

基于“三优”理论的野山参“优形优质”特征研究进展

梁 浩^{1,3}, 朱家鹏¹, 张亚玉^{1,2*}

1. 中国农业科学院特产研究所, 吉林 长春 130112

2. 成都大学食品与生物工程学院, 四川 成都 610106

3. 遵义医科大学药学院, 贵州 遵义 563000

摘 要: 药用植物品质表现为外观性状与内在质量, 然而在现有的评价体系中, 基于化学成分的中药质量鉴定方法得到广泛应用, 而传统的“辨状论质”逐渐被忽视, 成为中药质量评价的局限。“三优”理论的提出逐步打破此局限性, 为中药品质评价指明了方向, 中药道地性的自然属性、物质属性、药效属性及其相互关系逐步被揭示。在“三优”理论的背景下, 野山参因其具有“五形六体”的独特鉴定评价特征, 被作为“三优”论证的范式材料, 并开展了系列研究, 探讨了野山参“外在优形”“内在优质”及“优质功效”的相关性。据此, 从“三优”理论的提出及论证为切入点, 梳理了“三优”理论的形成及其科学内涵, 归纳了野山参“优形优质”特征的历史演进路径与现代研究进展, 并展望了未来野山参“优形优质”特征的研究方向, 以期对野山参的品质调控及其道地性形成机制解析提供参考。

关键词: “三优”理论; 野山参; 五形六体; 品质; 道地药材

中图分类号: R282 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2025)19-7247-12

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2025.19.033

Research progress on “superior shape and high quality” characteristics of wild *Panax ginseng* based on “three excellences” theory

LIANG Hao^{1,3}, ZHU Jiapeng¹, ZHANG Yayu^{1,2}

1. Institute of Special Animal and Plant Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130112, China

2. College of Food and Biological Engineering, Chengdu University, Chengdu 610106, China

3. School of Pharmacy, Zunyi Medical University, Zunyi 563000, China

Abstract: The quality of medicinal plants is reflected in their external characteristics and intrinsic quality. However, in the existing evaluation systems, the methods for identifying the quality of traditional Chinese medicine, which are primarily based on chemical components, have gradually overshadowed the traditional approach of “differentiating quality based on morphology”. This shift poses limitations on the quality evaluation of traditional Chinese medicine. The introduction of the “three excellences” theory has begun to break these limitations and has clarified the direction for quality evaluation in traditional Chinese medicine. This theory reveals the natural, material, and medicinal attributes of traditional Chinese medicine and their interrelationships. Under the framework of the “three excellences” theory, wild *Panax ginseng*, with its unique characteristics described as “five forms and six bodies”, has been studied as a model material for demonstrating the principles of this theory. Research has been carried out to explore the correlation between the “external excellent form”, “internal excellent quality” and “high-quality efficacy” of wild *Panax ginseng*. Accordingly, this paper takes the proposal and validation of the “three excellences” theory as a starting point, reviewing the formation and scientific connotation of the theory. It summarizes the historical evolution and modern research progress of the “superior shape and high quality” characteristics of wild *Panax ginseng* and anticipates future research directions for these characteristics, aiming to provide a reference for the quality regulation of wild *Panax ginseng* and the elucidation of its authentic formation mechanisms.

Key words: “three excellences” theory; wild *Panax ginseng*; five forms and six bodies; quality; authentic medicinal materials

收稿日期: 2025-05-06

基金项目: 国家现代农业产业技术体系 (CARS-21); 中国农业科学院科技创新工程 (CAAS-ASTIP-2021-ISAPS)

作者简介: 梁 浩, 博士研究生, 研究方向为药用植物逆境生理与分子生物学。E-mail: lianghao20221118@163.com

*通信作者: 张亚玉, 博士, 博士生导师, 研究员, 从事药用植物栽培研究。E-mail: zyy1966999@sina.com

药用植物品质是药材安全性、可靠性和有效性的基础,而道地药材集地理、质量、经济、文化概念于一身,是优质药材的代表,其道地性更是中药品质评价的原创性指标,也是古代辨别优质中药材质量的综合标准。道地药材的品质包括了外观性状与内在质量。在外观性状上,其评价多源于“辨状论质”“五象七原”等理论,认为药材在“形、色、气、味、质”等外表性状与内在质量上具有一定的联系。药材性状能反映真伪和优劣的特征,因此可将中药材外观性状的鉴定结果作为其品质评价的重要内容^[1-3]。在内在质量上,以药效物质为核心的“质量-代谢-药效”关联模式质控体系,关注于药效物质、内源有毒物质以及外源污染物的种类和含量等。随着检测技术的不断发展,这种基于化学成分的中药质量鉴定技术也越发成熟稳定。然而,中药本身的特质决定了中药标准研究不能“唯成分”论质量,这就导致现有的内在质量评价体系在鉴定中药品质上存在一定的局限性。这种化学分析鉴定方法的广泛应用,使得传统的“辨状论质”逐渐被弱化,从而引起中药材几千年来经验认知与标准化检测之间存在着鸿沟^[4]。针对这一现象,黄璐琦院士团队提出了道地药材的“三优”理论,将道地药材外观性状与内在品质相结合,科学地弥补了这一鸿沟。“三优”理论指出道地药材可表现为“优形”(公认药材性状)和“优质”(独特化学成分组成)特点,并体现为药材使用上的“优效”(优于非道地药材的临床功效)^[4-6]。“三优”理论的提出从生物学本质上将中药材的“优形”和“优质”特征进行了科学的统一,成为解析道地药材生物学本质,保证药用植物品质的重要理论^[7]。

人参 *Panax ginseng* C. A. Mey. 被誉为“百草之王”,有“千草之灵、百药之长”的美誉,是传统的名贵中药材和滋补佳品,其中野山参由于自身独特的生境,使其形成了明显区别于栽培人参的植物外观特征和化学成分^[8-10],同时因其具有“五形六体”的独特鉴定评价特征,被认为是道地药材“优形”研究的范式材料。本文以道地药材“三优”理论为切入点,系统总结了野山参“优形、优质、优效”的研究进展,并展望未来野山参“三优”特征研究的方向,以期对野山参的品质评价及鉴定提供参考。

1 “三优”理论的形成及其科学内涵

通过整理相关文献,本文将“三优”理论形成梳

理为 4 个阶段:“辨状论质”研究、“优形优质”初步研究、“三优”理论提出及论证、“三优”理论调控机制研究(表 1 和图 1)。从文献统计可以看出,“辨状论质”作为中药传承 2 000 多年的经验积累,自提出以来至今已是中药材品质讨论的重要论点。

“辨状论质”涵盖了对药材大小、重量、色泽、气味及质地等外在性状的归纳分类,以此来评价中药材的优劣真伪,据此成为传统的中药材质量评定标准被流传至今^[13-27]。然而,随着现代检测技术的快速发展,基于化学方法的中药材质量鉴定被广泛应用,导致“辨状论质”评定标准被忽视。值得庆幸的是,同时期中药材“优形优质”相关研究也初步展开^[29-37]，“三优”理论应运而生,成为解决这一问题的有效对策。

在 2020 年,袁媛等^[5]论述了道地药材“优形、优质”特征,拓宽了传统的“辨状论质”范畴,指出药材的“优形”和“优质”特征在生物学本质上是统一的,并确立了道地药材“优形、优质”特征表征及其形成研究的核心任务。同年,黄璐琦院士团队首次提出中药材道地性可表现为其具有“优形、优质、优效”(简称“三优”)特征,随着对中药道地性自然属性、物质属性、药物属性的深入研究,道地药材“三优”理论逐步形成。在“三优”理论形成的同时,其科学内涵也逐步得到诠释,袁媛等^[4]指出“三优”理论的科学内涵蕴含 2 方面内容:一是“独特化学型”是“优质”特征形成的基础;二是“优质”特征是联系“优形”和“优效”的纽带。

在“三优”理论调控机制研究方面,主要以人参和三七为范式探讨了“外在优形”与“内在优质”的相关性。在人参中构建了以 SOC1-like 转录因子为核心的人参“优形优质”调控网络,即 SOC1-like 亚类 MCM1-AGAMOUS-DEFICIENS-SRF 家族转录因子 PgMADS41 和 PgMADS44 通过调控细胞壁膨胀蛋白基因表达参与根系的生长,同时通过调控人参皂苷关键酶基因表达影响人参皂苷 Ro 的生物合成,而人参皂苷 Ro 也参与调控 SOC1-like 基因的表达^[31];通过对故宫博物院馆藏的清代贡品三七和市售不同规格三七进行形态学观察和比较,发现清代贡品与市售 120 头规格三七相当。在此基础上对近代三七药材特征及其栽培模式变迁进行文献考证,发现 120 头规格可代表清代最大药材质量,且随着时代变迁,三七药材质量呈逐渐增加的趋势,

表 1 道地药材“三优”特征相关研究

研究阶段	主要内容	发表时间	参考文献
“辨状论质”研究	提出了中药品种传统经验鉴别的精髓在于“辨状论质”的论点，并对理论的发展与应用进行了系列的论证，同时以白前、龙胆、前胡等中药材为例，探讨了“辨状论质”的内涵	1994—2024 年	1-3,11-27
“优形优质”初步研究	从植物生长发育表观调控和道地药材特征研究入手，探讨了基于表观遗传的药材道地性形成机制研究前景	2015 年 7 月	28
	分析潞党参“优质”与“优形”是否相关，挖掘了与潞党参“优质”“优形”特征形成的相关基因	2022 年 5 月	29
“三优”理论提出及论证	论述了道地药材的“优形、优质”特征，并着眼于现代生物学发展前沿技术对该领域研究提出了若干建议	2020 年 3 月	5
	综述了“辨色论质”的研究现状，整理了中药色泽与生物碱、黄酮、萜类等活性成分相关性研究的进展，并分析了影响中药主要色素积累的生物学成因	2020 年 10 月	2
	总结了人参“优形”特征及影响其形成的遗传因素、环境因素研究进展；介绍了根形变化的生理与分子调控，以及人参皂苷也可能参与调控人参“优形”的形成	2023 年 6 月	6
	在总结道地药材“优形、优质”特征的基础上，对道地药材品质形成的微进化研究进行综述，并介绍了分子遗传标记、组学分析等分子生物学技术在解读道地药材形成机制上的应用	2023 年 11 月	7
	论述了道地药材“三优”特征受到品种基因型和产区生态因子交互作用的影响，针对道地药材“三优”特征的研究，提出了 3 个热点研究方向	2024 年 8 月	4
“三优”理论调控机制研究	转录因子PnMYB31-PnbHLH31 和 PnMYB78-PnbHLH31 复合体通过调控生长素（indole-3-acetic acid, IAA）响应基因 <i>PnIAA14</i> 及细胞色素 P450 酶（cytochrome P450, CYP）基因 <i>PnCYP735A1</i> 的表达，调控三七瘤状突起的形成，并通过与法尼基焦磷酸合酶（farnesyl pyrophosphate synthase, FPS）基因 <i>PnFPS</i> 、角鲨烯合成酶（squalene synthase, SS）基因 <i>PnSS</i> 启动子结合，调控瘤状突起部位三七皂苷的积累	2023 年 5 月	30
	构建了以 constans1 过表达抑制子（suppressor of overexpression of constans 1, SOC1-like）转录因子为核心的人参“优形优质”调控网络，明确 SOC1-like 转录因子是调控人参根系形态和人参皂苷生物合成的关键调节因子，在道地药材“优形优质”建成中具有重要作用	2023 年 4 月	31
	三七磷饥饿响应转录因子 PnPHL8 可能参与协同负调控三七细胞壁结构、根的生长与人参皂苷生物合成，进而影响三七“优形优质”	2022 年 5 月	32

现今以 20 头代表最大药材质量。与清代相比，三七当代栽培模式呈现低温、低降水量及高施肥量的趋势。同时，在 120 头三七中鉴定了高表达的低磷响应转录因子 PnPHL8，可体外特异性结合糖基磷脂酰肌醇（glycosylphosphatidylinositol, GPI）锚定蛋白（anchored protein, GAP）基因 *PnGAP*、牻牛儿基牻牛儿基焦磷酸合酶（geranylgeranyl pyrophosphate synthase, GGPPS）基因 *PnGGPPS3* 及细胞色素 P450 酶（cytochrome P450, CYP）基因 *PnCYP716A47* 启动子，据此推测 PnPHL8 可能参与协同负调控三七细胞壁结构、根的生长与人参皂苷生物合成，进而影响三七“优形优质”^[32]。这些结果都为道地药材“三优”理论调控机制提供了重要依据。

2 野山参“三优”特征的历史演进

历史上涉及野山参“三优”特征的记载主要集中于西汉、五代、隋唐、宋代、明代、清代（图 2）。最早的文献是西汉时期的《范子计然》：“人参出上党，状如人者善”^[33]，记载根如人形的人参为优质人参，对人参品质的判断记载了形体，没有颜色、质地、气味、大小等信息，但已形成对人参“优形优质”的基本判断。至五代李珣所著《海药本草》记载了人参的“优形优效”：“出新罗国，所贡又有手脚，状如人形，长尺余，以杉木夹定，红线缠饰之。味甘，微温。主腹腰，消食，补养藏腑，益气，安神，止呕逆，平脉，下痰，止烦躁，变酸水。又有沙洲参，短小，不堪采根。用时去其芦头，不去

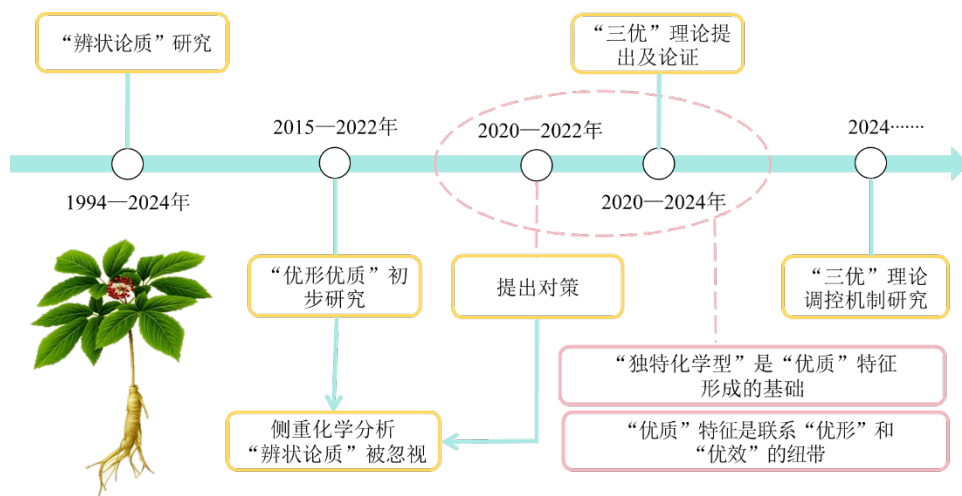


图1 “三优”理论形成示意图

Fig. 1 Schematic diagram of formation of “three excellences” theory

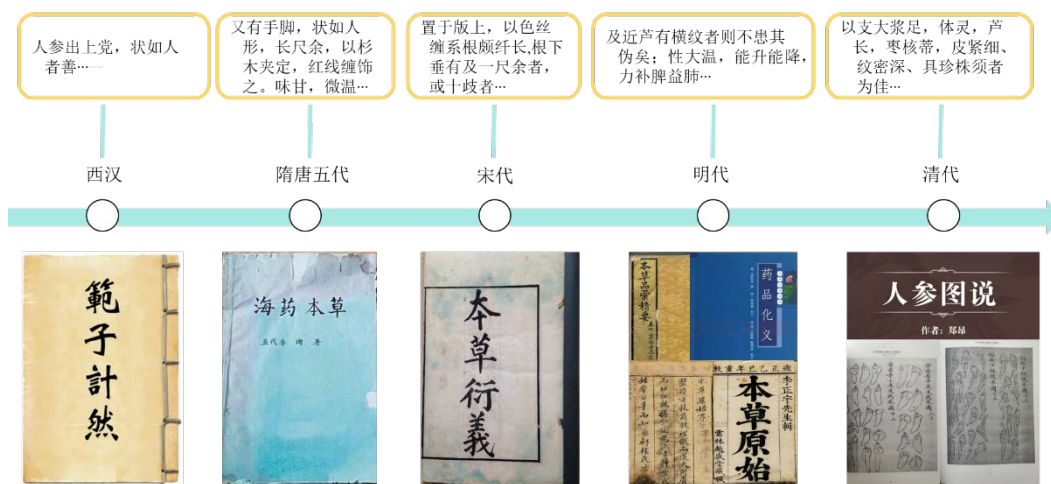


图2 野山参“三优”特征的历史演进示意图

Fig. 2 Schematic diagram of historical evolution of “three excellences” characteristics of wild *P. ginseng*

A·吐人，慎之”^[34]。隋唐时期B作为贡品的人参“状如人形，长尺余。以杉木夹定，红线缠饰之”，与今日野山参的外形相近。宋代已形成对人参品质的要求，如寇宗奭《本草衍义》记载：“人参今之用者，皆河北榷场博易到，尽是高丽所出，率虚软味薄，不若潞州上党者，味厚体实，用之有据。土人得一窠，则置于版上，以色丝缠系根颇纤长。不与榷场者相类，根下垂有及一尺余者，或十歧者，其价与银等，稍为难得”^[35]。此时，已形成“置于版上，以色丝缠系根颇纤长”的“优形”人参商品。

明朝太医院编修《本草品汇精要》，从时、收、质、色、味及性等 19 个方面首次系统论述人参^[36]，随后李中立在《本草原始》画有人参商品形态鉴别图（图 3-A），成为我国古代第一幅人参商品形态图，并描述到：“及近芦有横纹者则不患其伪矣”^[37-38]，提

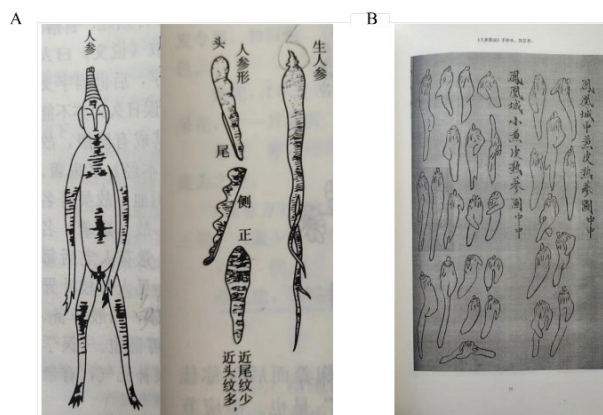


图3 《本草原始》(A) 与《人参图说》(B) 中的人参形态图

Fig. 3 Morphological diagrams of *P. ginseng* in *Original of Materia Medica* (A) and *Illustrated Explanation of Ginseng* (B)

及了人参“优形”的芦与纹特征。“近芦头处要有横纹”揭示所用人为野山参，明代时期无栽培人参

出现。明末本草学家贾所学撰《药品化义》一书首创“辨药八法”，据此对人参品质特征与功效主治作出简单明晰的描述：“属纯阳（有土与金），体微润，色黄，气香而清韵，味甘（带苦者次之），性大温，能升能降，力补脾益肺，性气与味俱厚，入脾、胃、肺三经”^[39]，这进一步丰富了历史上人参“优质优效”的论证。

清代已形成“优形”人参等级划分：按人参之等级划分，传统上将野山参（吉林省产者）分为 9 等，一般生长十余年、二三十年乃至近百年者，以支大浆足、体灵、芦长、枣核蒂、皮紧细、纹密深、具珍珠须者为佳，并以其份量轻重标志年代之长短，据以划分等级^[40]。在《人参图说》中对人参商品的种类及质量优劣的鉴别进行了详细的描述，其中有大量的各类人参商品的墨线图展示了人参的形态（图 3-B）^[41]。自清朝末年人参资源枯竭，人参种植开始形成，人参的种类由野山参占有主体演变为以栽培人参为主导，野山参之名由此登上历史舞台，自此，来源于野生环境的人参不再沿用“人参”，而特别称为“野生人参”，而“人参”为栽培人参的指称。

3 野山参“三优”特征的现代研究

1998 年国家实行“天保工程”禁止伐林栽参，鼓励林下育参，从《中国药典》2005 年版增补版开始，林下山参被《中国药典》正式收录，至 2008 年国家标准委颁布《野山参鉴定及分等质量》将林下山参纳入野山参的范畴^[42]。在现代研究中，《野山参鉴定及分等质量》（GB/T 18765—2015）将播种后自然生长于深山密林 15 年以上的人参称为野山参。野山参自身独特的生境使其形成了明显区别于栽培人参的植物外观特征。野山参的生境包括伴生植物、生长土壤特性、坡向与坡位、森林郁闭度和森林小气候等^[43]。在此生境中生存年限越长，野山参的野性越足，外观特征越是鲜明可辨。野山参长在大自然中，没有人工控制干扰，长得千姿百态，形状各异，其形状特征有些是广泛的个体差异无从把握，有些差异却很有规律，正如识别野山参的歌谣所诵：“芦碗紧密相互生，圆膀圆芦枣核芋。紧皮细纹疙瘩体，须似皮条长又清。珍珠点点缀须上，具此特征野山参”^[44-45]；“马牙雁脖芦，下伸枣核芋，身短体横灵，环纹深密生，肩膀圆下垂，皮紧细光润，腿短二三个，分档八字形，须疏根疣密，山参特殊形”^[46-47]；“山参形态显伶俐，马牙芦碗短

横体，肩纹紧密细结皮，支腿清稀珍珠须”^[48]；“芦长碗密枣核芋，紧皮细纹珍珠须。山参支大皮细润，五形全美为佳品”^[49-50]。这些广泛流传的歌谣充分说明了野山参作为人参的优质品类，其“五形六体”的野性特征得到体现，而这些野性特征也正是“三优”特征的具体表现，对于这些特征的形成，现代研究主要从野山参的“五形六体”鉴别以及影响其形成的遗传与环境因素进行了探讨。

3.1 野山参的“五形六体”特征鉴别

野山参“优形”特征的表现“五形六体”，这也是其性状鉴别的重要指标，判断其品质既要看“五形”（图 4），又要识别“六体”（图 5）。五形指人参的 5 个部位：芦、体、纹、皮、须；六体指的是野生人参“体”的 6 种不同表现形态：横体、顺体、灵体、笨体、老体、嫩体。不同文献对五形的描述略有不同，如《野山参鉴定及分等质量》（GB/T 18765-2015）、王伟等^[52]将五形确定为“芦、芋、体、纹、须”，而多数文献还是认同“芦、体、纹、皮、须”的传统观点^[44,49,53-54]。五形的 2 种划分各有侧重点，反映了野山参鉴别的 6 个重要部位：芦、芋、体、纹、皮、须。在野山参“优形”的现代研究进程中，赵燊黄^[55]于 1932 年在《中国新本草图志》中引入生药理论，首次准确地刊登了 12 支野生人参摄影图，详尽地描述细芦、菱体、短腿、深纹、皮润、米珠，并发清香等特征，使人耳目一新，开启野生人参现代学术研究。至 1999 年，《中国野山参图典》是我国本草史上第一本专论野山参的著作，该专论提出了野山参的概念，包括纯货、籽货、趴货及接货^[56]，初步搭建了野山参科学理论的体系。随后，孙三省等^[57]从生药学出发增加了芋、腿、点 3

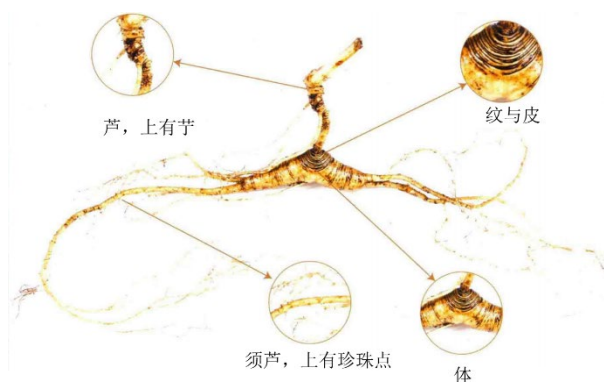
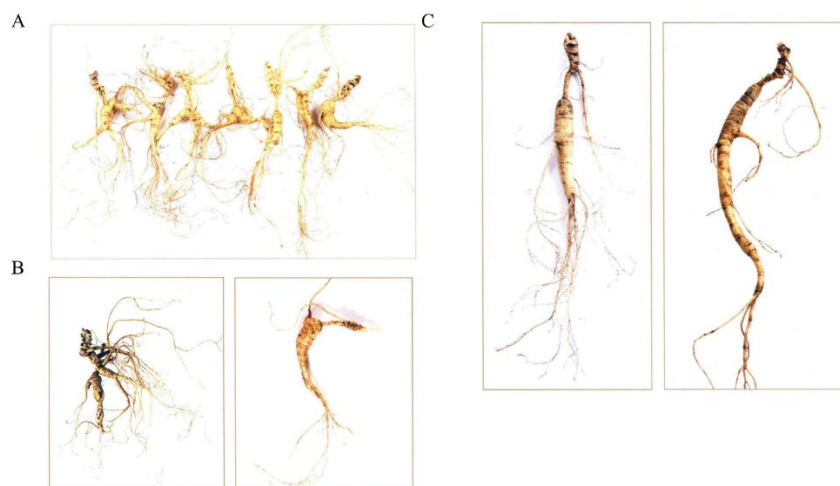


图 4 野山参的五形^[51]

Fig. 4 Five forms of wild *P. ginseng*^[51]



A-横体与灵体; B-老体与嫩体; C-顺体与笨体。

A-horizontal body and divine body; B-aged body and tender body; C-straight body and clumsy body.

图 5 野山参的六体^[51]Fig. 5 Six bodies of wild *P. ginseng*^[51]

部位的鉴别,在五形皆美的基础上有所突破和创新,将经验鉴别提升到学术研究的高度。然而,在野山参的“五形六体”特征鉴别中,尽管将“五形六体”的“优形”特征鉴别提升到学术研究的高度,但并未将其与“优质”“优效”特征联系起来,成为野山参现代研究中的局限。基于“五形六体”特征,分子生药学的发展开始逐步打破这一局限,从遗传与环境 2 方面对野山参形体的成因进行探索,充分考虑了“独特化学型”是“优质”特征形成的基础,以及“优质”特征是联系“优形”和“优效”的纽带的“三优”理论科学内涵。

3.2 遗传因素影响野山参“优形优质”特征的形成

在“优形”方面,植株的形态是“优形”的重要考量指标,影响药用植物形态建成的遗传因素是多方面的,既包括基因序列本身,也包括调控基因表达的表观遗传学因素,以及内源激素合成与信号传导基因家族,这些因素协同作用,共同决定了植株的形态建成。人参“优形”形态建成的遗传因素主要有群体遗传多样性、转录调控和表观遗传修饰^[6]。在遗传多样性上,有学者利用随机扩增多态 DNA (random amplified polymorphic DNA, RAPD)、扩增片段长度多态性 (amplified fragment length polymorphism, AFLP)、限制性内切酶片段长度多态性 (restriction fragment length polymorphism, RFLP) 等方法探究了野山参与栽培人参之间的遗传差异性^[58-59],但并未在两者之间获得明确的特异性 DNA 分子标记,其遗传多样性水平是相似的^[60-61],

两者仅表现为根形态与生长周期的差异^[62]。在转录调控上,野山参与栽培人参之间在生物刺激响应、三萜皂苷生物合成及抗病相关通路的基因方面产生差异^[63],特别是人参高亲和力硝酸盐转运蛋白 2 (high-affinity nitrate transporter 2, *NRT2*) 编码基因在野山参中表达上调,可能作为野山参区别于栽培人参的重要标记基因,在介导氮营养调控野山参根系构成中发挥了关键作用^[64]。另有研究利用转录组测序比较了同一环境下 14 年生 2 种林下参的叶片、芦头及主根中的基因表达差异,并对芦头的 7 个差异基因通过实时荧光定量聚合酶链反应 (quantitative real time polymerase chain reaction, qRT-PCR) 验证二马牙芦头的生长素抗性 1 蛋白 (auxin resistant 1, *AUX1*)、生长素/吲哚-3-乙酸蛋白 (auxin/indole-3-acetic acid, *AUX/IAA*)、2C 型蛋白磷酸酶 (protein phosphatase 2C, *PP2C*) 以及髓细胞组织增生蛋白 2 (myelocytomatosis protein 2, *MYC2*) 基因表达下调,说明激素信号转导相关基因的差异表达在 2 种类型林下参表型差异形成中具有重要贡献,可能是参与林下参根部形态建成的关键转录调控模块^[65]。值得注意的是,14 年生林下参有区别于《野山参鉴定及分等质量》(GB/T 18765—2015) 所定义的野山参,因此,参考类似研究方法,采用野山参作为研究对象进一步验证并解析相关的转录调控机制仍是需要进一步开展的研究工作。在表观修饰上,目前主要集中于 DNA 甲基化与非编码 RNA 调控人参生长的研究。在甲基化水平上,野山

参与栽培人参在 CG 和 CNG 位点存在显著差异,并且野山参的甲基化水平显著高于栽培人参^[66]。人参中共鉴定出 3 688 个类 mRNA 的非编码 RNAs (mRNA-like non-coding RNAs, mlncRNAs), 它们通过小 RNA 介导的机制发挥调控作用, 其中一种多功能相关的 mlncRNA (multi-function-associated mlncRNA, MAR) 靶点在人参的代谢、信号转导、植物发育和胁迫反应中发挥重要作用, 表明 MAR 可能参与人参的多种代谢途径^[67]。然而, 目前并未有报道非编码 RNA 调控野山参生长的研究, 仅有研究比较了 15 年生石柱参与 6 年生园参在微小 RNA (microRNA, miRNA) 水平上的差异, 在两

者之间筛选出 24 个差异表达的 miRNA, 并预测到 miR160 的靶向位点是生长素应答因子 (auxin response factor, ARF), 它通过对 ARF19 和 ARF17 等应答因子的调控作用来影响植物根尖的生长发育^[68-69]。在“优质”方面, 人参皂苷作为野山参的主要药效成分是其“优质”的重要靶标。人参皂苷合成相关基因也得到鉴定 (表 2), 包括 11 类合成皂苷骨架基因: 羟甲基戊二酸单酰辅酶 A 还原酶 (hydroxymethylglutaryl-CoA reductase, *HMGR*)、3-羟基-3-甲基戊二酰辅酶 A 合酶 (hydroxymethylglutaryl-CoA synthase, *HMGS*)、甲羟戊酸二磷酸脱羧酶 (mevalonate diphosphate decarboxylase, *MVD*)、

表 2 人参中人参皂苷合成相关基因

Table 2 Genes related to synthesis of ginsenosides in *P. ginseng*

基因名	基因登录号	中文名称	英文名称	参考文献
<i>PgHMGR1</i>	KM386694	3-羟基-3-甲基戊二酰辅酶 A 还原酶	3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A reductase	70-72
<i>PgHMGR1</i> homologue	GU565097			
<i>PgHMGR2</i>	KM386695			
<i>PgHMGR2</i> homologue	JX648390			
<i>PgSS1</i>	AB115496	鲨烯合酶	squalene synthase	73-74
<i>PgSS2</i>	GQ468527			
<i>PgSS3</i>	GU183406			
<i>PgSE1</i>	AB122078	鲨烯环氧酶	squalene epoxidase	75
<i>PgSE2</i>	FJ393274			
<i>PNY1</i>	AB009030	β-香树酯醇合酶	β-amyrin synthase	76-77
<i>PNY2</i>	AB014057			
<i>PNA</i>	AB265170	达玛烯二醇合酶	dammarendiol synthase	78-79
<i>DDS</i>	AB122080			
<i>PPDS</i> (CYP716A47)	JN604537	细胞色素 P450	cytochrome P450	80-82
<i>PPTS</i> (CYP716A53v2)	JX036031			
<i>PgOAS</i> (CYP716A52v2)	JX036032			
<i>UGTPg1</i>	KF377585	UDP-葡萄糖基转移酶	UDP-glucosyltransferase	83-85
<i>PgUGT71A27</i>	KM491309			
<i>PgUGT74AE2</i>	JX898529			
<i>PgUGT94Q2</i>	JX898530			
<i>GBR1</i>	AF485334	促人参皂苷合成相关基因	genes involved in biosynthesis of ginsenoside	86
<i>GBR2</i>	AF485335			
<i>GBR3</i>	AF485336			
<i>GBR4</i>	AF485337			
<i>GBR5</i>	AF485332			
<i>GBR6</i>	AF485333			
<i>PgHMGS</i>	—	3-羟基-3-甲基戊二酰辅酶 A 合酶	3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A synthase	70
<i>PgMVD</i>	GU565096	甲羟戊酸-5-焦磷酸脱羧酶	mevalonate-5-pyrophosphate decarboxylase	85
<i>PgFPS</i>	DQ087959	法尼基焦磷酸合酶	farnesyl pyrophosphate synthase	
<i>PNX</i>	AB009029	环阿屯醇合酶	cycloartenol synthase	76
<i>PNZ</i>	AB009031	羊毛固醇合酶	lanosterol synthase	87

法尼基焦磷酸合酶(farnesyl pyrophosphate synthase, *FPS*)、角鲨烯合成酶(squalene synthase, *SS*)、角鲨烯环氧化酶(squalene epoxidase, *SE*)、环阿屯醇合酶(cycloartenol synthase, *PNX*)、羊毛固醇合酶(lanosterol synthase, *PNZ*)、 β -香树酯醇合酶(β -amyrin synthase, *PNY*)、达玛烯二醇合酶(dammarendiol synthase, *PNA*)、达玛烯二醇合酶(dammarendiol synthase, *DDS*)；7 类修饰酶基因：原人参二醇合成酶(protopanaxadiol synthase, *PPDS*)、原人参三醇合成酶(protopanaxatriol synthase, *PPTS*)、齐墩果酸合成酶(oleanolic acid synthase, *OAS*)、UDP-葡萄糖基转移酶 1 (UDP-glucosyltransferase 1, *UGTPg1*)、*UGT71A27*、*UGT74AE2*、*UGT94Q2*^[88]，以及 6 类促人参皂苷合成相关基因(genes involved in biosynthesis of ginsenoside, *GBR*) 1~6^[86]。

3.3 环境因素影响野山参“优形优质”特征的形成

野山参多数是仿照野生人参的生长环境进行选地播种，其生长的环境多数为针、阔混交林，海拔多在 400~1 000 m，坡度多在 30°~45°，人工播种后没有移动、清林等人工因素的干预，使得野山参外部形态特征和内在质量接近野生人参^[89]。野山参生存环境中的地理、气候、土壤、生物因子等均会对其生长发育及药效成分形成产生影响，其中土壤因子的影响体现了道地药材的特性，正如唐代“药王”孙思邈所著《千金翼方》中用“道”来归纳药材产地，特别强调“用药必依土地”，这也是“道地药材”术语的来源^[86,90]。因此，目前关于环境影响野山参“三优”特征形成的研究主要集中于土壤因子，包括土壤的物理结构、元素组成及微生物群落结构，适宜的土壤环境是野山参形态建成（优形）和有效成分积累（优质优效）的前提条件。

3.3.1 土壤容重、磷养分与有机质影响野山参根形态建成 在土壤物理结构组成中，土壤容重是野山参土壤物理性状中最为重要的影响因素。土壤容重的高低与人参的产量和参根形态建成关系密切。由于形体特征是野山参品质评价的外在指标，所以适宜的土壤容重是其形态建成的关键。通过调查野山参生境条件发现，其土壤结构以 3 层立体构造最佳，表层为枯枝落叶层，根层为沙壤土，底层为黄土层。本课题组发现野山参不同层次的土壤容重以表层最低，其值在 0.68~0.77 g/cm³，根层次之，

在 0.73~0.83 g/cm³，底层土壤的容重较大，均高于 0.98 g/cm³，与栽培人参土壤容重相比，野山参土壤表层和根层均低于栽培人参土壤的容重，而底层土壤的容重则高于栽培人参床土壤的容重，结构致密不利于野山参根系的深扎，可能正是土壤的这种特殊结构造就了野山参的特殊形体^[91]，但具体的影响机制仍需要进一步的实验去证实。在土壤养分方面，人参健康生长发育与环境中磷稳定供应密不可分，当外部磷供应不足时，人参减缓生长、抑制主根生长、促进须根的生长发育，进而影响根形态建成，其相关机制是由于低磷胁迫下植物通过增大根冠比和增加须根生长以保证根系和土壤接触面积，促进根系对磷的吸收，保证植物基本生存的磷需求量，维持内部磷稳态^[92]。因此，土壤容重和磷养分可能在调控野山参“优形”形成过程中具有潜在的作用。此外，土壤有机质作为土壤中各种营养元素，特别是氮磷的重要来源，由于它具有胶体特性，能吸附较多的阳离子，因而使土壤具有保肥性、保水性、缓冲性和通气性。因此，土壤中适宜的有机质含量是野山参干物质积累和形体塑造的重要条件。一般野山参适宜的有机质质量分数应大于 80 g/kg，但不是越高越好，过高的有机质质量分数会使野山参生长过程中“走形”而具有园参的形态特点^[92]，从而失去其“优形”特征。

3.3.2 土壤养分组成影响野山参功效成分积累 在野山参的生长过程中，土壤养分是维持其正常生长发育及药效成分形成的基础，缺乏任何一种营养元素都可能导致其发育不良或出现生理病害，从而影响“优形优质”的形成。土壤养分中的氮、磷、钾作为植物生长的 3 要素，对野山参的品质形成具有显著影响。研究发现，野山参土壤中的全氮含量影响着土壤中有效氮的供给，而氮素是野山参生长必需的大量养分元素，直接影响着野山参正常的生长发育及次生代谢，具体表现为全氮影响人参皂苷组成及含量^[93]，适当提高土壤氮含量可以促进人参皂苷成分的积累^[85,94]。磷的含量在叶和根中的比例直接影响人参皂苷的积累，特别是野山参果期需磷量最高，缺磷处理会降低人参叶中原人参二醇型皂苷与原人参三醇型皂苷的比例^[91,95]。钾对于野山参的健康生长有着重要的生理作用，钾通过直接或间接参与植物生理代谢途径，促进野山参的抗病和光合物质的积累^[91]。

3.3.3 土壤微生物群落影响野山参健康生长 土壤

微生物群落与药用植物的健康生长有着密切的关系,一般来说,微生物多样性越高,土壤健康状况越好,植物的抗病能力越强,生长状况越好^[70,96-99]。野山参在生长过程中,为了不断适应生存环境,土壤微生物构成会随着生长年限发生一定的变化,至 20 年以后野山参根区土壤微生物组成基本保持相对平衡,以减少病害菌的侵入,保证其健康生长。土壤微生物群落结构组成差异决定了其功能多样性,土壤中放线菌为野山参生长的有益菌群,与其产量和抗病性有关。野山参土壤中放线菌无论是含量还是在总微生物量中的百分比均高于栽培人参,这可能也是其生长几十年甚至更长时间不感病的原因所在。蓝细菌是典型的原核生物,能够在贫瘠甚至极端环境中生存,具有独特的固氮能力和生存能力,在植物的碳氮循环中起着重要作用,野山参土壤中蓝细菌的含量高于栽培人参。革兰阳性菌/革兰阴性菌(G^+/G^-)一定程度上可以表征微生物抗逆境胁迫能力,野山参土壤 G^+/G^- 值高于栽培人参^[91]。这些微生物作为保障野山参健康生长的关键靶标微生物,在

稳定野山参品质形成过程中发挥着重要作用。此外,根际土壤微生物优势群落可能参与人参“优形”的形成,如钩状木霉和鞭毛藻丛赤壳菌作为人参内生真菌的优势种,可能影响人参根系形成^[6,97],但相关研究仅为栽培人参的研究结果,关于根际土壤微生物优势群落参与野山参“优形优质”形成的机制仍然需要进一步的研究去揭示。

4 结语与展望

野山参“三优”特征的形成受遗传与环境因素的影响,它们通过协同或拮抗作用调控其形态建成及活性成分的形成。未来也应基于野山参的“三优”特征成因,以遗传、环境及栽培措施调控为导向,按照“表观及显微性状观察-活性成分含量及分布分析-转录调控网络构建”的思路^[30],具体化野山参“三优”特征形成机制的研究。据此,本文以遗传、环境和栽培措施为切入点,对未来野山参“三优”特征的研究方向进行了展望,以期通过“优形优质优效”的品质保证野山参“优价”的商品价值(图 6),进而促进产业发展。

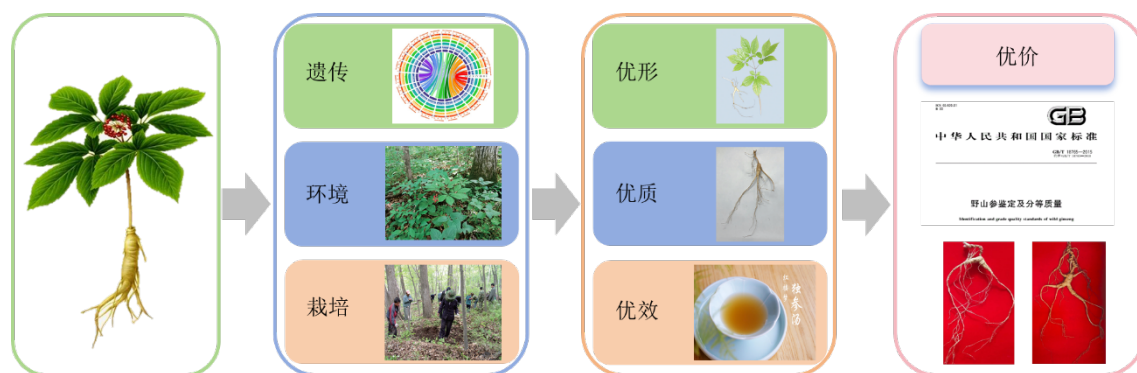


图 6 野山参“三优”特征研究展望示意图

Fig. 6 Schematic overview of research prospects for “three excellences” characteristics of wild *P. ginseng*

在遗传因素上,基于分子水平深入剖析转录因子、非编码 RNA、DNA 甲基化、小 RNA 等表观遗传修饰对“优形优质”形成的调控机制。表观遗传修饰在调控人参细胞壁形成、主根长度、侧根数量、活性成分积累等方面具有重要的生物学功能^[31,98-99]。此外,在细胞发育水平上,细胞生物学调控植物形态发生和代谢是道地药材“形质合一”科学内涵研究的前瞻方向^[100]。因此,综合分子水平与细胞发育水平,聚焦野山参“五形六体”形态发生与药用活性成分积累之间的内在联系,是明确野山参“优形优质”的关键基础研究方向与内容。

在环境因素上,充分利用植物对逆境的适应

性。当植株处于干旱、低温、冰冻、盐渍、病害等逆境胁迫时,其形态结构(包括外部形态和内部结构)会发生变化,出现根长及根毛密度增加、株高减小等现象。本团队在前期的研究中也发现低磷影响人参的根茎长和须根数,同时,相关磷酸盐转运蛋白基因差异表达^[95],这为通过营养调控人参根形态建成奠定了基础。同时,一定的逆境也能促进药用植物活性成分的积累,表现出“顺境出产量,逆境出品质”的特性,正如我们在前期的研究中发现干旱胁迫促进了人参皂苷的积累^[99]。因此,充分利用这些“逆境效应”,可能成为调控野山参“优形优质优效”的重要策略。

在栽培措施上,考虑种植密度调控。如玉米中的光敏色素 B 是感知红光和远红光变化的主要光受体,对高密度诱导的叶片角度变小和茎秆伸长起着关键作用^[100],水稻中细胞分裂异常调控基因,该基因突变后导致气孔保卫细胞出现“四唇”状异常表型,故命名为水稻四唇(four lips, *FLP*)基因 *OsFLP*,通过与油菜素唑抗性 1(brassinazole-resistant 1, *OsBZR1*)基因和糖原合成酶激酶-1(glycogen synthase kinase 1, *GSK1*)基因 *OsGSK1* 协同精细调控叶枕机械组织中木质素沉积,形成合理叶夹角的反馈调控途径^[101],这些发现都为基于地上部分设计其“理想株型”提供了新思路。同理,在地下部分,基于根系对土壤养分的需求,不同的人参播种(种植)密度也会影响根系对养分的吸收而产生不同的根形,利用这一特点,参考玉米、水稻等作物的研究方法,设计野山参“理想根形”,筛选出“优形”品种,进而开展“优质优效”研究。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

- [1] 谢宗万. 中药品种传统经验鉴别“辨状论质”论 [J]. 时珍国药研究, 1994, 5(3): 19-21.
- [2] 刘天眷, 金艳, 孟虎彪, 等. 论中药“辨状论质”之辨色泽与品质评价的生物学内涵研究 [J]. 中国中药杂志, 2020, 45(19): 4545-4554.
- [3] 马春, 王燕平, 罗容, 等. 金世元中药传统鉴定“五象七原”学术思想概要 [J]. 中国中医基础医学杂志, 2014, 20(9): 1281-1282.
- [4] 袁媛, 郑汉, 黄璐琦. 再论道地药材“优形、优质、优效”特征成因及研究模式 [J]. 中国中药杂志, 2024, 49(15): 3977-3985.
- [5] 袁媛, 黄璐琦. 道地药材分子生药学研究进展和发展趋势 [J]. 科学通报, 2020, 65(12): 1093-1102.
- [6] 焦红红, 黄璐琦, 袁媛. 人参的“优形”及其遗传与环境互作机制研究进展 [J]. 中国中药杂志, 2023, 48(12): 3125-3131.
- [7] 张成才, 孙嘉惠, 汪奕衡, 等. 道地药材“优形、优质”形成的微进化机制研究进展 [J]. 中国中药杂志, 2023, 48(22): 6021-6029.
- [8] 徐世义, 李可欣, 史德武, 等. 野山参、林下山参、趴货、园参性状及显微特征的比较研究 [J]. 中草药, 2013, 44(16): 2304-2307.
- [9] 戴全宽, 李林媛, 徐国兵, 等. 基于“辨状论质”的园参、移山参和野山参的外观性状与化学成分的相关性研究 [J]. 中国药房, 2020, 31(6): 650-655.
- [10] 卫永第, 牢长春, 吴广宣, 等. 不同年龄的野山参和园参中氨基酸含量的对比研究 [J]. 氨基酸杂志, 1989, 11(3): 53-54.
- [11] 刘佳怡, 尹海波, 王丹, 等. 基于“辨状论质”理论的龙胆性状与质量相关性研究 [J]. 天然产物研究与开发, 2024, 36(12): 2088-2101.
- [12] 韦春冕, 赵艳丽, 李丹丹, 等. 三七“辨状论质”及其品质成因研究进展 [J]. 中草药, 2024, 55(17): 6026-6039.
- [13] 胡彩云, 贺元, 任广喜, 等. 基于“辨状论质”理论的前胡性状与内在质量相关性研究 [J]. 中国现代中药, 2024, 26(9): 1478-1484.
- [14] 王亚顺, 拱健婷, 崔阳, 等. 基于数字化颜色和气味阐释五味子“辨状论质”的内涵 [J]. 中华中医药杂志, 2024, 39(7): 3611-3618.
- [15] 李玉婷. 柴胡皂苷一测多评、辨状论质评价方法及其在选育新品种的应用 [D]. 北京: 北京协和医学院, 2024.
- [16] 康廷国, 张慧, 李峰, 等. 论中药性状学 [J]. 中草药, 2024, 55(11): 3579-3587.
- [17] 黄建萍, 夏泽冰, 井亚江, 等. 基于“辨状论质”理论分析不同采收期黄芩外观性状与内在质量的相关性 [J]. 中草药, 2024, 55(10): 3487-3496.
- [18] 曹萱, 张雨恬, 伍振峰, 等. 基于“辨状论质”理论对中药炮制火候的科学内涵研究 [J]. 中国中药杂志, 2024, 49(5): 1196-1205.
- [19] 柳佚雯, 左金菊, 刘世红, 等. 基于“辨状论质”的白前商品规格等级研究 [J]. 中医药学报, 2024, 52(12): 38-46.
- [20] 张诗焉. 基于“辨状论质”的三七表型性状与化学成分相关性研究 [D]. 北京: 北京中医药大学, 2023.
- [21] 饶志, 张帆, 董毓松, 等. 栀子“辨状论质”及其品质成因研究进展 [J]. 中草药, 2023, 54(6): 1998-2004.
- [22] 马栋, 李小琴, 薛幸媛, 等. 关于中药黄芩“辨状论质”的本草考证研究 [J]. 中药材, 2022, 45(10): 2516-2521.
- [23] 荆文光, 程显隆, 刘安, 等. 基于“辨状论质”综合评价指数的厚朴饮片等级划分和优质优效研究 [J]. 中草药, 2021, 52(8): 2285-2293.
- [24] 王皓南, 田滢琦, 刘大会, 等. 中药“辨状论质”的历史、发展与应用 [J]. 中药材, 2021, 44(3): 513-519.
- [25] 李佳园, 魏晓嘉, 万国慧, 等. “辨状论质”的历史沿革与现代研究进展 [J]. 中国实验方剂学杂志, 2021, 27(6): 189-196.
- [26] 王晓宇, 赵军宁, 吴萍, 等. 基于“辨状论质”的川产姜黄颜色与主要化学成分含量的相关性研究 [J]. 中草药, 2018, 49(24): 5929-5937.
- [27] 秦雪梅, 孔增科, 张丽增, 等. 中药材“辨状论质”解读及商品规格标准研究思路 [J]. 中草药, 2012, 43(11): 2093-2098.
- [28] 袁媛, 魏渊, 于军, 等. 表观遗传与药材道地性研究探讨 [J]. 中国中药杂志, 2015, 40(13): 2679-2683.
- [29] 田星锐. 基于转录组学的潞党参“优形”与“优质”特征形成的分子机制研究 [D]. 太原: 山西医科大学, 2022.
- [30] 虞慕瑶. 三七瘤状突起的形成机制及其对品质的影响研究 [D]. 北京: 中国中医科学院, 2023.
- [31] Jiao H H, Hua Z Y, Zhou J H, et al. Genome-wide analysis of *Panax MADS*-box genes reveals role of PgMADS41 and PgMADS44 in modulation of root development and ginsenoside synthesis [J]. *Int J Biol Macromol*, 2023, 233: 123648.

- [32] Yu M Y, Hua Z Y, Liao P R, *et al.* Increasing expression of *PnGAP* and *PnEXPA4* provides insights into the enlargement of *Panax notoginseng* root size from Qing dynasty to cultivation era [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 878796.
- [33] 唐廷猷. 清人黄奭辑《范子计然》西汉的药材商品手册 [J]. 中国现代中药, 2018, 20(8): 1028-1033.
- [34] 李珣, 马福月. 海药本草 [J]. 文献, 1983, 3: 156-184.
- [35] 寇宗奭. 本草衍义·本草衍义句合集 [M]. 山西: 山西科学技术出版社, 2021: 73.
- [36] 刘文泰, 黄辉, 方红, 等. 本草品汇精要 [M]. 北京: 中国中医药出版社, 2013: 125-126.
- [37] 明·李中立撰绘, 郑金生, 汪惟刚, 杨梅香整理. 本草原始 [M]. 北京: 人民卫生出版社, 2007: 63.
- [38] 明·谢肇淛撰, 韩梅, 韩锡铎点校. 五杂俎 [M]. 北京: 中华书局, 2021: 379.
- [39] 明·贾所学撰, 清·李廷昱补订, 陆拯, 王咪咪, 陈明显校点. 药品化义 [M]. 北京: 中国中医药出版社, 2013: 18-19, 58-59.
- [40] 陈可冀. 清代内廷中人参的广泛应用 [J]. 国医论坛, 1986, 1(1): 43-44.
- [41] 郑昂. 人参图说 (二卷) [M]. 刻本. 杭州: 郑昂自刻本, 1802: 19-35.
- [42] 常相伟, 赵颖, 李德坤, 等. 林下山参化学成分及鉴别评价研究进展 [J]. 中草药, 2016, 47(11): 1982-1991.
- [43] 张亚玉. 长白山人参生境图谱 [M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2017: 38-39.
- [44] 李向高. 山参的鉴别 [J]. 中药材科技, 1980, 3(4): 32-35.
- [45] 杨春山. 山参的质量鉴别 [J]. 特产科学实验, 1981, 3(2): 41.
- [46] 王铁生, 王化民, 李方元. 吉林大山参形态特征和生态条件 (一) [J]. 特产科学实验, 1982, 4(2): 21-23.
- [47] 于学明, 张志新. 山参的鉴别与分类 [J]. 特产科学实验, 1987, 9(2): 23-27.
- [48] 王权, 王刚. 野山参的鉴别 [J]. 中国中药杂志, 1991, 16(3): 137.
- [49] 孙三省, 张继, 刘宝玲, 等. 野山参移山参育山参及各类山参货的鉴别 [J]. 解放军药理学学报, 1999, 15(1): 47-51.
- [50] 田景鑫, 张毅. 野山参的特征与鉴别 [J]. 中国园艺文摘, 2010, 26(6): 178.
- [51] 李桂生. 野生人参鉴别技术 [M]. 北京: 科学出版社, 2019.
- [52] 王伟, 仲伟同, 武伦鹏. 人参图鉴: 人参鉴赏与收藏 [M]. 北京: 化学工业出版社, 2011: 56.
- [53] 娄子恒, 金慧, 王明芝, 等. 对山参分类和鉴别的探讨 [J]. 人参研究, 2003, 15(2): 14-18.
- [54] 陈军力, 李跃雄, 吴咏梅, 等. 野山参及其相似品的来源及鉴别要点 [J]. 中成药, 2015, 37(11): 2562-2564.
- [55] 赵燏黄著, 赵爱华点校. 中国新本草图志 [M]. 福州: 福建科学技术出版社, 2006: 123.
- [56] 王健生, 吴云高. 中国野山人参图典 [M]. 杭州: 浙江科学技术出版社, 1999.
- [57] 孙三省, 王雅君, 刘宝玲, 等. 山参的分类与鉴别研究 (一): 谈野山参、移山参、“育山参”和“类山参” [J]. 人参研究, 1997, 9(3): 7-10.
- [58] 马小军, 汪小全, 孙三省, 等. 野生人参 RAPD 指纹的研究 [J]. 药理学, 1999, 34(4): 73-77.
- [59] 丁建弥, 万树文, 梅其春, 等. 用随机扩增多态 DNA (RAPD) 技术鉴定野山人参 [J]. 中成药, 2001, 23(1): 5-7.
- [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] Jang W, Jang Y, Kim N H, *et al.* Genetic diversity among cultivated and wild *Panax ginseng* populations revealed by high-resolution microsatellite markers [J]. *J Ginseng Res*, 2020, 44(4): 637-643.
- [62] 丛佩远. 中国栽培人参之出现与兴起 [J]. 农业考古, 1985(1): 262-269.
- [63] Zhen G, Zhang L, Du Y N, *et al.* De novo assembly and comparative analysis of root transcriptomes from different varieties of *Panax ginseng* C. A. Meyer grown in different environments [J]. *Sci China Life Sci*, 2015, 58(11): 1099-1110.
- [64] Kwon K R, Park W P, Kang W M, *et al.* Identification and analysis of differentially expressed genes in mountain cultivated ginseng and mountain wild ginseng [J]. *J Acupunct Meridian Stud*, 2011, 4(2): 123-128.
- [65] 李舒欣, 张浩, 郑厚胜, 等. 转录组分析二马牙和长脖类型林下山参表型差异 [J]. 中国农业科技导报, 2021, 23(9): 56-68.
- [66] Ngezahayo F. 中国人参 (*Panax ginseng* C. A. Meyer) 野生和栽培类型的遗传多样性和 DNA 甲基化多态性研究 [D]. 长春: 东北师范大学, 2009.
- [67] Wang M Z, Wu B, Chen C, *et al.* Identification of mRNA-like non-coding RNAs and validation of a mighty one named MAR in *Panax ginseng* [J]. *J Integr Plant Biol*, 2015, 57(3): 256-270.
- [68] 陈艳琳. 长白山人参 microRNA 鉴定及靶基因分析研究 [D]. 广州: 广东药科大学, 2017.
- [69] Wang J W, Wang L J, Mao Y B, *et al.* Control of root cap formation by microRNA-targeted auxin response factors in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2005, 17(8): 2204-2216.
- [70] Kim Y J, Lee O R, Oh J Y, *et al.* Functional analysis of 3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme a reductase encoding genes in triterpene saponin-producing ginseng [J]. *Plant Physiol*, 2014, 165(1): 373-387.
- [71] Kim Y K, Kim J K, Kim Y B, *et al.* Enhanced accumulation of phytosterol and triterpene in hairy root cultures of *Platycodon grandiflorum* by overexpression of *Panax ginseng* 3-hydroxy-3-methylglutaryl-coenzyme A reductase [J]. *J Agric Food Chem*, 2013, 61(8): 1928-1934.
- [72] 罗红梅, 宋经元, 李雪莹, 等. 人参皂苷合成生物学关键元件 HMGR 基因克隆与表达分析 [J]. 药理学, 2013, 48(2): 219-227.
- [73] Kim T D, Han J Y, Huh G H, *et al.* Expression and functional characterization of three squalene synthase genes associated with saponin biosynthesis in *Panax*

- ginseng* [J]. *Plant Cell Physiol*, 2011, 52(1): 125-137.
- [74] Lee M H, Jeong J H, Seo J W, *et al.* Enhanced triterpene and phytosterol biosynthesis in *Panax ginseng* overexpressing squalene synthase gene [J]. *Plant Cell Physiol*, 2004, 45(8): 976-984.
- [75] Han J Y, In J G, Kwon Y S, *et al.* Regulation of ginsenoside and phytosterol biosynthesis by RNA interferences of squalene epoxidase gene in *Panax ginseng* [J]. *Phytochemistry*, 2010, 71(1): 36-46.
- [76] Kushiro T, Shibuya M, Ebizuka Y. Beta-amyrin synthase: Cloning of oxidosqualene cyclase that catalyzes the formation of the most popular triterpene among higher plants [J]. *Eur J Biochem*, 1998, 256(1): 238-244.
- [77] Kushiro T S M, Ebizuka Y. Molecular cloning of oxidosqualene cyclase cDNA from *Panax ginseng*: The isogene that encodes beta-amyrin synthase [J]. *Int Congr Ser*, 1998, 1157: 421-428.
- [78] 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.
- [79] Han J Y, Kwon Y S, Yang D C, *et al.* Expression and RNA interference-induced silencing of the dammarenediol synthase gene in *Panax ginseng* [J]. *Plant Cell Physiol*, 2006, 47(12): 1653-1662.
- [80] Han J Y, Kim H J, Kwon Y S, *et al.* The cyt P450 enzyme CYP716A47 catalyzes the formation of protopanaxadiol from dammarenediol-II during ginsenoside biosynthesis in *Panax ginseng* [J]. *Plant Cell Physiol*, 2011, 52(12): 2062-2073.
- [81] Han J Y, Hwang H S, Choi S W, *et al.* Cytochrome P450 CYP716A53v2 catalyzes the formation of protopanaxatriol from protopanaxadiol during ginsenoside biosynthesis in *Panax ginseng* [J]. *Plant Cell Physiol*, 2012, 53(9): 1535-1545.
- [82] Han J Y, Kim M J, Ban Y W, *et al.* The involvement of β -amyrin 28-oxidase (CYP716A52v2) in oleanane-type ginsenoside biosynthesis in *Panax ginseng* [J]. *Plant Cell Physiol*, 2013, 54(12): 2034-2046.
- [83] Yan X, Fan Y, Wei W, *et al.* Production of bioactive ginsenoside compound K in metabolically engineered yeast [J]. *Cell Res*, 24(6): 770-773.
- [84] Jung S C, Kim W, Park S C, *et al.* Two ginseng UDP-glycosyltransferases synthesize ginsenoside Rg₃ and Rd [J]. *Plant Cell Physiol*, 2014, 55(12): 2177-2188.
- [85] Kim Y K, Kim Y B, Uddin M R, *et al.* Enhanced triterpene accumulation in *Panax ginseng* hairy roots overexpressing mevalonate-5-pyrophosphate decarboxylase and farnesyl pyrophosphate synthase [J]. *ACS Synth Biol*, 2014, 3(10): 773-779.
- [86] 罗志勇, 陆秋恒, 刘水平, 等. 人参植物皂苷生物合成相关新基因的筛选与鉴定 [J]. 生物化学与生物物理学报, 2003, 6: 554-560.
- [87] 卢善发. 药用植物品质生物学 [M]. 北京: 科学出版社, 2019: 191-192.
- [88] Suzuki M, Xiang T, Ohyama K, *et al.* Lanosterol synthase in dicotyledonous plants [J]. *Plant Cell Physiol*, 2006, 47(5): 565-571.
- [89] 张亚玉, 孙海, 李美佳. 基于生境的人参分类 [J]. 人参研究, 2021, 33(3): 53-54.
- [90] 孙思邈. 千金翼方 [M]. 北京: 人民卫生出版社, 2022: 412.
- [91] 张亚玉, 孙海. 林下山参护育技术 [M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2015: 28-31.
- [92] 孙海. 人参低磷胁迫分子响应机制及微生物调控研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2024.
- [93] 张亚玉. 不同生长环境下人参根区土壤肥力特性研究 [D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2016.
- [94] 谢彩香, 索风梅, 贾光林, 等. 人参皂苷与生态因子的相关性 [J]. 生态学报, 2011, 31(24): 7551-7563.
- [95] Sun H, Liang H, Shao C, *et al.* Effect of phosphate-deficiency stress on the biological characteristics and transcriptomics of *Panax ginseng* [J]. *Horticulturae*, 2024, 10(5): 506.
- [96] Nannipieri P, Ascher J, Ceccherini M T, *et al.* Microbial diversity and soil functions [J]. *Eur J Soil Sci*, 2017, 68(1): 12-26.
- [97] Larkin R P. Soil health paradigms and implications for disease management [J]. *Annu Rev Phytopathol*, 2015, 53: 199-221.
- [98] 明乾良, 徐丽莉, 韩婷, 等. 人参内生真菌多样性的初步研究 [J]. 人参研究, 2010, 22(2): 2-8.
- [99] Lei H X, Zhang H F, Zhang Z H, *et al.* Physiological and transcriptomic analyses of roots from *Panax ginseng* C. A. Meyer under drought stress [J]. *Ind Crops Prod*, 2023, 191: 115858.
- [100] Shi Q B, Xia Y, Wang Q B, *et al.* Phytochrome B interacts with LIGULELESS1 to control plant architecture and density tolerance in maize [J]. *Mol Plant*, 2024, 17(8): 1255-1271.
- [101] Liu H C, Zhang J, Wang J X, *et al.* The rice R2R3 MYB transcription factor FOUR LIPS connects brassinosteroid signaling to lignin deposition and leaf angle [J]. *Plant Cell*, 2024, 36(11): 4768-4785.

[责任编辑 潘明佳]