

· 综述 ·

马蓝种质资源研究进展

周正¹, 郭志英^{1,2}, 谭何新¹, 刘佳颖¹, 刁勇², 张磊¹ (1. 第二军医大学药学院药用植物学教研室, 上海 200433; 2. 华侨大学生物医学学院, 福建泉州 362021)

[摘要] 马蓝, 广泛分布于我国西南、华南及华东地区, 是重要的爵床科药用植物。由其茎、叶加工而成的青黛, 以福建品质最佳, 被誉为建青黛, 是福建地道药材。马蓝的根入药称南板蓝根, 与青黛一起同为《中华人民共和国药典》药材品种。青黛及其原植物马蓝的指标性成分靛玉红(indirubin)是具有抗白血病功效的中成药“黄黛片”及“当归龙荟丸”的主要活性成分。笔者主要综述了马蓝种质资源的分布、生物学特征、栽培技术和分子生物学等国内外研究进展, 并提出了马蓝种质资源面临的主要问题, 为马蓝及青黛的相关研究与应用提供参考依据。

[关键词] 马蓝; 种质资源; 生物学特性; 栽培技术; 遗传多样性

[中图分类号] R282.71 **[文献标志码]** A **[文章编号]** 1006-0111(2017)01-0001-05

[DOI] 10.3969/j.issn.1006-0111.2017.01.001

Progress on germplasm resources of *Baphicacanthus cusia* (Nees) Bremek

ZHOU Zheng¹, GUO Zhiying^{1,2}, TAN Hexin¹, Liu Jiaying¹, DIAO Yong², ZHANG Lei¹ (1. Department of Pharmaceutical Botany, School of Pharmacy, Second Military Medical University, Shanghai 200433, China; 2. School of Biomedical Science, Institutes of Molecular Medicine, Huaqiao University, Quanzhou 362000, China)

[Abstract] *Baphicacanthus cusia*, widely distributed in the Southwest, Southern and Eastern regions of China, is an important medicinal plant of Acanthaceae family. Indigo made from stem and leaf of *Baphicacanthus cusia* in Fujian has the best quality in China, and is known as “Jian Indigo naturalis”, which is the genuine medicinal of Fujian Province. The rhizoma of *Baphicacanthus cusia* could be used as medicine, called “Nanbanlangen”, which together with indigo were included in the “Chinese Pharmacopoeia”. Indigo and its original plant both contain indirubin, which has anti-cancer activity. Indirubin is an active ingredient of Huangdai Pian and Danggui Longhui Wan, two kinds of traditional Chinese medicine, which have been successfully used in the treatment of malignancies such as chronic myelogenous leukemia. The international advances in the biological characteristics, genetic diversity, cultivation technology and molecular biology of *Baphicacanthus cusia* germplasm resources were summarized. The main problems in *Baphicacanthus cusia* germplasm resources research are indicated, which could provide references for the further study and application of *Baphicacanthus cusia* germplasm resources.

[Key words] *Baphicacanthus cusia*; germplasm resources; biology characteristics; cultivation technology; genetic diversity

药用植物马蓝 *Baphicacanthus cusia* (Nees) Bremek (*Strobilanthes cusia* (Nees) O. Kuntze) 是爵床科多年生草本植物, 适应性极广, 喜温暖潮湿的气候环境, 在中国华南、西南等地区常年生长, 常在秋冬季收获^[1]。青黛及其原植物马蓝中主要活性成

分靛玉红(indirubin)已成功用于治疗慢性粒细胞性白血病等恶性肿瘤^[2,3]。中国医学科学院血液学研究所依据“泻肝经实火”的中医药理论, 用中药方剂“当归龙荟丸”治疗白血病^[4], 取得了一定疗效, 经拆方及有效成分筛选, 证实青黛中的靛玉红是抑制肿瘤生长的有效成分^[5]; 陈竺院士课题组的研究表明, 黄黛片(Realgar-Indigonaturalis formula)可以治疗急性早幼粒细胞白血病, 并指出复方中青黛组分的主要活性成分为靛玉红^[6]。福建马蓝野生资源丰富且栽培历史悠久, 其中莆田市仙游县书峰乡是高品质马蓝的道地原产地。福建产青黛因品质居全国同类产品前列, 被冠以“建青黛”而驰名, 其中靛蓝、靛玉红的含量远高于国家药典规定的2%及0.13%

[基金项目] 国家自然科学基金-促进海峡两岸科技合作联合基金资助项目(U1405215); 第二军医大学大学生创新实践课题-马蓝转录组测序数据分析及关键基因筛选(F2015094)

[作者简介] 周正, 硕士研究生. 研究方向: 药用植物生物工程. E-mail: 447909183@qq.com

[通讯作者] 张磊, 博士, 副教授, 硕士生导师. 研究方向: 中药品质调控研究. E-mail: zhanglei@smmu.edu.cn

的标准^[7]。

药用植物活性成分的含量与种质、生态环境有着重要的关系,种质取决于其基因型,生态环境影响活性成分的形成和积累,二者是影响活性成分含量和组成的关键因素,也是决定中药材“道地性”的两个重要因素^[8]。近年来由于非典、甲流以及禽流感等流行病频频肆虐发威,导致市场上马蓝中药材供不应求,市场上流通的南板蓝根、青黛药材的质量参差不齐^[9,10];另一方面老百姓对野生马蓝药材的掠夺性开发,马蓝的种质资源保护和驯化栽培没有得到重视,道地马蓝的优质种质资源正面临流失、退化和灭绝的危险^[11]。地域性地理环境只是形成道地药材的外因,优质种质资源才是形成道地药材的内因^[12],因此亟需开展马蓝种质资源的研究,科学地指导优质马蓝的栽培生产,为马蓝育种提供可靠的物质基础,以确保马蓝的生物多样性、资源的可持续利用以及培育优质的马蓝种质。

1 马蓝的本草考证

“蓝”最早记载于《诗经》,谓:“终朝采蓝,不盈一檐”。蓝最早是用来做染料的,《礼记·月令》^[13]:“仲夏之月,令民毋艾蓝以染”。马蓝一名最早见于春秋战国时期,《尔雅·释草》:“箴,马蓝”。因为整个文化中心的南移,马蓝的应用逐渐增多,以马蓝为主要来源,加工青黛、靛蓝(染料用)等,道地产地在福建^[14]。李时珍在《本草纲目》中是这样记载的:“蓝凡五种,各有主治,惟蓝实专取蓼蓝者。蓼蓝,叶如蓼;菘蓝,叶如白菘;马蓝,叶如苦蕒;吴蓝,长茎如

蒿而花白色;木蓝,长茎如决明……”^[15]。

综上所述,各种“蓝”植物的品种非常复杂,除马蓝外,还有菘蓝、蓼蓝、木蓝等植物在不同历史时期均被称作“蓝”,以上各种“蓝”植物的根茎均可作为板蓝根入药,具有清热解毒、凉血等功效,导致历代本草对该“蓝”的记述各异以及“蓝”药用品种混乱。此外,亦与我国幅员广阔,各地用药习惯不一有很大关系^[8]。马蓝的中文名称在文献中有马蓝或板蓝,属的分类有板蓝属 *Baphicacanthus* 或紫云菜属 *Strobilanthes*^[16],这给市场、临床医生以及普通百姓带来了困惑,甚至在行业内和学术界也不完全明确,因此亟需规范“蓝”的名称来历。

2 马蓝种质资源的分布

马蓝药用资源丰富,全世界主要分布在印度东北部、孟加拉、缅甸、泰国等地至中南半岛^[17],其分布范围约在纬度 21~26°N,经度 99~120°E,海拔 1 000 m 以下,多生长在坡向向南或西南,野生马蓝常见于较低海拔的山谷、林下和溪边等地的阴湿处^[18]。福建仙游县海拔 300~500 m,地势以中山、低山和丘陵为主,全年无霜期 340 d,年平均气温 16~28 °C,年平均降雨量 1 700~2 400 mm,水量丰富,林源茂密,是福建省马蓝的主要栽培地区^[19],福建马蓝资源分布状况以及生境如表 1 所示。

3 马蓝生物学特性

从生物学角度看,道地药材是特定基因型的基源植物,在特定的生态环境下,其次生代谢过程发生

表 1 福建马蓝不同种源地的概况^[19-21]

种源地	经纬度	海拔(m)	生境
莆田市仙游县象溪乡	118°41'43.67"E, 25°32'24.16"N	613	山谷基地种植
莆田市仙游县书峰乡	118°39'51.00"E, 25°25'32.12"N	370	山谷基地种植
莆田市涵江区大洋乡	119°04'59.03"E, 25°43'05.98"N	500	山谷基地种植
莆田市涵江区新县镇	119°03'31.04"E, 25°39'15.40"N	600	山谷基地种植
莆田市仙游县龙华镇	118°39'21.41"E, 25°20'34.50"N	65	山谷基地种植
泉州市永春县	118°17'45.11"E, 25°19'27.09"N	253	山谷林下
三明市大田县济阳乡	117°59'27.01"E, 25°33'33.94"N	782	山上林下
福州市永泰县赤壁景区	119°05'15.10"E, 25°51'27.28"N	550	黑壤、山坡、常绿阔叶林下
福州市永泰县青云山景区	118°57'36.87"E, 25°46'55.59"N	400	黑壤、常绿阔叶林下
福州市永泰天门山	119°02'41.39"E, 25°49'27.34"N	352	山中溪谷背阴处
福州市永泰县塘前乡岭头村	119°08'29.28"E, 25°49'23.47"N	300	黑壤、常绿阔叶林下
福州市闽侯县旗山景区	119°11'49.85"E, 26°01'19.12"N	600	黑壤、瀑布旁常绿阔叶林下
福州市闽侯县南屿	119°09'42.35"E, 25°59'26.23"N	78	常绿阔叶林下
福州市闽清县黄楮林景区	118°41'40.68"E, 26°17'44.33"N	300	林下路边
漳州市南靖县和溪	118°17'45.24"E, 25°19'27.22"N	275	林下路边
漳州市乐土雨林	118°17'45.19"E, 25°19'27.17"N	260	极阴湿环境
龙岩市新罗区	118°17'45.20"E, 25°19'27.18"N	410	山中溪谷背阴处

变化,导致某些药用成分含量显著增加的产物。建青黛之所以成为道地药材,一定与其所在的生态环境密切相关。为了能够更好地指导马蓝中药材规范化种植(GAP),以下对马蓝生物学特性,包括生态特征、土壤、营养特性、光照等进行总结。

3.1 生物学特征 马蓝为双子叶多年生草本植物,基部木质化,高可达1 m,多分枝;叶对生,叶柄长1~4 cm,呈椭圆状长圆形或卵形,长7~15 cm,宽2.5~7 cm,顶端短渐尖,基部渐狭细,边缘有粗齿,干时茎叶呈蓝色或墨绿色,幼叶脉上有柔毛,侧脉5~6对。花无梗,花排成顶生或腋生的穗状花序、对生,花期为11~12月;花萼5裂片,裂片短阔,急尖;花冠淡紫色,漏斗状;花冠筒近中部弯曲而下部变细,顶端浅凹;蒴果长约2.5 cm,有4颗种子^[18]。

3.2 土壤适宜性及营养特性 野生马蓝多数生长在潮湿、温暖的山地和阴沟中。为保证栽培马蓝的品质,大田应选具有一定通透性的红壤土或沙质土壤、水资源清澈无污染、土壤深厚、土质肥沃的山区或坝区,尤其适合马蓝的种植与靛蓝的生产^[22,23]。肥料在中药材种植中起着重要的作用,不同种类的肥料对中药材的产量和有效成分含量有较大影响^[24]。研究表明氮、磷、钾肥料的施用量直接影响马蓝鲜重,其中氮肥对增产效果尤为显著,施加氮肥能够显著提高靛玉红的含量。为了培育优质、优良的马蓝种苗需在不同生长时期根据生长情况适量使用不同的肥料,生长旺盛期需大量氮肥,酌情使用尿素及微量元素肥料,但绝对不能使用硝态氮肥^[25,26]。

3.3 光合特性 陈瑞芳等^[27]对马蓝的光合特性进行研究,发现7月份马蓝净光合速率以及表观量子效率值明显低于10月份,而7月份光补偿点和光饱和点较10月份的值高,表明夏季高温、强光照条件下马蓝出现午休现象,因此秋季是马蓝生长的旺盛季节,更有利于马蓝的快速生长及营养物质的累积。也有研究显示马蓝叶片的光合速率日变化均呈双峰型曲线,与自然光照相比,遮荫条件下马蓝通过提高叶片叶绿素a/b含量,降低光补偿点,提高光系统中光反应中心光化学活性,增强系统的光能转换效率来提高光合速率,以弥补弱光条件下光能的不足^[28]。可见马蓝对光的需求很低,这和覃军等^[29]对南大青叶的报道一致,马蓝适宜于30%自然光照条件下的间作套种或林下栽培,说明马蓝有一定耐荫能力,适当遮荫有利于降低光抑制强度和加强光合系统的光化学恢复能力,提高反应中心光化学活性,进而增强马蓝叶片的光合能力^[28]。

4 栽培技术研究

4.1 种子繁殖 魏道智课题组^[30]在11月下旬选取生长健壮、无病虫害的马蓝植株,培育4~5个月后采集成熟种子,然后晒干,通风干燥处贮藏备用。播种时先用30~40℃温水浸泡种子4 h,让其吸饱水后捞出,晾干水分后拌少量细沙均匀撒播在苗床或大田中,15~20 d可齐苗,苗长至约8~10 cm时可定植到生产大田。由于种子繁殖获得的苗生长较缓慢,但能保持原植物属性,多作为保种育苗的母株用^[22]。

4.2 扦插繁殖 目前马蓝的种植以扦插繁殖为主要繁殖方式;选取一年或二年的健壮无病害马蓝,从顶端往下剪取木质化程度较低的嫩枝部分,剪成7~10 cm长的插穗,育苗前先在畦上浇少量的水,隔天松土,苗床面宽120 cm,沟宽30 cm,沟深不低于25 cm。插苗采用密集扦插,开沟后,将插苗斜放沟内,行距为20~25 cm,株距2~3 cm,掩土至最下部一个节位,压实,喷水。通过四因素随机区组设计研究福建马蓝的越冬扦插繁殖方法,得出马蓝扦插枝条以6芽的最好,100~150 mg/L的萘乙酸浓度更有利于生根及植株的生长,以40株/m²的栽培密度最佳^[22,30]。

4.3 间作套种 间作套种模式是中国传统精耕细作农业的重要组成部分,其目的是在有限的时间内、土地面积上收获到2种以上作物的经济产量,降低逆境和市场风险^[31]。马蓝对温度比较敏感,宜在22~30℃温度的自然环境中生长发育,马蓝在夏天土壤温度长时间超过35℃时其叶会枯黄、脱落,因此,马蓝种植地应选择在遮阴度为50%~70%的针叶林下^[32]。仙游县辉黄青黛专业合作社在四黄村建立了枇杷园套种青黛优质栽培技术示范基地,同比单纯种植青黛以及单纯种植枇杷,每公顷的产值效益大大增加,因此,套种青黛高产栽培技术是一项有效利用山区土地资源,促进农业增产、农民增收的好路子^[33]。龙菊生等^[32]在山间开阔平地采用玉米套种方式进行露地种植研究发现,一定时限和一定强度的直射光照有利于栽培马蓝的生长发育和有效成分的形成和积累,采用玉米为遮挡物进行套种,既满足了对光照时间的要求又提供了阴凉的条件。

4.4 组织培养 以马蓝未成熟种子为原料开展马蓝组织培养的研究,对种子萌发培养基、继代增殖与分化培养基、生根培养基的培养效果进行比较,发现氯吡脲(KT)对种子萌发具有显著作用;6-苄氨基腺嘌呤(6-BA)和3-吲哚丁酸(IBA)结合,可高效诱导

外植体芽的生长,直接产生不定芽,产生的丛生芽易于分切,便于进行继代培养;以 6-BA 和萘乙酸(NAA)组合作继代增殖与分化培养基,对促进丛生芽形成生长效果最好,增殖倍数达 5~6 倍;IBA 与活性炭或者含氮量高的营养剂 MAP 组合作生根培养基效果最优,其生根率可达 100%^[34,35]。马蓝传统的栽培方式需要较多的扦插枝条,而且繁殖速度慢,种质退化严重,为了保障优质马蓝品种的培育与规模化种植,应大力提倡发展植物组织培养技术,利用悬浮细胞、愈伤组织或者毛状根等组织培养物来累积马蓝中的重要次生代谢产物,如靛蓝以及靛玉红。

5 马蓝分子生物学研究

近年来,随着分子生物技术的不断发展,对马蓝种质资源的研究已深入到分子水平。随机扩增多态性 DNA (random amplified polymorphic DNA, RAPD) 技术是 1990 年由 Williams 等发展起来的一项 DNA 分子标记技术^[36],在马蓝遗传多样性应用较多。以不同居群的马蓝个体为研究材料,对马蓝基因组 DNA 的提取以及 RAPD-PCR 反应体系进行优化,建立了马蓝 RAPD 稳定可靠的反应体系,另采用 RAPD 分子标记方法从中筛选出 11 个引物,得到 106 个条带,多态性条带 88 个,占 77.36%,实验结果反映了马蓝种质丰富的遗传多态性,不同自然居群的马蓝资源在分子水平上存在较明显的遗传差异^[11,37,38]。向小亮等^[39]研究外源水杨酸(SA)对马蓝叶片中蛋白水平表达的影响,表明 SA 可显著增强马蓝叶片中与能量合成、细胞生长、机体修复和信号传递等代谢相关蛋白的表达,降低内源乙烯合成相关蛋白的表达水平,增强了马蓝植物的逆境抵抗力和修复能力。也有研究^[40]显示了不同浓度的茉莉酸甲酯(MeJA)对马蓝生理效应以及蛋白质表达的影响,茉莉酸甲酯处理能够促进马蓝次生代谢,增加叶片中有效成分靛蓝和靛玉红的含量。

德国慕尼黑大学 Zenk 教授课题组^[41]首先进行了马蓝体内吲哚酚衍生物次生代谢研究。他们通过同位素标记方法,发现吲哚酚衍生物生物合成的前体是吲哚;又从马蓝中分离到一种酶(吲哚酚-尿苷二磷酸葡萄糖(UDPG)-葡糖基转移酶),负责将葡萄糖从尿苷二磷酸葡萄糖转移到吲哚酚,产生吲哚酚苷。在嫩叶中,吲哚-3-甘油磷酸分解代谢成为吲哚,吲哚被氧化成吲哚酚。因吲哚酚非常不稳定,植物尿苷二磷酸葡萄糖酶可通过糖基化作用,将吲哚

酚转化为糖苷类物质(吲哚酚苷和 Isatan),避免其自发氧化。在老叶或受到外界影响时,这些糖苷类物质通过水解酶分解,形成吲哚酚,继而氧化产生靛蓝。吲哚酚进一步氧化可转换为靛红。

总之,目前对于马蓝分子的研究还处于初级阶段,对马蓝活性成分靛玉红、靛蓝等吲哚类生物碱的次生代谢研究还不清楚,为了将来对药用植物马蓝的种质进行优化,还需要对马蓝药效成分相关的基因以及药效性状基因的调控机制展开深入研究。

6 结语与展望

马蓝栽培已有 400 多年历史,但却一直没有形成系统、科学的方法,导致马蓝因过度采挖种质资源逐渐消失,可持续发展和利用将难以为继。为了保护马蓝优异种质,一方面要注重对野生马蓝种质资源的原生境保护工作,建立马蓝地方种质资源库,防止人类活动对野生马蓝种质资源的破坏,保护其独特的基因资源,另一方面还必须按照中药材规范化种植的要求发展马蓝的人工 GAP 栽培,在保证其药效和有效成分含量的情况下,增加马蓝的产量,为马蓝优异种质资源研究奠定必要的基础。

近几年有大量文献报道了对马蓝源性中药材的药理、药效、天然药物化学的研究,确定了生物碱、有机酸等次生代谢产物为其药效成分,特别是在青黛中发现的抗癌药物靛玉红,更进一步证明有效成分才是马蓝药效性状的基础。道地药材是优质的中药材,在长期的生存竞争及与自然界双向选择的过程中,优质种质(基因型)资源才是形成道地药材的内因,有效成分生物合成的功能基因的适时适量表达,是保障和提升马蓝品质的关键。因此,有必要深入开展马蓝分子生物学的研究,阐明相关基因在吲哚类生物碱物质合成乃至其他次生代谢产物的合成、积累及调控过程中的作用,优化栽培马蓝在药效性状方面品质的工作,为优质马蓝的育种奠定理论支持。

【参考文献】

- [1] 黄以钟. 福建药用植物板蓝与建青黛的研究[D]. 福州:福建农林大学,2009.
- [2] 王英,沙飞,陈月华,等. 靛玉红及其类似物抗肿瘤和神经保护作用的研究进展[J]. 中草药,2014,45(16):2404-2411.
- [3] Nam S, Buettner R, Turkson J, et al. Indirubin derivatives inhibit Stat3 signaling and induce apoptosis in human cancer cells[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2005,102(17):5998-6003.

- 6280.
- [10] Samuel VW, Nicholas PC, Richard B. Total synthesis of the tetracyclic lupinalkaloid (+)-allomatrine [J]. *Org Lett*, 2013, 15(17):4596-4599.
- [11] Hu HG, Wang SZ, Zhang CM, *et al.* Synthesis and *in vitro* inhibitory activity of matrine derivatives towards pro-inflammatory cytokines [J]. *Bioorg Med Chem Lett*, 2010, 20(24):7537-7539.
- [收稿日期] 2016-07-27 [修回日期] 2016-11-25
[本文编辑] 顾文华
-
- (上接第4页)
- [4] Hoessel R, Leclerc S, Endicott JA, *et al.* Indirubin, the active constituent of a Chinese antileukaemia medicine, inhibits cyclin-dependent kinases [J]. *Nat Cell Biol*, 1999, 1(1):60-67.
- [5] Vougiotiannopoulou K, Skaltsounis AL. From Tyrian purple to kinase modulators: naturally halogenated indirubins and synthetic analogues [J]. *Planta Med*, 2012, 78(14):1515-1528.
- [6] Wang L, Zhou GB, Liu P, *et al.* Dissection of mechanisms of Chinese medicinal formula Realgar-Indigo naturalis as an effective treatment for promyelocytic leukemia [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105(12):4826-4831.
- [7] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典 2015年版一部[S]. 北京: 中国医药科技出版社, 2015:199.
- [8] 李园园, 方建国, 王文清, 等. 大青叶历史考证及现代研究进展[J]. *中草药*, 2005, 36(11):1750-1753.
- [9] 刘泽玉, 苏拓僮, 杨明, 等. 青黛炮制过程中靛蓝定向生成的工艺设计与优化[J]. *中草药*, 2011, 42(1):56-60.
- [10] 李广华, 赵文法, 王蕴, 等. 药用青黛的质量考察[J]. *中国药事*, 2009, 23(5):472-473.
- [11] 黄以钟, 潘大仁, 王占成, 等. 不同生长时期对马蓝药效成分的影响[J]. *中国农学通报*, 2009, 25(16):75-78.
- [12] 黄璐琦, 戴住波, 吕冬梅, 等. 探讨道地药材研究的模式生物及模型[J]. *中国中药杂志*, 2009, 34(9):1063-1066.
- [13] 胡世林. 中国道地药材原色图说[M]. 济南: 山东科学技术出版社, 1998: 86-87.
- [14] 普吴, 孙星衍, 孙冯翼. 神农本草经[M]. 北京: 人民卫生出版社, 1984: 25.
- [15] 李时珍. 本草纲目[M]. 北京: 人民卫生出版社, 1985: 1085-1086.
- [16] 胡嘉琪, 崔鸿宾, 张玉龙. 国产爵床科芦莉花族植物的花粉形态[J]. *植物分类学报*, 2005, 43(2):123-150.
- [17] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社, 2002: 128-150.
- [18] 福建植物志编写组. 福建植物志[M]. 福州: 科学出版社, 1989: 132-133.
- [19] 李洪光. 药用植物马蓝和积的遗传多样性分析研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2010.
- [20] 杨成祥, 刘小芬, 范世明. 药用植物马蓝的资源调查研究[J]. *中国现代中药*, 2012, 14(3):33-35.
- [21] 朱仁磊. 福建马蓝资源化学及其水分生理学研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2011.
- [22] 张丹雁, 林秀旋, 陈晓庆, 等. 南板蓝(马蓝)驯育栽培技术研究[J]. *现代中药研究与实践*, 2010, 24(2):18-19.
- [23] 张旭, 何明辉, 魏成熙. 贵州省道地药材南板蓝根引种栽培研究[J]. *安徽农业科学*, 2010, 38(33):18730-18731.
- [24] 杜沛欣. 马蓝 GAP 规范化种植研究进展[J]. *海峡药学*, 2011, 23(8):57-59.
- [25] 张英娇, 魏道智, 宁书菊, 等. 氮磷钾对马蓝营养生长与叶片有效成分含量的影响[J]. *中国中药杂志*, 2009, 34(10):1299-1301.
- [26] 魏世勇, 张旭, 魏成熙. 南板蓝的营养特性及栽培技术[J]. *山地农业生物学报*, 2003, 22(6):493-498.
- [27] 陈瑞芳, 刘颖嘉, 程习梅, 等. 马蓝光合特性研究[J]. *福建农林大学学报(自然科学版)*, 2014, 43(3):225-229.
- [28] 宁书菊, 张英娇, 林建勇, 等. 光强对福建马蓝光合特性的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2012, 20(7):901-908.
- [29] 覃军, 陈奕龙, 张丹雁, 等. 不同光照条件对南大青叶(马蓝叶)中靛玉红含量的影响[J]. *安徽农业科学*, 2014, 42(1):59-60.
- [30] 魏道智, 林文雄, 陈慧, 等. 福建马蓝的种苗繁殖与栽培[C]. 第六届全国药用植物和植物药学术研讨会论文集. 长春, 2006, 127-129.
- [31] 崔红艳, 方子森, 牛俊义, 胡麻栽培技术的研究进展[J]. *中国农学通报*, 2014, 30(18):8-13.
- [32] 龙菊生, 聂垚. 林下套种马蓝(山蓝)技术[J]. *现代园艺*, 2013, (3):28.
- [33] 蔡益航, 吴建宇. 枇杷园套种青黛高产栽培技术[J]. *现代农业科技*, 2013, (19):103-105.
- [34] 张丽梅, 陈菁瑛, 陈熹. 马蓝未成熟种子的组织培养[J]. *植物生理学通讯*, 2007, 43(3):521.
- [35] 孙云玲, 姚洪源, 田华林, 等. 马蓝组培快繁技术研究[J]. *现代农业科技*, 2010, (9):102-103.
- [36] 朱永宏, 李学敏, 韩宝玲. RAPD 技术在中药材鉴定中的应用进展[J]. *中草药*, 2007, 38(9):1443-1444.
- [37] 黄玉吉, 陈菁瑛. 马蓝种质资源的 RAPD 分析[J]. *中药材*, 2010, 33(2):183-186.
- [38] 于英君, 肖井仁, 姜颖, 等. 菘蓝和马蓝基因组 DNA RAPD 指纹图谱的建立[J]. *中医医学报*, 2013, 41(6):26-27.
- [39] 向小亮, 宁书菊, 黄延龄, 等. 外源水杨酸对马蓝叶片中蛋白水平表达的影响[J]. *应用生态学报*, 2010, 21(3):689-693.
- [40] 龚小贵. 不同浓度茉莉酸甲酯对马蓝生理与蛋白质的影响[D]. 福州: 福建农林大学, 2011.
- [41] Marcinek H, Weyler W, Deus-Neumann B, *et al.* Indoxyl-UDPG-glucosyltransferase from *Baphicacanthus cusia* [J]. *Phytochemistry*, 2000, 53(2):201-207.
- [收稿日期] 2016-01-04 [修回日期] 2016-06-20
[本文编辑] 顾文华