

人参皂苷及其合成相关转录因子的研究进展

周丛叶^{1,2}, 孙文松^{1,2*}, 刘莹^{1,2}, 孙立夫³, 张亚玉⁴, 李旭^{1,2}, 刘子扬⁵

1. 辽宁省经济作物研究所, 辽宁 辽阳 111000
2. 辽宁省农业科学院 药用植物研究所, 辽宁 辽阳 111000
3. 龙宝参茸股份有限公司, 辽宁 本溪 117100
4. 中国农业科学院特产研究所, 吉林 长春 130112
5. 沈阳药科大学, 辽宁 本溪 117004

摘要: 人参皂苷作为人参属植物的主要活性成分, 在抗肿瘤、降血糖、抗炎、免疫调节、神经保护和抗疲劳等方面的显著活性赋予人参 *Panax ginseng* 极高的药用价值。系统梳理人参皂苷的化学结构、分类、生物合成途径及其药用功能, 重点围绕调控其生物合成相关的转录因子进行综述。深入阐述了包括 NAC、碱性螺旋-环-螺旋 (basic Helix-Loop-Helix, bHLH)、MYB、AP2/ERF、WRKY、TCP 和 GRAS 在内的转录因子家族通过响应冷、干旱、盐等非生物胁迫与茉莉酸甲酯 (methyl jasmonate, MeJA)、乙烯和水杨酸等植物激素信号, 精密调控人参皂苷合成通路中关键基因的表达并最终决定人参皂苷的积累与组成。提出当前转录因子调控人参皂苷生物合成的分子机制研究中面临的挑战, 为相关领域的学者进一步通过合成生物学与分子育种策略等手段提升人参药材品质提供理论参考。

关键词: 人参属; 人参皂苷; 生物合成; 转录因子; 非生物胁迫; 植物激素; 抗肿瘤; 降血糖; 抗炎

中图分类号: R283 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2026)07-2865-12

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2026.07.034

Research progress on ginsenosides and their biosynthesis-related transcription factors

ZHOU Congye^{1,2}, SUN Wensong^{1,2}, LIU Ying^{1,2}, SUN Lifu³, ZHANG Yayu⁴, LI Xu^{1,2}, LIU Ziyang⁵

1. Liaoning Research Institute of Cash Crops, Liaoyang 111000, China
2. Liaoning Academy of Agricultural Sciences, Institute of Medicinal Plant Development, Liaoyang 111000, China
3. Longbao Ginseng and Antler Co., Ltd., Benxi 117110, China
4. Institute of Special Animal and Plant Sciences CAAS, Changchun 130112, China
5. Shenyang Pharmaceutical University, Benxi 117004, China

Abstract: Ginsenosides, the primary bioactive constituents of *Panax* plants, exhibit a wide range of remarkable pharmacological activities, including antitumor, hypoglycemic, anti-inflammatory, immunomodulatory, neuroprotective and anti-fatigue effects, underpinning their significant medicinal value. Based on a systematic review of the recent advances in the chemical structures, classification, biosynthetic pathways and medicinal functions of ginsenosides, this article focuses on the transcription factors involved in the regulation of ginsenosides biosynthesis. The pathways various transcription factor (TF) families, including NAM, ATAF1/2 and CUC2 (NAC), basic Helix-Loop-Helix (bHLH), myeloblastosis (MYB), APETALA2/ethylene-responsive factor (AP2/ERF), WRKYGOK (WRKY), TEOSINTE BRANCHED1, CYCLOIDEA and PCF (TCP) and [(Gibberellic Acid Insensitive, GRI), (Repressor of GAI-3 mutant, RGA), and (Scarecrow, SCR)](GRAS) precisely regulate the expression of key genes in the ginsenoside biosynthesis through responding to abiotic stresses such as cold, drought and salt, and phytohormone signals including methyl jasmonate (MeJA), ethylene and salicylic acid, leading to the ultimately determination of the accumulation and composition of ginsenosides. This paper raised the challenges in current studies concerning the molecular mechanisms of transcriptional regulation in

收稿日期: 2025-12-03

基金项目: 辽宁省科技重大专项项目-人参等道地药材种质创新与应用 (2025JH1/11700024); 辽宁省揭榜挂帅项目-辽宁林下人参新品种选育及生态栽培技术研究 (2023JH1/10400021); 国家中药材产业技术体系辽阳综合试验站 (CARS-21); 科技服务特色主导产业发展项目-人参 GAP 高效种植技术集成与示范推广

作者简介: 周丛叶, 研究实习员, 硕士, 从事人参分子育种等研究。E-mail: 15809247835@163.com

*通信作者: 孙文松, 研究员, 硕士, 从事中药材育种与栽培等研究。E-mail: sunwensong12@126.com

ginsenoside biosynthesis, which could provide a theoretical reference for researchers in related fields to further improve quality of *Panax ginseng* through strategies such as synthetic biology and molecular breeding.

Key words: *Panax* L.; ginsenosides; biosynthesis; transcription factors; abiotic stress; phytohormone; antitumor; hypoglycemic; anti-inflammatory

人参属 *Panax* L. 植物为多年生草本, 其因肉质状根茎富含人参皂苷、多糖、氨基酸、维生素、挥发油、微量元素等有效成分而具有极高的药用价值和经济价值^[1]。该属植物主要分布于中亚、东亚和北美地区, 在中国共有 7 种^[2]。其中人参 *Panax ginseng* C. A. Mey.、西洋参 *P. quinquefolium* L.、竹节参 *P. japonicus* C. A. Mey.、珠子参 *P. japonicus* C. A. Mey. var. *major* L. 和三七 *P. notoginseng* (Burkill) F. H. Chen ex C. H. Chow 5 种已经被广泛应用于临床^[3-4]。人参最初记载于《神农百草经》中并被列为上品, 具有大补元气、复脉固脱、补脾益肺、生津养血、安神益智等功效^[5]。现代药理学研究证实, 人参皂苷是人参最主要的药效成分, 能够重现人参绝大多数的药理作用^[6-7]。

有数据显示, 中国人参保健品市场规模已超过 200 亿元^[8]。随着现代分离、分析技术的不断发展, 人参皂苷的种类、合成途径及药理功能已经研究较为透彻, 然而, 对其生物合成过程起到关键调控作用的限速酶的表达调控机制, 尤其是非生物胁迫与植物激素响应的上游转录因子调控网络, 仍亟待系统解析。本文旨在通过总结国内外人参皂苷及其生物合成相关转录因子的研究进展, 阐明转录因子调控人参皂苷合成的分子机制, 以期为今后人参皂苷的合成生物学研究、植物资源高效利用、优质人参品种培育等提供理论参考。

1 人参皂苷

1.1 人参皂苷的化学结构

人参皂苷是一类苷类化合物, 由疏水的苷元与亲水的糖基通过糖苷键连接而成, 根据皂苷苷元的化学结构差异可以将皂苷简单分为三萜皂苷与甾体皂苷 2 大类^[9]。人参皂苷属于三萜皂苷, 具有调节血压、抗疲劳、调节心率、保护神经系统、增强免疫及抗肿瘤等功效^[10-12]。三萜皂苷种类繁多, 在自然界中分布十分广泛, 其主要结构由 C₃₀ 五环/四环骨架构成, 多呈酸性^[13]。甾体皂苷则大多存在于单子叶植物中, 种类相对较少, 主要结构由 C₂₇ 六环/五环结构组成, 多呈中性^[14]。皂苷的糖基常由葡萄糖、半乳糖、阿拉伯糖、木糖和鼠李糖等单糖组

成^[15]。值得注意的是, 人参皂苷母核上糖基的种类、数量及结合位点与其生物活性密切相关。例如, 随着人参皂苷母核上结合的糖基从 1 个增加到 4 个, 其抗肿瘤活性也随之下降^[16-18]。通过氨基酸、无机酸或有机酸对人参皂苷进行结构修饰, 可有效改善其脂溶性等理化性质^[19-20]。

1.2 人参皂苷的分类

目前, 已有超过 300 种人参皂苷在不同的人参属物种中分离鉴定^[21]。其中大多数为原型人参皂苷, 在天然人参属植株中含量低于 0.1% 的人参皂苷成分则被称为微量人参皂苷, 如人参皂苷 CK、Rh₁、Rh₂、Rh₃、Rg₂、Rg₃ 等^[22]。

人参皂苷主要存在 3 类苷元结构: 达玛烷型、齐墩果烷型及奥克梯隆型。其中, 人参、西洋参与三七中富含达玛烷型皂苷; 姜状三七 *Panax zingiberensis* C. Y. Wu & K. M. Feng、疙瘩七 *Panax pseudoginseng* C. A. Mey. var. *bipinnatifidus* (Seemann) H. L. Li 与屏边三七 *Panax stipuleanatus* C. T. Tsai & K. M. Feng 富含齐墩果烷型皂苷; 奥克梯隆型皂苷则主要存在于金平人参 *P. vietnamensis* Ha et Grushv 和西洋参中^[23]。

达玛烷型人参皂苷可根据皂苷元上 C-6 键位上是否有羟基进一步分为原人参二醇型 (protopanaxdiol, PPD) 和原人参三醇型 (propanaxatriol, PPT)。原人参二醇型人参皂苷主要包括人参皂苷 CK、Rb₁、Rb₂、Rc、Rd、F₂、Rg₃、Rh₂、Ra₁、Ra₂、Ra₃ 等。原人参三醇型人参皂苷主要包括人参皂苷 Rh₁、Rg₁、Rg₂、Rh₃、Rh₄、F₁、F₃、F₅、Re、Rf 等。

人参皂苷的组成还受到品种、产地和植株部位等因素影响。不同地区环境下生长的同种人参属植物其人参皂苷组成可能会发生变化。例如, 虽然中日两国种植的竹节参中均富含人参皂苷 Ro, 但仅日本产竹节参含有 PPD 型竹节皂苷 III^[24]。同一植株不同部位的人参皂苷含量与比例亦存在差异。以人参为例, 人参须根的总皂苷含量最高, 其次为叶、主根和茎。人参皂苷 Rg₁ 与 Rb₁ 是地下部分的主要人参皂苷, 但在某些地上部位中含量极低甚至无法检出^[25]。

1.3 人参皂苷的合成途径

人参皂苷的生物合成途径已较为清晰，其过程始于苷元前体的合成，经骨架修饰与糖基化等步骤最终完成^[26]。具体而言，人参皂苷母核苷元前体物合成时先由甲羟戊酸 (mevalonic acid, MVA) 或甲基赤藓醇磷酸 (methylethylthritol phosphate, MEP) 途径生成异戊二烯焦磷酸 (isopentenyl pyrophosphate, IPP)，再通过异戊二烯焦磷酸异构生成二甲基烯丙基焦磷酸 (dimethylallyl pyrophosphate, DMAPP)。异戊烯基二磷酸和二甲基烯丙基二磷酸通过缩合反应生成角鲨烯，角鲨烯经氧化后转化为(3S)-2,3-氧化角鲨烯。该关键中间体经达玛烯二醇合酶 (dammarenyldiol-II synthase, DS/DDS) 或 β-香树素醇合酶 (β-amyrin synthase, β-AS) 催化分别环化生成达玛烷型或齐墩果烷型皂苷的苷元骨架，并最终经一系列细胞色素 P450 (cytochrome P450, CYP450) 和糖基转移酶 (uridine glycosyltransferase, UGTs) 的修饰，形成结构各异的人参皂苷^[27-32]。

途径中的多个关键酶，如 MVA 途径的限速酶 HMG-CoA 还原酶 (3-hydroxy-3-methylglutaryl-CoA reductase, HMGR)、法尼基焦磷酸合酶 (farnesyl diphosphate synthase, FPS/FPPS)、角鲨烯合酶 (squalene synthase, SS/SQS)、角鲨烯环氧酶 (squalene epoxidase, SE/SQE)、原人参二醇合酶 (protopanaxadiol synthase, PPDS) 与原人参三醇合酶 (protopanaxatriol synthase, PPTS) 等共同构成了人参皂苷合成的核心酶系^[26]。

1.4 人参皂苷的药理活性

达玛烷型人参皂苷作为人参活性物质最主要的组成部分之一，其药理活性广泛而显著^[6-7]。因此，传统中主要依据《中国药典》等权威标准以产品内达玛烷型人参皂苷 Rg₁、Rb₁ 与 Re 等含量作为人参质量评价指标^[4]。但由于 PPD 型和 PPT 型皂苷的化学结构差异，二者在发挥药理活性的具体机制和功效侧重上有所不同。PPD 型与 PPT 型人参皂苷都能通过多种分子途径发挥其独特的药理作用，见表 1、2。

表 1 PPD 型人参皂苷的药理活性

Table 1 Pharmacological activities of PPD-type ginsenosides

药理功能	PPD 型人参皂苷	作用途径	文献
抗肿瘤	人参皂苷 Rb ₁ 、CK	通过抑制 P-糖蛋白功能、促进淋巴细胞瘤相关转录因子的表达等途径 减弱肿瘤细胞的多药耐药性，诱导肿瘤细胞凋亡	33-36
降血糖	人参皂苷 Rb ₁	通过抑制糖皮质激素活性、促进胰岛素分泌发挥降血糖作用	37-38
抗炎与免疫调节	人参皂苷 Rb ₁ 、Rd	调控核因子 κB 信号通路，减少促炎因子的释放，缓解炎症	39
神经保护	人参皂苷 Rb ₁	通过激活超氧化物歧化酶，减少 β 淀粉样蛋白生成，保护神经	40-41
抗疲劳	人参皂苷 Rb ₁ 、Rg ₃	通过维持骨骼肌内钙稳态和线粒体膜电位、降低心肌收缩力、调控蛋白激酶 B 信号通路等途径缓解机体疲劳	42-46

表 2 PPT 型人参皂苷的药理活性

Table 2 Pharmacological activities of PPT-type ginsenosides

药理功能	PPT 型人参皂苷	作用途径	文献
抗肿瘤	人参皂苷 Rg ₁ 、Rh ₃ 、Rh ₁ 、Rh ₄	通过抑制细胞原癌基因、细胞周期蛋白、增殖细胞核抗原的表达与上皮-间质转化过程减缓肿瘤细胞的分裂、侵袭与迁移	47-51
降血糖	人参皂苷 Re、Rb ₁ 、Rg ₁	通过促进胰高血糖素样肽的表达、刺激胰岛素分泌、激活 AMPK 信号通路抑制糖异生等途径降低机体血糖	52-53
抗炎与免疫调节	人参皂苷 Rd	通过抑制诱导型一氧化氮合酶和环氧合酶-2 的表达缓解缺血后产生的炎症反应	39
神经保护	人参皂苷 Rg ₁ 、Rg ₂	通过恢复乙酰胆碱受体、促进胰岛素降解酶的表达、提高细胞色素 C 氧化酶活性、降低细胞脂筏和胆固醇水平等保护神经	54-57
抗疲劳	人参皂苷 Rg ₁	通过提高糖原储备、调节 T 细胞功能等缓解慢性疲劳	58-61

2 人参皂苷生物合成的转录调控

人参皂苷作为人参属植物重要的防御性次生代谢物，其生物合成过程受复杂的基因网络调控，在该网络中，转录因子发挥核心作用，它们能够特异性识别并结合靶基因启动子区域的顺式作用元件，进而激活或抑制 RNA 聚合酶的转录活性，从而调控下游基因表达。

转录因子可根据其功能分为转录激活因子与转录抑制因子 2 大类。其中转录激活因子主要结合于启动子及其上游区域并招募 RNA 聚合酶促进基因的转录。转录抑制因子则结合在启动子及其下游区域，负责阻止 RNA 聚合酶进行转录。典型转录因子结构包括 DNA 结合结构域、转录调控结构域、寡聚化位点及核定位信号。DNA 结合结构域主要负责识别特定的 DNA 序列（如锌指、碱性螺旋-环-螺旋等），决定靶基因特异性。转录调控结构域则负责招募共激活/抑制因子，通过染色质重塑或者直接作用于转录复合物调控基因表达。寡聚化位点与核定位信号发挥介导蛋白二聚化及转录因子核内转运的功能。

非生物胁迫如冷、干旱、盐等非生物胁迫是影响植物次生代谢物生物合成的关键环境因素。在植物遭受胁迫时，胁迫信号通过影响植物体内水分平衡、活性氧代谢等生理过程，激活特定转录因子表达，这些转录因子可分别或同时调控抗逆相关基因及人参皂苷合成途径基因的表达，将胁迫信号转导为人参皂苷生物合成的刺激信号。

茉莉酸甲酯（methyl jasmonate, MeJA）、水杨酸、乙烯等植物激素作为关键的植物内源信号分子，在介导植物次生代谢物生物合成过程中也扮演着重要角色。研究显示，人参皂苷合成通路受到 MeJA 信号的精确调控，MeJA 通过激活其下游的转录因子网络，显著提升人参毛状根、愈伤组织及植株中多种人参皂苷的含量^[30]。被激活的转录因子作为信号通路的枢纽，调节人参皂苷合成通路限速酶的表达，最终调控植株中人参皂苷的合成、组成与积累。

鉴于转录因子在基因表达调控中的关键作用，深入解析转录因子功能，结合转录组学、表观遗传学与基因编辑技术，对阐明人参皂苷积累机制及提升其产量具有重要意义。下文将系统整理并阐述受冷胁迫、干旱胁迫、盐胁迫、MeJA、乙烯与水杨酸信号调控的 NAC、bHLH、MYB、

AP2/ERF、WRKY、TCP 及 GRAS 等转录因子家族是如何整合信号、互相作用、调节人参皂苷合成关键酶基因进而构成人参皂苷生物合成复杂而有序的转录调控网络的。

2.1 环境因素响应的转录因子

2.1.1 冷胁迫响应的转录因子 冷胁迫是调控人参皂苷生物合成的重要环境因子。当人参遭遇低温时，细胞内的活性氧平衡被打破，膜系统发生氧化损伤并激活一系列特定的转录因子，从而促进人参皂苷的积累。研究表明，冷胁迫能显著诱导人参皂苷合成途径中多个关键酶基因（*PgHMGR*、*PgSSI*、*PgSE1*）的表达^[62]。人参根系经冷胁迫处理后，总皂苷含量显著增加^[63]。

在分子层面，低温信号通过复杂的表观遗传调控网络影响转录因子活性。NAC 家族转录因子是植物特有的转录因子家族之一，其 N 端含有保守的 NAC 结构域，C 端为多变的转录激活结构域，主要在植物次生细胞壁合成、花和果实的发育、非生物胁迫以及次生代谢中发挥重要作用^[64]，目前在人参中已经鉴定出 191 个 NAC 家族成员^[65-66]。人参 NAC 家族转录因子 *PgNAC05-2*、*PgNAC41-2* 与 *PgNAC56-1* 在冷胁迫诱导下表达量极显著上升。其中 *PgNAC41-2* 基因始终与 *PgDS*、*PgAS*、*PgSS*、*PgSE*、*PgFPS*、*PgCYP7* 与 *PgUGT* 等关键酶基因聚类在一起，其人参过表达株系人参皂苷 *Re*、*Rh₂* 含量极显著增加，人参皂苷 *Rc*、*Rb₂* 含量显著增加^[64]。MYB 家族转录因子同样积极参与植物的非生物胁迫过程，其家族成员在冷胁迫下表达量显著增强^[67]。人参中共含有 89 个 *R2R3-MYB* 基因，张驰^[68]研究发现，低温处理人参后，*PgMYB38* 表达量显著上调，而调控(3*S*)-2,3-氧化角鲨烯合成的关键酶基因表达量显著下调，暗示 *PgMYB38* 很可能是人参皂苷合成的转录抑制因子。AP2/ERF 转录因子在多种植物中已有较为深入的研究，其被证明是植物响应生物和非生物胁迫的最重要基因家族之一^[69]，人参 ERF 同源基因 *PgERF120* 不仅能增强人参的抗寒性，还能显著促进人参皂苷生物合成关键酶基因表达，转基因植株中人参皂苷 *Rc*、*Rd*、*Rh₁* 和 *Rg₂* 的含量显著增加^[70]。WRKY 与 TCP 也是参与植物非生物胁迫调控的重要转录因子家族^[71-74]，低温能够刺激人参中 *PgWRKY1*、*PgWRKY3*、*PgWRKY8* 与 *PgGPS*、*PgSS*、*PgCYP*、*PgUGT7* 等关键酶基因大量表达^[75]。在人参中，还未发现冷胁迫响应的 TCP 家族转录因

子,但在茶树等植物中已有研究表明 CsTCP5 和 CsTCP18 等 TCP 转录因子受冷胁迫诱导并调控植株的生长发育过程^[76]。

这些结果表明,冷胁迫作为一个有效的诱导信

号,能够激活人参中由 NAC、MYB、AP2/ERF、WRKY 及多个转录因子家族构成的调控网络,在增强植株抗寒性的同时,通过调控人参皂苷生物合成途径中关键酶基因的转录水平,最终促进人参皂苷的积累(图 1)。

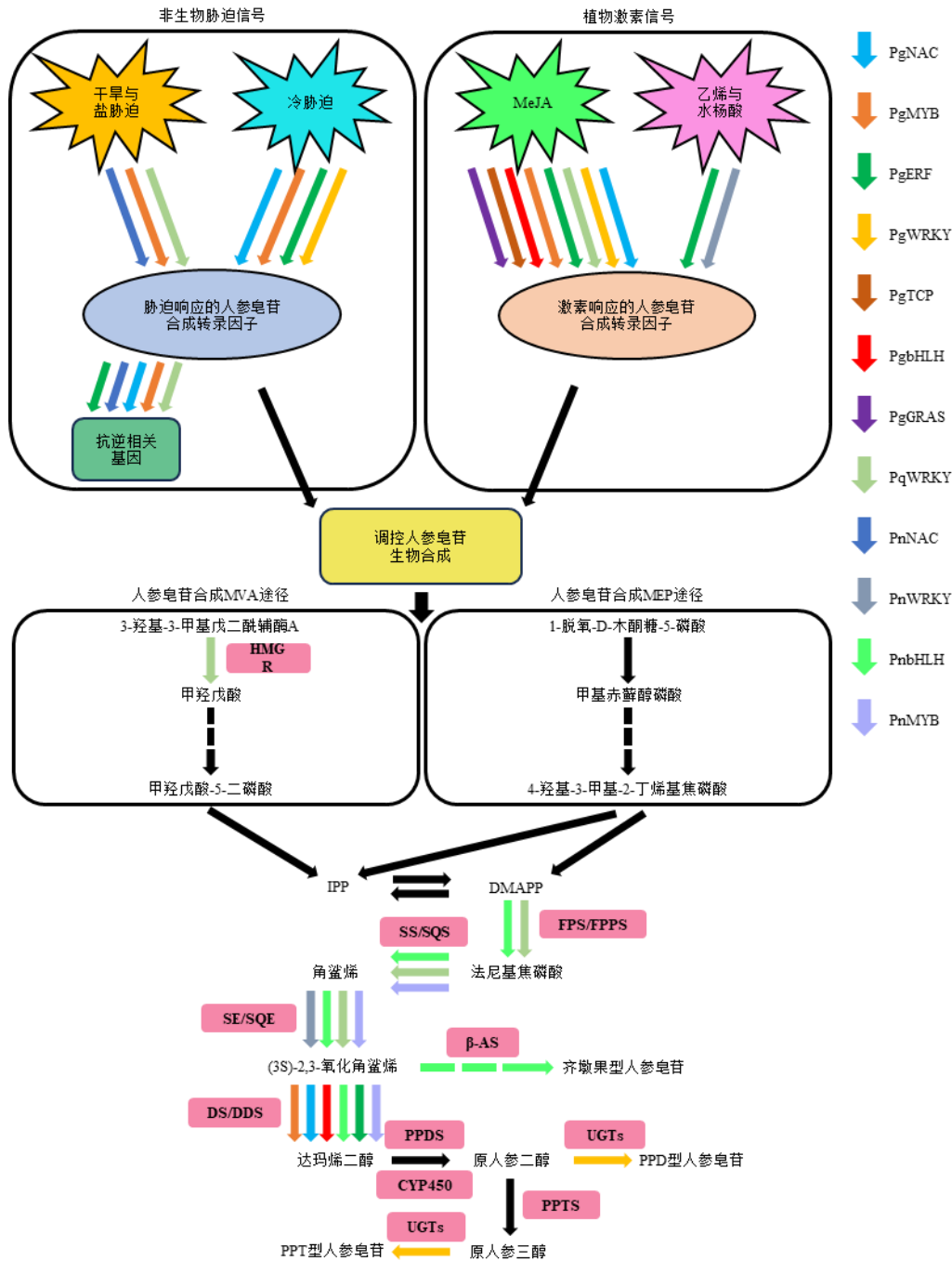


图 1 转录因子整合非生物胁迫与植物激素信号调控人参皂苷合成通路示意图

Fig. 1 Schematic diagram of regulation of ginsenoside synthesis pathways by transcription factor integration of abiotic stress and phytohormone signals

2.1.2 干旱与盐胁迫响应的转录因子 当植物遭受干旱、盐胁迫时,其细胞膜受损、活性氧积累、内部代谢环境与激素平衡遭到破坏,进而诱导相关

转录因子和次生代谢关键酶基因的表达,调控植株的次生代谢物合成过程。研究表明,适度的干旱胁迫能激活 *PgHMGR*、*PgDS*、*PgCYP* 等关键酶基因

表达, 显著促进人参总皂苷积累(图1)[77]。

木质素是一类植物自身合成的疏水性聚合物, 能与纤维素、半纤维素交联形成坚固的植物次生细胞壁, 构建疏水屏障, 清除活性氧, 增强植株抗逆性[78]。作为同样重要的植物抗逆响应组分, 人参皂苷在干旱与盐胁迫下, 其积累常与木质素呈现出协同增加的趋势, 二者变化模式高度相似, 表明它们很可能受到共同的上游转录因子调控。

在拟南芥中, NAC 家族转录因子受干旱胁迫诱导, AtNAC072 与 PnNAC03 过表达株系次生细胞壁厚度和木质素含量增加, 植株耐旱性提高[65, 79], 在三七中, 沉默 PnNAC03 不仅会导致植株木质素含量降低, 还会使关键酶基因 *PnSS*、*PnSE*、*PnDS* 表达量和总皂苷含量显著降低, 表明了其在人参皂苷生物合成和木质素积累方面的双重调控作用[79]。在激素诱导下, AtNAC072 同源基因 *PgNAC72* 在植株中能保持 48 h 持续高表达, 表明其很可能同样受干旱胁迫响应调控植株木质素与皂苷合成进程[65]。MYB 家族转录因子也是木质素合成过程中的关键调控因子[67]。在拟南芥中, NAC 类转录因子可以通过与下游的 MYB83、MYB46、MYB58、MYB75 等 MYB 转录因子结合对木质素合成基因的表达进行正调控或负调控[80]。人参中的 MYB 同源基因 *PgMYB14* 能够激活拟南芥的干旱胁迫响应通路, 促进植株木栓的生物合成, 增强抗旱性[81]。目前, 人参中响应干旱与盐胁迫的其他转录因子家族研究较少, 在西洋参中, WRKY 同源基因 *PqWRKY1* 受激素诱导, 其拟南芥过表达株系抗逆基因表达水平升高, 植株耐盐性增强[82]。茶树的 TCP 同源基因 *CsTCP5* 和 *CsTCP18* 也受干旱胁迫信号调节[76]。

综上, 这些研究共同表明, 部分干旱与盐胁迫响应的转录因子在增强植株抗逆性的同时还能调控人参皂苷的生物合成, 实现人参皂苷的协同积累, 具有双重调控作用, 为利用抗逆育种提升人参药材品质提供了理论依据(图1)。这种协同调控模式, 也为进一步从抗逆信号通路中发掘新的皂苷合成调控因子提供了新的视角与研究思路。

2.2 植物激素响应的转录因子

2.2.1 MeJA 响应的转录因子

当植物响应损伤等非生物胁迫或生物胁迫时, 植物会激活茉莉酸信号通路, 产生大量茉莉酸, 茉莉酸在茉莉酸羧甲基转移酶(jasmonic acid carboxyl methyltransferase, JMT)的催化下进一步转化为 MeJA[83]。MeJA 作为一种

连接植物胁迫响应与次生代谢的核心信号分子, 可以激活负责编码植物包括人参皂苷在内的多种防御性次生代谢物的合成通路[84]。研究表明, 外源添加 MeJA 可以显著提高人参中萜类化合物含量[85], MeJA 并非直接作用于合成酶, 其主要通过诱导上游转录因子来调控萜类化合物的合成[86]。例如, MeJA 外源处理三七后, 植株中人参皂苷合成关键酶基因 *PnDS*、*PnSS*、*PnSE*、*PnFPS* 大量表达, 人参皂苷 Rg₁、Re、Rb₁ 等单体人参皂苷及总皂苷含量显著升高[86]; 在人参中, MeJA 同样可提高 *PgHMGR*、*PgFPS*、*PgSS3*、*PgSE1*、*PgDDS*、*PgPPDS* 等关键酶基因的转录水平, 并促进不定根中人参皂苷 Rb₁ 的积累[65, 87]。由于 MeJA 稳定、高效的诱导效果, 其已成为研究人参皂苷合成途径中最常用的诱导剂之一。

bHLH 家族转录因子在植物中主要负责调控植物次生代谢与环境响应等过程[88]。bHLH 转录因子受 MeJA 通路调控, 在西洋参内, PqbHLH21 受 MeJA 诱导并参与调控人参皂苷 Rb₁ 合成[89]。MYC 类转录因子是 bHLH 亚家族之一, 其在茉莉酸触发的级联信号反应中起重要作用。在拟南芥中, MYC 蛋白间会形成同源或异源二聚体来参与茉莉酸信号调控[90]。MYC 成员 *PgMYC2* 和 *PgMYC3* 可直接结合并激活 *PgDDS*, 促进 PPD 型人参皂苷合成[91]。此外, *PgMYB2* 与 *PgNAC72* 也能响应 MeJA 信号并直接调控 *PgDDS*, 其中 *PgNAC72* 与 *PgDDS* 的表达量在 MeJA 处理后分别上升 3.3 倍和 10.3 倍, 并伴随人参皂苷 Rb₁、Re、Rg₁、Rg₂ 等人参皂苷含量的显著增加[65, 92]。ERF 家族成员也与 MeJA 诱导的人参皂苷合成过程密切相关, 三七的 ERF 同源基因 *PnERF1* 受 MeJA 通路调控并显著促进植株中人参皂苷 Rd、Rg₁、Re 的生物合成[93]。MeJA 处理后的人参不定根中 *PgERF003*、*PgERF118*、*PgERF0123* 个转录因子与 *PgCYP* 基因表达变化量高度相关[87]。WRKY 家族转录因子如 *PqWRKY1* 和 *PgWRKY7* 同样响应 MeJA 激素信号, 前者在西洋参中受 MeJA 诱导并调控人参皂苷的生物合成, 后者在人参中响应 MeJA 信号并直接激活 *PgUGT7* 关键酶基因, 显著提升植株总皂苷含量[71]。尽管研究尚不充分, TCP 与 GRAS 家族也部分参与 MeJA 信号调控。有研究证实, MeJA 可以促进人参中几乎所有 TCP 同源基因表达[94]。目前在人参中共发现有 19 个 TCP 同源基因与 10 个 GRAS 同源基因和人参皂苷合成

关键酶编码基因的表达显著相关^[94-95]。人参 PgGRAS68-01 过表达株系中人参皂苷 Rg₁、Rb₁ 和 Rg₃ 的含量显著降低, 暗示 GRAS 家族在人参中很可能扮演人参皂苷合成的负调控因子, 这也与拟南芥中 DELLA 蛋白 (GRAS 亚家族) 能与 MeJA 信号抑制子 JAZ (jasmonate ZIM-domain proteins) 互作, 减少 MeJA 表达的功能相呼应^[95-96]。

综上, MeJA 作为关键的植物激素胁迫信号分子, 并非直接作用于合成酶, 而是通过转录因子间接调控靶基因表达, 最终决定植株中人参皂苷等次生代谢物的生物合成。bHLH、MYB、NAC、ERF 和 WRKY 等多个转录因子家族共同构成了 MeJA 信号传导与人参皂苷合成之间的桥梁 (图 1)。

2.2.2 其他植物激素响应的转录因子 尽管目前对人参皂苷合成相关转录因子的研究主要集中在 MeJA 信号通路, 仍有部分研究表明, 乙烯与水杨酸等植物激素信号途径也参与调控人参皂苷的生物合成。乙烯作为一种气体激素, 广泛参与植物种子萌发、植物衰老、非生物胁迫与果实成熟等生命活动, 其信号通路的最终靶基因——AP2/ERF 家族在次生代谢调控中发挥关键作用。青蒿素与人参皂苷相似, 是一类同样由 IPP 等前体物质合成的萜类化合物。Lu 等^[97]发现青蒿中的 *AaERF1* 与 *AaERF2* 基因能激活青蒿素合成关键酶基因 *CYP71AV1* 的表达, 增加植株青蒿素的合成。人参 ERF 同源基因 *PgERF120* 受乙烯信号通路诱导, 能够直接结合 *PgDDS* 的启动子, 显著促进总皂苷积累^[70]。

水杨酸作为重要的酚类植物激素, 在植物免疫响应、系统抗性激活以及生长发育调控等活动中发

挥关键作用。研究表明, 在水杨酸信号调控下, PnWRKY4 可以直接结合 PnSE 启动子, 促进三七中三萜皂苷合成^[98]。此外, 外源水杨酸处理可提高西洋参须根中过氧化物酶等防御相关酶活性, 并上调 *PqSQS*、*PqSQE*、*PqDS* 等关键酶基因表达, 促进总皂苷积累^[99]。目前, 受水杨酸通路诱导调控人参皂苷合成的转录因子研究相对有限, 可能与水杨酸和茉莉酸信号通路存在拮抗作用有关, 二者在调控植物防御反应时常此消彼长, 互相影响并共同调控下游次生代谢产物的合成。

2.3 转录因子间的相互作用

在植物的次生代谢调控中, 转录因子能通过协同、级联、拮抗等形式构成复杂的互作网络, 共同调控下游靶基因的表达。例如, 在花青素合成过程中, MYB、bHLH 和 WD40 (WD-repeat protein) 可通过形成蛋白复合物, 共同调节花青素合成相关基因的表达, 从而控制花青素在植物中的时空表达模式^[67]。类似地, MYB 与 TCP 也被发现可以通过形成 MYB/TCP3/WD40 三元复合物, 协同促进黄酮类物质的生物合成^[71]。在拟南芥中, NAC 家族转录因子 SND1、NST1、NST2 之间存在功能冗余, 共同调控植株纤维与花药次生壁的加厚过程^[100]。在人参皂苷生物合成中, 也观察到转录因子间的复杂互作。如图 2 所示, 三七中的 PnMYB1 与 PnMYB4 分别是人参皂苷合成的激活因子与抑制因子。其中, PnMYB4 可通过竞争性结合 PnbHLH 蛋白, 拮抗 PnMYB1 的转录激活功能, 抑制人参皂苷合成关键酶基因 *PnSS*、*PnSE*、*PnDS* 的表达, 减少人参皂苷积累^[101]。人参皂苷合成相关转录因子见表 3。

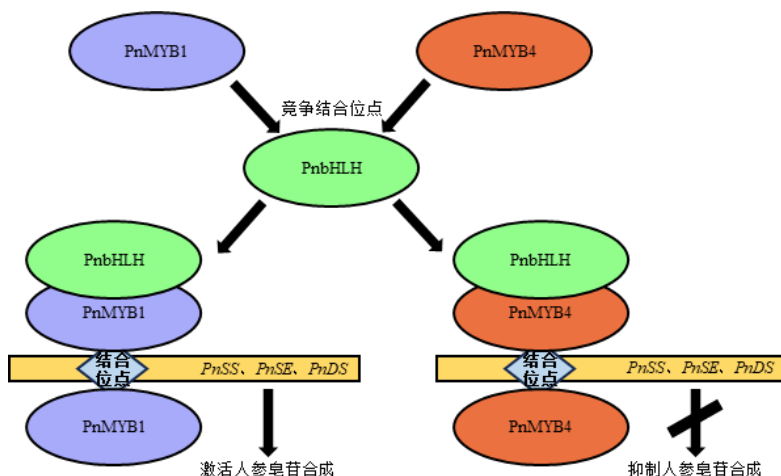


图 2 PnMYB1 与 PnMYB4 通过竞争结合 PnbHLH 调控三七人参皂苷生物合成^[101]

Fig. 2 Competitive binding of PnMYB1 and PnMYB4 to PnbHLH regulates ginsenoside biosynthesis in *P. notoginseng*^[101]

表3 人参皂苷合成相关转录因子

Table 3 Ginsenoside biosynthesis related transcription factors

转录因子家族	物种	转录因子	调控因子	靶基因	调控效果	文献
NAC	人参	PgNAC41-2、PgNAC05-2、PgNAC56-1	冷胁迫	<i>PgDS</i> 、 <i>PgSS</i> 、 <i>PgSE</i> 、 <i>PgFPS</i>	正调控	64
		PgNAC72	MeJA	<i>PgDDS</i>	正调控	65,92
	三七	PnNAC03	干旱与盐胁迫	<i>PnSS</i> 、 <i>PnSE</i> 、 <i>PnDS</i>	正调控	79
MYB	人参	PgMYB38	冷胁迫	<i>HMGR</i> 、 <i>SS</i> 、 <i>SE</i>	正调控	68
		PgMYB2	MeJA	<i>DDS</i>	正调控	30
	三七	PnMYB1	相关调控因子	<i>PnSS</i> 、 <i>PnSE</i> 、 <i>PnDS</i>	负调控	101
		PnMYB4	相关调控因子	<i>PnSS</i> 、 <i>PnSE</i> 、 <i>PnDS</i>	负调控	101
AP2/ERF	人参	PgERF120	冷胁迫/乙烯	<i>PgDDS</i>	正调控	70
		PgERF003、PgERF118、PgERF012	MeJA	<i>PgCYP</i>	正调控	87
		PgERF1	相关调控因子	<i>PgDS</i>	负调控	29
	三七	PnERF1	MeJA	相关合成基因	正调控	93
bHLH	人参	PgMYC2、PgMYC3	MeJA	<i>PgDDS</i>	正调控	91
		三七	PnbHLH1	相关调控因子	<i>SS</i> 、 <i>DS</i> 、 <i>SE</i>	正调控
	西洋参	PqbHLH7	相关调控因子	<i>PqSE</i>	负调控	29
		PqbHLH42	相关调控因子	<i>PqFPS</i>	正调控	29
		PqbHLH21	MeJA	相关合成基因	正调控	89
WRKY	人参	PgWRKY1、PgWRKY3、PgWRKY8	冷胁迫	<i>PgSS</i> 、 <i>PgCYP</i> 、 <i>PgUGT7</i>	正调控	75
		西洋参	PgWRKY1	MeJA	<i>HMGR</i> 、 <i>FPS</i> 、 <i>SS</i> 、 <i>SE</i>	正调控
		PgWRKY7	MeJA	<i>PgUGT7</i>	正调控	71
	三七	PnWRKY4	水杨酸	<i>PnSE</i>	正调控	98
		PnWRKY1	相关调控因子	<i>PnDS</i> 、 <i>PnSS</i> 、 <i>PnSE</i>	正调控	29
GRAS	人参	PgGRAS68-01	MeJA	相关合成基因	负调控	95-96

3 结语与展望

本文系统地梳理了人参皂苷的化学结构、分类、药理功能及生物合成途径,重点阐述了由NAC、bHLH、MYB、AP2/ERF、WRKY、TCP和GRAS转录因子家族构成的人参皂苷调控网络,它们作为承上启下的关键节点,将植物内外部信号转化为对人参皂苷合成关键酶基因的精确指令,决定了人参皂苷的产量与组成。

近年来,随着组学技术的飞速发展,人参皂苷的核心生物合成途径已经基本清晰。从前提取物的生成到关键苷元的形成,再到后续的糖基化、羟基化修饰过程,合成通路中的大多数关键酶基因也已被成功鉴定。然而,调控这些结构基因表达的上游转录因子网络仍尚未查明,大多数已鉴定的转录因子与其推测的靶基因间仍缺乏直接的体内结合证据与功能验证,而这些参与人参皂苷生物合成过程中的精细调控机制恰恰是决定人参皂苷含量与组成的关键,也是当前人参优良品种选育的重点与难点。

现有研究已明确揭示,PPD型与PPT型人参皂苷因极性和热稳定性等理化性质存在差异,其药理学活性各有侧重,并倾向于通过不同的分子途径发挥作用。然而,当前对于调控这两类人参皂苷生物合成的转录因子的研究尚不深入,特别是能够明确引导合成路线向特定类型人参皂苷倾斜的转录因子仍鲜有报道。同一物种的不同转基因材料,其单体皂苷的组成比例亦存在差异,转录因子对人参皂苷合成的调控可能具有潜在的路径偏好性,但针对其如何精确调控不同单体人参皂苷之间转化过程的深层机制,仍有待进一步研究。

尽管众多研究表明,这些转录因子家族与冷胁迫、干旱胁迫、盐胁迫、MeJA、乙烯、水杨酸等胁迫信号构成了一个复杂的调控网络,通过抑制或激活关键酶基因的表达,在人参皂苷的合成、积累与转化中发挥着核心作用,但对该调控网络的认识仍处于初级阶段。当前研究多集中于单一转录因子对单一靶基因的线性调控,而转录因子间如何形成复杂的异源二聚体或高阶复合物来协同工作,以及它

们如何整合内源激素信号与外源环境胁迫来精准调节人参皂苷合成过程的更深层次机制仍研究较少。此外,大多数转录因子的直接靶点、结合位点与转录后修饰对其活性等方面的影响研究也不充分。

长远来看,人参皂苷转录调控研究可以在以下4个方面深入展开:第一,多维度整合分析,在研究中结合基因组、转录组、蛋白组与代谢组等数据及蛋白质-DNA 互作技术等,系统绘制人参皂苷合成全过程的全基因组调控图谱,全面揭示转录因子调控网络。第二,精准功能研究,利用 CRISPR/Cas9 等基因编辑技术对转录因子进行定点敲除,结合遗传学、细胞生物学与生物化学等手段,在体内外验证其功能,明确单个转录因子的分子机制。第三,合成生物学,在摸索调控规则的基础上,人工设计合成线路,通过调控多个关键转录因子的表达强度与时序,在底盘细胞中实现二醇型人参皂苷、三醇型人参皂苷、微量人参皂苷的高效、定向合成。第四,分子辅助育种,将优良等位基因作为分子标记,开发优良等位基因的分子标记加速传统的杂交育种进程,助力高品质高产量人参的选育。

总之,深入揭示转录因子调控人参皂苷生物合成的分子机制,不仅是揭示植物次生代谢调控奥秘的重要基础,也将为大规模生产人参皂苷、通过分子生物学手段提升人参药材品质的研究提供可靠的理论支撑,具有广阔的科学研究意义与产业应用前景。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

- [1] Ogawa-Ochiai K, Kawasaki K. *Panax ginseng* for frailty-related disorders: A review [J]. *Front Nutr*, 2019, 5: 140.
- [2] Yue J Q, Zuo Z T, Huang H Y, et al. Application of identification and evaluation techniques for ethnobotanical medicinal plant of genus *Panax*: A review [J]. *Crit Rev Anal Chem*, 2021, 51(4): 373-398.
- [3] 宋砚农, 谢成科. 人参属分类简况 [J]. *中药通报*, 1986, 11(9): 26-32.
- [4] 中国药典 [S]. 一部. 2020: 136-137.
- [5] 史雅红, 王敏, 孙潇, 等. 近20年人临床价值评价与发展趋势的可视化分析 [J]. *药物评价研究*, 2025, 34(12): 3707-3719.
- [6] Song Y Q, Chen C, Li W, et al. Ginsenoside Rb₁ in cardiovascular and cerebrovascular diseases: A review of therapeutic potentials and molecular mechanisms [J]. *Chin Herb Med*, 2024, 16(4): 489-504.
- [7] 何道同, 王兵, 陈珺明. 人参皂苷药理作用研究进展 [J]. *辽宁中医药大学学报*, 2012, 14(7): 118-121.
- [8] 李耿, 王华, 董政起, 等. 中国人参产业发展现状及趋势分析 [J]. *中国中药杂志*, 2024, 49(17): 78-86.
- [9] 史若愚, 庞树朝, 肖璐, 等. 人参皂苷及其制剂治疗脓毒症的研究进展 [J]. *中草药*, 2025, 56(20): 7605-7613.
- [10] Ying Y, Zhang Y L, Ma C J, et al. Neuroprotective effects of ginsenoside Rg₁ against hyperphosphorylated tau-induced diabetic retinal neurodegeneration via activation of IRS-1/Akt/GSK3 β signaling [J]. *J Agric Food Chem*, 2019, 67(30): 8348-8360.
- [11] Riaz M, Rahman N U, Zia-Ul-Haq M, et al. Ginseng: A dietary supplement as immune-modulator in various diseases [J]. *Trends Food Sci Technol*, 2019, 83: 12-30.
- [12] 王永宏, 艾芷伊, 张俊顺, 等. 人参皂苷抗肿瘤活性与机制研究进展 [J]. *食品工业科技*, 2023, 44(1): 28-36.
- [13] 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.
- [14] Faizal A, Geelen D. Saponins and their role in biological processes in plants [J]. *Phytochem Rev*, 2013, 12(4): 877-893.
- [15] Rai S, Acharya-Siwakoti E, Kafle A, et al. Plant-derived saponins: A review of their surfactant properties and applications [J]. *Sci*, 2021, 3(4): 74-84.
- [16] Tong Y L, Song X P, Zhang Y X, et al. Insight on structural modification, biological activity, structure-activity relationship of PPD-type ginsenoside derivatives [J]. *Fitoterapia*, 2022, 158: 105135.
- [17] Guo H Y, Xing Y, Sun Y Q, et al. Ginsenoside derivatives synthesized from 20(R)-panaxotriol: Synthesis, characterization, and antitumor activity targeting HIF-1 pathway [J]. *J Ginseng Res*, 2022, 46(6): 738-749.
- [18] Hu Q R, Hong H, Zhang Z H, et al. Methods on improvements of the poor oral bioavailability of ginsenosides: Pre-processing, structural modification, drug combination, and micro- or nano- delivery system [J]. *J Ginseng Res*, 2023, 47(6): 694-705.
- [19] 刘发贵. 人参稀有皂苷脂肪酸修饰及其生物活性研究 [D]. 长春: 吉林农业大学, 2011.
- [20] 邵紫君. 氨基酸转化三七花和西洋参中稀有皂苷的工艺和活性研究 [D]. 长春: 吉林农业大学, 2021.
- [21] Yang W Z, Hu Y, Wu W Y, et al. Saponins in the genus *Panax* L. (Araliaceae): A systematic review of their chemical diversity [J]. *Phytochemistry*, 2014, 106: 7-24.
- [22] Tam D N H, Truong D H, Nguyen T T H, et al. Ginsenoside

- Rh₁: A systematic review of its pharmacological properties [J]. *Planta Med*, 2018, 84(3): 139-152.
- [23] 钟贵, 王元忠, 张霁, 等. 人参属植物代谢组学研究进展 [J]. 时珍国医国药, 2013, 24(9): 2234-2237.
- [24] Zhu S, Zou K, Fushimi H, *et al.* Comparative study on triterpene saponins of Ginseng drugs [J]. *Planta Med*, 2004, 70(7): 666-677.
- [25] Chen W, Balan P, Popovich D G. Comparison of ginsenoside components of various tissues of New Zealand forest-grown Asian ginseng (*Panax ginseng*) and American ginseng (*Panax quinquefolium* L.) [J]. *Biomolecules*, 2020, 10(3): 372.
- [26] Yang J L, Hu Z F, Zhang T T, *et al.* Progress on the studies of the key enzymes of ginsenoside biosynthesis [J]. *Molecules*, 2018, 23(3): 589.
- [27] 钱延春, 刘丽, 曹豪杰, 等. MVA 与 MEP 途径抑制剂对人参皂苷合成能力的影响研究 [J]. 特产研究, 2013, 35(3): 44-50.
- [28] 谢蕊秀, 余远迪, 杨柳, 等. 人参皂苷的结构修饰及其活性研究进展 [J]. 食品工业科技, 2025, 46(15): 458-469.
- [29] 姚璇, 胡婉莹, 梁宗锁, 等. 人参属植物转录因子调控的研究进展 [J]. 中药材, 2023, 46(6): 1579-1584.
- [30] 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.
- [31] 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(22): 5143-5149.
- [32] Huang Z W, Lin J C, Cheng Z X, *et al.* Production of oleanane-type saponin in transgenic rice via expression of β -amyrin synthase gene from *Panax japonicus* C. A. Mey [J]. *BMC Biotechnol*, 2015, 15: 45.
- [33] 史曦凯, 张翼军, 赵春竟. 人参皂甙单体 Rb₁ 对多药耐药细胞系 K562/HHT 细胞内柔红霉素浓度的影响 [J]. 重庆医学, 2001, 30(6): 507-509.
- [34] 王婷, 杨策尧, 申丽娟. 三七总皂苷对肿瘤耐药逆转作用的研究进展 [J]. 临床医学, 2011, 31(3): 109-111.
- [35] Chen J X, Sun M Q, Cui X M, *et al.* Ginsenoside compound K induces mitochondrial apoptosis in human hepatoma cells through Bclaf1-mediated modulation of ERK signaling [J]. *Food Agric Immunol*, 2022, 33(1): 799-816.
- [36] 陈丹青, 郑艳艳, 郭静, 等. 人参皂苷相关代谢产物抗肿瘤机制的研究进展 [J]. 上海中医药大学学报, 2023, 37(3): 83-91.
- [37] Akiyama N, Akiyama Y, Kato H, *et al.* Pharmacological evaluation of adipose dysfunction via 11 β -hydroxysteroid dehydrogenase type 1 in the development of diabetes in diet-induced obese mice with cortisone pellet implantation [J]. *J Pharmacol Exp Ther*, 2014, 349(1): 66-74.
- [38] Song B, Ding L, Zhang H Q, *et al.* Ginsenoside Rb₁ increases insulin sensitivity through suppressing 11 β -hydroxysteroid dehydrogenase type I [J]. *Am J Transl Res*, 2017, 9(3): 1049-1057.
- [39] 谢静, 袁巧云, 何姿良, 等. 人参皂苷 Rg₂ 通过 PI3K/AKT/NF- κ B 信号通路减轻 LPS 诱导的 RAW264.7 细胞炎症 [J]. 现代食品科技, 2024, 40(12): 1-9.
- [40] Qian Y H, Han H, Hu X D, *et al.* Protective effect of ginsenoside Rb₁ on beta-amyloid protein(1-42)-induced neurotoxicity in cortical neurons [J]. *Neurol Res*, 2009, 31(7): 663-667.
- [41] Qiu J, Li W, Feng S H, *et al.* Ginsenoside Rh₂ promotes nonamyloidogenic cleavage of amyloid precursor protein via a cholesterol-dependent pathway [J]. *Genet Mol Res*, 2014, 13(2): 3586-3598.
- [42] 冯毅翀, 潘华山, 赵自明, 等. 人参皂甙 Rb₁ 和人参总皂甙对运动性疲劳大鼠骨骼肌生化指标的影响 [J]. 南京体育学院学报: 自然科学版, 2010, 9(1): 24-25.
- [43] 张昌静, 庄成乐, 陈伟哲, 等. 人参皂苷 Rb₁ 对术后疲劳综合征老年大鼠海马神经营养因子的影响 [J]. 中草药, 2014, 45(6): 813-818.
- [44] 杜璐迪, 张昌静, 叶星照, 等. 人参皂苷 Rb₁ 对术后疲劳综合征大鼠中枢氧化应激的影响 [J]. 中草药, 2013, 44(9): 1168-1173.
- [45] Xu Y X, Zhang P, Wang C, *et al.* Effect of ginsenoside Rg₃ on tyrosine hydroxylase and related mechanisms in the forced swimming-induced fatigue rats [J]. *J Ethnopharmacol*, 2013, 150(1): 138-147.
- [46] Yang Q Y, Lai X D, Ouyang J, *et al.* Effects of ginsenoside Rg₃ on fatigue resistance and SIRT1 in aged rats [J]. *Toxicology*, 2018, 409: 144-151.
- [47] 柯大智, 王红宁, 陈地龙, 等. 人参皂苷 Rg₁ 抑制白血病细胞 K562 增殖并诱导分化的分子机制 [J]. 第三军医大学学报, 2014, 36(2): 456-459.
- [48] 张龙江, 周二付. 人参皂苷 Rg₁ 对结肠癌肿瘤体外和体内的增殖抑制作用 [J]. 世界华人消化杂志, 2014(30): 4599-4603.
- [49] Teng S Y, Lei X, Zhang X M, *et al.* Transcriptome analysis of the anti-proliferative effects of ginsenoside Rh₃ on HCT116 colorectal cancer cells [J]. *Molecules*, 2022, 27(15): 5002.
- [50] Lyu X, Xu X D, Song A L, *et al.* Ginsenoside Rh₁ inhibits colorectal cancer cell migration and invasion *in vitro* and tumor growth *in vivo* [J]. *Oncol Lett*, 2019, 18(4): 4160-

- 4166.
- [51] Chen J, Duan Z G, Liu Y N, *et al.* Ginsenoside Rha suppresses metastasis of esophageal cancer and expression of c-Myc via targeting the Wnt/ β -catenin signaling pathway [J]. *Nutrients*, 2022, 14(15): 3042.
- [52] 高钧, 卢守四, 张蕾, 等. 人参皂苷 Re 促进胰高血糖素样肽-1 分泌的研究 [J]. *中国药物与临床*, 2011, 11(12): 1383-1385.
- [53] Liu Q, Zhang F G, Zhang W S, *et al.* Ginsenoside Rg₁ inhibits glucagon-induced hepatic gluconeogenesis through Akt-FoxO1 interaction [J]. *Theranostics*, 2017, 7(16): 4001-4012.
- [54] Quan Q K, Wang J, Li X, *et al.* Ginsenoside Rg₁ decreases A β ₍₁₋₄₂₎ level by upregulating PPAR γ and IDE expression in the hippocampus of a rat model of Alzheimer's disease [J]. *PLoS One*, 2013, 8(3): e59155.
- [55] Fang F, Chen X C, Huang T W, *et al.* Multi-faced neuroprotective effects of ginsenoside Rg₁ in an Alzheimer mouse model [J]. *Biochim Biophys Acta*, 2012, 1822(2): 286-292.
- [56] Chen L M, Lin Z Y, Zhu Y G, *et al.* Ginsenoside Rg₁ attenuates β -amyloid generation via suppressing PPAR γ -regulated BACE1 activity in N2a-APP695 cells [J]. *Eur J Pharmacol*, 2012, 675(1/2/3): 15-21.
- [57] Quan Q K, Li X, Feng J J, *et al.* Ginsenoside Rg₁ reduces β -amyloid levels by inhibiting CDK5-induced PPAR γ phosphorylation in a neuron model of Alzheimer's disease [J]. *Mol Med Rep*, 2020, 22(4): 3277-3288.
- [58] Xu L, Chen W F, Wong M S. Ginsenoside Rg₁ protects dopaminergic neurons in a rat model of Parkinson's disease through the IGF-I receptor signalling pathway [J]. *Br J Pharmacol*, 2009, 158(3): 738-748.
- [59] He J, Yu Q T, Wu C L, *et al.* Acupuncture of the Beishu acupoint participates in regulatory effects of ginsenoside Rg₁ on T cell subsets of rats with chronic fatigue syndrome [J]. *Ann Palliat Med*, 2020, 9(5): 3436-3446.
- [60] Li Q, Wang L, Fang X Y, *et al.* Highly efficient biotransformation of notoginsenoside R₁ into ginsenoside Rg₁ by *Dictyoglomus thermophilum* β -xylosidase xIn-DT [J]. *J Microbiol Biotechnol*, 2022, 32(4): 447-457.
- [61] Seki H, Tamura K, Muranaka T. P450s and UGTs: Key players in the structural diversity of triterpenoid saponins [J]. *Plant Cell Physiol*, 2015, 56(8): 1463-1471.
- [62] Augustin J M, Kuzina V, Andersen S B, *et al.* Molecular activities, biosynthesis and evolution of triterpenoid saponins [J]. *Phytochemistry*, 2011, 72(6): 435-457.
- [63] 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.
- [64] Liu C, Zhao M Z, Ma H D, *et al.* The NAC transcription factor PgNAC41-2 gene involved in the regulation of ginsenoside biosynthesis in *Panax ginseng* [J]. *Int J Mol Sci*, 2023, 24(15): 11946.
- [65] Jiang T, Zhang Y, Zuo G G, *et al.* Transcription factor PgNAC72 activates DAMMARENEDIOL SYNTHASE expression to promote ginseng saponin biosynthesis [J]. *Plant Physiol*, 2024, 195(4): 2952-2969.
- [66] Liu Q, Sun C Y, Han J Z, *et al.* Identification, characterization and functional differentiation of the NAC gene family and its roles in response to cold stress in ginseng, *Panax ginseng* C. A. Meyer [J]. *PLoS One*, 2020, 15(6): e0234423.
- [67] 牛义岭, 姜秀明, 许向阳. 植物转录因子 MYB 基因家族的研究进展 [J]. *分子植物育种*, 2016, 14(8): 2050-2059.
- [68] 张驰. 人参 MYB 基因家族的筛选及 PgMYB38 功能分析 [D]. 长春: 吉林农业大学, 2019.
- [69] Zhang G Y, Chen M, Li L C, *et al.* Overexpression of the soybean GmERF3 gene, an AP2/ERF type transcription factor for increased tolerances to salt, drought, and diseases in transgenic tobacco [J]. *J Exp Bot*, 2009, 60(13): 3781-3796.
- [70] Jiang Y, Zhang Q, Zeng Z X, *et al.* The AP2/ERF transcription factor PgERF120 regulates ginsenoside biosynthesis in ginseng [J]. *Biomolecules*, 2024, 14(3): 345.
- [71] Samalova M, Melnikava A, Elsayad K, *et al.* Hormone-regulated expansins: Expression, localization, and cell wall biomechanics in *Arabidopsis* root growth [J]. *Plant Physiol*, 2023, 194(1): 209-228.
- [72] Zhang W, Cochet F, Ponnaiah M, *et al.* The MPK8-TCP14 pathway promotes seed germination in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2019, 100(4): 677-692.
- [73] Wang H, Mao Y F, Yang J, *et al.* TCP24 modulates secondary cell wall thickening and anther endothecium development [J]. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 436.
- [74] Zheng K, Ni Z Y, Qu Y Y, *et al.* Genome-wide identification and expression analyses of TCP transcription factor genes in *Gossypium barbadense* [J]. *Sci Rep*, 2018, 8(1): 14526.
- [75] 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.
- [76] Zhang H, Shang X, Zhou N, *et al.* 2023. The effective role

- of CsTCP5 and CsTCP18 transcription factors from *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze under drought and low-temperature [J]. Beverage Plant Research, 2023, 3: 29.
- [77] 刘晗. 干旱胁迫对人参转录因子及皂苷合成酶基因表达能力的影响 [D]. 长春: 吉林大学, 2022.
- [78] 陈冰玉, 邸明伟. 木质素解聚研究新进展 [J]. 高分子材料科学与工程, 2019, 35(6): 157-164.
- [79] Zhang X Q, Huang Y Y, Shi Y, *et al.* PnNAC03 from *Panax notoginseng* functions in positively regulating saponins and lignin biosynthesis during cell wall formation [J]. *Plant Cell Rep*, 2025, 44(3): 63.
- [80] 郭光艳, 柏峰, 刘伟, 等. 转录因子对木质素生物合成调控的研究进展 [J]. 中国农业科学, 2015, 48(7): 1277-1287.
- [81] 罗志勇, 张悦, 罗眺, 等. 人参转录因子 PgMYB14 在提高植物耐旱性中的应用: 中国, CN118995750A [P]. 2024-02-06
- [82] Sun Y Z, Niu Y Y, Xu J, *et al.* Discovery of *WRKY* transcription factors through transcriptome analysis and characterization of a novel methyl jasmonate-inducible PqWRKY1 gene from *Panax quinquefolius* [J]. *Plant Cell Tissue Organ Cult PCTOC*, 2013, 114(2): 269-277.
- [83] Turner J G, Ellis C, Devoto A. The jasmonate signal pathway [J]. *Plant Cell*, 2002, 14(suppl 1): S153-S164.
- [84] Griffiths G. Jasmonates: Biosynthesis, perception and signal transduction [J]. *Essays Biochem*, 2020, 64(3): 501-512.
- [85] Balusamy S R D, Rahimi S, Sukweenadhi J, *et al.* Exogenous methyl jasmonate prevents necrosis caused by mechanical wounding and increases terpenoid biosynthesis in *Panax ginseng* [J]. *Plant Cell Tissue Organ Cult PCTOC*, 2015, 123(2): 341-348.
- [86] Zhang X, Ge F, Deng B, *et al.* Molecular cloning and characterization of PnbHLH1 transcription factor in *Panax notoginseng* [J]. *Molecules*, 2017, 22(8): 1268.
- [87] 张杰, 刘娟, 蒋超, 等. 人参转录因子 ERF 基因家族的表达分析 [J]. 中国中药杂志, 2020, 45(11): 2515-2522.
- [88] Feller A, Machemer K, Braun E L, *et al.* Evolutionary and comparative analysis of MYB and bHLH plant transcription factors [J]. *Plant J*, 2011, 66(1): 94-116.
- [89] 陈景鲜, 卢超, 郑钧屏, 等. 西洋参中 8 个 bHLH 类转录因子的克隆及表达分析 [J]. 中国中药杂志, 2022, 47(14): 3756-3764.
- [90] Wolters H, Jürgens G. Survival of the flexible: Hormonal growth control and adaptation in plant development [J]. *Nat Rev Genet*, 2009, 10(5): 305-317.
- [91] Shi M, Zhang S W, Zheng Z Z, *et al.* Molecular regulation of the key specialized metabolism pathways in medicinal plants [J]. *J Integr Plant Biol*, 2024, 66(3): 510-531.
- [92] Liu T, Luo T, Guo X Q, *et al.* PgMYB2, a MeJA-responsive transcription factor, positively regulates the dammarenediol synthase gene expression in *Panax ginseng* [J]. *Int J Mol Sci*, 2019, 20(9): 2219.
- [93] 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.
- [94] Liu C, Lv T T, Shen Y H, *et al.* Genome-wide identification and integrated analysis of *TCP* genes controlling ginsenoside biosynthesis in *Panax ginseng* [J]. *BMC Plant Biol*, 2024, 24(1): 47.
- [95] Liu C, Wang K Y, Yun Z Y, *et al.* Functional study of PgGRAS68-01 gene involved in the regulation of ginsenoside biosynthesis in *Panax ginseng* [J]. *Int J Mol Sci*, 2023, 24(4): 3347.
- [96] Liu S S, Chen J, Li S C, *et al.* Comparative transcriptome analysis of genes involved in GA-GID1-DELLA regulatory module in symbiotic and asymbiotic seed germination of *Anoectochilus roxburghii* (Wall.) Lindl. (Orchidaceae) [J]. *Int J Mol Sci*, 2015, 16(12): 30190-30203.
- [97] Lu X, Zhang L, Zhang F Y, *et al.* AaORA, a trichome-specific AP2/ERF transcription factor of *Artemisia annua*, is a positive regulator in the artemisinin biosynthetic pathway and in disease resistance to *Botrytis cinerea* [J]. *New Phytol*, 2013, 198(4): 1191-1202.
- [98] Zhang T T, Zhang C J, Zhang X M, *et al.* Multi-algorithm cooperation research of *WRKY* genes under nitrogen stress in *Panax notoginseng* [J]. *Protoplasma*, 2023, 260(4): 1081-1096.
- [99] 梁莹. 诱导子调控下西洋参发状根皂苷合成相关基因表达研究 [D]. 长春: 吉林农业大学, 2014.
- [100] 章健楠, 夏国华. 转录因子与 microRNA 在木质部次生细胞壁发育中的调控作用 [J]. 浙江农林大学学报, 2025, 42(4): 853-863.
- [101] Man J H, Shi Y, Huang Y Y, *et al.* PnMYB4 negatively modulates saponin biosynthesis in *Panax notoginseng* through interplay with PnMYB1 [J]. *Hortic Res*, 2023, 10(8): 134.