gene regulation patterns in ginsenoside pathway in response to methyl jasmonate in *Panax quinquefolium* adventitious root [J]. *Sci Rep*, 2016, 6: 37263.
- [37] Li J X, Li H F, Liu D H, *et al.* Analysis of ginsenoside content, functional genes involved in ginsenosides biosynthesis, and activities of antioxidant enzymes in *Panax quinquefolium* L. adventitious roots by fungal elicitors [J]. *Res Chem Intermed*, 2017, 43(4): 2415-2432.
- [38] 梁佳, 苗佳琪, 郝甜甜, 等. 人参不定根诱导、增殖及皂苷积累的研究 [J]. *中药材*, 2023, 46(10): 2382-2387.
- [39] Kim Y J, Joo S C, Shi J X, *et al.* Metabolic dynamics and physiological adaptation of *Panax ginseng* during development [J]. *Plant Cell Rep*, 2018, 37(3): 393-410.
- [40] Chen H, Li X Z, Zheng Y J, *et al.* Effects of different culture times genes expression on ginsenoside biosynthesis of the ginseng adventitious roots in *Panax ginseng* [J]. *Horticulturae*, 2023, 9(7): 762.
- [41] Cui X H, Murthy H N, Zhang J D, *et al.* Effect of nutritional factors on the accretion of secondary metabolites in Malaysian ginseng adventitious root cultures [J]. *Plant Biotechnol Rep*, 2020, 14(3): 381-386.
- [42] Sivakumar G, Yu K W, Paek K Y. Production of biomass and ginsenosides from adventitious roots of *Panax ginseng* in bioreactor cultures [J]. *Eng Life Sci*, 2005, 5(4): 333-342.
- [43] Yu K W, Gao W Y, Hahn E J, *et al.* Effects of macro elements and nitrogen source on adventitious root growth and ginsenoside production in ginseng (*Panax ginseng* C. A. Meyer) [J]. *J Plant Biol*, 2001, 44(4): 179-184.
- [44] Paek K Y, Murthy H N, Hahn E J, *et al.* *Biotechnology in China I* [M]. Berlin: Springer, 2009: 151-176.
- [45] 邱茹玥, 窦维泽, 张思瑜, 等. 基于转录组分析铵态氮与硝态氮对人参不定根皂苷积累的影响 [J/OL]. *作物杂志*, (2024-08-22) [2025-09-27]. <https://link.cnki.net/urlid/11.1808.s.20240820.1917.002>.
- [46] Liu H, Wang J, Gao W Y, *et al.* Optimization and quality assessment of adventitious roots culture in *Panax quinquefolium* L. [J]. *Acta Physiol Plant*, 2014, 36(3): 713-719.
- [47] Kevers C, Jacques P, Thonart P, *et al.* *In vitro* root cultures of *Panax ginseng* and *P. quinquefolium* [J]. *Plant Growth Regul*, 1999, 27(3): 173-179.
- [48] Dewir Y H, Chakrabarty D, Wu C H, *et al.* Influences of polyunsaturated fatty acids (PUFAs) on growth and secondary metabolite accumulation in *Panax ginseng* C. A. Meyer adventitious roots cultured in air-lift bioreactors [J]. *S Afr N J Bot*, 2010, 76(2): 354-358.
- [49] Jeong C S, Murthy H N, Hahn E J, *et al.* Improved production of ginsenosides in suspension cultures of ginseng by medium replenishment strategy [J]. *J Biosci Bioeng*, 2008, 105(3): 288-291.
- [50] Li X Z, Zheng Y J, Liu M M, *et al.* Weighted gene co-expression network analysis and identification of ginsenoside biosynthesis candidate genes for ginseng adventitious roots under MeJA treatment [J]. *Genes Genomics*, 2024, 46(12): 1473-1485.
- [51] Ali M B, Hahn E J, Paek K Y. Copper-induced changes in the growth, oxidative metabolism, and saponin production in suspension culture roots of *Panax ginseng* in bioreactors [J]. *Plant Cell Rep*, 2006, 25(10): 1122-1132.
- [52] 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(6): 613-620.
- [53] Kim Y S, Hahn E J, Murthy H N, *et al.* Adventitious root growth and ginsenoside accumulation in *Panax ginseng* cultures as affected by methyl jasmonate [J]. *Biotechnol Lett*, 2004, 26(21): 1619-1622.
- [54] Yu K W, Gao W Y, Hahn E J, *et al.* Jasmonic acid improves ginsenoside accumulation in adventitious root culture of *Panax ginseng* C. A. Meyer [J]. *Biochem Eng J*, 2002, 11(2/3): 211-215.
- [55] Kim Y S, Yeung E C, Hahn E J, *et al.* Combined effects of phytohormone, indole-3-butyric acid, and methyl jasmonate on root growth and ginsenoside production in adventitious root cultures of *Panax ginseng* C. A. Meyer [J]. *Biotechnol Lett*, 2007, 29(11): 1789-1792.
- [56] Bae K H, Choi Y E, Shin C G, *et al.* Enhanced ginsenoside productivity by combination of ethephon and methyl jasmoante in ginseng (*Panax ginseng* C. A. Meyer) adventitious root cultures [J]. *Biotechnol Lett*, 2006,

- 28(15): 1163-1166.
- [57] Yu K W, Murthy H N, Jeong C S, *et al.* Organic germanium stimulates the growth of ginseng adventitious roots and ginsenoside production [J]. *Process Biochem*, 2005, 40(9): 2959-2961.
- [58] Tewari R K, Lee S Y, Hahn E J, *et al.* Temporal changes in the growth, saponin content and antioxidant defense in the adventitious roots of *Panax ginseng* subjected to nitric oxide elicitation [J]. *Plant Biotechnol Rep*, 2007, 1(4): 227-235.
- [59] Tewari R K, Paek K Y. Salicylic acid-induced nitric oxide and ROS generation stimulate ginsenoside accumulation in *Panax ginseng* roots [J]. *J Plant Growth Regul*, 2011, 30(4): 396-404.
- [60] 于靖辉. 人参内生菌广泛靶向代谢组学分析及其对人参不定根的影响 [D]. 长春: 吉林农业大学, 2023.
- [61] Wang S H, Liang W X, Lu J, *et al.* *Penicillium* sp. YJM-2013 induces ginsenosides biosynthesis in *Panax ginseng* adventitious roots by inducing plant resistance responses [J]. *Chin Herb Med*, 2020, 12(3): 257-264
- [62] Song X L, Wu H, Yin Z H, *et al.* Endophytic bacteria isolated from *Panax ginseng* improves ginsenoside accumulation in adventitious ginseng root culture [J]. *Molecules*, 2017, 22(6): 837.
- [63] Xu X D, Liang W X, Yao L, *et al.* Production of ginsenoside by *Chaetomium* sp. and its effect on enhancing the contents of ginsenosides in *Panax ginseng* adventitious roots [J]. *Biochem Eng J*, 2021, 174: 108100.
- [64] Li J X, Liu S J, Wang J, *et al.* Fungal elicitors enhance ginsenosides biosynthesis, expression of functional genes as well as signal molecules accumulation in adventitious roots of *Panax ginseng* C. A. Mey [J]. *J Biotechnol*, 2016, 239: 106-114.
- [65] 王诗惠. 温度和固定化黑曲霉对人参不定根中人参皂苷含量的调控研究 [D]. 天津: 天津科技大学, 2019.
- [66] Hao Y J, An X L, Sun H D, *et al.* Ginsenoside synthesis of adventitious roots in *Panax ginseng* is promoted by fungal suspension homogenate of *Alternaria panax* and regulated by several signaling molecules [J]. *Ind Crops Prod*, 2020, 150: 112414.
- [67] An X L, Yu Y, Fan M Z, *et al.* A fungal *Mycelium* elicitor efficiently improved ginsenoside synthesis during adventitious root culture of *Panax ginseng* [J]. *J Plant Biochem Biotechnol*, 2022, 31(3): 657-664.
- [68] Le K C, Im W T, Paek K Y, *et al.* Biotic elicitation of ginsenoside metabolism of mutant adventitious root culture in *Panax ginseng* [J]. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2018, 102(4): 1687-1697.
- [69] Kim D S, Kim S Y, Jeong I Y, *et al.* Improvement of ginsenoside production by *Panax ginseng* adventitious roots induced by γ -irradiation [J]. *Biol Plant*, 2009, 53(3): 408-414.
- [70] Kim D S, Song M, Kim S H, *et al.* The improvement of ginsenoside accumulation in *Panax ginseng* as a result of γ -irradiation [J]. *J Ginseng Res*, 2013, 37(3): 332-340.
- [71] Zhang J Y, Sun H J, Song I J, *et al.* Plant regeneration of Korean wild ginseng (*Panax ginseng* Meyer) mutant lines induced by γ -irradiation ^{60}Co of adventitious roots [J]. *J Ginseng Res*, 2014, 38(3): 220-225.
- [72] Le K C, Ho T T, Paek K Y, *et al.* Low dose gamma radiation increases the biomass and ginsenoside content of callus and adventitious root cultures of wild ginseng (*Panax ginseng* Meyer) [J]. *Ind Crops Prod*, 2019, 130: 16-24.
- [73] Wu J Y, Wong K, Ho K P, *et al.* Enhancement of saponin production in *Panax ginseng* cell culture by osmotic stress and nutrient feeding [J]. *Enzyme Microb Technol*, 2005, 36(1): 133-138.
- [74] Wang S H, Liang W X, Yao L, *et al.* Effect of temperature on morphology, ginsenosides biosynthesis, functional genes, and transcriptional factors expression in *Panax ginseng* adventitious roots [J]. *J Food Biochem*, 2019, 43(4): e12794.
- [75] 袁元. 低温处理对人参不定根中人参皂苷 R_{g1} 和 R_e 积累的影响 [D]. 延吉: 延边大学, 2020.
- [76] Yu K W, Murthy H N, Hahn E J, *et al.* Ginsenoside production by hairy root cultures of *Panax ginseng*: Influence of temperature and light quality [J]. *Biochem Eng J*, 2005, 23(1): 53-56.
- [77] Kim Y J, Lee O R, Oh J Y, *et al.* Functional analysis of 3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme a reductase encoding genes in triterpene saponin-producing ginseng [J]. *Plant Physiol*, 2014, 165(1): 373-387.
- [78] 翟兵中, 曲雪峰, 胡文力, 等. 人参不定根生产、生物活性成分及应用现状 [J]. 食品安全质量检测学报, 2021, 12(15): 6097-6104.
- [79] 杨金玲, 高丽丽, 朱平. 人参皂苷生物合成研究进展 [J]. 药学学报, 2013, 48(2): 170-178.

[责任编辑 王文倩]