北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

脱落酸和乙烯利对白桦丛生苗三萜积累及其合成途径基因的调控作用

袁艺格 肖常奕鑫 詹梦燃 陈孟 李尚 詹亚光 尹静

Effects of abscisic acid and ethephon on triterpenoid accumulation and biosynthetic pathway genes in *Betula platyphylla*

Yuan Yige, Xiao Changyixin, Zhan Mengran, Chen Meng, Li Shang, Zhan Yaguang, Yin Jing

引用本文:
袁艺格, 肖常奕鑫, 詹梦燃, 陈孟, 李尚, 詹亚光, 尹静. 脱落酸和乙烯利对白桦丛生苗三萜积累及其合成途径基因的调控作用[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(6):130–141. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250447
Yuan Yige, Xiao Changyixin, Zhan Mengran, Chen Meng, Li Shang, Zhan Yaguang, Yin Jing. Effects of abscisic acid and ethephon on triterpenoid accumulation and biosynthetic pathway genes in *Betula platyphylla*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(6):130–141. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250447

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250447

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

温度胁迫对白桦丛生苗次生产物合成及抗逆酶积累的影响

Effects of temperature stress on the accumulation of secondary metabolites and defensive enzymes in multiple shoots of *Betula platyphylla*

北京林业大学学报, 2021, 43(7): 31–39. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200241

乙烯对春石斛类原球茎玻璃化超低温保存存活率的影响

Effects of ethylene on the viability of cryopreserved *Dendrobium* protocorm-like bodies

北京林业大学学报, 2021, 43(6): 101–107. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200308

白桦*BpSPL6*基因启动子的克隆及表达分析

Cloning and expression analysis of *BpSPL6* promoter from *Betula platyphylla*

北京林业大学学报, 2022, 44(2): 1–10. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200174

白桦*BpPAT1*基因的表达模式及耐盐性分析

Expression patterns and salt tolerance analysis of *BpPAT1* gene in *Betula platyphylla*

北京林业大学学报, 2021, 43(10): 18–27. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200302

栓皮栎种子贮藏物质和内源激素对萌发成苗的影响

Effects of storage substances and endogenous hormones on seed germination and seedling formation of *Quercus variabilis*

北京林业大学学报, 2024, 46(1): 19–26. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220207

白桦木质部原生质体初生细胞壁再生过程转录组分析

Transcriptome analysis of regeneration process of primary cell wall in xylem protoplast of *Betula platyphylla*

北京林业大学学报, 2022, 44(8): 12–22. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200376

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250447

脱落酸和乙烯利对白桦丛生苗三萜积累及其合成途径基因的调控作用

袁艺格 肖常奕鑫 詹梦燃 陈 孟 李 尚 詹亚光 尹 静
（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，东北林业大学生命科学学院，黑龙江 哈尔滨 150040）

摘要:【目的】白桦树皮中五环三萜类化合物具有重要的药理活性，但其天然来源有限，制约其进一步开发利用。白桦三萜类化合物的积累受细胞工程技术与外源激素诱导的共同调控。本研究旨在探讨外源添加脱落酸（ABA）和乙烯利对白桦组培苗中三萜类化合物积累及其生物合成途径关键基因表达的调控效应。**【方法】**以白桦丛生苗为材料，于培养第 7 天分别进行不同浓度 ABA 和乙烯利处理，分别利用高效液相色谱、比色法及荧光定量 PCR 技术，测定三萜类化合物含量、抗氧化酶活性以及相关基因表达变化。**【结果】**（1）10 μmol/L ABA 处理后显著促进白桦丛生苗中三萜及组分的积累，其中总三萜、白桦脂醇和齐墩果酸含量分别达到 82.43、24.61 和 33.13 mg/g，分别比对照提高了 46.29%、28.73% 和 22.78%。5 mmol/L 乙烯利处理后总三萜、白桦脂醇和齐墩果酸含量最高，分别为 78.53、26.54 和 35.84 mg/g，分别比对照提高了 39.07%、54.04% 和 27.02%。（2）两种激素诱导后三萜合成基因（*HMGR*、*BPY* 及 *DS*）及胁迫响应相关基因（*CYP*450 与 *CP*）均有不同程度的上调，其中 *HMGR* 最为显著，抗氧化酶（CAT、SOD、APX 和 PAL）活性得到增强。（3）茉莉酸（JA）和水杨酸（SA）信号途径中的关键基因显著受到 ABA 和乙烯利的诱导，其中 *JAZ*1/2 和 *NPR*1 较对照表现为上调表达，*JAZ*3/4、*NPR*3 表现为下调表达，JA 信号途径重要转录因子 *MYC*2、*bHLH*44/42 和 *TGA*2/5/7 均表现为上调表达。**【结论】**10 μmol/L ABA 或 5 mmol/L 乙烯利可有效促进白桦丛生苗中三萜物质的积累，同时可以激活白桦防御酶系统，诱导 JA、SA 信号途径相关基因及三萜合成相关基因上调表达。本研究为利用植物细胞工程技术提高白桦三萜类化合物产量提供了理论依据和技术参考。

关键词：白桦；脱落酸；乙烯利；三萜类化合物；生物合成基因；JA/SA 信号通路
中图分类号：S718.46；S792.153 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2026)06−0130−12
引文格式：袁艺格，肖常奕鑫，詹梦燃，等. 脱落酸和乙烯利对白桦丛生苗三萜积累及其合成途径基因的调控作用［J］. 北京林业大学学报，2026，48(6)：130−141. Yuan Yige, Xiao Changyixin, Zhan Mengran, et al. Effects of abscisic acid and ethephon on triterpenoid accumulation and biosynthetic pathway genes in *Betula platyphylla*［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(6): 130−141.

Effects of abscisic acid and ethephon on triterpenoid accumulation and biosynthetic pathway genes in *Betula platyphylla*

Yuan Yige Xiao Changyixin Zhan Mengran Chen Meng Li Shang Zhan Yaguang Yin Jing
(Key Laboratory of Saline-alkali Vegetation Ecology Restoration, Ministry of Education, College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040, Heilongjiang, China)

Abstract: ［**Objective**］Pentacyclic triterpenoids in birch bark exhibit significant pharmacological activity; however, their natural availability is limited, thereby restricting their further development and utilization. The accumulation of birch triterpenoids is jointly regulated by plant cell engineering technologies and

收稿日期: 2025−11−11 **修回日期:** 2026−06−14
基金项目: 国家自然科学基金项目（32371840），黑龙江省自然科学基金重点项目（ZD2023C004），黑龙江春燕创新团队计划（CYCX24023）。
第一作者: 袁艺格。主要研究方向：植物次生代谢调控。Email: yuan2560202302@163.com 地址：150040 黑龙江省哈尔滨和兴路 26 号东北林业大学生命科学学院。
责任作者: 尹静，教授。主要研究方向：天然产物代谢调控与生物合成。Email: yinjing20135@163.com 地址：同上。
本刊网址: https://j.bjfu.edu.cn；https://journal.bjfu.edu.cn

exogenous hormone induction. This study aimed to investigate the regulatory effects of exogenous abscisic acid (ABA) and ethephon on triterpenoid accumulation and the expression of key genes involved in triterpenoid biosynthesis in birch tissue-cultured plantlets. [**Method**] Clustered birch plantlets were used as experimental materials. Different concentrations of ABA and ethephon were applied on the 7th day of culture. High-performance liquid chromatography (HPLC), colorimetric assays, and quantitative real-time PCR (RT-qPCR) were employed to determine triterpenoid contents, antioxidant enzyme activities, and the expression levels of related genes. [**Result**] (1) Treatment with 10 μmol/L ABA significantly promoted the accumulation of triterpenoids and their components in birch plantlets. The contents of total triterpenoids, betulin, and oleanolic acid reached 82.43, 24.61, and 33.13 mg/g, respectively, representing increases of 46.29%, 28.73%, and 22.78% compared with the control. Under ethephon treatment at 5 mmol/L, the highest contents of total triterpenoids, betulin, and oleanolic acid were 78.53, 26.54, and 35.84 mg/g, respectively, corresponding to increases of 39.07%, 54.04%, and 27.02% over the control. (2) Both hormone treatments upregulated the expression of triterpenoid biosynthesis-related genes (HMGR, BPY, and DS) and stress-responsive genes (CYP450 and CP) to varying degrees, with HMGR showing the most pronounced response. In addition, the activities of antioxidant enzymes, including CAT, SOD, APX, and PAL, were significantly enhanced. (3) Key genes in the jasmonic acid (JA) and salicylic acid (SA) signaling pathways were markedly induced by ABA and ethephon treatments. Compared with the control, JAZ1/2 and NPR1 were upregulated, whereas JAZ3/4 and NPR3 were downregulated. Furthermore, important transcription factors in the JA signaling pathway, including MYC2, bHLH44/42, and TGA2/5/7, were significantly upregulated. [**Conclusion**] Treatment with 10 μmol/L ABA or 5 mmol/L ethephon effectively promoted triterpenoid accumulation in birch plantlets. These treatments also activated the antioxidant defense system and induced the expression of genes involved in JA and SA signaling pathways as well as triterpenoid biosynthesis. This study provides a theoretical basis and technical reference for enhancing triterpenoid production in birch through plant cell engineering approaches.

Key words: *Betula platyphylla*; abscisic acid; ethephon; triterpenoids; biosynthetic genes; JA/SA signaling pathway

白桦（*Betula platyphylla*）三萜类化合物包括白桦脂酸、齐墩果酸、角鲨烯、羽扇醇和白桦脂醇等，具有多种药理活性[1]。由于植物中次生代谢产物的积累受光照、温度、水分、肥力和盐度等环境因素及树龄等因素影响，难以稳定、可持续获得大量白桦三萜物质，而化学合成存在纯化困难、效率低、成本高等问题，制约了白桦三萜化合物的规模化应用[2]。

植物激素在调节植物生长发育和次生代谢产物合成及抵御逆境胁迫中发挥重要作用。植物遭遇逆境伤害时，通过细胞膜表面受体，将外部信号转化为内部化学信号，调控植物激素的合成、生长发育及防御基因启动与代谢产物的重新配置。与维持细胞内氧化平衡稳态相关的抗坏血酸过氧化物酶（ascorbateperoxidase，APX）[3]、超氧化物歧化酶（superoxide dismutase，SOD）[4]、过氧化氢酶（catalase，CAT）等抗氧化酶的活性也受到植物激素的调控[5]。已有研究表明，植物激素能够调控次生代谢产物的生物合成，并在植物响应环境胁迫过程中发挥重要作用[6−7]；使用 50 mg/L 乙烯利处理生姜（*Zingiber officinale*）根茎，能够调控参与活性氧（reactive oxygen species，ROS）代谢的关键酶活性和苯丙烷途径相关基因的表达来增强细胞的抗氧化能力，并诱导次生代谢物积累，从而促进生姜根茎伤口的愈合[8]。Linh 等[9]及 Kochan 等[10]发现外源 ABA 能够增强越南三七（*Panax vietnamensis*）与西洋参（*Panax quinquefolius*）毛状根中 *HMGR* 基因的启动子活性，使得总人参皂苷含量显著提高；外源 ABA 还能够促进 *MdMYB*1 与下游靶基因启动子的结合，最终促进花青素的积累[11]。除 ABA 外，外源乙烯利处理白姜花（*Hedychium coronarium*）后，罗勒烯、沉香醇、别罗勒烯、石竹烯和法尼烯的挥发量显著上升，相关萜类合成基因 *HcTPS*1、*HcTPS*3 和 *HcTPS*10 的表达量均有不同程度的上升[12]。由此可见，利用外源激素诱导植物及组织以获得更多天然产物具有重要的应用潜力。

外源激素调控萜类物质合成相关的研究基本集中于茉莉酸（jasmonic acid，JA）和水杨酸（salicylic acid，SA）[13]。本实验室前期研究显示，100 μmol/L

外源茉莉酸甲酯(methyl jasmonate，MeJA)和 50 mg/L SA 处理白桦 24～48 h 后，能够上调包括法尼基焦磷酸合成酶(farnesyl pyrophosphate synthase，FPS)、角鲨烯合酶(squalene synthase，SS)、鲨烯环氧酶(squalene epoxidase，SE)、β-香树脂醇合酶(beta-amyrin synthase，β-AS)、环阿屯醇合酶(cycloartenol synthase，BPX)和羽扇豆醇合酶(lupeol synthase，BPW)等在内的白桦三萜合酶编码基因的表达，进而显著促进了白桦三萜的积累[14−15]。Rahimi 等[16]发现外源 MeJA 能够显著增加人参(*Panax ginseng*)中皂苷的含量，并且过表达 JA 合成基因 *PgLOX*6 可使 JA 与 MeJA 浓度显著提高，并促进 *SS*、*SE* 和 *DS* Ⅱ基因的表达，最终促进人参皂苷的合成。Tewari 等[17]研究发现外源 SA 能够通过调节人参中活性氮(reactive nitrogen species，RNS)和 ROS 信号来提高三萜类化合物含量；并且乙烯也是参与调控人参皂苷合成的重要信号分子之一[18]。在东北红豆杉(*Taxus cuspidata*)中，响应外源 SA 的转录因子 *TcWRKY*33 能够增强紫杉醇合成基因启动子的活性，正向调节紫杉醇的生物合成[19]。

在植物体内，激素、逆境胁迫与次生代谢产物积累之间存在着复杂的相互作用，逆境胁迫能够触发植物体内的激素合成和信号转导途径，进而调节次生代谢产物的合成和积累[20]；次生代谢产物的积累也能够增强植物的抗逆性，帮助植物更好地应对逆境胁迫[21]。李春晓等[22]研究表明，在外源 MeJA 诱导的不同时期，白桦中的三萜合成基因 *BpFPS*、*BPY*、*BPW*、*BPX*、*BPX*2 均在不同时段上调表达，且外源 MeJA 处理白桦悬浮细胞后，细胞色素 P450 单加氧酶(cytochrome P450 monooxygenase，CYP450)、Fe-超氧化物歧化酶(Fe-SOD)、半胱氨酸蛋白酶(cysteine protease，CP)、NADP-苹果酸酶(NADP-malic enzyme，NADP-ME)、甜菜碱醛脱氢酶(betaine aldehyde dehydrogenase，BADH)的编码基因均在不同时段上调表达，推测上述基因在白桦细胞防御应答及三萜物质的合成过程中发挥重要作用。

基于上述研究现状，尽管 ABA 和乙烯在植物次生代谢调控中发挥重要作用，但其对白桦三萜生物合成的调控机制尚不明确。为进一步揭示两种激素对白桦三萜合成的调控作用，本研究以白桦悬浮培养丛生苗为试材，通过 ABA 和乙烯利诱导处理，系统分析三萜物质积累、三萜生物合成途径关键酶基因及逆境响应相关基因的表达变化，探讨激素信号与三萜代谢调控之间的关系，以期阐明 ABA 和乙烯利促进白桦三萜积累的分子机制，为利用白桦丛生苗及相关组织实现三萜类活性物质的高效定向合成提供理论依据和技术支撑。

1 材料与方法

1.1 材 料

本研究所用植物材料为东北林业大学植物细胞生物学实验室培养的白桦组培苗，选取继代培养 3～4 周后的健壮无菌组培苗为外植体，经 NT 培养基 + 0.1 mg/L 的 6-BA 诱导获得愈伤组织，继代周期 30 d，继代 3～4 次后，使用附加 5 mg/L 6-BA 的 NT 培养基进行丛生苗诱导 3 周后，于相同液体培养基悬浮培养，继代周期为 14 d。

取 5 g 培养 7 d 的生长一致的丛生苗置于 100 mL NT 培养基中，培养温度为 24～26 ℃，光照强度为 2 000 lx，光照时间 16 h/d，湿度为 40%～50%，摇床转速 118 r/min。

白桦丛生苗悬浮培养第 7 d 时，分别添加 10 和 50 μmol/L ABA、5 和 50 mmol/L 乙烯利进行诱导处理，同时设置 20 μmol/L 氟草酮(Fluridone，ABA 生物合成抑制剂)和 50 μmol/L 硝酸钴($Co(NO_3)_2$，乙烯生物合成抑制剂)处理[23−24]；设不添加任何激素组为对照。所有处理均进行 3 次重复。ABA、乙烯利、氟草酮(ABA 合成抑制剂)及硝酸钴(乙烯合成抑制剂)均购买于 Sigma 公司。分别在处理后不同时间取样，称量鲜质量后，将一部分材料置–80 ℃ 冰箱保存，用于测定基因表达和抗逆酶活性变化；另一部分于 65 ℃ 烘干，用于检测三萜类化合物含量。本研究标准品均购自国家标准物质网，北方伟业计量集团有限公司，纯度均≥98.5%。

本研究中格锐思生物科技有限公司提供的植物生理指标检测试剂盒为 SOD 活性检测试剂盒(货号：G0103F)、CAT 活性检测试剂盒(货号：G0105F)、PAL 活性检测试剂盒(货号：G0114F)和 APX 活性检测试剂盒(货号：G0203F)。

1.2 研究方法

1.2.1 总三萜及其组分的提取及含量测定

为评价不同浓度 ABA 和乙烯利对白桦三萜类化合物积累的影响，不同处理后取样，测定总三萜、白桦脂醇和齐墩果酸含量。

总三萜含量的测定参照香草醛–高氯酸显色法[25]。精密称取白桦丛生苗干样 0.05 g，加入 2 mL 95% 乙醇，室温浸泡 24 h 后，于 70 ℃ 水浴加热 1 h，冷却后超声提取 40 min。吸取上清液 100 μL 于具塞试管中，于水浴锅中蒸干。依次加入 200 μL 5% 香草醛–冰醋酸溶液和 800 μL 高氯酸($HClO_4$)，涡旋混匀，70 ℃ 水浴加热 15 min 显色。取出后立即置于冰浴中冷却 5 min 以终止反应。加入乙酸乙酯定容至

5 mL，摇匀，于 551 nm 波长处测定吸光度值。以齐墩果酸为标准品绘制标准曲线，计算总三萜含量。

白桦脂醇和齐墩果酸检测采用高效液相色谱法[26]。精密称取白桦丛生苗干样 0.05 g，加入 25 mL 盐酸–乙醇溶液（2∶8），加热回流 3 h，摇匀并过滤，取滤液 15 mL，加蒸馏水 15 mL，80 ℃ 水浴蒸去乙醇，然后用乙醚萃取 3 次，合并乙醚萃取液，低温蒸干，加 1 mL 甲醇溶解，进行高效液相色谱（HPLC，Waters 公司 600-717-2487 高效液相色谱系统）检测。检测条件：色谱柱 HiQ sil C18 4.6 mm × 250 mm，柱温 25 ℃，灵敏度 16 AUFS，流速 1.0 mL/min，流动相为 $V_{乙腈}$∶$V_{水}$ = 9∶1。

1.2.2　抗逆酶活性测定

为分析 ABA 和乙烯利是否诱导白桦防御响应，测定 APX、SOD、CAT 和 PAL 活性。上述酶活是植物清除活性氧和抵御逆境胁迫的重要指标，其活性变化可反映防御系统的启动程度。

SOD、PAL、CAT 和 APX 活性测定采用比色法[27]，采用格锐思生物科技有限公司提供的植物生理指标检测试剂盒进行测定。所有指标测定均重复 3 次。

1.2.3　激素处理白桦的基因表达水平检测

为阐明 ABA 或乙烯利促进三萜化合物积累的分子机制，检测三萜化合物合成途径关键酶基因（*HMGR*、*BPY*、*DS*）、胁迫响应相关基因（*CYP*450、*CP*）以及 JA/SA 信号通路相关基因（*JAZ*、*NPR*、*MYC*2、*bHLH* 和 *TGA*）的表达变化。

白桦丛生苗总 RNA 提取参考 CTAB 提取法[28]。cDNA 合成步骤参照 PrimeScript™ RT reagent Kit with gDNA Eraser（Perfect Real Time）（RR047A，Takara）试剂盒说明书。按照标准 qRT-PCR 引物设计原则设计基因引物，以 *tubulin*（*Tu*）为内参基因，所用引物均由 Snapgene 软件设计并由上海生物工程公司合成，各引物的最适退火温度为 58 ~ 60 ℃。qRT-PCR 操作步骤与反应体系参照 PrimeScript™ RT reagent Kit with gDNA Eraser（Perfect Real Time）（RR047A，Takara）试剂盒说明书。使用 Applied Biosystems™ 7 500 实时荧光定量 PCR 系统进行 qRT-PCR 反应，具体程序：95 ℃ 预变性 30 s，随后进行 40 个循环扩增（95 ℃ 5 s，58 ~ 60 ℃ 30 s）。

1.3　数据分析

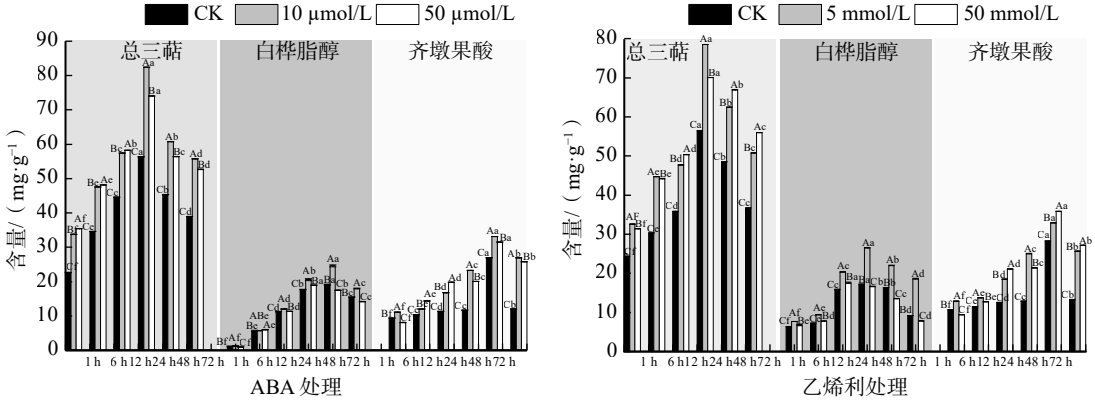
数据使用 Shapiro-Wilk 和 Levene 检验对数据进行正态性和方差齐性检验；使用 *t* 检验对数据进行成对比较或单因素方差分析，然后使用 Fisher 最小显著差异法和新复极差法进行多组比较。统计学显著性设置为 $P < 0.05$。所有分析均使用 SPSS 25.0。

2　结果与分析

2.1　不同浓度 ABA 和乙烯利对白桦丛生苗三萜类化合物积累的影响

10 μmol/L ABA 处理 24 h 后，白桦丛生苗的总三萜物质含量显著提升至 82.43 mg/g，比对照增加 46.29%；白桦脂醇和齐墩果酸的积累在 48 h 达到峰值（分别为 24.61 和 33.13 mg/g），比对照分别提高了 28.73% 和 22.78%。5 mmol/L 乙烯利处理下，白桦苗总三萜物质含量在 12 h 达到 78.53 mg/g，比对照提高了 39.07%；白桦脂醇含量在 24 h 最高（26.54 mg/g），比对照提高了 54.04%；齐墩果酸在 48 h 达最高（35.84 mg/g），比对照提高了 27.02%。综合比较，10 μmol/L ABA 或 5 mmol/L 乙烯利更有利于三萜类化合物的积累（图 1）。

10 μmol/L ABA 处理 24 h 后总三萜含量比对照提高了 31.07%。氟草酮处理的丛生苗在 1 ~ 72 h 均表现低于对照及其他处理，其中 24 h 总三萜含量分



不同大写字母表示同一时间不同处理间差异显著（$P < 0.05$），不同小写字母表示同一处理不同时间段的差异显著（$P < 0.05$）。下同。

图 1　不同浓度 ABA 和乙烯利诱导对白桦丛生苗三萜化合物合成的影响

Fig. 1　Effects of different concentrations of ABA and ethephon on triterpene synthesis in birch clump seedlings

别比对照和 ABA 处理降低了 24.46% 和 42.37%，说明白桦丛生苗内源 ABA 抑制后显著降低了总三萜的合成，ABA 生物合成抑制剂氟草酮显著抑制了白桦三萜的积累，而外源 ABA 处理则能够有效促进三萜合成，并在一定程度上降低该抑制效应(图 2A)。处理 48 h 后，10 μmol/L ABA 组白桦脂醇含量达到 31.46 mg/g，较对照提高 52.78%；相比之下，氟草酮处理组较对照降低 31.63%(图 2B)。这一结果表明，ABA 在白桦三萜生物合成过程中发挥重要的正调控作用。齐墩果酸含量在 ABA 处理 48 h 后最高，较对照提高了 14.44%；ABA 抑制剂氟草酮处理组较对照降低了 15.46%。由此可见，当内源 ABA 被抑制时，白桦三萜类化合物的积累量较其他组显著降低，而外源添加 ABA 可在一定程度上缓解该抑制作用，表明外源和内源 ABA 同时参与白桦三萜类化合物的合成。

5 mmol/L 乙烯利处理 24 h 后的总三萜含量较对照提高幅度最大，达到 39.93%。乙烯利与硝酸钴共同处理后总三萜含量均高于硝酸钴处理。乙烯利处理 24 h 后白桦脂醇含量，较对照提高了 45.32%；硝酸钴处理组含量较对照降低了 22.02%。乙烯利处理 48 h 后齐墩果酸含量较对照提高 15.95%；硝酸钴处理组含量较对照降低 14.80%(图 2B)。上述结果表明，乙烯抑制剂的加入导致白桦三萜化合物的合成被显著抑制；而外源乙烯利可部分弥补其对三萜类化合物合成的抑制作用。

2.2 ABA、乙烯利及其抑制剂对白桦丛生苗抗氧化酶活性的影响

ABA 和乙烯可诱导植物产生过氧化氢及超氧阴离子，进而激活抗氧化酶活性(SOD、CAT、APX)的变化，ROS 可能作为第二信使激活合成途径[29]。抗氧化酶中，SOD 负责催化超氧化物自由基转化为过氧化氢和氧气；CAT 催化过氧化氢分解为水和氧气；APX 催化过氧化氢还原为水，3 种抗逆酶实现清除活性氧及保护植物的能力。本实验结果显示，使用外源 ABA 和乙烯利对白桦丛生苗处理后抗氧化酶活性变化显著，在 ABA 处理组中，SOD 和 PAL 活性在处理 24 h 后达到最高水平，分别为对照的 128.40% 和 217.05%。(图 3A)。在乙烯利处理组中，CAT 活性整体低于对照，但 SOD 和 APX 活性在处理 48 h 后达最高峰，分别比对照提高了 51.58% 和 60.00%，显示超氧阴离子清除和 H_2O_2 消除呈协同响应。PAL 活性在处理 12 h 后比对照提高了 20%(图 3B)。上述结果说明，ABA 和乙烯利及其抑制剂处理均可调控白桦丛生苗的抗氧化酶系统，其中 SOD、CAT 和 APX 共同维持 ROS 平衡。

2.3 ABA 和乙烯利对白桦丛生苗三萜类化合物合成及逆境响应基因表达水平的调控

2.3.1 白桦丛生苗三萜类化合物合成基因的表达水平变化

两种外源激素处理后各基因表达水平均受到了不同程度的调控，其中在 ABA 处理组中，各基因均

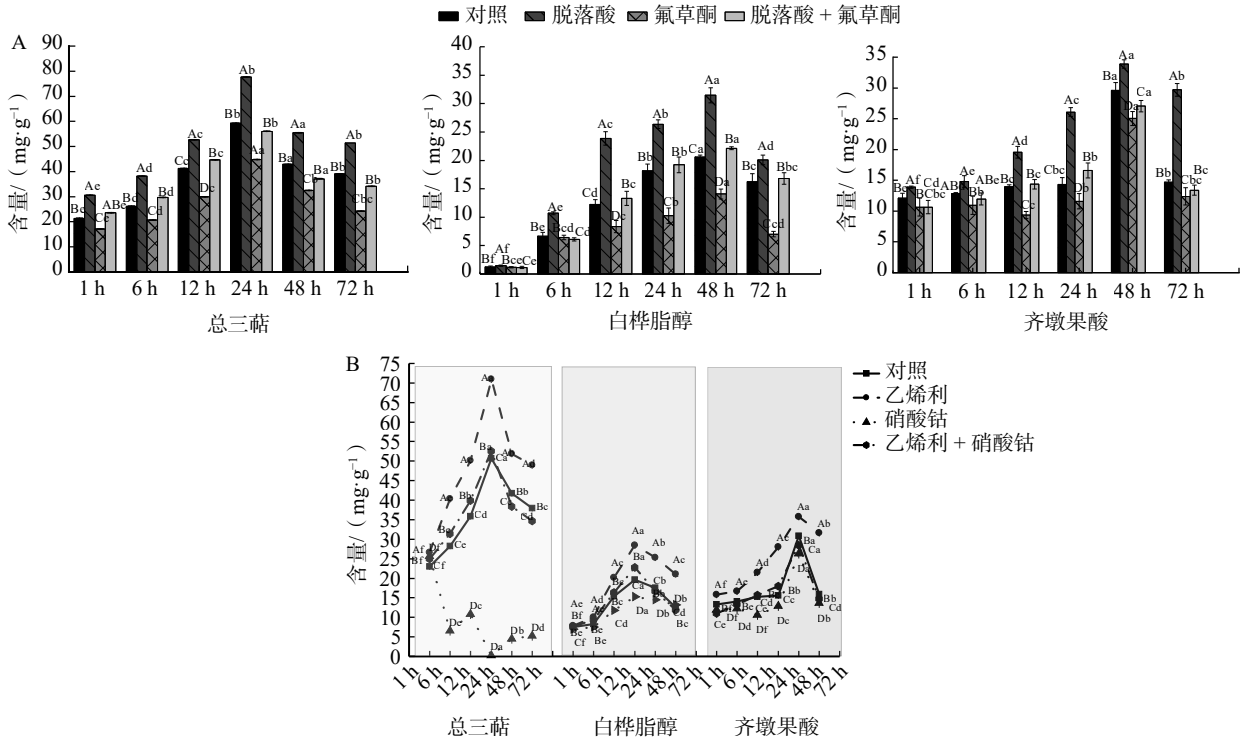


图 2 ABA(A)、乙烯利(B)及其抑制剂对白桦丛生苗三萜类化合物合成的影响

Fig. 2 Effects of abscisic acid (A), ethephon(B), and their inhibitors on triterpene synthesis in birch clump seedlings

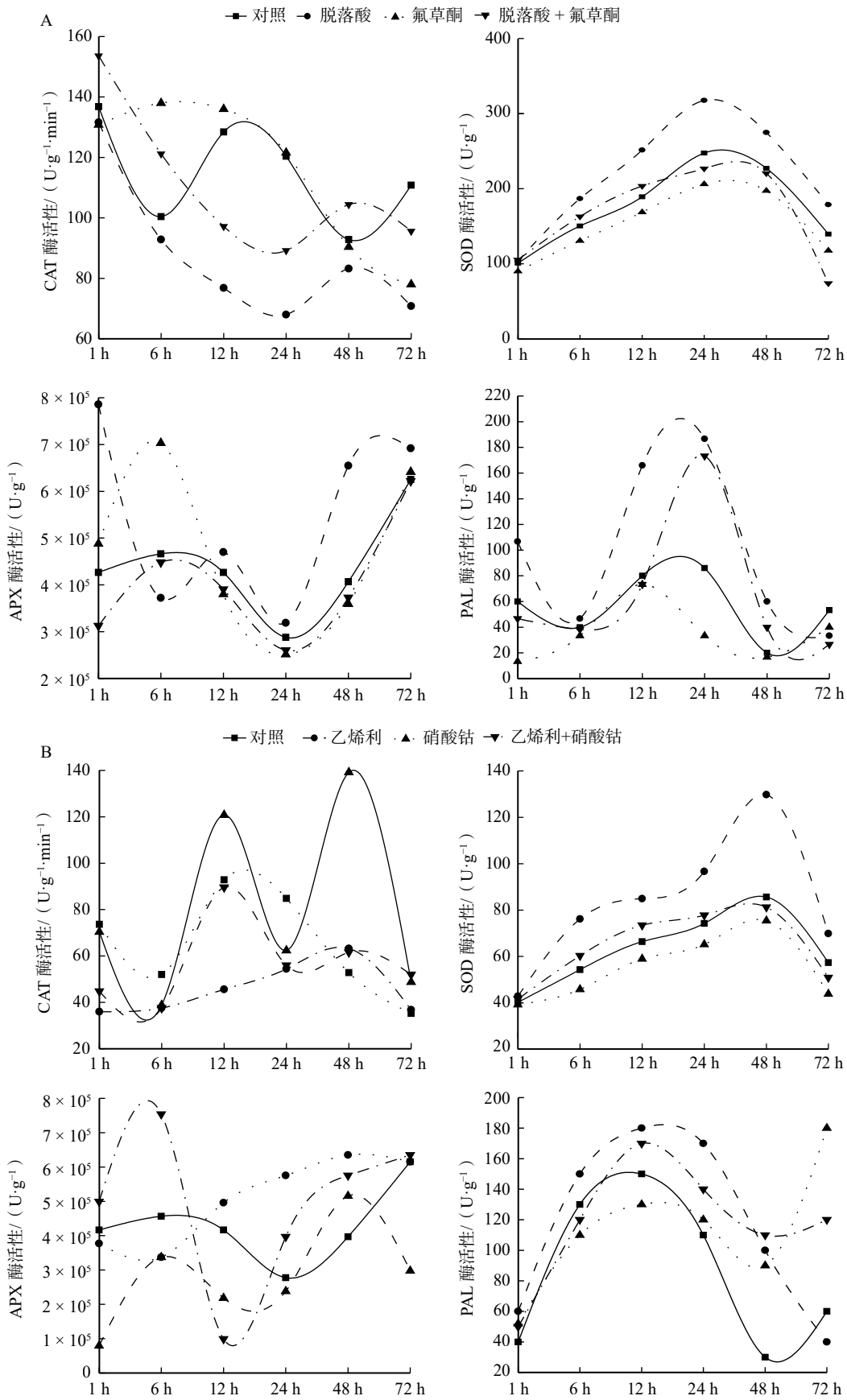


图 3　ABA（A）、乙烯利（B）及其抑制剂处理对白桦丛生苗抗氧化酶活性的影响

Fig. 3　Effects of abscisic acid (A), ethephon (B), and their inhibitors on antioxidant enzyme activities in birch clump seedlings

较对照呈现出上调表达，以 *HMGR* 最为显著，其表达水平在处理 6 ~ 24 h 内持续上升，并于 24 h 达到峰值；*FPP* 与 *BPY* 在处理 1 ~ 24 h 内均较对照维持上调表达，其最高表达量显著高于对照；*DS* 在处理

1 ~ 12 h 内表达上调，并于 6 h 达到峰值，为对照组的 3.02 倍(图 4A)，10 μmol/L ABA 处理 24 h 时，三萜类化合物合成前体基因 *HMGR* 表达量达到峰值，白桦丛生苗总三萜含量同样达到峰值；白桦脂醇与齐墩果酸含量在处理 48 h 时达到峰值。而 ABA 合成抑制剂氟草酮处理显著抑制了三萜类化合物的积累，这明确了 ABA 对三萜类化合物合成基因具有显著的诱导效应，并在三萜类化合物合成中发挥重要功能。

在乙烯利处理组中，*HMGR* 在处理后 12 ~ 72 h 内持续上调，于 48 h 达到峰值；*FPP*、*SS*、*BPX*、*BPY* 在处理后出现不同程度上调，于 24 h 到达峰值；*SE* 在处理 12 ~ 24 h 内上调表达；*DS* 在处理 6 ~ 72 h 内上调表达，于 12 h 达到峰值(图 4B)。可见对于三萜类化合物合成通路中前体基因，如 *HMGR*、*FPP*、*SE*、*SS* 等基因均在 12 ~ 24 h 上调表达，同样乙烯利处理 24 h 时，总三萜、白桦脂醇、齐墩果酸含量也显著增加。抑制剂硝酸钴的处理导致三萜类化合物含量显著低于对照，表明阻断乙烯信号严重阻碍了三萜类化合物合成途径的激活及产物积累。上述结果显示，外源 ABA 或乙烯利处理能够显著促进三萜类化合物合成基因的表达，这可能是 ABA 与乙烯利促进三萜类化合物合成的主要因素。

2.3.2 白桦丛生苗逆境响应基因的表达水平变化

与逆境响应相关的 *BADH*、*CYP*450、*NADP-ME*、*CP*、Bax 抑制因子(bax inhibitor，BI)和 ACC 氧化酶(1-aminocyclopropane-l-carboxylicacid oxidase，ACO)基因的启动子序列上具有多种激素响应元件(图 5A)。结果显示，在 ABA 处理组中，*NADP-ME*、*CP* 和 *ACO* 的表达水平在处理后 12 h 较对照显著上调；*BADH* 的表达水平则是在处理后 24 h 显著上调。在乙烯利处理组中，*BADH*、*CYP*450、*Fe-SOD*、*NADP-ME*、*CP*、*BI* 及 *ACO* 均在处理 12 ~ 48 h 内上调表达，且均在 24 h 时达到峰值(图 5B)。

2.4 ABA 和乙烯利处理对响应 SA 与 JA 信号途径关键基因的调控

SA 信号通路中 SA 受体 *BpNPR*1 与下游转录因子 *BpTGA*2、*BpTGA*5 和 *BpTGA*7 的表达水平均在 ABA 与乙烯利处理后较对照显著上调。此外，SA 信号通路的负调控因子 *BpNPR*3 与 *BpNPR*4 的表达在乙烯利处理后被显著下调。在响应 JA 信号的关键基因中，经 ABA 与乙烯利处理后，核心转录因子 *BpMYC*2、抑制因子 *BpJAZ*1 和 *BpJAZ*2 以及参与白桦三萜类化合物合成的重要转录因子 *BpbHLH*44 和 *BpbHLH*42 的表达水平均较对照显著上调；同时 *BpJAZ*3/4 的表达水平在乙烯利处理后较对照显著下调(图 6)。表明，ABA 和乙烯利可通过 *MYC*2、*NPR*1 等关键因子与 JA/SA 信号通路作用，实现激活三萜类化合物合成关键基因表达，从而促进白桦三萜化合物的积累。

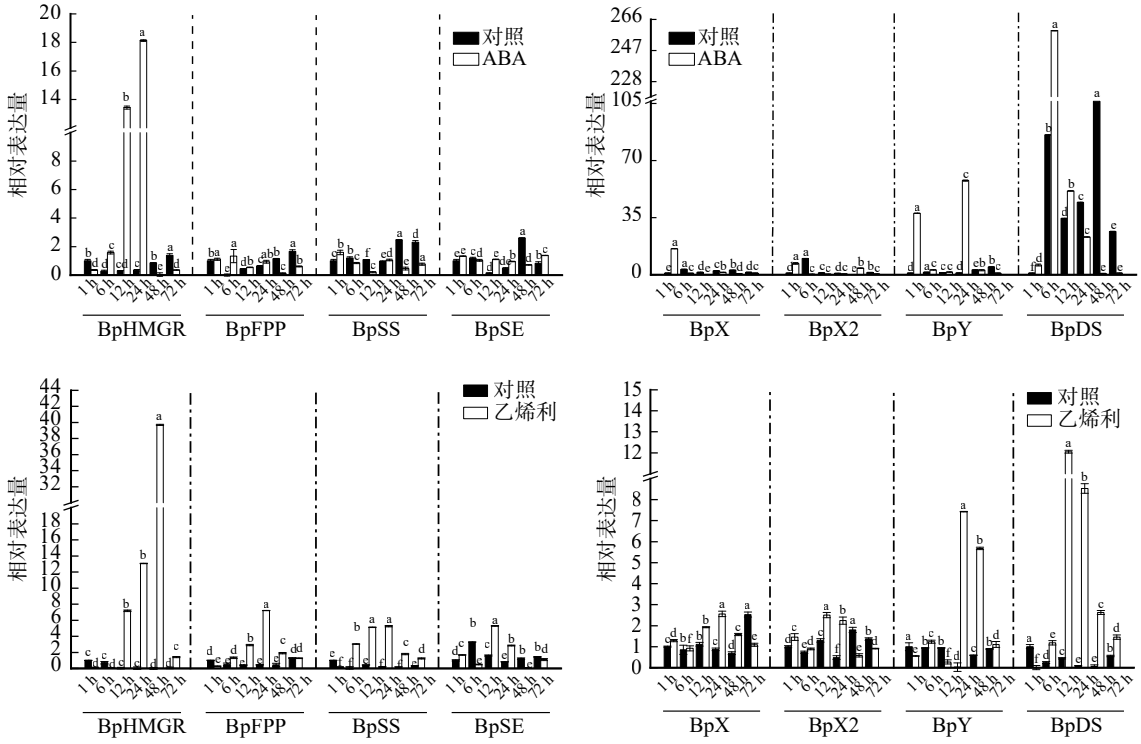
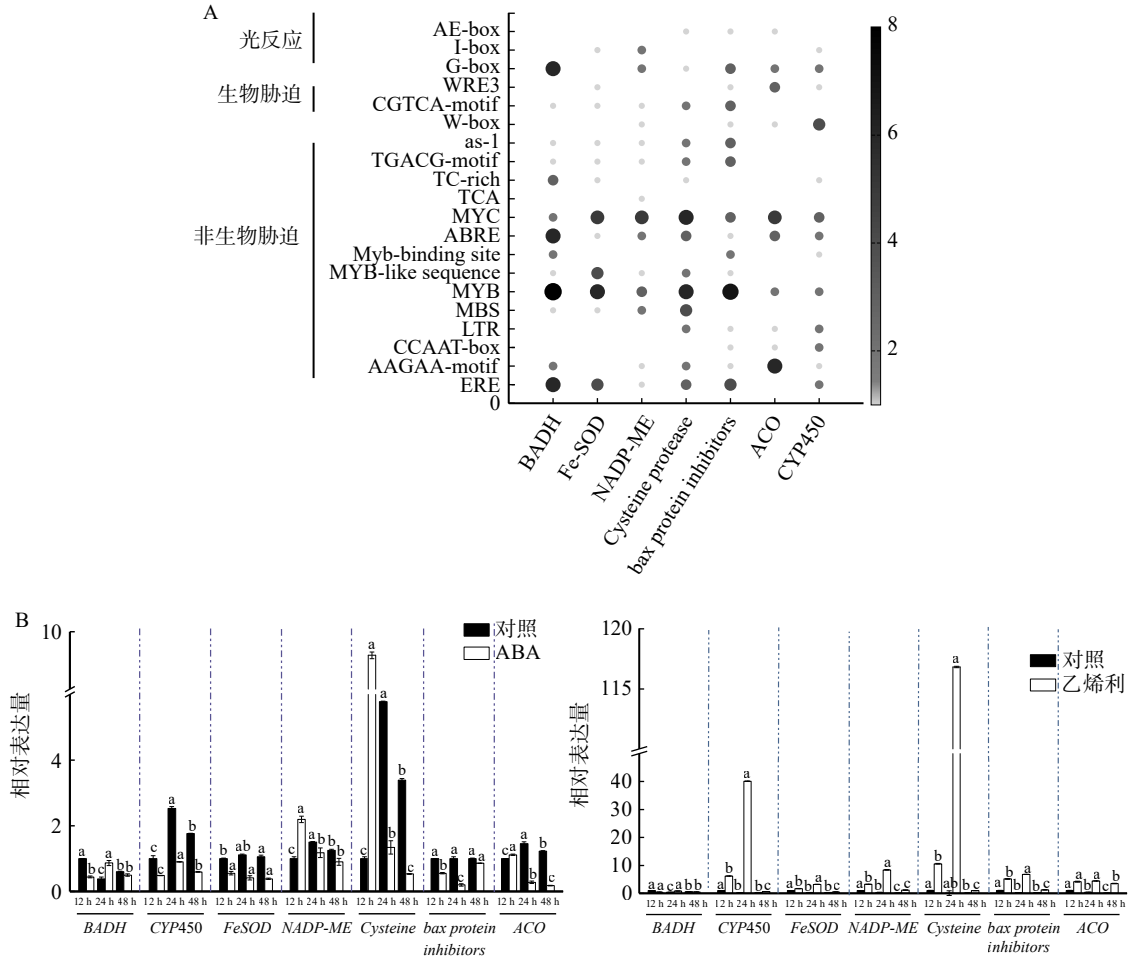


图 4 ABA(A)和乙烯利(B)诱导下三萜类化合物合成途径基因相对表达量

Fig. 4 Relative expression levels of genes in the triterpenoid biosynthesis pathway induced by abscisic acid (A) and ethephon (B)



A 为白桦中逆境诱导响应基因核心启动子序列；B 为处理后白桦丛生苗中逆境响应基因的相对表达量。

图 5　不同处理下白桦丛生苗逆境响应基因相对表达量

Fig. 5　Relative expression levels of stress response genes in birch clump seedlings under different treatments

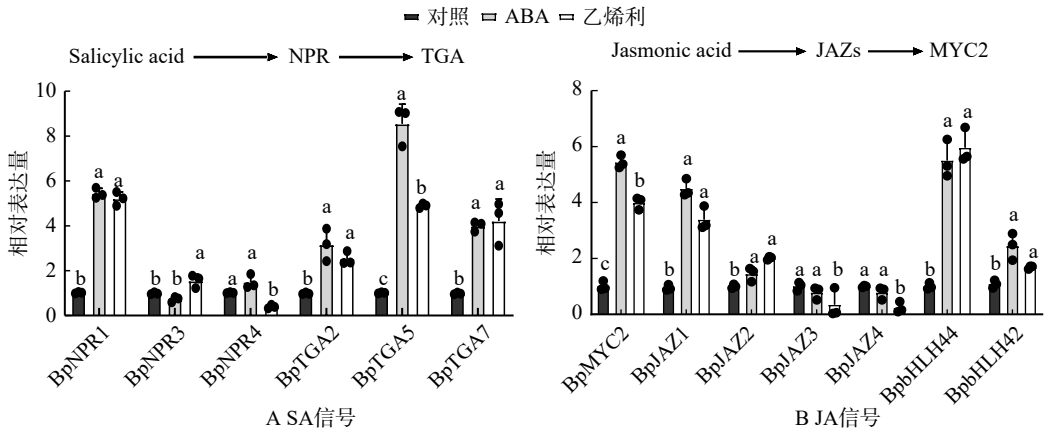


图 6　响应 SA 与 JA 信号的白桦三萜类化合物合成关键基因的相对表达水平

Fig. 6　Relative expression levels of key genes in the triterpenoid pathway regulated by SA and JA signals

3　讨　　论

3.1　ABA 和乙烯利处理对白桦三萜物质积累及关键酶基因表达的影响

本研究发现使用 10 μmol/L ABA 或 5 mmol/L 乙烯利处理白桦丛生苗能显著提高三萜类化合物的积累，其中 ABA 处理使总三萜、白桦脂醇和齐墩果酸含量分别比对照提高 46.29%、28.73% 和 22.78%；乙烯利则能够使三者分别比对照提高 39.07%、54.04% 和 27.02%。研究报道，三萜类化合物的生物合成主要通过细胞质中的甲羟戊酸（mevalonate，MVA）途径完成，该途径以乙酰辅酶 A 为起始底物，并由限速酶 HMGR 还原生成甲羟戊酸，随后在法尼基焦磷酸合成酶 FPS 作用下形成法尼基焦磷酸（Farnesyl

diphosphate，FPP），随后经 SS 和 SE 转化为 2,3-氧化角鲨烯，最终在不同氧化角鲨烯环化酶（oxidosqualene cyclases, OSCs ）的催化下生成白桦脂醇、齐墩果烯醇等三萜化合物骨架，并在 CYP450 和糖基转移酶的进一步修饰下形成具有生物活性的三萜类化合物，在白桦组织中三萜类化合物主要含有角鲨烯、羽扇醇、白桦脂醇、齐墩果酸、植物甾醇及桦叶烯二醇等物质，而角鲨烯是所有三萜类化合物的共同前体，白桦脂酸、齐墩果酸在不同 OSCs 及相关 CYP450 作用下合成[30−31]。本研究中，ABA 处理后三萜化合物合成上游途径基因 *HMGR* 表达量均在 24 h 时达到峰值，总三萜含量在 24 h 时积累较高，而白桦脂醇、齐墩果酸含量则在 48 h 时最高，即角鲨烯及羽扇醇、β-香树脂醇需要 CYP450 进一步氧化获得，可能是两种物质延迟积累的原因。类似地，在乙烯利处理实验中，24 h 时 *BPY* 表达出现峰值，较对照显著提高，这与齐墩果酸达到积累峰值相吻合。

激素在调节植物生长发育、提高抗性、诱导次级代谢产物合成等方面发挥重要作用[32]。研究表明，外源 ABA 和乙烯处理能够显著影响植物生长状态，并诱导萜类次生代谢途径相关基因的表达，从而促进萜类化合物的积累，在灵芝（*Ganoderma lucidum*）中，ABA 处理可促进三萜类物质积累，并显著提升 *SS*、*HMGR* 的表达，同样的，在常春藤（*Hedera helix*）中 ABA 可激活三萜类次生代谢基因网络，并促进产物积累[33−34]。而乙烯可以通过激活 EIN3/EIL 等信号转录因子，上调 *HMGR*、*SS*、*SE* 及 *OSC*s 等三萜化合物合成关键基因的表达，从而促进三萜类化合物骨架形成及其下游修饰反应，最终增强三萜类代谢产物的积累[35−36]。综上所述，外源 10 μmol/L ABA 或 5 mmol/L 乙烯利处理均能够显著提高白桦丛生苗三萜生物合成关键基因的表达水平，促进总三萜、白桦脂醇和齐墩果酸等物质的积累，表明 ABA 和乙烯信号途径在白桦三萜类化合物代谢调控过程中发挥重要作用。

3.2 ABA 和乙烯利处理对白桦丛生苗抗逆酶活性及防御系统的调控作用

在环境胁迫下，植物会通过调节激素信号来启动抗逆酶反应，这些酶不仅参与胁迫下的 ROS 稳态，而且在植物发育和次生代谢物生物合成中发挥着重要作用，通过磷酸化级联反应和蛋白互作网络激活特定的转录因子，识别并结合次生代谢途径关键基因的顺式作用元件，系统性调控包括苯丙烷类、萜类和生物碱等次生代谢物的生物合成，并在抵抗胁迫过程中发挥重要作用[37−38]。有研究表明，干旱条件可增强药用植物紫锥菊（*Echinacea purpurea*）SOD、PAL 活性和酚类物质合成[39]。

本研究中涉及的逆境响应基因是实验室前期从 MeJA 诱导的白桦消减文库获得[40]，主要涉及抗氧化、结合活性、催化活性、信号转导活性、结构上的分子活性、转录调控活性、翻译调控活性和运输活性，其中 *BADH* 编码醛脱氢酶是催化甘氨酸甜菜碱（glycine betaine，GB）生物合成中的第二步氧化反应，而 GB 帮助植物抵御非生物胁迫。研究表明，将 *BADH* 导入水稻（*Oryza sativa*）、小麦（*Triticum aestivum*）、烟草（*Nicotiana tabacum*）、番茄（*Solanum lycopersicum*）等植物中，可显著提高该植物中 GB 含量，并增强它们对盐、干旱和温度胁迫的耐受性[41]。NADP-ME 是苹果酸代谢的关键酶之一，催化苹果酸氧化脱羧产生丙酮酸 CO_2 和还原型辅酶 II（NADPH），CYP450 则是白桦三萜化合物合成途径中负责下游萜类骨架修饰的关键酶，这类酶在结构上高度保守，功能上却极具多样性，能够催化包括萜类、黄酮、生物碱等多种次生代谢物的合成，并在植物激素代谢、逆境适应中发挥核心作用[42−43]。

本研究结果显示，ABA 与乙烯利均能调控上述逆境响应基因的表达，其中 ABA 处理后显著上调了 *NADP-ME* 及 *CP* 的表达水平；而乙烯利处理后，除上述基因外，还促进了 *CYP*450、*ACO* 及 *BI* 的表达，使它们的表达水平在 24 h 时达到峰值。上述结果说明，外源 10 μmol/L ABA 或 5 mmol/L 乙烯利能够激活抗氧化酶活性，诱导相关抗逆基因表达，为进一步促进三萜产物积累提供重要基础。

3.3 ABA 和乙烯利处理对 JA/SA 信号通路的调控效应

植物面对多种外界环境刺激时，不同的激素信号并不是单独发挥作用，而是存在复杂的串扰关系，如低温胁迫会改变龙胆草（*Gentiana cruciata*）中萜类化合物的分布和积累，其中通过 MVA 合成的二萜化合物薄胆素在叶片中特异性积累，同时伴随着生长素、GA3、ABA 和 SA 等植物激素含量的变化，说明当植物遭受低温胁迫时不同植物信号可以共同参与 MVA 通路调控萜类合成，从而帮助植物适应低温胁迫[44−45]。本研究中，10 μmol/L ABA 或 5 mmol/L 乙烯利处理后，SA、JA 信号途径关键基因（*BpNPRs*、*BpTGAs*、*BpMYC*2、*BpJAZs* 和 *BpbHLHs* 基因）表达量呈显著变化。

在 SA 信号通路中，NPR1 作为 SA 受体，是 SA 信号转导途径中的核心调控因子，通过与 TGA 等转录因子互作，在 SA 介导的抗逆与次生代谢物合成过程中发挥正向调控作用，而与其具有高度同源性的 NPR3/4 则发挥负向调控作用[46−47]。本研究中乙

烯利处理抑制 SA 通路负调控因子 *BpNPR4* 表达水平，而上调了 *BpNPR1* 的表达，而 ABA 处理后促进了 SA 途径中 *BpNPR1*、*BpTGA2*、*BpTGA5* 和 *BpTGA7* 的表达。在 JA 信号通路中，MYC2 是 JA 信号途径中的主要调控因子，通过调控下游基因的转录和表达参与植物逆境防御、生长发育及次生代谢等进程[48−49]。研究表明，丹参（*Salvia miltiorrhiza*）中的 JAZ 家族基因在 JA 诱导的丹参酮和丹参酚酸合成中具有功能多样性，其中 *SmJAZ1/2/5/6/9* 正向调控丹参酮的合成，而 *SmJAZ3/4* 则是负调控丹参酮和丹参酚酸的合成[50]。本研究中 ABA 诱导了核心转录因子 *BpMYC2* 的高表达，在白桦中 *BpJAZ1*、*BpJAZ2* 以及 *BpbHLH44/42* 在 ABA 处理下同步上调，表明 ABA 可能通过增强 JA 合成或直接作用于 MYC2，激活下游三萜化合物合成基因。而以往研究显示，乙烯信号因子 EIN3 可以调控 NPR1 的功能，此外，EIN3 与 JAZ 蛋白存在物理互作，乙烯信号的改变会影响 JAZ 的稳定性和功能[51−52]。

综上，ABA 和乙烯利通过 MYC2、NPR1 等关键节点与 JA/SA 通路产生交互作用，进而激活了三萜化合物合成关键酶基因的表达，促进白桦三萜类化合物积累。该研究进一步阐明了 ABA 和乙烯利诱导防御系统启动，并通过与 JA/SA 信号通路互作共同参与三萜类化合物合成（图 7）。

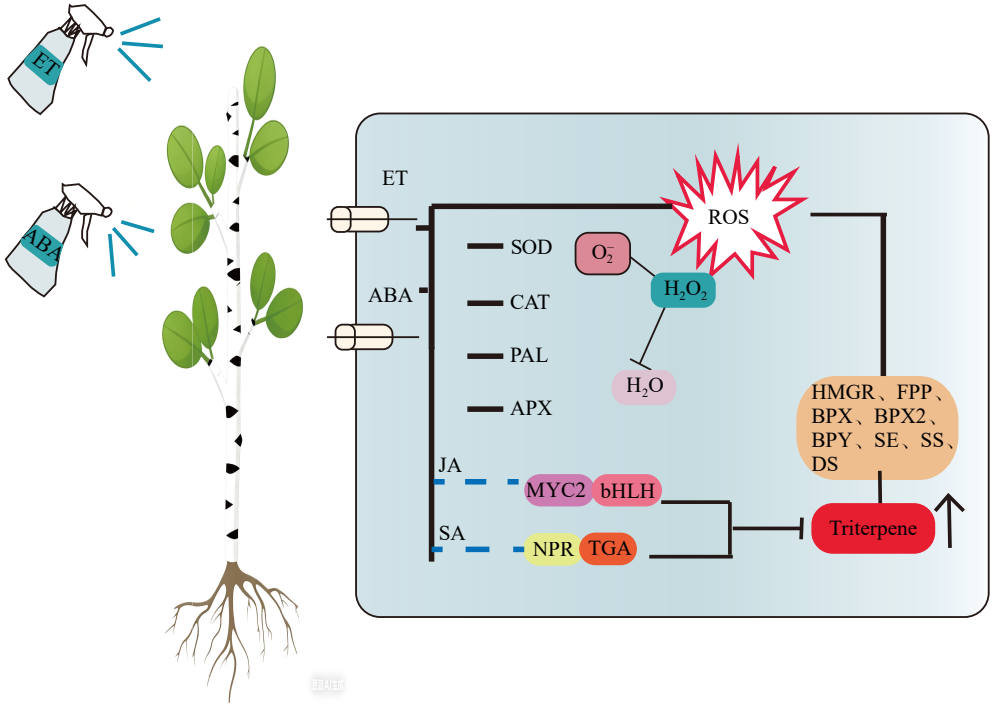


图 7　ABA 和乙烯利（ET）对白桦三萜化合物积累及其合成途径基因的调控作用

Fig. 7　Effects of ABA and ethephon (ET) on triterpene accumulation and biosynthetic gene expression in birch

4　结　　论

本研究以悬浮培养的白桦丛生苗为试材，通过外源施加不同浓度的 ABA 与乙烯利，筛选出可显著促进白桦萜类物质积累的适宜浓度和添加时间：即悬浮培养第 7 天，加入 10 μmol/L ABA 或 5mmol/L 乙烯利可有效提高三萜化合物含量，其中处理 24 h 后总三萜含量分别达 82.43 和 78.53 mg/g。两种激素处理可使 CAT、APX 和 PAL 活性增强，不同抗氧化酶相互协调，并共同发挥保护细胞和促进次生产物积累的作用。外源 ABA 与乙烯利处理后防御基因（*CYP450* 与 *CP*），三萜化合物合成基因（*HMGR*、*BPY* 和 *DS*）显著上调表达。此外，ABA 与乙烯利处理可显著影响 SA 与 JA 信号途径中的重要基因表达水平，包括 SA 途径中 *BpNPR1*、*BpTGA2*、*BpTGA5* 和 *BpTGA7* 的表达，以及 JA 途径中 *BpMYC2*、*BpJAZ1*、*BpJAZ2*、*BpbHLH44* 和 *BpbHLH42* 的表达。上述结果表明，ABA 和乙烯利可通过激活防御酶体系，及下游抗逆信号 JA 及 SA 途径关键通路基因表达，共同参与白桦丛生苗中的三萜化合物的合成。本研究为以植物组织为底盘进行天然产物的高效合成与生产，提供了有效、方便、安全的诱导调控技术。

参　考　文　献

[1] Liu M, Liu X, He K, et al. 3-Epi-betulinic acid 3-*O*-*β*-*D*-glucopyranoside (eBAG) induces autophagy by activation of AMP-activated protein kinase in hepatocellular carcinoma [J]. Food Science and Human Wellness, 2024, 13(3): 1453−1464.

[2] Su X, Yin J, Sun J G, et al. Accumulative characteristics of

triterpenoid precursor and different triterpenoid branch products in *Betula platyphylla* [J]. Chinese Traditional & Herbal Drugs, 2013, 44(24): 3534−3539.

[3] Silveira J A G, Sousa R H V. Looking for a systemic concept and physiological diagnosis of a plant stress state [J]. Theoretical and Experimental Plant Physiology, 2024, 36(3): 523−533.

[4] Li Q, Hu A, Qi J, et al. CsWAKL08, a pathogen-induced wall-associated receptor-like kinase in sweet orange, confers resistance to *Citrus* bacterial canker *via* ROS control and JA signaling [J]. Horticulture Research, 2020, 7: 42.

[5] Khan K, Tran H C, Mansuroglu B, et al. Mitochondria-derived reactive oxygen species are the likely primary trigger of mitochondrial retrograde signaling in *Arabidopsis*[J]. Current Biology, 2024, 34(2): 327−342.

[6] Yin W, Xia X, Chen J, et al. Jasmonic acid signaling and its research progress in woody plants [J]. Scientia Sinica Vitae, 2020, 50(2): 215−226.

[7] 李艳芳, 聂佩显, 张鹤华, 等. 蓝莓果实花青苷积累与内源激素含量动态变化 [J]. 北京林业大学学报, 2017, 39(2): 64−71.
Li Y F, Nie P X, Zhang H H, et al. Dynamic changes of anthocyanin accumulation and endogenous hormone contents in blueberry [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2017, 39(2): 64−71.

[8] Zhu J, Li C Y, Sun L, et al. Ethephon accelerates wound healing in ginger rhizomes by modulating antioxidant enzyme activities and secondary metabolite production [J]. Food Science, 2022, 43(5): 244−251.

[9] Linh N T N, Cuong L K, Tam H T, et al. Improvement of bioactive saponin accumulation in adventitious root cultures of *Panax vietnamensis via* culture periods and elicitation [J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC), 2019, 137(1): 101−113.

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

[11] An J P, Yao J F, Xu R R, et al. Apple bZIP transcription factor MdbZIP44 regulates abscisic acid-promoted anthocyanin accumulation[J]. Plant, Cell & Environment, 2018, 41(11): 2678−2692.

[12] 刘晓洲, 范燕萍, 余让才, 等. 乙烯和 1-*MCP* 对白姜花萜类香气及相关基因表达的影响 [J]. 华南农业大学学报, 2018, 39(4): 68−72.
Liu X Z, Fan Y P, Yu R C, et al. Effect of ethylene and 1-*MCP* on the terpenoid fragrance of *Hedychium coronarium* and the expressions of related genes[J]. Journal of South China Agricultural University, 2018, 39(4): 68−72.

[13] Jeyasri R, Muthuramalingam P, Karthick K, et al. Methyl jasmonate and salicylic acid as powerful elicitors for enhancing the production of secondary metabolites in medicinal plants: an updated review [J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC), 2023, 153(3): 447−458.

[14] Yin J, Sun L, Li Y, et al. Functional identification of BpMYB21 and BpMYB61 transcription factors responding to MeJA and SA in birch triterpenoid synthesis [J]. BMC Plant Biology, 2020, 20(1): 374.

[15] Yin J, Li C, Zhan Y, et al. The response of physiological characteristics, expression of OSC genes, and accumulation of triterpenoids in *Betula platyphylla* suk. to MeJA and SA treatment [J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2016, 34(2): 427−439.

[16] Rahimi S, Kim Y J, Sukweenadhi J, et al. *PgLOX6*encoding a lipoxygenase contributes to jasmonic acid biosynthesis and ginsenoside production in *Panax ginseng*[J]. Journal of Experimental Botany, 2016: erw413.

[17] Tewari R K, Paek K Y. Salicylic acid-induced nitric oxide and ROS generation stimulate ginsenoside accumulation in *Panax ginseng* roots [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2011, 30(4): 396−404.

[18] Rahimi S, Kim Y J, Yang D C. Production of ginseng saponins: Elicitation strategy and signal transductions [J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2015, 99(17): 6987−6996.

[19] Chen Y, Zhang H, Zhang M, et al. Salicylic acid-responsive factor TcWRKY33 positively regulates taxol biosynthesis in *Taxus chinensis* in direct and indirect ways [J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 697476.

[20] Mubeen B, Murtaza S, Yaqoob S, et al. Harnessing plant defense: Elicitors, hormones and immunity-driven production of medicinally valuable secondary metabolites [J]. South African Journal of Botany, 2025, 179: 280−292.

[21] Sun Q, Li X, Sun L, et al. Plant hormones and phenolic acids response to UV-B stress in *Rhododendron chrysanthum* pall [J]. Biology Direct, 2024, 19(1): 40.

[22] 李春晓, 尹静, 詹亚光, 等. 水分、氮肥及 MeJA 处理对白桦三萜积累特性的影响 [J]. 西北植物学报, 2012, 32(1): 155−161.
Li C X, Yin J, Zhan Y G, et al. Effects of water, nitrogen and methyl jasmonate treatment on triterpenes accumulation in birch (*Betula platyphylla* Suk.) [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2012, 32(1): 155−161.

[23] Alarcón M V, Lloret-Salamanca A, Lloret P G, et al. Effects of antagonists and inhibitors of ethylene biosynthesis on maize root elongation [J]. Plant Signaling & Behavior, 2009, 4(12): 1154−1156.

[24] Wiczkowski W, Marasek-Ciołakowska A, Szawara-Nowak D, et al. Effect of fluridone on roots and leaf buds development in stem cuttings of *Salix babylonica* (L.) ‘tortuosa’ and related metabolic and physiological traits [J]. Molecules, 2024, 29(22): 5410.

[25] 李影. 白桦 BpbHLH1 与 BpbHLH42/44 在三萜合成中的调控功能及作用机制 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2024.
Li Y. Functions and regulatory mechanisms of birch BpbHLH1 and BpbHLH42/44 in triterpene synthesis[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2024.

[26] 孟子育. 响应 SA 信号的转录因子 BpMYC$_2$-1、BpTGA2/5/7 在白桦三萜合成中的功能研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2024.
Meng Z Y. Meng Z Y. Functional study of transcription factors BpMYC2-1 and BpTGA2/5/7 responding to SA signal in birch triterpenoid synthesis[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2024.

[27] 申晨静. 促进水曲柳抗旱的外源信号筛选及调控作用研究 [D].

哈尔滨: 东北林业大学, 2023.
Shen C J. Research on the screening and regulatory effects of exogenous signals promoting drought resistance in *Salix matsudana*[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2023.

[28] 陈晓慧. 白桦 MAPK 通路响应 UV-B 调控的分子机制 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2024.
Chen X H. Molecular mechanisms by which the birch MAPK pathway responds to UV-B regulation[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2024.

[29] Martin R E, Postiglione A E, Muday G K. Reactive oxygen species function as signaling molecules in controlling plant development and hormonal responses [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2022, 69: 102293.

[30] Yin J, Ren C L, Zhan Y G, et al. Distribution and expression characteristics of triterpenoids and OSC genes in white birch (*Betula platyphylla* Suk.) [J]. Molecular Biology Reports, 2012, 39(3): 2321−2328.

[31] Meng Z, Dong M, Xiao C, et al. Screening CYP450 genes from *Gleditsia japonica* Miq. and identifying *CYP710A157* and *CYP71D752* functions in the catalysis of echinocystic acid and betulin [J]. Physiologia Plantarum, 2025, 177(2): e70176.

[32] 代红洋, 柏旭, 李晓岗, 等. 植物激素在三萜类化合物生物合成中的作用及调控机制研究进展 [J]. 中草药, 2021, 52(20): 6391−6402.
Dai H Y, Bai X, Li X G, et al. Research progress on roles of phytohormone in biosynthesis of triterpenoids and their regulatory mechanisms [J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2021, 52(20): 6391−6402.

[33] Cui M, Zhao Y, Zhang X, et al. Abscisic acid-mediated cytosolic Ca^{2+} modulates triterpenoid accumulation of *Ganoderma lucidum* [J]. Journal of Zhejiang University: Science B, 2023, 24(12): 1174−1179.

[34] Deng X, Zheng F, Xu Z, et al. Comprehensive identification and abscisic acid-responsive expression profiling of NAC transcription factor in triterpenoid saponin in *Hedera helix* [J]. Biomolecules, 2025, 15(11): 1557.

[35] Wu H, Cui H, Tian Y, et al. Exogenous ethephon treatment on the biosynthesis and accumulation of astragaloside IV in *Astragalus membranaceus* Bge. var. Mongholicus (Bge.) Hsiao [J]. Botanical Studies, 2024, 65(1): 16.

[36] Tripathi A, Chauhan N, Mukhopadhyay P. Recent advances in understanding the regulation of plant secondary metabolite biosynthesis by ethylene-mediated pathways [J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2024, 30(4): 543−557.

[37] Liu S, Xing M, Yin X. MAPK regulates secondary metabolism and abiotic stress in horticultural and medicinal plants [J]. Horticulture Research, 2025, 13(3): 350.

[38] Altmann M, Altmann S, Rodriguez P A, et al. Extensive signal integration by the phytohormone protein network [J]. Nature, 2020, 583(7815): 271−276.

[39] Kumar V, Reddy P S, Chahota R K, et al. Water deficit stress enhances phenolic compounds and antioxidant enzyme activities in *Echinacea purpurea* (L.) Moench [J]. Industrial Crops and Products, 2018, 122: 378−387.

[40] 任春林. 诱导子组合对白桦三萜合成调控及 MeJA 抑制性消减文库分析 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2012.
Ren C L. The regulation of triterpenoid biosynthesis induced by the combination of elicitor and suppression subtractive library analysis induced by the MeJA[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2012.

[41] Golestan Hashemi F S, Ismail M R, Rafii M Y, et al. Critical multifunctional role of the betaine aldehyde dehydrogenase gene in plants [J]. Biotechnology & Biotechnological Equipment, 2018, 32(4): 815−829.

[42] Chen Q, Wang B, Ding H, et al. Review: The role of NADP-malic enzyme in plants under stress [J]. Plant Science, 2019, 281: 206−212.

[43] Liu B, Song Z, Qi X. Plant cytochrome P450 enzymes for bioactive metabolites biosynthesis, growth regulation, and stress adaptation [J]. Plant Physiology, 2025, 199(1): 297.

[44] Yang M, Wang M, Zhou M, et al. ABA and SA participate in the regulation of terpenoid metabolic flux induced by low-temperature within *Conyza blinii* [J]. Life, 2023, 13(2): 371.

[45] Zhang Z, Hu Y, Zhang Y, et al. Effects of combined application of abscisic acid and methyl jasmonate on the regulation of anthocyanin and monoterpene biosynthesis in ‘Jumeigui’ grape [J]. Horticultural Plant Journal, 2026, 12(3): 569−583.

[46] Zavaliev R, Dong X. NPR1, a key immune regulator for plant survival under biotic and abiotic stresses [J]. Molecular Cell, 2024, 84(1): 131−141.

[47] Ding Y, Sun T, Ao K, et al. Opposite roles of salicylic acid receptors NPR1 and NPR3/NPR4 in transcriptional regulation of plant immunity[J]. Cell, 2018, 173(6): 1454-1467. e15.

[48] Kim Y H, Park C W, Lee K M, et al. The roles of MYC_2 transcription factor in JA-signaling pathway in plants [J]. Journal of Plant Biology, 2025, 68(2): 113−131.

[49] Zhao X, He Y, Liu Y, et al. JAZ proteins: key regulators of plant growth and stress response [J]. The Crop Journal, 2024, 12(6): 1505−1516.

[50] Ma P, Pei T, Lv B, et al. Functional pleiotropism, diversity, and redundancy of *Salvia miltiorrhiza* Bunge JAZ family proteins in jasmonate-induced tanshinone and phenolic acid biosynthesis [J]. Horticulture Research, 2022, 9: 166.

[51] Leon-Reyes A, Spoel S H, De Lange E S, et al. Ethylene modulates the role of NONEXPRESSOR OF PATHOGENESIS-RELATED GENES1 in cross talk between salicylate and jasmonate signaling [J]. Plant Physiology, 2009, 149(4): 1797−1809.

[52] Zhu Z, An F, Feng Y, et al. Derepression of ethylene-stabilized transcription factors (EIN3/EIL1) mediates jasmonate and ethylene signaling synergy in *Arabidopsis* [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011, 108(30): 12539−12544.

（责任编辑　吴　娟　赵田芸
责任编委　马履一）