

DOI:10.14188/j.ajsh.2020.01.009

三七生物资源研究与利用进展

张 丹,冯丽颖,高立志*

(华南农业大学 基因组学与生物信息学研究中心,广东 广州 510642)

摘要: 三七为五加科人参属植物,因其在抗血栓、抗高血压、保肝、活血化瘀等方面具有显著疗效而闻名中外,是我国独具特色的生物资源,具有十分广阔的产业化前景。本文从三七的植物化学与药理学、基因组学研究和遗传改良等方面综述了目前的研究现状,分析了三七生物资源利用过程中存在的问题,浅谈了未来的研究与利用展望。

关键词: 三七;生物资源;药理作用;基因组学;遗传育种

中图分类号: Q75

文献标识码: A

文章编号: 2096-3491(2020)01-0061-06

Progress in the research and utilization of *Panax notoginseng* biological resources

ZHANG Dan, FENG Liying, GAO Lizhi*

(Center for Genomics and Bioinformatics, South China Agriculture University, Guangzhou 510642, Guangdong, China)

Abstract: *Panax notoginseng* is a member of *Panax* L., Araliaceae. It is well known for its remarkable curative effect in anti-thrombotic, anti-hypertensive, liver-protecting, blood-activating and removing blood stasis. As a unique biological resource in China, *P. notoginseng* has a promising future for industrial development. Herein we review the progress in phytochemical, pharmacological and genomic studies and genetic improvement of *P. notoginseng*. We also discussed the problem of the germplasm utilization, and finally consider the future research and utilization of *P. notoginseng*.

Key words: *Panax notoginseng*; biological resource; pharmacological effect; genomics; genetic breeding

0 引 言

三七,又名田七、参三七、血参,是五加科(Araliaceae)人参属(*Panax*)多年生草本植物,有“南方人参”之称^[1]。云南文山是中国三七的主要产地,占全国总产量的90%以上^[2]。三七味甘、微苦、性温,归肝、胃经,以根、根状茎入药。祖国传统中医学认为三七具有止血而不留瘀、化瘀而不伤正的特点。清朝药学著作《本草纲目拾遗》记载曰:“三七大如拳者治打伤,有起死回生之功,价与黄金等”;“三七颇类人参,人参补气第一,三七补血第一,味同功亦等,故人并称曰人参、三七为药品中之最珍贵者”^[3]。素有

“金不换”、“南国神草”之美誉。现就其近年来的生物资源研究与利用进展综述如下。

1 三七化学成分与药理学研究

三七的化学成分中含有三萜皂苷、黄酮、多糖、氨基酸等重要生物活性成分^[4~6];其主要药理作用包括抗肿瘤、提高免疫力、治疗心血管疾病等^[7]。

1.1 三萜皂苷

三萜皂苷是三七化学成分中最重要的一种功能性成分^[8]。三七栽培年限较长,生长环境偏好特异,还易受病虫害感染而降低药材的品质。因此,保障

收稿日期:2020-01-02 修回日期:2020-01-08 接受日期:2020-01-09

作者简介:张丹(1990-),女,博士,主要从事基因组学与生物信息学研究。E-mail:zhangdan0503@163.com

*通讯联系人:高立志(1968-),男,教授,主要从事植物种质资源、基因组学与生物信息学研究。E-mail:Lgaogenomics@163.com

基金项目:国家基金云南省联合基金重点支持项目(U1902205);博士后基金面上项目(2018M643099)

引用格式:张丹,冯丽颖,高立志.三七生物资源研究与利用进展[J].生物资源,2020,42(1):61-66.

Zhang D, Feng L Y, Gao L Z. Progress in the research and utilization of *Panax notoginseng* biological resources [J]. Biotic Resources, 2020, 42(1): 61-66.

人参皂苷的优质、充足供应是三七药材可持续发展的重要前提。到目前为止,已从三七的不同组织提取了70多种三萜皂苷(三七主要皂苷类型化学结构式见图1),这些皂苷可分为人参皂苷、三七皂苷和绞股蓝皂苷等。在人参属中,对三七、人参和西洋参中三萜皂苷含量的检测结果表明,三七的总皂苷含量最高^[8],其中达玛烷型皂苷及人参皂苷 Rg₁, Rb₁, Rd 和三七总皂苷 R₁主要分布于三七的根,齐墩果烷型皂苷 Ro 在三七中尚未被发现。三七总皂苷能促进血肿的吸收和神经功能的恢复,降低动脉粥样硬化患者血清炎症因子的表达,能通过抑制 CD40 / CD40L 的活化,减少炎症因子的释放,目前主要用于治疗免疫、老年痴呆、肿瘤等疾病^[9]。

1.2 糖类

糖类是三七的重要药效成分之一。多糖类成分的含量测定主要采用比色法:采用蒽酮-硫酸法反应后,在 625 nm 处测定吸光度;采用苯酚-硫酸法反应后,在 490 nm 处测定吸光度。三七的叶和根中多糖的结构基本一致,在三七中分离得到的三七多糖具有显著的活化网状内皮组织系统的作用^[10];它作为新药开发的重要药物中间体,也是许多保健功能食品、甚至是化妆品的天然原料,也可用于免疫调节、

骨缺损的修复、抗微波辐射、抗癌等。因此,综合利用废渣、废液提取三七多糖,不仅可以提高三七生物资源的利用率,变废为宝,而且能增加企业的经济效益。

1.3 黄酮

迄今报道的三七黄酮类成分有:山奈酚、槲皮素、葡萄糖苷、山奈酚-3-β-D-半乳糖等,三七中的黄酮类成分偏低,可从三七的根和叶中分离得到。而且,黄酮与皂苷合用后生理活性最强,单独使用时黄酮可增加心肌冠脉流量^[11]。研究还发现,三七主根部分的黄酮含量仅相当于地下部分混和样品的 50%,提示三七除主根以外的其他部位如剪口(三七地下茎的名称)、毛根等可能含有较高的黄酮成分。

1.4 氨基酸

三七中含有多种氨基酸^[12],其中8种是人体必需的氨基酸,占三七氨基酸总含量的 32.69%,含量最高的三种是精氨酸(Arg)、天门冬氨酸(Asp)和谷氨酸(Glu)。三七素是一种特殊的氨基酸,具有止血活潑的作用;深入研究它的神经毒作用后认为,三七素给药 1~2 mg 是安全的,在高剂量下神经毒作用也较小^[13]。

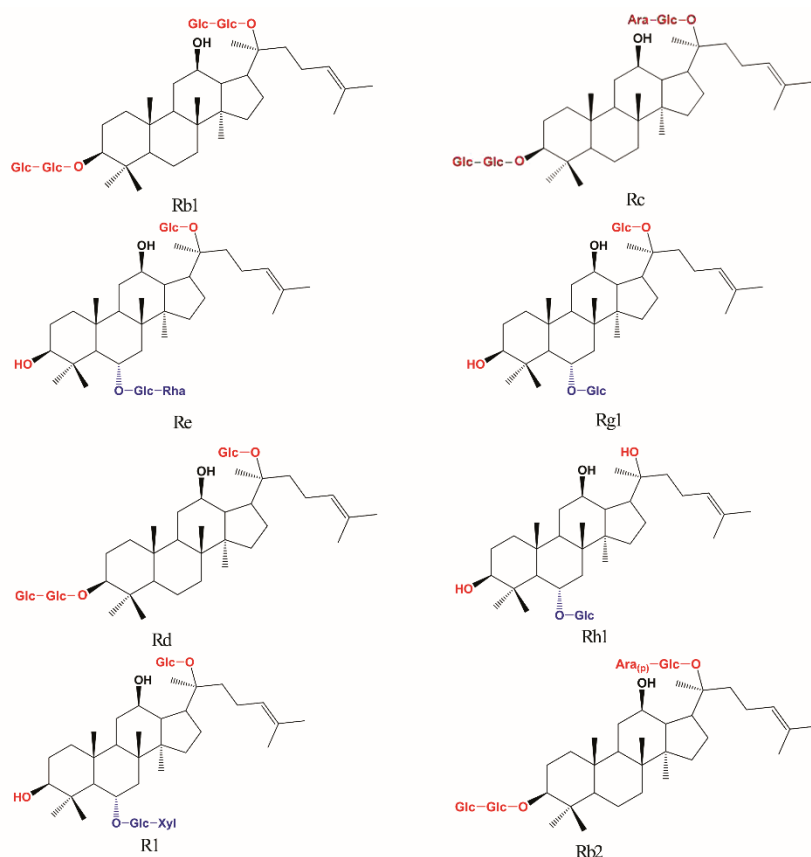


图1 三七中主要的皂苷类型化学结构式

Fig. 1 Chemical formulae of main saponins in *Panax notoginseng*

2 三七中人参皂苷的生物合成及基因组学研究

2.1 人参皂苷的生物合成

近年来,随着对萜类化合物的深入研究,科学家们发现它们的生物医学功能越来越重要。人参皂苷是一种重要的三萜皂苷,目前市场上的人参皂苷大多来源于对天然产物的提取,采用人工合成方法只能得到少量人参皂苷,还不能根本解决目前对人参皂苷的市场需求;生物合成的基因工程可能是解决大量生产问题的选择之一^[14]。此外,在寄主生物中表达编码生物合成酶的基因,有望在酵母或大肠杆菌等快速生长的微生物中大量生产人参皂苷。但是,目前人参皂苷的代谢途径仍不十分清晰,尤其对下游的 *CYP450* (cytochrome P450 - dependent monooxygenases) 和 *UGT* (UDPglycosyltransferases) 基因家族参与皂苷合成的基因成员的研究有限。因此,进一步研究人参皂苷的生物合成途径依然非常必要。

目前已知的二醇型皂苷 Rb_1 的生物合成途径为:人参皂苷 $Rb_1 \rightarrow$ 人参皂苷 $Rd \rightarrow$ 人参皂苷-F2 $\rightarrow$ 人参皂苷 Compound K0(S)-原人参二醇^[15];而人参三醇型皂苷 Rg_1 的代谢途径为:人参皂苷 $Rg_1 \rightarrow$ 人参皂苷 $Rh_1 \rightarrow$ 20(S)-原人参三醇^[16]。人参皂苷代谢产物及其脂肪酸酯被认为可能是人参皂苷的主要抗癌活性成分,其中的棕榈酸酯(PM1)被发现是人参皂苷代谢产生的重要化合物,次生代谢产物脂肪酸酯(EM1)可增强对宿主细胞的免疫调节作用,主要从动物的血液肝脏中分离得到。研究表明,人参皂苷降解后生成不同的人参次苷和苷元后,具有明显的抗肿瘤功效;二醇型的皂苷抗肿瘤活性明显强于三醇型皂苷,因此,研究者认为分子量小、极性小且易吸收的人参皂苷次生苷或苷元可能是抗癌细胞转移的有效活性成分^[17]。

萜类化合物种类繁多,估计在约1万种以上,广泛分布在生物类群中,是植物次生代谢物中最的一类次级代谢产物,具有生物防御、激素调节、参与细胞内信号传导等功能。人参皂苷是从一种异戊烯焦磷酸(IPP)提取的三萜皂苷及其异构体二甲基烯丙基焦磷酸(DMAPP)。在植物中参与 IPP 和 DMAPP 生物合成途径有两种,一种是在细胞质中发生的甲羟戊酸途径(MVA),另一种是在质体中发生的 2-C-甲基-D-赤藓醇 4-磷酸途径(MEP)^[18]。

MVA 代谢途径发现于1950年。该代谢途径主要分3个阶段:首先糖酵解产物乙酰辅酶A由甲羟戊酸途径合成异戊烯基焦磷酸(IPP)和 γ , γ -二甲丙烯基焦磷酸(DMAPP);其次通过烯丙基转移酶和

萜类环化酶合成 2,3-氧化鲨烯;最后,2,3-氧化鲨烯经过环化、羟基化和糖基化形成各种三萜皂苷^[19]。该代谢过程中的关键酶包括达玛烷合成酶(DS)和 β -香树酯合成酶(β -AS)、3-羟基-3-甲基戊二酸单酰辅酶A还原酶(HMGR)、法尼基焦磷酸合成酶(FPS)、鲨烯合成酶(SS)、鲨烯环氧酶(SE)等。DS 和 β -AS 从属于氧化鲨烯环化酶(OSC)家族,催化 2,3-氧化鲨烯环化合成达玛烷二醇和 β -香树素,是人参皂苷合成的关键酶。

MEP 代谢途径发现于1993年。该途径利用丙酮酸和 3-磷酸甘油醛作为底物合成 IPP 和 DMAPP,合成的这两类物质用于单萜、双萜等的生物合成。该途径分为三个步骤:首先脱氧木酮糖-5-磷酸合成酶(DXS)催化丙酮酸和甘油醛-3-磷酸生成 1-脱氧木酮糖-5-磷酸(DXP),其次通过 2-C-甲基-D-赤藓醇-4-磷酸胞苷酰转移酶(CMS)、4-(5'-焦磷酸胞苷)-2-C-甲基-赤藓醇激酶(CMK)、2-C-甲基-赤藓醇-2,4-环焦磷酸合成酶(MCS)、(E)-4-羟基-3-甲丁-2-烯基二磷酸合成酶(HDS)共同催化 MEP 生成 (E)-4-羟基-3-甲丁, nb-2-烯基二磷酸(HMBPP),最后通过由 (E)-4-羟基-3-甲丁-2-烯基二磷酸还原酶(HDR)催化 HMBPP 生成 IPP 和 DMAPP^[20]。

2.2 三七的基因组学研究进展

三七的遗传学研究基础素来颇为薄弱,长期以来阻碍了三七的遗传改良。近年来对三七基因组的成功破译^[21,22]大大地推动了对三七遗传学基础的认识。本课题组研究发现^[21],三七的基因组大小约为 2.0~2.1 Gb,组装获得约 1.85 Gb,约为基因组估计大小的 92.4%。基因预测发现,三七基因组约包含 34 369 个蛋白编码基因,这些基因中包含了 2 513 个编码转录因子的基因,347 个基因涉及人参皂苷生物合成;预测得到 1 058 个 tRNA、994 个 rRNA、253 个 snoRNA、708 个 snRNA 和 225 个 miRNA。三七高质量基因组的完成解析了三七皂苷的生物合成途径,发现大约 2 600 万年前发生了多倍化事件,还发现与三萜皂苷生物合成相关基因家族的大量特有复制与扩增并形成了众多的基因簇,这些基因组的变异和进化造就了三七独特的药性^[21]。

转录组学研究是筛选分子标记的重要手段之一。通过对三七根、叶、花等组织的转录组测序、组装与注释,对重要功能基因进行预测和挖掘,业已获得大量与人参皂苷生物合成通路相关的候选基因序列和 SSR 分子标记^[23~25]。我们利用 Illumina 测序技术对三七不同发育时期的不同组织进行大规模的转

录组测序,转录组学和生物信息学分析发现,三七皂苷生物合成相关基因在三七的花和叶中高表达;通过高效液相色谱技术对不同三七组织的植物化学成分分析发现,人参皂苷在根中富集,推测三七中人参皂苷是在花和叶中合成,随后再转运到根部储存^[21],这一发现为三七皂苷的生物合成与三七的生殖生理活动相关的推测提供了理论依据。此外,三七的光周期调控开花途径相关基因、抗病基因和转录因子也被初步挖掘和分析。对三七基因组和转录组的分析获得20个与光周期调节开花途径相关的基因,分别是 *PHY*、*CRY*、*PHOT*、*ELF*、*CAB*、*CCA*、*PRR*、*TOC*、*GI*、*FKF*、*SOC*、*COP*、*ZTL*、*Lux*、*CDF*、*CO*、*FT*、*LHY*、*PIF*/*PIL* 和 *SPT*^[26]。从三七的转录组分析中发现这些开花基因在不同组织中差异表达,说明三七的开花过程受到光周期调控,也可能是调控三七开花的重要途径。对三七抗病基因进一步挖掘后发现,R基因家族在三七中具有大量的拷贝,为后续三七抗病品种的选育提供了重要参考;对三七转录因子进行挖掘,发现了大量的 *ARF*、*PHD*、*bHLH*、*SNF2*、*C3H*、*HB*、*MYB*、*WRKY* 等转录因子家族。此外,对不同年份(一年生、二年生、三年生)的三七进行了miRNA测序,获得了316个保守的miRNA,这些小RNA属于67个miRNA家族和一个而未分类的家族,同时获得了52个新的miRNA。其中,有2个显著差异表达的miRNA和4个miRNA的预测靶基因与三萜皂苷骨架生物合成代谢通路相关^[27]。二倍体三七基因组测序的完成和大量转录组的研究为三七及其人参属其他物种的遗传育种研究奠定了扎实的基础,对促进三七生物资源的有效利用和产业开发具有十分重要的意义。

3 病害防治与遗传育种研究

3.1 三七的病害防治

三七自然分布于中国的云南、广西等地,对生长环境有独特的需求,喜半阴、潮湿,怕严寒、酷暑,土壤环境为微酸性,适宜在冬暖夏凉的环境下生长^[28]。随着云南文山三七产业的快速发展,病虫害问题日益突出,严重地影响了三七的产量和质量,已成为目前三七产业发展的重大阻碍。因此,加强三七抗病性的遗传学基础研究,对发掘优异基因资源、选育优良的三七品种至关重要。

迄今为止,发现引起三七病害的病原菌有19种,主要病害包括根腐病、白粉病、炭疽病、圆斑病等^[29]。其中,根腐病是三七连作障碍系统中的主要病害,发病率在5%~20%,严重时发病率高达

70%。三七根腐病的主要病原菌种为镰孢属真菌,其次是细菌和根结线虫危害^[30,31]。根腐病多发生在多雨季节的3~4月和6~8月,发生的适宜温度为15~20℃。三七根腐病的非化学防治研究目前较少。研究发现,氨基酸金属螯合物对根腐病有较好的防治效果,三七根腐病的防治仅靠非化学防治较难^[32]。目前防治三七根腐病的主要方法为土壤消毒、减少土壤病原菌数量以及采用化学药物50%多菌灵1000倍液喷施植株。使用溴甲烷熏蒸土壤可以降低三七根腐病的发生率。然而,溴甲烷因对臭氧层具有破坏作用已被列为禁用品。目前,有机硫被认为是三七根腐病防治的重点药剂^[29],但使用化学农药会使三七产品中存在大量的农药残留,对人体健康带来不良影响。

3.2 三七的遗传改良

由于三七的基础研究较为薄弱、繁殖周期长、遗传改良起步晚,新品种的选育大大地落后于其他农作物。三七基因组图谱的完成使研究者获得了大量与皂苷生物合成、抗逆等相关的重要基因信息和SSR等海量的分子标记,加速了分子标记与性状之间的连锁研究,为发掘抗逆及参与生物合成相关基因提供了重要信息,推动分子标记辅助育种以及高通量测序技术开展基因组选择育种等新品种选育进程^[21,22,24]。目前搜集了峨眉三七、屏边三七、姜状三七等近缘植物种质资源,并且观察到三七的无融合生殖现象,建立了三七新品种的系统选育技术体系,培育出“文七一号”等新品种,结束了三七长期以来只能依靠自然繁殖的状态^[33]。目前筛选的三七抗病新品种包括,苗乡抗七1号、滇七1号、中研肥苏1号、文七1号等。

三七的遗传育种目前主要集中在以下方面:①加强三七种质资源的基础研究,扩大种质资源库,系统地开展种质资源的评价^[34]。主要包括:收集整理三七及其近缘物种的种质资源,建立田间种质资源圃,研究如何延长种子寿命;观察三七的形态学以及农艺性状,从根、茎、叶、花、果实、种子等研究三七的变异类型;②三七常规育种方法的建立。主要包括系统育种、杂交育种、多倍体育种等方法。利用三七和人参属其他物种杂交。然而,三七是二倍体,人参属西洋参是四倍体,产生的F1代将是不育的三倍体,只能通过无性繁殖。③利用现代生物技术育种,建立组织培养体系,加快繁殖,建立单倍体育种,单倍体经过人工或自然加倍后获得纯合二倍体可缩短育种周期。除此之外,还可进行多倍体育种、转基因育种、分子标记辅助育种、基因组选择育种等生物技术育种。多倍

体育种增加染色体倍数可增加三七植株的皂苷含量,存在多倍体育种的可能性。转基因育种可借鉴人参和西洋参的经验。基因组育种可将获得的基因组变异标记和优异的三七种质资源、重要复杂农艺形状相关基因结合,创制三七优异新种质,选育高产优质三七新品种从而加速三七育种进程。

4 展 望

综上所述,三七是一种重要的生物资源,具有广泛的研究和利用价值,在药理学及植化成分、人参皂苷生物合成、遗传基础、病害防治和品种选育等方面已经具备较好的研究基础;三七参考基因组的完成和三萜皂苷生物合成相关代谢通路的解析为三七的遗传学研究提供了可靠的数据基础,对三七的育种、种植和深加工产业发展具有重要的意义。光周期调控开花相关基因和抗病基因的发现,为三七的栽培、杂交育种和抗性新品种的选育提供了重要的研究基础,三七中编码人参皂苷生物合成关键酶相关基因的发现和分析,为大量的人参皂苷体外生物合成研究提供了支撑。虽然三七的研究和利用相比其他农作物起步较晚,但发展迅速,也越来越引起人们的重视。三七生物资源在开发利用上的潜力巨大,只要通过不断努力,三七这一宝贵的中药材资源将会得到更好的开发和利用,为人类的医药产业和健康事业做出更大的贡献。

参考文献

- [1] Briskin D P. Medicinal plants and phytomedicines. Linking plant biochemistry and physiology to human health [J]. *Plant Physiol*, 2000, 124(2): 507-514.
- [2] 鲁歧, 富力, 李向高. 人参属植物分类学的研究进展 [J]. *吉林农业大学学报*, 1992, 14(4): 107-111.
Lu Q, Fu L, Li X G. A review on studies of *Panax* plant taxonomy [J]. *Journal of Jilin Agricultural University*, 1992, 14(4): 107-111.
- [3] 徐冬英. 三七名称及其有文字记载时间的考证 [J]. *广西中医学院学报*, 2000, 17(3): 91.
Xu D Y. The name of *Panax notoginseng* and the textual research of its recorded time [J]. *Journal of Guangxi Traditional Chinese medical University*, 2000, 17(3): 91.
- [4] Liu J H, Wang X, Cai S Q, *et al.* Analysis of the constituents in the Chinese drug Notoginseng by liquid chromatography electrospray mass spectrometry [J]. *Journal of Chinese Pharmaceutical Sciences*, 2004, 13(4): 225-237.
- [5] 王凯. 三七化学成分的药学研究及部分活性单体的转化研究 [D]. 沈阳: 辽宁中医药大学, 2008.
- Wang K. Pharmaceutical research on chemical constituents of *Panax notoginseng* and transformation of some active monomers [D]. Shenyang: Liaoning University of Traditional Chinese Medicine, 2008.
- [6] 郑光植, 杨崇仁. 三七生物学及其应用 [M]. 北京: 科学出版社, 1994. 9-36.
Zheng G Z, Yang C R. The biology of *Panax notoginseng* and its application [M]. Beijing: Science Press, 1994. 9-36.
- [7] 李媛, 李强, 姜泽. 三七中黄酮类成分的研究进展 [J]. *齐鲁药事*, 2012, 31(2): 109-111.
Li Y, Li Q, Jiang Z. Researches progress of flavonoids in *Panax notoginseng* [J]. *Qilu Pharmaceutical Affairs*, 2012, 31(2): 109-111.
- [8] 刘刚, 鲍建材, 郑友兰, 等. 三七的化学成分研究进展 [J]. *人参研究*, 2004, 16(2): 10-18.
Liu G, Bao J C, Zheng Y L, *et al.* The advancement in the chemical constituents study of *Panax notoginseng* [J]. *Ginseng Res*, 2004, 16(2): 10-18.
- [9] 江小平, 曾凡鹏, 刘首明, 等. 三七总皂苷对动脉粥样硬化患者血管炎症因子及颈动脉内膜中层厚度和斑块的影响 [J]. *中国中医急症*, 2015, 24 (10): 1753-1754, 1779.
Jiang X P, Zeng F P, Liu S M, *et al.* The effect of total *Panax notoginseng* saponins (tPNS) on inflammatory factor carotid artery intimal medial thickness (CMT) and atherosclerotic plaque of hyperlipidemia patients with atherosclerosis [J]. *J Emerg Tradit Chin Med*, 2015, 24 (10): 1753-1754, 1779.
- [10] Ohtani K, Mizutani K, Hatono S, *et al.* Sanchinin-A, a reticuloendothelial system activating arabinogalactan from Sanchi-ginseng (roots of *Panax notoginseng*) [J]. *Planta Med*, 1987, 53: 166-169.
- [11] 魏均娴, 杜元冲. 三七——现代科学研究及应用 [M]. 昆明: 云南科技出版社, 1996.
Wei J X, Du Y C. *Panax notoginseng* — modern scientific research and application [M]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press, 1996.
- [12] 陈中坚, 孙玉琴, 董婷霞, 等. 不同产地三七的氨基酸含量比较 [J]. *中药材*, 2003, 26(2): 86.
Chen Z J, Sun Y Q, Dong T X, *et al.* Comparison of amino acid contents in *Panax notoginseng* from different habitats [J]. *Traditional Chinese medicine*, 2003, 26(2): 86.
- [13] 李海舟, 腾荣伟, 刘锡葵, 等. 三七化学研究进展, 5 [R]. 大连: 全国药用植物与中药院士论坛及学术研讨会, 2001.
Li H Z, Teng R W, Liu X K, *et al.* Advances in chemical constituents of *Panax notoginseng*, 5 [R]. Dalian: National Academician forum and symposium on medicinal plants and traditional Chinese medicine, 2001.

- [14] Tansakul P, Shibuya M, Kushiro T, *et al.* Dam-marenediol-II synthase, the first dedicated enzyme for ginsenoside biosynthesis, in *Panax ginseng* [J]. FEBS Lett, 2006, 580(22): 5143-5149.
- [15] 陈昕, 周秋丽, 王本祥. 人参皂苷 Rb₁ 的肠内菌代谢 [J]. 药学学报, 1999, 34(6): 410-414.
Chen X, Zhou Q L, Wang B X. The metabolism of ginsenoside Rb₁ by intestinal bacteria [J]. Acta Pharmaceutica Sinica, 1999, 34(6): 410-414.
- [16] Tang S L. Intestinal bacteria have activities on ginsenosides' metabolite and prevention of metamorphosis of correlative production [J]. Foreign Medical Sciences, 2003, 25(6): 349.
- [17] 李娜, 孙印石, 孙彦君, 等. 人参皂苷次生代谢产物的合成研究 [J]. 吉林中医药, 2008, 28(7): 523-525.
Li N, Sun Y S, Sun Y J, *et al.* Synthesis of secondary metabolites of ginsenosides [J]. Jilin traditional Chinese Medicine, 2008, 28(7): 523-525.
- [18] 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.
- [19] Du J, Cui C H, Park S C, *et al.* Identification and characterization of a ginsenoside-transforming β -glucosidase from *Pseudonocardia* sp. gsoil 1536 and its application for enhanced production of minor ginsenoside Rg2(S) [J]. PLoS One, 2014, 9(6): e96914.
- [20] 张艳敬, 候志芳, 梁韶, 等. 人参属药用植物三萜皂苷合成途径关键酶的研究进展 [J]. 特产研究, 2016, 38(2): 53-57, 70.
Zhang Y J, Hou Z F, Liang S, *et al.* The research progress of key enzymes involved in triterpene saponin biosynthesis in *Panax* genus plants [J]. Special Wild Econ Animal Plant Res, 2016, 38(2): 53-57, 70.
- [21] 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.
- [22] 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.
- [23] Liu M H, Yang B R, Cheung W F, *et al.* Transcriptome analysis of leaves, roots and flowers of *Panax notoginseng* identifies genes involved in ginsenoside and alkaloid biosynthesis [J]. BMC Genomics, 2015, 16: 265.
- [24] Luo H, Sun C, Sun Y, *et al.* Analysis of the transcriptome of *Panax notoginseng* root uncovers putative triterpene saponin-biosynthetic genes and genetic markers [J]. BMC Genomics, 2011, 12(Suppl 5): S5.
- [25] Shim J S, Lee O R, Kim Y J, *et al.* Overexpression of PgSQS1 increases ginsenoside production and negatively affects ginseng growth rate in *Panax ginseng* [J]. Ginseng Res, 2010, 34(2): 98.
- [26] 张丹. 不同耕作模式下三七人参皂苷生物合成的比较转录组学研究 [D]. 昆明: 昆明理工大学, 2017.
Zhang D. Comparative transcriptomics of *Panax notoginseng* in different cultivation modes provides insights into ginsenoside biosynthesis [D]. Kunming: Kunming University of Science and Technology, 2017.
- [27] Wei R C, Qiu D Y, Wilson I W, *et al.* Identification of novel and conserved microRNAs in *Panax notoginseng* roots by high-throughput sequencing [J]. BMC Genomics, 2015, 16: 835.
- [28] Hong D Y Q, Lau A J, Yeo C L, *et al.* Genetic diversity and variation of saponin contents in *Panax notoginseng* roots from a single farm [J]. JAGR FOOD CHEM, 2005, 53(22): 8460-8467.
- [29] 冯光泉. 三七主要病害及其综合防治措施 [J]. 云南农业科技, 2000, (3): 30-31.
Feng G Q. Main diseases of *Panax notoginseng* and its comprehensive control measures [J]. Yunnan Agricultural Science and Technology, 2000, (3): 30-31.
- [30] Dong L, Xu J, Feng G, *et al.* Soil bacterial and fungal community dynamics in relation to *Panax notoginseng* death rate in a continuous cropping system [J]. Scientific Reports, 2016(6): 31802.
- [31] Ma L, Cao Y H, Cheng M H, *et al.* Phylogenetic diversity of bacterial endophytes of *Panax notoginseng* with antagonistic characteristics towards pathogens of root-rot disease complex [J]. Antonie Van Leeuwenhoek, 2013, 103(2): 299-312.
- [32] 崔秀敏, 王朝梁, 王锐, 等. 氨基酸螯合物防治三七根腐病试验 [J]. 中药材, 1998, 21(5): 221-222.
Cui X Y, Wang C L, Wang R, *et al.* Experiment on the control of root rot of *Panax notoginseng* by amino acid chelate [J]. Traditional Chinese Medicine, 1998, 21(5): 221-222.
- [33] 曾祥云. 三七新品种选育取得新进展 [J]. 农村百事通, 2006(11): 28.
Zeng X Y. The breeding of new varieties of *Panax notoginseng* has made new progress [J]. The Countryside Knows Everything, 2006(11): 28.
- [34] 萧凤回, 段承俐, 文国松, 等. 三七栽培群体遗传改良研究及策略 [J]. 现代中药研究与实践, 2003(S1): 10-13.
Xiao F H, Duan C L, Wen G S, *et al.* Study on genetic improvement and strategy of *Panax notoginseng* cultivation population [J]. Research and Practice of Chinese Medicines, 2003(S1): 10-13.

□

(编辑: 梅楠)