

## 人参属药用植物种质资源研究进展

线小云<sup>1,2,3</sup>, 李葵秀<sup>1,2</sup>, 李满桥<sup>1,2,3</sup>, 陈中坚<sup>4</sup>, 王勇<sup>4</sup>, 魏富刚<sup>5</sup>, 杨生超<sup>1,2,6\*</sup>, 刘冠泽<sup>1,2\*</sup>

1. 云南农业大学 西南中药材种质创新与利用国家地方联合工程研究中心, 云南 昆明 650201
2. 云南农业大学 云南省药用植物生物学重点实验室, 云南 昆明 650201
3. 云南农业大学 农学与生物技术学院, 云南 昆明 650201
4. 文山学院 文山三七研究院, 云南 文山 663099
5. 文山苗乡三七科技有限公司, 云南 文山 663000
6. 红河学院, 云南 红河 654400

**摘要:** 人参属 *Panax* L. 是重要的药用植物资源, 具有广阔开发前景, 备受国内外关注。随着植物化学和分子生物学研究深入, 人参属资源研究取得显著进展, 资源保护和合理开发成为当务之急。人参属遗传多样性是研究的重要方面, 新品种选育取得显著成果, 此外多组学技术在揭示次生代谢物质生物合成、生长发育等机制中发挥重要作用。但种质资源评价与利用程度较低、育种和繁育技术有待提升。从人参属资源分类、构成及保护现状、遗传多样性和新品种选育及多组学研究和皂苷合成等方面, 概述了人参属种质资源开发利用、育种研究及存在问题, 为人参属药用植物资源的开发与利用提供理论参考。

**关键词:** 人参属; 种质资源; 品种选育; 人参皂苷; 基因组; 生物合成

**中图分类号:** R282 **文献标志码:** A **文章编号:** 0253-2670(2025)01-0360-14

**DOI:** 10.7501/j.issn.0253-2670.2025.01.034

## Research progress on utilization of *Panax* germplasm resources

XIAN Xiaoyun<sup>1,2,3</sup>, LI Kuixiu<sup>1,2</sup>, LI Manqiao<sup>1,2,3</sup>, CHEN Zhongjian<sup>4</sup>, WANG Yong<sup>4</sup>, WEI Fugang<sup>5</sup>, YANG Shengchao<sup>1,2,6</sup>, LIU Guanze<sup>1,2</sup>

1. National & Local Joint Engineering Research Center on Germplasm Utilization & Innovation of Chinese Materials in Southwest Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China
2. Yunnan Provincial Key Laboratory of Medicinal Plant Biology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China
3. College of Agriculture and Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China
4. Institute of Sanqi Research, Wenshan University, Wenshan 663099, China
5. Wenshan Miaoxiang Notoginseng Technology, Co., Ltd., Wenshan 663000, China
6. Honghe University, Honghe 654400, China

**Abstract:** *Panax* is an important medicinal plant, which has a broad development prospect and attracts much attention at home and abroad. With the deepening our understanding of phytochemistry and molecular biology, remarkable progress has been made in the research of *Panax* resources. Resource protection and rational development have become urgent tasks. Genetic diversity of *Panax* genus is an important aspect of research, and remarkable achievements have been made in the breeding of new varieties. In addition, multi-omics technology plays an important role in revealing the mechanisms of secondary metabolite biosynthesis, growth and development. However, the evaluation and utilization of germplasm resources are low, and the propagation and cultivation techniques need to be optimized. In this review, the development and utilization of germplasm resources of *Panax* and its problems in breeding were summarized from the aspects of classification, composition and conservation, genetic diversity, new varieties breeding, multi-omics studies and saponin synthesis, which provided theoretical reference for the development and utilization of medicinal plant resources of *Panax*.

**Key words:** *Panax* L.; germplasm resources; variety breeding; ginsenosides; genome; biosynthesis

收稿日期: 2024-08-05

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(32260095); 云南省重大科技专项(202102AA100052, 202102AA310048); 云南种子种业联合实验室(202205AR07000113, 202305AR340004)

作者简介: 线小云, 女, 硕士研究生, 研究方向为三七种质资源评价与遗传改良。E-mail: 18788239597@163.com

\*通信作者: 杨生超, 教授, 博士生导师。从事药用植物资源评价与综合利用。E-mail: shengchaoyang@163.com

刘冠泽, 教授, 硕士生导师, 从事药用植物生物技术与育种。E-mail: guanzelu@163.com

人参属 *Panax* L. 隶属于伞形目 (Apiales, Umbellales) 五加科 (Araliaceae), 主要分布于东亚、中亚、东南亚和北美地区, 包括中国、印度、尼泊尔、不丹、俄罗斯、韩国、日本、越南、缅甸、泰国、美国、加拿大等<sup>[1]</sup>。“*Panax*”源自希腊语“所有”之意,“*Akos*”是“治疗”,意思是治愈一切的灵丹妙药<sup>[2]</sup>,故人参属内物种几乎都具有药用价值。人参属含十余个种,其中人参 *P. ginseng* C. A. Meyer 最早记载于汉代的《神农本草经》,用药已有 2 000 多年<sup>[3]</sup>,具有补气生血、安神益智、回阳救逆、健脾益肺等功效,被誉为“百草之王”<sup>[4]</sup>;西洋参 *P. quinquefolius* L. 首次收载于清代医药文献汪昂正《本草备要》,具有补气养阴、泻火除烦、养胃生津之功;三七 *P. notoginseng* (Burk.) F. H. Chen 始见于明代李时珍的《本草纲目》,记载了其止血活血、化瘀、解毒消肿之功效,被誉为“金不换”“南国神草”<sup>[5-6]</sup>。此外,竹节参 *P. japonicus* C. A. Meyer、珠子参 *P. japonicus* var. *major* (Burk.) C. Y. Wu & K. M. Feng 等因其显著的药用价值被广泛种植<sup>[7]</sup>。人参、西洋参、三七、竹节参、珠子参的干燥根和根茎早在 2015 年就被收录于《中国药典》<sup>[8]</sup>。

人参属药用植物资源研究主要集中在物种鉴定、药理活性、栽培技术、提取技术、化学成分等方面。而人参属植物遗传改良水平较低<sup>[9]</sup>,在基因组结构变异与功能解析,产量、抗性等重要性状遗传,尤其是次生代谢物质生物合成及调控机制等方面尚处于起步阶段。本文从起源与分类、种质资源构成及保护现状、遗传多样性、新品种选育以及多组学技术开展人参皂苷合成及调控等方面,综述人参属植物开发利用现状,为该属植物合理高效地开发利用提供理论参考。

## 1 人参属植物起源与分类及细胞遗传学研究

### 1.1 起源与分类

人参属源自白垩纪时期天山北缘内陆高原。第三纪大陆板块漂移后,其所在大陆分化为东亚和北美 2 个参类植物中心<sup>[10]</sup>。研究表明,2 个大陆板块人参属分别演化为不同物种,但亲缘关系密切。在东亚中心,独特的地理和气候条件促进了物种进化和分化。因此,中国东北部成为人参属的主要分布区,东南部则是亚变异中心<sup>[11]</sup>。2007 年发表的 *Flora of China* (<https://www.iplant.cn/>) 中,将分布于中国的人参属分为 7 个种和 4 个变种,是目前较为公认的人参属分类系统<sup>[12]</sup>,其主要分布地、主产区、染

色体数及主要特征见表 1。

1973 年, Dung 等<sup>[13]</sup>在越南昆嵩省玉玲山发现人参属的 1 个新种,将其命名为越南人参 *P. vietnamensis* Ha et Grushv; 2003 年, Zhu 等<sup>[14]</sup>通过系统发育分析发现 *P. vietnamensis* var. *fuscidiscus* 与越南人参进化距离较近,将该物种被修订为越南人参的同物异名。李晓波等<sup>[15]</sup>将中国境内该物种资源 *P. vietnamensis* 的中文名定为金平人参。2011 年, Zuo 等<sup>[16]</sup>将羽叶三七 *P. japonicus* C. A. Mey. var. *bipinnatifidus*、峨眉三七 *P. wangianum* S. C. Sun、珠子参、越南人参、*P. omeiensis* (Burk.) F. H. Chen、*P. sinensis* L.、*P. virabilis* C. A. Meyer 7 个种纳入羽叶三七复合群 *P. bipinnatifidus* complex。2018 年, Jiang 等<sup>[17]</sup>将 *P. sinensis*、珠子参、姜状三七 *P. zingiberensis* C. Y. Wu & K. M. Feng、越南人参处理成羽叶三七的变种。迄今为止,人参、西洋参、三七、竹节参、三叶参 *P. trifolius* L.、假人参和屏边三七 *P. stipuleanatus* H. T. Tsai & K. M. Feng 7 个物种的分类地位已经得到数据支持,但其余物种则被统称为羽叶三七复合群。然而,关于羽叶三七复合群的界定、分类及进化关系等方面仍有待研究。

### 1.2 细胞学、多倍化及亲缘关系

人参属植物染色体数目直到 20 世纪末才被确定<sup>[22]</sup>,染色体基数为 12,根据染色体数量进行分类,将人参、西洋参、竹节参、珠子参、姜状三七为四倍体物种即  $2n=4x=48$ ;三七、羽叶三七、屏边三七、狭叶竹节参 *P. japonicus* C. A. Mey. var. *angustifolius* (Burk) Cheng et Chu、越南人参、金平人参为二倍体物种即  $2n=2x=24$ 。利用荧光原位杂交 (fluorescence in situ hybridization, FISH) 和下一代测序 (next generation sequencing, NGS) 技术, Waminal 等<sup>[23]</sup>通过 45S 和 5S 核糖体 DNA (ribosomal DNA, rDNA) 杂交位点分别识别了人参的 2 对染色体,根据 4',6-二脒基-2-苯基吲哚 (4',6-diamidino-2-phenylindole, DAPI) 带型特点准确识别其他染色体,获得人参染色体核型。Choi 等<sup>[24]</sup>通过 FISH 检测了 *PgDel1* 和 *PgDel2* 在染色体中期的分布特征,发现 *PgDel2* 在 24 条人参染色体显示强杂交信号,而另一半染色体没有杂交信号,由此推断人参属于四倍体植物。2000 年, Choi 等<sup>[25]</sup>对人参属 13 个类群的系统发育关系分析,结果显示人参、西洋参和竹节亲缘关系较近,假人参和屏边三七关系最近,三七与羽叶三七复合体具有更近的亲缘关系。

表1 人参属植物分类、特征及染色体信息<sup>[18-21]</sup>Table 1 *Panax* genus classification, characteristics, and chromosomal information<sup>[18-21]</sup>

名称	级别	主要分布地与主产区	染色体数	主要特征
人参 <i>P. ginseng</i>	种	主要分布于中国、韩国、朝鲜、俄罗斯等；主产于中国辽宁、吉林、黑龙江，韩国高丽山，俄罗斯西伯利亚地区	$2n=4x=48$	根状茎短，主根肥大，纺锤形；小叶有柄，椭圆形或长圆形，脉上疏生刚毛，下面无毛；萼具5小齿；果扁球形，鲜红色或黄色
西洋参 <i>P. quinquefolius</i>	种	主要分布于美国、加拿大、中国等；主产于美国威斯康星、俄亥俄等，加拿大圣劳伦斯河流域，中国吉林、北京、山西、山东、辽宁、陕西等	$2n=4x=48$	根圆柱形或纺锤形；小叶椭圆形至长圆形；叶柄基部具托叶状附属物；伞形花序；小叶锯齿状不规则；果熟时鲜红色或暗红色
三七 <i>P. notoginseng</i>	种	主产于中国云南、贵州、广西等	$2n=2x=24$	主根纺锤形，种子卵圆形，微三棱，种皮肿胀；叶柄基部具托叶状附属物；伞形花序单生于茎顶，花柱2枚；果熟时鲜红色
竹节参 <i>P. japonicus</i>	种	主要分布于中国、日本、尼泊尔、印度、越南等；主产于中国东北、云南、贵州、陕西、湖北等及日本广岛	$2n=4x=48$	根状茎节间短缩而增厚，节不膨大，有肉质根；叶片长椭圆形至阔倒卵形；果红色，熟时变黑
珠子参 <i>P. japonicus</i> var. <i>major</i>	变种	主要分布于中国、尼泊尔、缅甸、越南；主产于中国云南、甘肃、陕西、四川、湖北、河南、西藏等	$2n=4x=24$	根状茎节间伸延而纤细，节膨大为球形；叶缘为规则细锯齿，沿脉具少数刺毛或卷曲短毛，叶柄均具刺毛；果鲜红，顶部有黑斑
疙瘩七 <i>P. bipinnatifidus</i>	变种	主要分布于中国、尼泊尔、缅甸等；主产于中国四川、云南、陕西等	$2n=2x=24/48$	根状茎细长，竹鞭状或串珠状；小叶片二回羽状分裂，托叶偶残存；果熟时红色，先端有黑点
狭叶竹节参 <i>P. angustifolius</i>	变种	主要分布于中国、印度、尼泊尔、不丹等；主产于中国贵州、四川、云南、西藏等	$2n=2x=24$	根状茎短，竹鞭状，肉质根圆柱形；叶片窄披针形，先端长渐尖，基部渐狭，边缘有重锯齿
竹节参(原变种) <i>P. japonicus</i> var. <i>japonicus</i>	变种	主要分布于中国、日本、朝鲜、越南等；主产于中国安徽、福建、甘肃、广西、贵州、四川及日本	$2n=4x=48$	根状茎横生，竹鞭状或串珠状；叶倒卵形或狭椭圆形，叶柄基部无托叶，边缘具锯齿；果黑色
假人参 <i>P. pseudoginseng</i>	种	主要分布于中国、尼泊尔、不丹、印度等；主产于中国西藏	$2n=2x=24$	根状茎细长，竹鞭状或串珠状，宿根纤维状，圆柱形或纺锤形；叶边缘有重锯齿，叶柄基部具附属物；肉质根2~5条，簇生；果红色或半红半黑
屏边三七 <i>P. stipuleanatus</i>	种	主要分布于中国云南、越南老街；主产于中国云南	$2n=2x=24$	根状茎节间短缩而厚，常具肉质根；叶部裂至羽状半裂，叶脉上疏生较长刺毛，基部小叶偏斜具托叶；花序较叶短；果红色
姜状三七 <i>P. zingiberensis</i>	种	主要分布于中国、尼泊尔、不丹、缅甸；主产于中国云南、越南北部	$2n=4x=48$	肉质根横生，似姜块状，小叶无柄，基部小叶偏斜，叶脉上疏生刚毛；果红色，顶部有黑斑
越南人参 <i>P. vietnamensis</i> Ha et Grushv	种	主要分布于越南、中国；主产于越南老街及中国安徽、浙江、四川、贵州、云南等	$2n=2x=24$	植株多簇生成丛状，茎多呈竹节状盘曲生长，茎芦变短，多假根；熟果鲜红，顶部有黑斑
金平人参 <i>P. vietnamensis</i> var. <i>fuscidiscus</i>	变种	主要分布于中国、越南；主产于中国云南省	$2n=2x=24$	植株多簇生成丛状，茎呈竹节状盘曲生长，主根具横纹；熟果鲜红，顶部有黑斑
三叶参 <i>P. trifolius</i>	种	主要分布于美国、加拿大、德国；主产于美国东海岸	$2n=2x=24$	根茎短，呈圆球形，根状茎乳白色；叶片为卵形，伞形花序轮生于三片复叶上；果实浅黄绿色

2004年，Lee等<sup>[26]</sup>将人参属植物分为3个主要类群，北美的三叶参为1个类群，第2类群为亲缘关系较近的假人参和屏边三七，其余物种分到第3类群，人参、竹节参和西洋参的亲缘关系较近聚到一个分支。2015年，史凤雪等<sup>[27]</sup>根据系统发育研究和群体遗传学分析，揭示人参属至少发生2次全基因组复制事件，3个四倍体物种人参、西洋参和竹

节参的共同祖先来自于最近的一次全基因组复制事件。2017年，梁韶等<sup>[28]</sup>分析人参、西洋参、三七的核型及物种间亲缘关系，通过核型近似系数聚类分析及rDNA分布位点特征表明，人参与西洋参亲缘关系较近，三七与二者亲缘关系较远。2021年，岳杰等<sup>[29]</sup>对人参属植物系统发育关系研究表明，珠子参与姜状三七、越南人参关系更为紧密，

而与竹节参和疙瘩七的关系相对较远。综上所述,通过核型分析、rDNA 分布位点特征、系统发育关系和比较基因组学等手段,对人参属植物亲缘和遗传多样性有了更深的认识,为人参属分类、进化、药用价值挖掘和利用提供理论基础。

## 2 人参属种质资源保护与开发

### 2.1 种质资源保护现状

人参属植物早期由于无节制地开采,资源遭到严重破坏。中国珍稀濒危植物信息系统国家重点保护野生植物名录,将人参、疙瘩七、狭叶竹节参、三七、假人参、屏边三七、越南人参、峨眉三七、姜状三七、竹节参列为国家二级保护植物<sup>[30]</sup>。中国植物红皮书收录了人参、假人参、姜状三七,而世界自然保护联盟濒危物种红色名录(IUCN Red List of Threatened Species)中,人参被列为极危物种(critically endangered, CR)、三七被列为野外灭绝物种(extinct in the wild, EX)、屏边三七、姜状三七、疙瘩七均列为濒危物种(endangered, EN)、假人参列为无危物种(least concern, LC)<sup>[31]</sup>。假人参虽被列为无危物种,但对其相关药理或化学成分研究知之甚少,《中国药典》并未收录假人参,中国植物物种信息数据库(<http://db.kib.ac.cn/>)中有关于假人参的记载,其根能滋补强健,润肺生津,其根状茎能活血化瘀、消肿止痛,其叶能消肿解毒,治疗疮疖肿,假人参将是人参属种质资源保护与利用的研究重要方向。为保护和可持续利用人参属植物资源,中国政府和科研机构采取系列措施如建立自然保护区改善其生存环境,新建种质资源库保存遗传资源。

人参是较早开展种质资源收集和保护的物种之一,人参种质资源含野山参和栽培参<sup>[11]</sup>。因生长地破坏和过度采挖,野山参资源减少,仅在东北长白山有零星分布<sup>[32]</sup>。吉林抚松设立了 8 315.63 hm<sup>2</sup> 的野山参自然保护区,吉林云岭公司则在长白山建立了 3 066.67 hm<sup>2</sup> 野山参繁衍护育基地<sup>[33]</sup>。陈东亮等<sup>[34]</sup>提出结合基因编辑技术促进人参种质资源开发与利用;中国农业科学院特产研究所建立人参种质资源库,累计收集人参种质资源 600 余份。国家中医药管理局、中科院北京基因组研究所等单位通过开展人参专项普查工作,建立了全球人参种质资源生物信息样本库<sup>[34]</sup>,人参种质资源库对保护人参多样性和产业可持续发展有重要意义

三七是人参属植物中较早开展人工种植的物种之一,已有数百年的人工栽培历史。2003 年起,云南农业大学联合中国中医科学院中药研究所、文山三七研究院、苗乡三七股份有限公司等科研机构和种植企业进行三七遗传资源的收集、整理及重要性状生物学研究,累计保育三七种质资源材料 1.1 万余份,建立了云南省三七种质资源圃。此外,收集姜状三七、屏边三七、狭叶竹节参、金平人参、珠子参等人参属近缘野生种质资源 20 余份,资源圃面积近 9.3 km<sup>2</sup>,该资源圃为人参属植物资源保护与利用提供重要的物质基础<sup>[36]</sup>。云南农业大学建立的人参属综合信息数据库 PanaxGDB (<http://panaxgdb.ynau.edu.cn/>) 共收录 16 个人参属物种,该数据库为人参属植物资源数字化和基因资源保护提供了坚实基础<sup>[37]</sup>。

### 2.2 种质资源开发

人参作为传统的药食同源植物,其经济价值和药用价值在中药材市场中占有重要地位。2021 年,全球人参产量达 84 677 t;随着全球人参产量稳步增长,2023 年达到 97 321 t,中国人参产量占全球的 70% 以上。2021 年,中国人参行业市场规模已增至 299 亿元<sup>[38]</sup>。三七因其功效显著在中药材产业中的地位和作用十分突出,以三七为主要原料的药品、保健品、化妆品 300 余种,是云南白药、血塞通、复方丹参滴丸、片仔癀等著名药物的主要原料<sup>[39]</sup>。2016 年已有 1 300 多家药企以三七为原料<sup>[40]</sup>,流通企业超过 500 多家。2016 年,全国三七相关产业产值达 710 亿元,其中加工业 590 亿,种植业 120 亿,云南三七产业产值达 250 亿,三七产业呈现快速发展态势。2016 年,云南省发布《云南三七产业发展十三五规划》,未来云南三七产业预期发展到 1 000 亿元战略目标<sup>[41]</sup>。

相对于人参和三七,西洋参种植区域较为广泛。西洋参原产于北美,20 世纪 70 年代末中国成功引种西洋参,如今中国已成为西洋参的主产地,产区主要分布在北京怀柔、东北吉林、山东文登、陕西留坝和黑龙江穆稜等,中国已成为全球西洋参主产地和最大消费国<sup>[42]</sup>。除三叶参外,人参属其余物种在中国均有分布,因此中国在人参属植物资源保护和可持续利用取得显著成果,但仍面临诸多挑战如盗采、贩卖野生人参属植物,对资源造成了严重破坏。因此,进一步加强人参属植物的种质资源收集与保护,提高其利用价值,从而实现资源的可

持续利用成为未来重要工作。

### 3 人参属种质资源遗传多样性研究

#### 3.1 人参和西洋参

人参栽培群体经过自然选择和人工选择,不同产地人参群体出现遗传分化<sup>[43]</sup>。现已发现 10 多种变异类型,依据根的形态分为大马牙、二马牙、圆膀圆芦、长脖;依据果实颜色分为红果、黄果和橙黄果;依据茎的颜色分为紫茎、绿茎和青茎;依据果穗分为紧穗和散穗;依据人参产区和栽培方法分为普通参、边条参和石柱参<sup>[44]</sup>。2001 年,张贵军等<sup>[45]</sup>用随机扩增多态性 DNA 标记(random amplified polymorphic DNA, RAPD)对人参农家类型进行了遗传多样性检测,结果表明农家型人参中具有较丰富的遗传多样性,且农家类型的个体选择育种具有更大潜力。赵寿经等<sup>[46]</sup>利用聚丙烯酰胺凝胶电泳(polyacrylamide gel electrophoresis, PAGE)技术对 241 个人参和西洋参种质遗传多样性进行评价,发现有 12 个种质的醇溶蛋白谱带表现出特征带,说明在栽培的人参、西洋参群体中存在着不同程度的种内变异,且人参、西洋参具有较强的遗传保守性。任跃英等<sup>[47]</sup>利用 RAPD 分子标记对黄果和红果人参、西洋参种质进行分析,结果表明人参与西洋参各自聚为一类,彼此遗传距离较远,黄果西洋参与红果西洋参及黄果人参参与红果人参遗传距离均较近,但也存在着一定程度的核苷酸序列差异。RAPD 及聚类分析结果与形态学和细胞学等分析结果一致。李靖等<sup>[48]</sup>采用简单重复序列区间(iter-simple sequence repeat, ISSR)分析了 5 种人参农家类型 7 个居群的遗传多样性,结果表明,人参农家类型有较丰富的遗传多样性,平均多态位点百分率为 48.85%;且不同农家类型的遗传多样性有差异。杨天天<sup>[49]</sup>用简单重复序列(simple sequence Repeats, SSR)和 RAPD 2 种分子标记方法对不同地理分布区的人参农家类型品种进行了遗传分析,结果表明人参各种农家类型的遗传变异稳定,不同地点的同种农家类型的遗传分化受环境影响较小,且人参农家类型遗传距离与地理距离无相关性。2010 年,王志清等<sup>[50]</sup>应用 ISSR 与随机扩增微卫星多态性(random amplified microsatellite polymorphism, RAMP)证明在吉林省产区的人参品种,如福星 01、抚松大马牙和黄果人参这些栽培群体中存在较丰富的遗传多样性,反映出相

同地理源的材料能聚在一起。同时也说明了这 3 个人参品间的遗传关系较近,这些遗传变异为人参栽培群体的遗传改良和新品种的选育奠定了物质基础。2010 年,赵亚会等<sup>[51]</sup>根据西洋参不同类型的形态特征,将西洋参分为 10 种类别,分别为长叶型、圆叶型、普通叶型、早熟型、中熟型、晚熟型、长枝形、短枝型、紧穗型和散穗型,结果表明西洋参根部高产和果实丰产类型的遗传资源丰富,其中长枝、长叶、中叶、果实晚熟和散穗类型等都蕴藏着高产遗传基础;晚熟和圆叶型则是西洋参地上部分繁茂型遗传资源;而紧穗、早熟和短枝等类型中存在着矮秆遗传资源。2014 年,魏晓雨等<sup>[52]</sup>采用 RAPD 和 ISSR 标记对中国 10 个产地的西洋参进行遗传多样性分析,发现 2 种标记类型的多态性分别达到 85.51% 和 64.65%,且西洋参与人参之间的遗传多样性存在较大差异。

#### 3.2 三七及其近缘野生种

三七种质资源主要由异质杂合群体构成,群体内不同单株性状差异较大。2003 年,孙玉琴等<sup>[53]</sup>研究发现三七植株的不同部位如块根、茎、休眠芽、花序、叶和果实等性状存在明显变异。同年,段承俐等<sup>[54]</sup>通过 RAPD 分析表明三七的变异类型间与同一类型的不同个体间的 DNA 多态性变异率较高,分别为 75.5% 和 75.2%,DNA 分析的结果表明三七是一个混杂群体,具有丰富的遗传多样性。Zhou 等<sup>[55]</sup>利用内转录间隔区(internal transcribed spacer, ITS)和扩增片段长度多态性(amplified fragment length polymorphism, AFLP)对三七和屏边三七进行研究,结果表明栽培三七的多态性条带百分率小于野生种屏边三七。同时对屏边三七的 2 种不同叶型进行比较,结果表明 2 种叶型在 ITS 和 AFLP 上相一致。2006 年,赵熙等<sup>[56]</sup>采用 RAPD 对 2 个不同产地的三七进行了 DNA 指纹图谱分析,结果表明不同产地的三七具有不同遗传特征。2011 年,张金渝等<sup>[57]</sup>用表达序列标签 SSR(expressed sequence tags SSR, EST-SSR)分析比较了 6 个三七居群间的遗传多样性和遗传结构,并以 2 个近缘种屏边三七和珠子参为对照进行聚类分析。结果表明,三七具有丰富的遗传多样性,但彼此间具较高的基因交流,居群间遗传分化水平低,遗传差异主要存在于居群内;另外遗传相似度和聚类分析显示,三七及其近缘种被划分为 3 个大

类群, 6个三七栽培居群被分为3个小类群, 且三七与珠子参有较近的遗传关系, 而与屏边三七的遗传距离较远。2018年, 揭应碧等<sup>[58]</sup>利用“苗乡三七1号”“滇七1号”和自然群体为材料, 筛选出41对引物, 最终得到与表型、皂苷含量相关联的8对SSR标记引物, 结果表明三七遗传差异主要集中在居群内。王灿等<sup>[59]</sup>通过对25份文山三七和3份近缘种屏边三七、姜状三七和狭叶竹节参采用简化基因组测序, 获得SNP位点进行遗传结构分析。结果表明, 文山三七及其近缘种遗传距离较远, 尤其是屏边三七与文山三七遗传距离最远, 不同地区三七居群间遗传背景差异不显著, 遗传分化水平程度较低, 这为三七资源收集、鉴定和生物育种等提供参考。

综上, 人参属种质资源存在丰富的遗传多样性, 且种属间存在较大的遗传变异, 为研究该属的种质资源遗传基础及品种选育提供了丰富的物质基础。

#### 4 人参属植物品种选育

##### 4.1 人参

人参生长缓慢、对外界环境敏感、种子产量低、群体杂合度高<sup>[60]</sup>, 导致遗传育种研究困难。人参主要采用纯系育种方法, 中国已选育的人参品种有20余个<sup>[61]</sup>。

1997年, 选育的“吉参1号”是我国第一个人参品种<sup>[62]</sup>; 赵寿经等<sup>[63]</sup>培育出黄果品种“吉林黄果参”; 徐昭玺等<sup>[64]</sup>培育出“边条1号”; 高产品种有“吉参1号”“福星1号”“福星2号”; 为生产边条人参培育的品种有“新开河1号”和“新开河2号”; 适合农田种植品种有“康美1号”和“益盛汉参1号”; “中农皇封参”对连作障碍具有较强抗性<sup>[65]</sup>。中国农业农村部科技发展中心, 共收录人参品种23个, 已获国家植物新品种权有8个, 分别为中国人参品种“康美1号”“福星鹰”“福岐龙”“福星燕”“福星牛”和“益盛汉参2号”及韩国人参品种“天丰”和“连丰”(表2)。

韩国人参大致分为3个种系: 紫茎系、绿茎系和黄果系。目前培育的紫茎品种有“连丰(yunpoong)”“高丰(Gopoong)”“仙丰(Sunpoong)”“仙云(Sunun)”“仙原(Sunweon)”“仙香(Sunhyang)”“K-1”“G-1”和“Jinwon”等, 绿茎品种有“天丰(Chunpoong)”“青仙(Cheongsun)”和“Kowon”等, 黄果品种有“金丰(Gumpoong)”(表3)。韩国人参研究所已培育出人参品种32个, 27个品种已在韩国种子和品种服务处 Korea Seed & Variety Service (<http://www.seed.go.kr>)注册<sup>[66]</sup>, 但大面积推广种植的品种仅有“连丰”“天丰”和“高丰”<sup>[67]</sup>。

表2 中国登记的人参品种获得新品种权

Table 2 New variety rights for *P. ginseng* in China

品种名称	育种人/单位	主要特征	品种权号/编号
康美1号	集安大地参业有限公司	根系健壮、多茎、农田适应性好	CNA20120972.6
福星牛	吉林参博士福星种苗有限公司	体长、主根粗、支根壮, 生长速度快, 根部抗逆性强, 表皮色黄	CNA20201002139
福岐龙	吉林参博士福星种苗有限公司	产量高、皂苷含量高, 主根长	CNA20201002140
福星燕	吉林参博士福星种苗有限公司	根部抗逆性强、产量高、越冬芽形如燕尾状	CNA20201002271
福星鹰	吉林参博士福星种苗有限公司	根部耐寒性较强、越冬芽顶端横向尖状凸起, 形如鹰嘴状	CNA20201002174
益盛汉参2号	益盛汉参生物科技有限公司	主根长、形体好、高产、抗逆性强, 适合非林地种植	CNA20221003798
天丰	韩国人参公社	绿茎、产量高、对锈腐病的抗性高、果实橙黄色, 主根长	CNA20120609.7
连丰	韩国人参公社	紫茎、花期早、多双子房型花、产量高、根厚, 适于红参生产	CNA20120608.8
福星1号	王英平、侯玉冰、李刚等	主根短粗、茎痕大、生长健壮、抗逆性强、皂苷含量高, 产量高	吉登药 2009002
益盛汉参1号	益盛制药股份有限公司吉林农业大学	具有较强的抗红皮病性、主根长度好、适合非林地种植	吉登药 2013001
新开河1号	中国医学科学院药用植物研究所	根形美观、主根长、皂苷含量高有效成分含量高、抗逆性强	吉登药 2013002
新开河2号	康美新开河药业有限公司	根形美观、主根长、皂苷含量高有效成分含量高、抗逆性强	吉登药 2016007
福星2号	徐世全, 徐怀友, 刘廷辉等	产量高、人参皂苷含量高、生长期长、主根长度长	吉登药 2014002
中大林下参	中国农业科学院特产研究所	唯一的林下参品种, 区域和生产试验的高品质品种	吉登药 2016001

表 3 韩国人参部分登记品种<sup>[67-71]</sup>

Table 3 Some registered varieties of Korean ginseng<sup>[67-71]</sup>

品种名称	选育人	主要特征	品种编号
Sunone	Lee Seong sik, Lee JangHo, <i>et al</i>	紫茎, 浆果和秋叶红色, 小叶宽椭圆形, 根奶油色, 高产, 对根腐病有高抗性	1562
Sunun	Lee Seong sik, Lee ang Ho, <i>et al</i>	紫茎, 小叶表面起泡, 浆果红色, 秋叶红色, 高产	1563
Cheongsun	Lee Seong sik, Lee Jang Ho, <i>et al</i>	绿茎, 花序简单, 匍匐茎根, 秋叶红色, 小叶宽椭圆形, 根奶油色	2020
Sunhyang	Lee Seong sik, Lee Jang Ho, <i>et al</i>	紫茎, 浆果红色, 秋叶红色, 小叶宽椭圆形, 根奶油色	2609
K-1	Kwon Woo-Saeng, Yang Deok Chun, <i>et al</i>	紫茎, 主根长、粗壮, 根质量, 根形良好	3949
Cheonryang	Kim Young Chang, Kim Dong Hwi, <i>et al</i>	叶基部和叶柄之间浅紫色, 大部分茎绿色, 浆果红色, 产量较高, 结果相对较少	4596
Gopoong	LeeJangHo, Kang Je-Yong, <i>et al</i>	红色或深紫色茎, 浆果深红色, 秋叶红色, 叶柄水平, 高皂苷含量	4825
G-1	KwonWoo-Saeng, Yang Deok Chun, <i>et al</i>	紫茎, 花茎短, 出芽晚, 红色浆果	5402
Sunpoong No.1	Lee Jang Ho	紫茎, 浆果和秋叶是红色, 根奶油色, 小叶宽而椭圆, 高产品种	5667
Sunpoong No.2	Kang Je Yong, <i>et al</i>	紫茎, 浆果和秋叶是红色, 根奶油色, 小叶宽而椭圆, 高产品种	5668
Gumpoong No.1	Lee Jang Ho	绿茎, 浆果黄色, 秋叶黄色, 根奶油色, 具有抗病性, 适合优质红参生产	4824
Gumpoong No.2	Kang Je-Yong, <i>et al</i>	绿茎, 浆果黄色, 秋叶黄色, 根奶油色, 具有抗病性, 适合优质红参生产	5670
Kowon	Kim Young Chang, Kim Dong Hwi, <i>et al</i>	绿茎, 绿色椭圆形的宽叶, 有普通的小叶, 浆果红色, 根奶油色	5781
Jinwon	Kim,Jang Uk, Kim,Young Chang, <i>et al</i>	紫茎, 主根较长、根形良好, 小叶宽椭圆形, 浆果红色, 根深黄色	7461

#### 4.2 三七

三七已有 400 多年的人工栽培历史, 系统选育是三七育种工作中最重要的育种方法<sup>[72]</sup>。集团混合选择法是三七品种选育的主要选择方法。三七新品种选育中有成功案例如新品种滇七系列和苗乡系列等<sup>[73]</sup>。2015 年, 云南农业大学和文山市苗乡三七实业有限公司选育的三七新品种“滇七 1 号”和“苗乡三七 1 号”获得云南省园林园艺植物新品种登记证书; 2016 年, 董林林等<sup>[74]</sup>利用 SNP 标记辅助技术, 育成三七抗病品种“苗乡抗七 1 号”; 2019 年,

文山学院与苗乡三七科技有限公司选育出紫根为目标性状的“文院紫七 1 号”和以复叶柄夹角小为目标性状的“苗乡三七 2 号”, 2 个品种具有生活力强、优质、高产的特点<sup>[75]</sup>。目前, 通过登记的三七品种共有 13 个, 其中, “苗乡 1 号”(新品种权编号 CNA20170717.1) 和“苗乡 2 号”(新品种权编号 CNA20170718.0) 是首次获批国家植物新品种权的三七新品种, “滇七 1 号”(新品种权编号 CNA20140112.5) 也已获批国家植物新品种权(表 4)。

表 4 三七已登记品种(良种)

Table 4 *P. notoginseng* registered varieties (improved variety)

品种名称	选育单位	主要特征	品种编号
滇七 1 号	云南农业大学, 文山市苗乡三七实业有限公司	紫茎, 总皂苷含量高	云林园植新登第 20150005
滇七 2 号	文山市苗乡三七实业有限公司	复叶和花梗的角度较小	云林园植新登第 20190045
滇七 3 号	云南农业大学, 文山市苗乡三七实业有限公司	植株较高, 产量高, 总皂苷含量高	云 R-SF-PN-034-2019
滇七 4 号	云南农业大学	单株同一主根上着生双茎	云林园植新登第 20230026
滇七 5 号	云南农业大学	花梗长度较短, 植株矮	云林园植新登第 20230027
苗乡 1 号	文山市苗乡三七实业有限公司, 云南农业大学	绿茎, 中等程度的根系产量	云林园植新登第 20150006
苗乡 2 号	文山市苗乡三七实业有限公司, 文山学院	复叶柄夹角 < 60°, 根系产量高	云林园植新登第 20190003
苗乡 4 号	文山市苗乡三七实业有限公司, 云南农业大学	株型紧凑, 复叶半直立, 复叶柄夹角 < 50°, 产量高, 总皂苷含量高	云 R-SF-PN-035-2019
苗乡 5 号	文山市苗乡三七实业有限公司, 云南农业大学	株型紧凑, 复叶半开, 复叶柄夹角 > 50°, 植株高, 产量高	云 R-SF-PN-036-2019
苗乡抗七 1 号	文山学院, 中国中医科学院中药研究所	对根腐病的抗性较强	云林园植新登第 20160060
文院紫七 1 号	文山学院, 文山市苗乡三七实业有限公司	紫块根、皂苷含量高	云林园植新登第 20190004
苗乡 7 号	云南农业大学	主根形状为疙瘩形, 主根直径大, 主根短	云林园植新登第 20230028
苗乡 8 号	文山苗乡三七科技有限公司	主根形状为圆柱形, 主根较长	云林园植新登第 20230029

### 4.3 西洋参和竹节参

1981年,中国引进美国威斯康辛州西洋参种子,并在山东省威海市文登区引种试栽并成功推广<sup>[76]</sup>。但由于缺乏完善的西洋参良种繁育技术,出现种质退化,病虫害抗性降低,原有优良性状丧失,严重影响西洋参的产量。2011年,由中国农业科学院特产研究所、抚松县参王植保有限责任公司和吉林中森药业有限公司经多年努力,选育出西洋参新品种“中农洋参1号”<sup>[77]</sup>,是首个人工选育并通过登记的西洋参

品种。2016年,中国农业科学院特产研究、参王植保有限公司选育的“中农洋参2号”通过登记<sup>[78]</sup>(表5)。

此外,竹节参已通过审定的品种有“鄂竹节参1号”<sup>[79]</sup>(表5)。目前,人参属内其他物种品种选育尚未见报道,品种选育时需考虑生物学特性、环境适应性、生长周期、产量及药用成分含量等因素。通过野生资源收集,引种驯化,利用现代生物技术和分子生物学手段,深入研究种质资源间遗传差异,为新品种选育提供科学依据。

表5 西洋参和竹节参已登记品种

Table 5 Registered varieties of *P. quinquefolius* and *P. japonicus*

品种名称	选育人或单位	主要特征	品种编号或选育年份
中农洋参1号	王英平、徐永华、徐世泉等	产量高,主根粗,纤维少,耐寒,种子产量高,适合无霜期栽培区	吉登药 2012397
中农洋参2号	中国农业科学院特产研究所	产量高,主根粗,黄果,茎和复叶叶柄绿色	2016年
文登西洋参	原中华人民共和国农业部	抗旱性与普通西洋参相比高4倍,耐高温性高10℃,耐强光性高10%	中华人民共和国农业部第1699号
鄂竹节参1号	湖北省农科院中药材研究所	产量可达每亩138.2 kg,总皂苷量为23.89%	鄂审药 2006001

## 5 人参属物种基因组研究

随着测序技术不断发展和测序成本的降低,为利用组学数据开展人参属植物生物学性状研究提供保障。目前,人参、三七、西洋参、屏边三七、竹节参、金平人参基因组测序组装已经完成(图1)。高质量基因组对于阐明该人参属植物药效物质基础、药用价值、育种与栽培改良、种质资源保护等方面都具有十分重要的理论与实践意义。

Hong等<sup>[80]</sup>使用流式细胞术估算人参基因组大小为3.12 Gb。陈士林团队<sup>[81]</sup>在国际上率先发表人参全基因组图谱,报道人参全基因组序列大小为3.5 Gb,序列包含超过60%重复序列,编码42 006个预测基因。此外,研究共鉴定出225个UDP-糖基转移酶(UDP-glycosyltransferases, UGTs),发现合成人参皂苷的甲羟戊酸通路中的31个酶以多拷贝或异构体的形式存在于基因组中。Yang Tae-Jin团队<sup>[11]</sup>从头组装了四倍体人参品种“Chunpoong”基因组,大小约为2.98 Gb,  $N_{50}$ 为569 kp,共注释59 352个基因。

Chen等<sup>[82]</sup>首先通过流式细胞仪分析,估算三七基因组大小约为2.31 Gb,而后构建34个Illumina

对端文库用于全基因组测序,从头组装过程得到的三七基因组为2.39 Gb, Contig  $N_{50}$  16 kb, Scaffold  $N_{50}$  96kb,利用核心真核基因定位方法对该基因组组装完整性进行评估。Zhang等<sup>[83]</sup>组装版本基因组大小为1.85Gb, Scaffold  $N_{50}$  158 kb, Contig  $N_{50}$  13.2kb。Fan等<sup>[84]</sup>组装三七基因组大小为2.26 Gb, Contig  $N_{50}$  为220.89 kb, BUSCO为90.90%,通过转录组和比较基因组分析揭示了参与人参皂苷合成的候选基因;通过全基因组关联分析(genome wide association study, GWAS)分析鉴定了与根干质量相关的63个基因和与茎粗相关的168个基因。Jiang等<sup>[85]</sup>组装三七基因组大小为2.66 Gb,通过基因组进化分析探索了系统发育和群体基因组复制事件及其对皂苷生物合成的影响,在时空转录水平研究皂苷生物合成和调控,鉴定到5个糖基转移酶基因催化三七中不同人参皂苷的形成。Yang等<sup>[86]</sup>发布了染色体水平的高质量三七基因组大小为2.41 Gb, Contig  $N_{50}$  = 1.12 Mb 该基因组组装及预测结果完整度高,并对三七素生物合成途径进行解析。三七基因组学研究的不断发展,成功对皂苷、三七素生物合成以及抗病基因进行分析,为三七遗传改良奠定了基础。

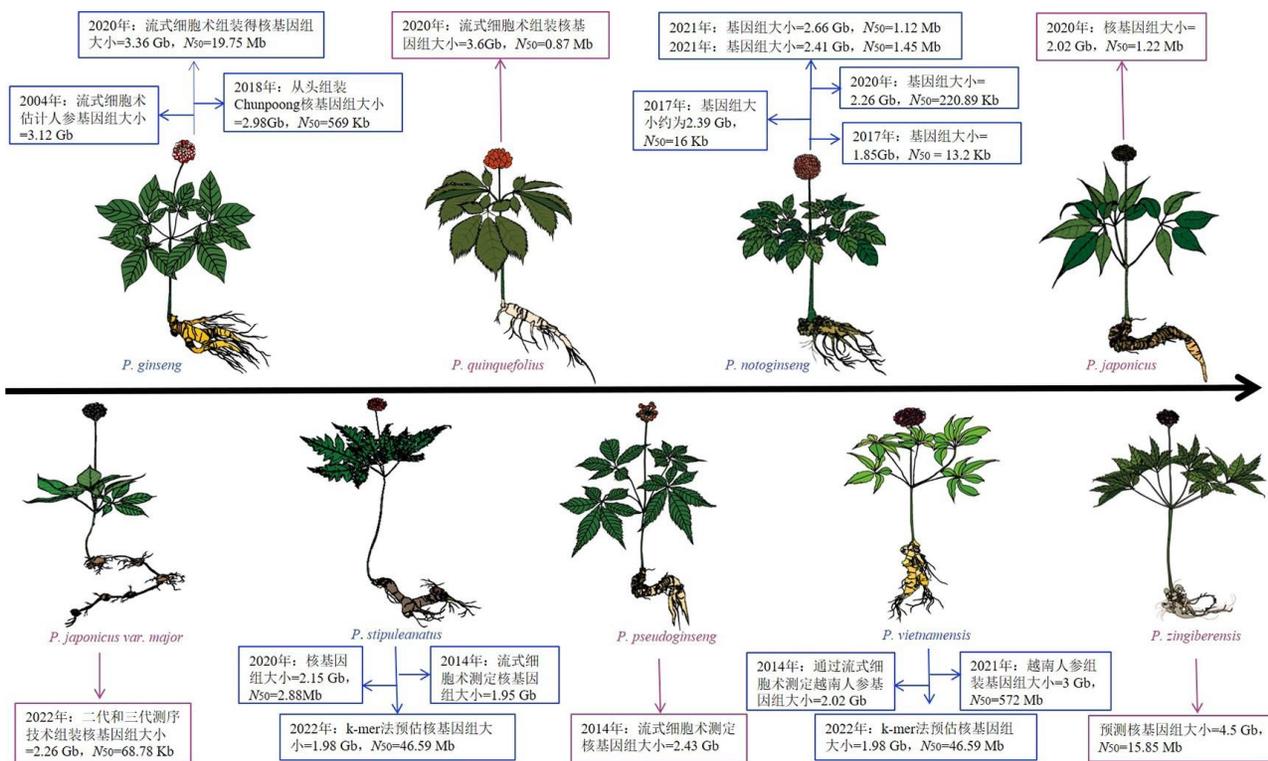


图1 人参属模式图及核基因组调查

Fig. 1 *Panax* pattern map and nuclear genome survey

Tien 等<sup>[87]</sup>报道越南人参全基因组测序、组装和注释, N50 为 572 722 bp。越南人参组装基因组大小为 3.01 Gb, 包含 79 374 个基因, 其中有 55 012 个基因 (69.30%) 被注释。复旦大学李霖锋和东北师范大学刘宝团队<sup>[88]</sup>通过基因组调查和流式细胞术估算得屏边三七和竹节参基因组大小分别为 1.96 Gb 和 2.02 Gb, 人参和西洋参的基因组分别为 3.36 Gb 和 3.57 Gb, 4 个种的基因组注释共鉴定出 41 224~74 307 个蛋白质编码基因。Yang 等<sup>[89]</sup>构建金平人参高质量染色体水平基因组, 其 Contig N<sub>50</sub> 值为 0.41 Mb, 基因组大小为 1.73 Gb, 结果与越南人参基因组大小上存在较大差异, 结合前人研究推测金平人参可能并非越南人参的变种, 而是人参属中一个独立的物种。2022 年, 孙嘉苓<sup>[90]</sup>基于二代和三代测序技术获得了珠子参的细胞器和核基因组数据, 组装核基因组大小为 2.26 Gb, GC 含量为 35.73%, 经评估确定珠子参属于高杂合高重复基因组。通过探究人参属植物基因组构成、基因功能及其调控机制解析, 为人参属植物分类及重要性状形成机制奠定坚实基础, 同时为遗传育种提供更加科学和精确遗传信息。

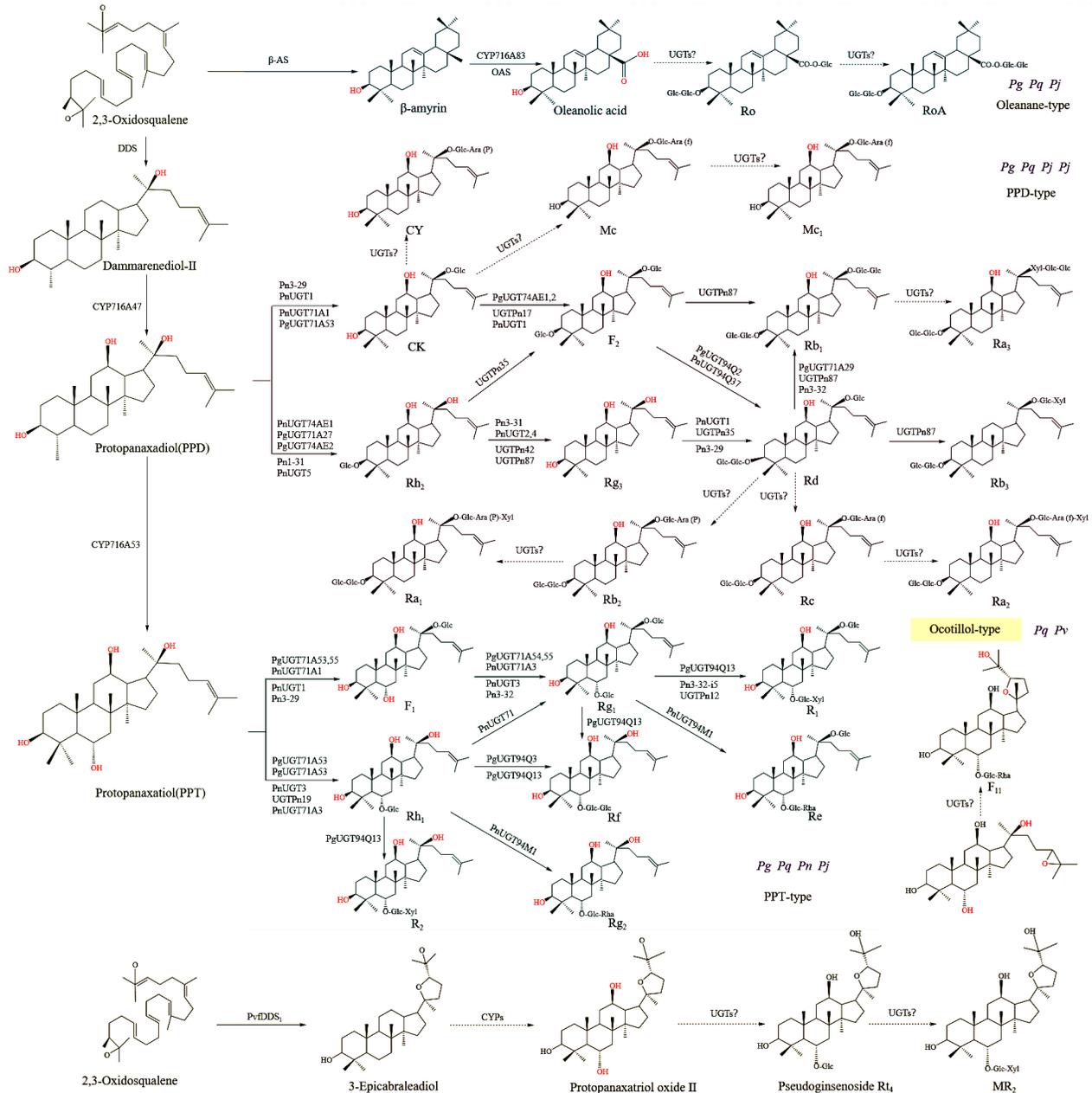
## 6 人参属生物合成途径及关键基因

三萜皂苷是人参属植物中分布的主要药理学活

性物质<sup>[91]</sup>, 具有抗氧化、抗炎、血管舒张、抗过敏、抗糖尿病等多种作用<sup>[92]</sup>。根据昔元的骨架结构, 人参皂苷主要分为原人参二醇型 (protopanaxadiol type, PPD)、原人参三醇型 (protopanaxatriol type, PPT) 齐墩果酸型 (oleanolic acid type, OA) 和奥克梯隆醇型 (ocotillol type, OCT)。人参皂苷的骨架主要由异戊二烯途径合成, 在植物中有 2 条异戊二烯途径, 一条是存在于胞质中的甲羟戊酸 (mevalonic acid, MVA) 途径, 另一条是存在于质体中的磷酸甲基赤藓糖醇 (2-C-methyl-D-erythritol 4-phosphate, MEP) 途径<sup>[93-94]</sup>。研究表明三萜皂苷在 2,3-氧化鲨烯环化酶 (2,3-oxidosqualene cyclases, OSCs) 作用下形成三萜类骨架, 再经细胞色素 P450 单加氧酶、糖基转移酶等化学修饰, 最终形成不同的三萜皂苷终产物<sup>[95]</sup>。特别是, 三七特有成分三七皂苷 R<sub>1</sub>, 具有显著的抗炎、抗氧化和抗肿瘤作用; 西洋参中拟人参皂苷 F<sub>11</sub><sup>[96]</sup>, 屏边三七中的屏边三七皂苷 E、R<sub>1</sub>、R<sub>2</sub> 同样具有独特性<sup>[97]</sup>; 金平人参 OT 型皂苷珠子参皂苷 R<sub>2</sub> 的含量较高, 且金平人参皂苷 R<sub>4</sub> (vinaginsenoside R<sub>4</sub>) 仅在该物种中被分离获得。因此, 人参属植物中皂苷成分组成和差异是后续资源开发和利用的重点工作。

随着组学技术发展, 人参皂苷生物合成途径的关键基因陆续被克隆, 人参属植物不同类型的单体皂苷生物合成途径如 (图 2)。UGTs 是将糖基从活化的供体分子转移到特定受体分子上的多基因家族蛋白酶, UGTs 参与人参属植物中三萜皂苷的生物合成<sup>[98]</sup>。人参属植物中部分参与皂苷生物合成

的糖基转移酶已得到功能鉴定, 主要来自 UGT71、UGT73、UGT74、UGT94 和 UGT109 家族。其中, UGT71 家族基因主要催化达玛烷型人参皂苷的 C6 位或 C20 位糖基化<sup>[99]</sup>, 已验证功能的有 *PgUGT71A53*、*PgUGT71A27*、*PgUGT71A29*、*PgUGT71A54*、*PgUGT71A55*、*PnUGT71A3*、*PnGT95*、*Pn3-29* 等;



DDS-达玛烯二醇合成酶; CYP-细胞色素 P450 酶;  $\beta$ -AS- $\beta$ -香树脂醇合酶; UGT-尿苷二磷酸糖基转移酶; MR<sub>2</sub>-珠子参 R<sub>2</sub>; Pg-人参; Pq-西洋参; Pn-三七; Pj-竹节参; Pv-金平人参; 实线箭头为已经确定的生物合成途径, 虚线箭头为未知的生物合成途径。

DDS-Damenediol; CYP-cytochrome P450 enzyme;  $\beta$ -AS- $\beta$ -amyryn synthase; UGT-glycosyltransferase; MR<sub>2</sub>-*P. japonicus*. var. *major* glycoside R<sub>2</sub>; Pg-*P. ginseng*; Pq-*P. quinquefolius*; Pn-*P. notoginseng*; Pj-*P. japonicus*; Pv-*P. vietnamensis* var. *fuscidiscus*; solid arrow is the determined biosynthetic path, dashed arrow is the unknown biosynthetic path.

图 2 人参属中催化人参皂苷生物合成途径

Fig. 2 Catalytical ginsenoside biosynthesis pathway in *Panax* genus

UGT74 家族主要参与人参皂苷的 C3 位或 C28 羧基糖基化<sup>[100]</sup>，已验证功能的如 *PgUGT74AE2*、*PgUGT74AE4*、*Pq3-O-UGT1* 和 *Pn1-31*。UGT94 家族主要参与达玛烷型人参皂苷的糖链延伸<sup>[101]</sup>，其中 *PgUGT94Q2*、*PgUGT94Q13*、*Pq3-O-UGT2*、*Pn3-32-i5*、*PnUGT94M1* 已得到功能验证。OA (oleanolic acid type) 型人参皂苷合成途径中的一些糖基转移酶，如姜状三七的 *PzOAGT1*、*PzGT2*、*PzGT3*，人参中的 *PgUGT94Q15-V1* 和竹节参的 *PjmUGT2*<sup>[102]</sup>、*PjmUGT1* 和 *PjmUGT2*<sup>[103]</sup> 完成功能验证。而 OT (ocotillol) 型皂苷生物合成途径中的糖基转移酶在金平人参中的 *PvfUGT1* 和 *PvfUGT2* 得到了功能验证，OT 型人参皂苷的前体为 2,3,22,23-环氧角鲨烯，*PvfUGT1* 和 *PvfUGT2* 参与人参皂苷 Rt4、Rt5、珠子参苷 R<sub>2</sub> 的生物合成<sup>[104]</sup>。人参皂苷生物合成关键基因的功能验证为体外合成皂苷制品及功能标记和筛选育种材料提供科学依据。

## 7 结语与展望

人参属药用植物具有悠久药用历史，其经济价值和药用价值在中药材市场中占据重要地位。然而，种质资源的匮乏及市场需求的不断增加，使人工栽培和开发属内近缘种成为未来趋势。如何兼顾种质资源保护和利用，成为了人参属植物资源开发的重要挑战。因此，利用多组学技术开展种质资源研究，为人参属种质资源的分类鉴定、遗传多样性的评估、核心种质筛选及次生代谢物合成基因挖掘提供了新工具<sup>[105]</sup>。

人参属品种选育是种质资源利用的重要途径。首先制定育种目标上，除了产量和抗性外，应更加重视品质性状研究如主要药效组分和含量等。其次，应针对性开发适用于人参属植物的育种方法，人参属植物育种主要依赖于系统选育、但受结实率低、生长周期长、纯系材料短时间难以获得等因素限制，尽管常规系统选育简单易行，但难以育成突破性品种。应利用已有组学数据，进一步加强人参属植物重要性状基因位点的发掘与鉴定，积极开展生物育种技术应用研究，提高品种选育效率。综上，有效提升人参属植物综合利用效率，需要从种质资源评价入手，积极探索和应用多组学技术，对目标性状的精准选择和改良，最终获得优质等位基因型种质材料和品种，加速人参属植物资源开发利用。

**利益冲突** 所有作者均声明不存在利益冲突

## 参考文献

- [1] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志 (第五十四卷) [M]. 北京: 科学出版社, 1978: 179.
- [2] Sengupta S, Toh S A, Sellers L A, et al. Modulating angiogenesis: The Yin and the Yang in ginseng [J]. *Circulation*, 2004, 110(10): 1219-1225.
- [3] Park H J, Kim D H, Park S J, et al. Ginseng in traditional herbal prescriptions [J]. *J Gins Res*, 2012, 36(3): 225.
- [4] 张亚玉. 百草之王人参 [J]. 特种经济动植物, 2021, 24(4): 4-5.
- [5] 薛长松, 马秀丽. 金不换的本草考证 [J]. 黑龙江中医药, 1994(5): 35-36.
- [6] 林钰镓, 于海英, 胡文岳, 等. 西洋参作为药食同源原料的历史考证与现代功效综述 [J]. 特产研究, 2023, 45(1): 152-155.
- [7] 闵欣怡, 侯聪, 吴田泽, 等. 竹节参种质资源及育种研究进展 [J]. 世界中医药, 2022, 17(13): 1797-1801.
- [8] 中国药典 [S]. 一部. 2015: 8-283.
- [9] Wang W L, Xu J F, Fang H Y, et al. Advances and challenges in medicinal plant breeding [J]. *Plant Sci*, 2020, 298: 110573.
- [10] Zuo Y J, Wen J, Zhou S L. Intercontinental and intracontinental biogeography of the eastern Asian - Eastern North American disjunct *Panax* (The *Ginseng Genus*, Araliaceae), emphasizing its diversification processes in eastern Asia [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2017, 117: 60-74.
- [11] Kim N H, Jayakodi M, Lee S C, et al. Genome and evolution of the shade-requiring medicinal herb *Panax ginseng* [J]. *Plant Biotechnol J*, 2018, 16(11): 1904-1917.
- [12] Xiang Q B, Lowry P P, *Panax* Linn. *Flora of China* [M], Beijing: Science Press and St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2007: 489-491.
- [13] Dung H T, Grushvitsky I V. *Panax vietnamensis*, a new *Panax* species [J]. *J Viet Bot*, 1985, 4: 518.
- [14] Zhu S, Fushimi H, Cai S, et al. A new variety of the genus *Panax* from southern Yunnan, China and its nucleotide sequences of 18S ribosomal RNA gene and matK gene [J]. *J Jap Botany*, 2003, 78(2): 86-94.
- [15] 李晓波, 姜薇薇, 张广辉, 等. 珍稀中药资源金平人参的研究与利用 [J]. 中草药, 2022, 53(14): 4568-4581.
- [16] Zuo Y J, Chen Z J, Kondo K, et al. DNA barcoding of *Panax* species [J]. *Planta Med*, 2011, 77(2): 182-187.
- [17] Jiang P, Shi F X, Li M R, et al. Positive selection driving cytoplasmic genome evolution of the medicinally important ginseng plant genus *Panax* [J]. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 359.
- [18] 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.
- [19] 李方元. 中国人参和西洋参 [M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2002.
- [20] Xu J, Yang T J, Hu H Y. *The Ginseng Genome* [M]. Londn: Springer International Publishing, 2021.
- [21] 程夏倩, 赵维良, 黄琴伟, 等. 五加科法定药用植物基原考证 [J]. 中国现代应用药学, 2021, 38(12): 1461-1468.
- [22] 杨添清. 几种人参属植物的细胞分类学研究 [J]. 植物分类学报, 1981, 19(3): 298-303.
- [23] Waminal N E, Park H M, Ryu K B, et al. Karyotype analysis of *Panax ginseng* C. A. Meyer, 1843 (Araliaceae) based on rDNA loci and DAPI band distribution [J]. *Comp Cytogenet*, 2012, 6(4): 425-441.
- [24] Choi H I, Waminal N E, Park H M, et al. Major repeat components covering one-third of the ginseng (*Panax ginseng* C. A. Meyer) genome and evidence for allotetraploidy [J]. *Plant J*, 2014, 77(6): 906-916.
- [25] Choi H K, Wen J. A phylogenetic analysis of *Panax* (Araliaceae): Integrating cpDNA restriction site and nuclear rDNA ITS sequence data [J]. *Plant Systematics Evolutio*, 2000, 224(1): 109-120.
- [26] Lee C, Wen J. Phylogeny of *Panax* using chloroplast *trnC-trnD* intergenic region and the utility of *trnC-trnD* in interspecific studies of plants [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2004, 31(3): 894-903.
- [27] 史风雪. 人参属系统发育与多倍化研究 [D]. 长春: 东北师范大学, 2016.
- [28] 梁韶, 宋娟, 雷秀娟, 等. 四种人参属药用植物的核型分析 [J]. 人参研究, 2017, 29(2): 6-10.
- [29] 岳杰. 四种人参属植物叶绿体全基因组结构及其系统发育分析 [D]. 汉中: 陕西理工大学, 2021.
- [30] 田梦晖. 基于知识图谱的珍稀濒危植物自动问答研究 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2022.
- [31] 萧野. 第六次物种大灭绝来临-全球濒危物种红色名录再刷新 [J]. 环境与生活, 2017(12): 58-60.
- [32] 云南省植物研究所. 人参属植物的三萜成分和分类系统, 地理分布的关系 [J]. 中国科学院大学学报, 1975, 13(2): 29-48.
- [33] 徐克学, 李德中. 我国人参属数量分类研究初试 [J]. 中国科学院大学学报, 1983, 21(1):34-43
- [34] 陈东亮, 钟楚, 简少芬, 等. 人参种质资源及育种研究进展 [J]. 贵州农业科学, 2020, 48(10): 111-116.
- [35] 白雪梅, 王志彬, 光远. 吉林: “小人参”要做出大产业 [J]. 东北之窗, 2022(5): 35-37.
- [36] 佚名. 三七种质资源圃 [J]. 文山学院学报, 2023, 36(5). F0002.
- [37] Lin Y, Hao B, Lu Y C, et al. PanaxGDB: A comprehensive platform for *Panax* [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 883818.
- [38] 李伟, 李佳慧, 王建强. 人参食品开发现状与发展趋势 [J]. 吉林农业大学学报, 2023, 45(6): 656-663.
- [39] Yao Q, Chang B T, Chen R, et al. Research advances in pharmacology, safety, and clinical applications of Yunnan Baiyao, a traditional Chinese medicine formula [J]. *Front Pharmacol*, 2021, 12: 773185.
- [40] 张雄, 常浩娟, 章添凡, 等. 基于钻石模型架构下的云南中药产业竞争力评价指标体系构建 [J]. 中国医药导报, 2022, 19(15): 183-187.
- [41] 云南省人民政府办公厅. 云南省三七产业“十三五”发展规划 [EB/OL]. (2018-03-13)[2016-11-04]. [http://www.yn.gov.cn/yn\\_zwlanmu/qy/wj/yzbf/201611/t20161104\\_27445.html](http://www.yn.gov.cn/yn_zwlanmu/qy/wj/yzbf/201611/t20161104_27445.html)
- [42] 李春莲, 万楚军, 龚雪, 等. 西洋参种质资源及品种选育技术研究进展 [J]. 西北农业学报, 2021, 30(3): 321-332.
- [43] 马小军, 汪小全, 徐昭玺, 等. 人参不同栽培群体遗传关系的 RAPD 分析 [J]. 植物学报, 2000, 42(6): 587.
- [44] 马小军, 汪小全, 肖培根, 等. 国产人参种质资源研究进展 [J]. 中国药学杂志, 2000, 35(5): 289.
- [45] 张贵君, 阎玉凝. 中药鉴定研究 [M]. 北京: 科学出版社, 2001: 257.
- [46] 赵寿经, 刘庆昌, 钱延春, 等. 人参和西洋参种质资源的乳酸聚丙烯酰胺凝胶电泳分析 [J]. 农业生物技术学报, 2003, 11(4): 370-374.
- [47] 任跃英, 高巍, 郭影, 等. 黄果及红果人参、西洋参基因组的 RAPD 分子标记研究 [J]. 吉林农业大学学报, 2005, 27(1): 39-42.
- [48] 李靖, 程舟, 杨晓伶, 等. 人参农家类型遗传多样性的 ISSR 分析 [J]. 中草药, 2007, 38(9): 1392-1395.
- [49] 杨天天. 栽培人参和西洋参种质资源遗传多样性研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2007.
- [50] 王志清, 王英平, 郭靖, 等. “福星 01”人参与黄果人参及人参农家类型的 ISSR、RAMP 分析 [J]. 吉林农业大学学报, 2010, 32(3): 293-298.
- [51] 赵亚会, 吴连举, 魏云洁, 等. 西洋参部分种质资源形态特征、特性研究 [A] // 吉林省科学技术协会. 低碳经济与科学发展——吉林省第六届科学技术学术年会论文集 [C]. 北京: 中国农业科学院特产研究所, 2010.
- [52] 魏晓雨, 田义新, 赵智灵, 等. 不同产地西洋参种质遗传多样性的 RAPD 和 ISSR 分析 [J]. 中草药, 2014, 45(21): 3153-3158.
- [53] 孙玉琴, 陈中坚, 李一果, 等. 三七的植株性状差异观察 [J]. 现代中药研究与实践, 2003(S1): 16-17.

- [54] 段承俐, 萧凤回, 文国松, 等. 文山三七栽培群体变异类型的分子鉴定 [J]. 现代中药研究与实践, 2003(S1): 13-16.
- [55] Zhou S L, Xiong G M, Li Z Y, *et al.* Loss of genetic diversity of domesticated *Panax notoginseng* F H Chen as evidenced by ITS sequence and AFLP polymorphism: A comparative study with *P. stipuleanatus* H tsai et K M Feng [J]. *J Integrat Plant Biol*, 2005, 47(1): 107-115.
- [56] 赵熙, 李艳萍, 李顺英, 等. 三七 DNA 指纹图谱分析 [J]. 云南中医中药杂志, 2006, 27(3): 45-46.
- [57] 张金渝, 杨维泽, 崔秀明, 等. 三七栽培居群遗传多样性的 EST-SSR 分析 [J]. 植物遗传资源学报, 2011, 12(2): 249-254.
- [58] 应碧. 三七 SSR 标记开发及遗传多样性分析 [D]. 昆明: 云南农业大学, 2018.
- [59] 王灿, 黄玉玲, 杨清松, 等. 基于 SNP 标记的不同居群文山三七遗传结构分析 [J]. 中国野生植物资源, 2023, 42(11): 57-63.
- [60] 李明睿. 栽培人参的起源与驯化 [D]. 长春: 东北师范大学, 2017.
- [61] 任广勇, 杨忠亮, 黄飞, 等. 中国人参品种选育及 SNP 技术应用研究进展 [J]. 人参研究, 2023, 35(5): 44-48.
- [62] 赵寿经, 李方元, 赵亚会, 等. 丰产人参品种选育理论及吉参 1 号的育成 [J]. 中国农业科学, 1998, 31(5): 7.
- [63] 赵寿经, 刘云章, 赵亚会, 等. 吉林黄果人参多性状综合评价 [J]. 特产研究, 1998(4): 1-6.
- [64] 徐昭玺, 魏建和, 冯秀娟, 等. 边条人参新品种的系统选育 [J]. 中国医学科学院学报, 2001, 23(6): 542-546.
- [65] Zhang H, Abid S, Ahn J C, *et al.* Characteristics of *Panax ginseng* cultivars in Korea and China [J]. *Molecules*, 2020, 25(11): 2635.
- [66] Bang K H, Kim Y C, Lee J W, *et al.* Major achievement and prospect of ginseng breeding in Korea [J]. *Korean Soc Breed Science*, 2020, 52: 170-178.
- [67] Choi K T. *Breeding of Korean Ginseng (Panax ginseng C.A Meyer)* [A] // Proceedings of the Ginseng society Conference [C]. Seoul: The Korean Society of Ginseng, 1998: 96-102.
- [68] 陈东亮, 钟楚, 简少芬, 等. 人参种质资源及育种研究进展 [J]. 贵州农业科学, 2020, 48(10):6.
- [69] Lee J H, Lee J S, Kwon W S, *et al.* Characteristics of Korean ginseng varieties of Gumpoong, Sunun, Sunpoong, Sunone, Cheongsun, and Sunhyang [J]. *J Ginseng Res*, 2015, 39(2): 94-104.
- [70] Kim J U, Hyun D Y, Shim H, *et al.* *Breeding of superior ginseng cultivars* [M] Cham: Springer, 2021: 45-54.
- [71] Kim Y C, Kim D H, Bang K H, *et al.* A high yielding and salt resistance ginseng variety 'cheonryang' [J]. *Korean J Breed Sci*, 2013, 45(4): 434-439.
- [72] 熊高, 王勇, 胡永媛, 等. 三七育种研究综述 [J]. 文山学院学报, 2019, 32(3): 1-5.
- [73] 李满桥, 梁绮文, 闫静, 等. 三七遗传改良的研究进展 [J]. 中草药, 2022, 53(10): 3241-3250.
- [74] 董林林, 陈中坚, 王勇, 等. 药用植物 DNA 标记辅助育种(一): 三七抗病品种选育研究 [J]. 中国中药杂志, 2017, 42(1): 56-62.
- [75] 佚名. 文山迎来首次获批国家植物新品种权的三七品种 [J]. 人参研究, 2019, 31(3): 35-36.
- [76] 佚名. 吉林培育出非林地栽培人参新品种 [J]. 新农业, 2012(15): 11.
- [77] 王英平. 西洋参新品种: 中农洋参 1 号 [M]. 吉林: 中国农业科学院特产研究所, 2012: 56.
- [78] 王博, 逢世峰, 白玉洁, 等. '中农洋参 2 号'与对照品种不同部位皂苷含量差异 [J]. 分子植物育种, 2020, 18(1): 296-301.
- [79] 廖朝林. 鄂竹节参 1 号 [J]. 农家顾问, 2007, (5):76.
- [80] Hong C P, Lee S J, Park J Y, *et al.* Construction of a BAC library of Korean ginseng and initial analysis of BAC-end sequences [J]. *Mol Genet Genomics*, 2004, 271(6): 709-716.
- [81] Xu J, Chu Y, Liao B S, *et al.* *Panax ginseng* genome examination for ginsenoside biosynthesis [J]. *Gigascience*, 2017, 6(11): 1-15.
- [82] Chen W, Kui L, Zhang G H, *et al.* Whole-genome sequencing and analysis of the Chinese herbal plant *Panax notoginseng* [J]. *Mol Plant*, 2017, 10(6): 899-902.
- [83] Zhang D, Li W, Xia E H, *et al.* The medicinal herb *Panax notoginseng* genome provides insights into ginsenoside biosynthesis and genome evolution [J]. *Mol Plant*, 2017, 10(6): 903-907.
- [84] Fan G Y, Liu X C, Sun S, *et al.* The chromosome level genome and genome-wide association study for the agronomic traits of *Panax notoginseng* [J]. *I Science*, 2020, 23(9): 101538.
- [85] Jiang Z Q, Tu L C, Yang W F, *et al.* The chromosome-level reference genome assembly for *Panax notoginseng* and insights into ginsenoside biosynthesis [J]. *Plant Commun*, 2021, 2(1): 100113.
- [86] Yang Z J, Liu G Z, Zhang G H, *et al.* The chromosome-scale high-quality genome assembly of *Panax notoginseng* provides insight into dencichine biosynthesis [J]. *Plant Biotechnol J*, 2021, 19(5): 869-871.
- [87] Tien N Q D, Ma X, Man L Q, *et al.* De novo whole-genome assembly and discovery of genes involved in triterpenoid saponin biosynthesis of *Vietnamese*

- ginseng (Panax vietnamensis Ha et Grushv.)* [J]. *Physiol Mol Biol Plants*, 2021, 27(10): 2215-2229.
- [88] Wang Z H, Wang X F, Lu T Y, *et al.* Reshuffling of the ancestral core-eudicot genome shaped chromatin topology and epigenetic modification in *Panax* [J]. *Nat Commun*, 2022, 13(1): 1902.
- [89] Yang Z J, Li X B, Yang L, *et al.* Comparative genomics reveals the diversification of triterpenoid biosynthesis and origin of ocotillol-type triterpenes in *Panax* [J]. *Plant Commun*, 2023, 4(4): 100591.
- [90] 孙嘉苓. 人参属药用植物珠子参的比较基因组研究 [D]. 昆明: 昆明理工大学, 2021.
- [91] Wang T, Guo R X, Zhou G H, *et al.* Traditional uses, botany, phytochemistry, pharmacology and toxicology of *Panax notoginseng* (Burk.) F.H. Chen: A review [J]. *J Ethnopharmacol*, 2016, 188: 234-258.
- [92] Kim J H. Pharmacological and medical applications of *Panax ginseng* and ginsenosides: A review for use in cardiovascular diseases [J]. *J Ginseng Res*, 2018, 42(3): 264-269.
- [93] Jayakodi M, Lee S C, Lee Y S, *et al.* Comprehensive analysis of *Panax ginseng* root transcriptomes [J]. *BMC Plant Biol*, 2015, 15: 138.
- [94] Zhao S J, Wang L, Liu L, *et al.* Both the mevalonate and the non-mevalonate pathways are involved in ginsenoside biosynthesis [J]. *Plant Cell Rep*, 2014, 33(3): 393-400.
- [95] Christensen L P. Ginsenosides chemistry, biosynthesis, analysis, and potential health effects [J]. *Adv Food Nutr Res*, 2009, 55: 1-99.
- [96] 张艳萍, 郭海滨, 黄婉锋, 等. UPLC-MS/MS 法分析人参、红参、西洋参中人参皂苷成分差异性研究 [J]. *今日药学*, 2024, 34(3): 187-195.
- [97] 舒盼盼. 屏边三七皂苷 R<sub>1</sub>、R<sub>2</sub> 对四氯化碳致小鼠急性肝损伤的保护作用及其肠道菌群变化的影响 [D]. 昆明: 昆明理工大学, 2019.
- [98] Rahimi S, Kim J, Mijakovic I, *et al.* Triterpenoid-biosynthetic UDP-glycosyltransferases from plants [J]. *Biotechnol Adv*, 2019, 37(7): 107394.
- [99] Zhao J N, Wang R F, Zhao S J, *et al.* Advance in glycosyltransferases, the important bioparts for production of diversified ginsenosides [J]. *Chin J Nat Med*, 2020, 18(9): 643-658.
- [100] Li J, Yang J G, Mu S C, *et al.* Efficient *O*-glycosylation of triterpenes enabled by protein engineering of plant glycosyltransferase UGT74AC1 [J]. *ACS Catal*, 2020, 10(6): 3629-3639.
- [101] Yang C S, Li C J, Wei W, *et al.* The unprecedented diversity of UGT94-family UDP-glycosyltransferases in *Panax* plants and their contribution to ginsenoside biosynthesis [J]. *Sci Rep*, 2020, 10(1): 15394.
- [102] 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.
- [103] Tang J R, Chen G, Lu Y C, *et al.* Identification of two UDP-glycosyltransferases involved in the main oleanane-type ginsenosides in *Panax japonicus* var. *major* [J]. *Planta*, 2021, 253(5): 91.
- [104] Peng S F, Li X B, Jiang W W, *et al.* Identification of two key UDP-glycosyltransferases responsible for the ocotillol-type ginsenoside majonside-R<sub>2</sub> biosynthesis in *Panax vietnamensis* var. *fuscidiscus* [J]. *Planta*, 2023, 257(6): 119.
- [105] Wang C, Hu S, Gardner C, *et al.* Emerging avenues for utilization of exotic germplasm [J]. *Trends Plant Sci*, 2017, 22(7): 624-637.

[责任编辑 时圣明]