

短柄五加植物学特征与生物学特性研究

赵新礼^{1,2}, 朱爱华^{1,2}, 崔蕾^{1,2}

(1. 陕西中药研究所(陕西医药信息中心), 陕西咸阳 712000; 2. 陕西省中药与天然药物研发重点实验室, 陕西西安 710075)

摘要 [目的] 为开发短柄五加的种苗繁育技术, 研究其植物学特征和生物学特性。[方法] 在短柄五加主要分布区域内通过调查走访、現地调查, 同时结合对 2 个居群的定点观测, 研究其植物的形态特征、营养生长特性、生殖生物学特性等。[结果] 短柄五加仅分布于陕甘宁交界处的狭小区域内; 营养生长缓慢, 生物量有限; 结实率低, 种子质量差, 后熟时间长, 有性繁殖困难, 为促使其种子顺利萌发必须培育优质种子并对种子进行变温处理; 其资源量极为有限, 是我国面临濒危的特产植物。[结论] 该研究可为保护这一珍贵药用植物资源、野生抚育和规范化栽培等提供理论依据。

关键词 短柄五加; 植物学特征; 营养生长特性; 生殖生物学特性

中图分类号 R 282.71 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2020)22-0166-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2020.22.043



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Study on the Botany Characteristics and Biological Characteristics of *Eleutherococcus brachypus* (Harms) Nakai

ZHAO Xin-li^{1,2}, ZHU Ai-hua^{1,2}, CUI Lei^{1,2} (1. Shaanxi Institute of Traditional Chinese Medicine (Shaanxi Medical Information Center), Xianyang, Shaanxi 712000; 2. Shaanxi Key Laboratory of Traditional Chinese Medicine and Natural Medicine Research and Development, Xi'an, Shaanxi 710075)

Abstract [Objective] In order to develop the seedling culture technique of *Eleutherococcus brachypus* and study its botany characteristics and biological characteristics. [Method] In the main distribution area of *Eleutherococcus brachypus*, through investigation visits, on-site investigations, combined with fixed-point observations of two populations, the morphological characteristics, vegetative growth characteristics and reproductive biological characteristics of the plants were studied. [Results] *Eleutherococcus brachypus* was small and only distributed in the border of Shaanxi, Gansu and Ningxia; the vegetative growth was slow and biomass was limited. The fruit yield rate was low, the seed quality was poor, the seed ripening time was long, and the sexual reproduction was difficult. In order to promote the smooth germination of the seeds, it was necessary to carry out seed temperature-changing treatment and cultivate high-quality seeds. The amount of resources was extremely limited and it was an endangered specialty plant in China. [Conclusion] The research can provide theoretical basis for protecting this precious medicinal plant resource, wild tending and standardized cultivation.

Key words *Eleutherococcus brachypus* (Harms) Nakai; Botany characteristics; Vegetative growth characteristics; Reproductive biological characteristics

倒卵叶五加为五加科五加属植物短柄五加(*Eleutherococcus brachypus* (Harms) Nakai)的干燥根、根茎及茎, 作为甘肃刺五加(*Riozma et Radix Acanthopanax*)的基原之一已被列入《甘肃省中药材标准》(2008 年版); 具有扶正固本、养心安神、补肾健脾、解郁和血的功效, 主治脾胃阳虚、腰膝酸软、体虚乏力、失眠多梦、食欲不振等病症^[1]。邢泽田^[2]曾对陕西省倒卵叶五加资源进行了全面调查。岳春雷等^[3]研究认为影响种群生物量的主导生境因子是群落类型、群落郁闭度和坡度、坡向等, 这些因子的脆弱性增大了短柄五加种群濒危的趋势; 采挖和对次生林的改造等活动, 加快了短柄五加种群濒危的速度; 种群实生苗更新失败是短柄五加种群濒危的主要因素。田国伟等^[4]研究发现短柄五加种子有萌发潜能的种子仅占全部种子的 9.27%, 在自然条件下后熟时间长达 18~22 个月, 出苗率仅 1.67%。张晋宁等^[5]研究发现短柄五加是雄蕊先熟植物, 同时每朵花的花粉产量是刺五加的 1/3~1/6, 自然传粉率低; 由于胚囊败育和胚囊退化, 导致受精率降低, 产生不育种子。国内现在栽培的五加属植物有刺五加、无梗五加、红毛五加和藤五加^[6]。学者们对其化学成

分和药理作用进行了较为系统的研究, 认为短柄五加含有与刺五加相似的化学成分, 具有相似的药理作用^[7-9]。以短柄五加茎为原料先后开发出五加冲剂、神衰康胶囊、佳蓉片等药品 10 多种, 临床应用取得了满意的效果。但倒卵叶五加现仍以野生植物入药, 药材年需求量约 2 000 t, 经过近 40 年的开发利用, 资源量减少巨大。为确保科学永续利用这一宝贵自然资源, 应开展野生抚育和规范化栽培, 首先要解决种苗繁育的技术难关, 故有必要对其生物学特性进行深入研究。

1 材料与方法

1.1 定点观测的位置 以陕西省旬邑县的 2 个短柄五加野生居群(108°25'09"E, 35°16'17"N, 海拔 1 269 m)和(108°25'28"E, 35°15'24"N, 海拔 1 430 m)为其生物学特性研究定点观测点。

1.2 调查地点与方法 依据文献资料^[10-12]选取短柄五加的野外调查区域, 于 2018 年 7—8 月先后到陕西省的旬邑县、黄陵县、黄龙县、宝塔区、甘泉县、志丹县、府谷县、宜君县、陇县, 甘肃省的华池县、合水县、正宁县、灵台县、崆峒区、清水县、临潭县, 宁夏回族自治区的泾源县共 17 个县市进行五加资源野外调查和标本采集, 采集分析样品, 并对其植物与生境进行拍照记录。采集的标本经西北农林科技大学吴振海高级实验师鉴定, 现存于陕西中药研究所标本室。

每到一地, 先走访县林业局、林业总站、卫生局、中药资源普查办公室等单位, 初步了解当地五加资源情况, 然后确

基金项目 陕西省科技统筹创新工程项目(2016KTTSSF01-01-02); 咸阳市重大科技专项计划(2014K01-17)。

作者简介 赵新礼(1961—), 男, 陕西扶风人, 主任药师, 从事中药资源与栽培研究。

收稿日期 2020-05-06

定现场调查样地 3 个。用 Holux 和罗盘仪实测样地的海拔、经纬度、坡向、坡度等地形特征,记录调查样地群落的乔木层、灌木层和草本层的主要种类。

1.3 实验室测定 依据 GB 7859—1987 的方法测定各地土壤 pH。参考田国伟等^[4]的方法,连续 4 年测定果实质量。每样随机抽取 500 粒成熟果实,在实验室用电子天平、体视显微镜、测微尺等工具测定果实与种子的质量,种子风干后称千粒重,并用 TTC 法测定种子活力(当种胚极小或无时,以胚乳染色情况为依据进行统计)。

2 结果与分析

2.1 植物学特征 短柄五加为多年生直立落叶灌木,株高 0.5~3.0 m。根系发达,由主根、侧根和根状茎组成。主根粗壮深长,呈不规则圆柱形,多分枝,直径 0.5~2.5 cm,光滑。根状茎略显粗糙,节与节间明显,节上有潜伏芽,黄白色。根及根茎中央均有髓,根茎的髓部较根相对更大。

茎圆柱形,多分枝,直径 0.3~2.0 cm,茎中央有黄白色的髓,较大。在灌丛的顶部常生出叶互生的长枝与侧生出叶簇生的短枝,老枝下部发出的枝条全为长枝。幼枝无毛,刺通常 1~2 枚,生于叶柄的基部,刺细长,长 2~8 mm,下弯,基部不膨大。阳坡一年生枝条下部刺多而密;二年生枝条刺较多;3 年以上老枝,无刺。实生苗及当年由根茎产生的萌生苗,茎基部密生细长直刺,枝疏生下弯曲刺。茎及根都有特殊的香气。

掌状复叶,小叶通常 5 枚,稀 3 枚,在长枝上互生,在短枝上簇生。从地下根状茎、2 年生枝条或老枝上端发出的幼枝,上部总叶柄无或极短,长仅 2~4 mm,无毛,无刺;从枝顶往下 15~45 cm,叶柄渐长;老枝下端发叶枝条的总叶柄细长,长 2~12 cm,具纵棱。从老枝上端侧生的短枝上,叶近于无柄,无毛,无刺,小叶亦较小,常数片簇生。小叶片薄纸质,倒卵形、倒卵状长圆形或倒披针形,稀菱形,叶尖圆形或短尖,基部狭尖,楔形,两面均无毛,边缘近全缘或上部边缘具数对钝形齿牙;侧脉 3~5 对,上面不甚明显,下面隆起,明显,网脉在上面略下陷,下面不明显。阳坡叶色深绿,叶较厚;阴坡及林下叶色较淡,绿色或黄绿色。

伞形花序单生或数个形成圆锥花序顶生于枝端,径 1~4 cm,有花多数。总花梗长 1~8 cm,具纵棱,无毛,无刺;花梗细长,长 0.6~2.0 cm,无毛。花淡绿色或黄绿色。苞片卵形,紫色,长约 1 mm,先端丛生锈毛,边缘疏生纤毛;花萼无毛或有短柔毛,边缘具 5 个三角形小裂齿。花瓣 5 瓣,三角状卵形,先端尖,无毛,长约 2 mm,开花时反曲。雄蕊 5 枚,花丝长约 2 mm。花柱 5 个,全部合生成柱状,长 0.6~0.8 mm。子房 5 室。

果实椭圆形或近球形,未成熟时绿色、绿黑色、黑色,成熟后黑紫色,直径 5~8 mm,风干时有 5 棱,宿存花柱长 1.5~2.0 mm。花期 7—8 月,果期 9—10 月。

2.2 营养生长特性 每年春天依据气温回升的快慢不同,3 月底到 4 月底为野生短柄五加芽萌动期。5 月上旬放叶,5 月中旬大量放叶。5 月下旬到 7 月上旬,随降雨量增多,气温

升高,转入茎叶生长旺盛期。在光照较好的林下或阳坡,当年新萌生枝可长至 0.3~0.8 m,直径达 0.3~0.4 cm,一般灌丛上部新生枝条 0.20~0.45 m,下部新生枝条 0.3~0.5 m,光照不好的林下,一般独枝生长,新生枝条长度 0.3 m 以内,生长量极小。9 月底茎部木质化程度增强。

开花结果植株 7 月底地下根茎开始形成,由茎与根的连接部下方发出,沿地表 5~15 cm 土层向外延伸,长 0.5~2.0 m,直径 0.5~1.2 cm,9—10 月根状茎先端形成冬眠芽,第 2 年的 4、5 月钻出地面产生新的分株,随后进入生长旺盛期,如此进行无性繁殖,形成由地下根茎贯连的群丛,这就是短柄五加呈团块状的分布、很少呈片状分布的原因。短柄五加为灌木,其生物量靠多年积累而形成。每年的根、根茎和茎的净生物量增长不大,生长周期较长,其产量较低。因此短柄五加栽培生产周期较长,产量较低,不易推广;仿生境栽培、半野生栽培等不占用农田,生产管理粗放,成本较低,是其栽培与资源保护的发展方向。

短柄五加天然更新以无性繁殖为主,野生实生幼苗极难见到,有性繁殖困难。因此,利用无性繁殖技术生产苗木是扩大资源的一种实用技术,其繁殖方法有根段扦插、硬枝扦插和嫩枝扦插等。

短柄五加根的萌发力较强,萌蘖生长迅速,成熟快。在 3 月份植株未萌动之前,选取生长健壮的根及根茎,切成上端平下端 45°的斜角,长 10~12 cm 的根段,每 50 根扎成一把,用 50 μg/mL 的 ABT1 号生根剂或 IBAK(吲哚丁酸钾)溶液浸泡 6~8 h,按行株距 20 cm×5 cm 栽植于用甲基硫菌灵 20 g/m²消毒的低畦中,扦插后浇透水一次,随后覆盖薄膜,约 2 月后出苗率可达 35%左右。利用其根段扦插育苗当年苗高 60~80 cm,第 2 年苗高 100~160 cm,大部分植株就能开花结实,所结果实的种子成熟度较野生的为好。根段培育的苗,根系大,栽植易于成活。

短柄五加茎是髓心粗大型植物,其茎不易产生不定根,扦插必须用植物激素进行处理,刺激分生组织细胞的分裂,才能取得良好的生根效果。枝条扦插分为嫩枝扦插和硬枝扦插 2 种。嫩枝扦插使用的繁殖材料少、繁殖速度快、成苗率高,成为种苗繁育的主要手段。扦插第 1 年仅生根发叶,不长茎或极少长茎,2 年生苗高 60~100 cm,部分植株开花结实,成苗根系较大,但比根段培育苗的根系略小。硬枝扦插成苗相对较难,春天地温较低,不利于根系的形成,即使成苗夏季度夏较为困难。种苗繁育植株的年生长周期较野生植株的年生长周期长 30~45 d,出苗期提前 20~30 d,休眠期推迟 10~15 d。但要注意防止早春霜冻对培育苗木的伤害。

2.3 生殖生物学特性 短柄五加 6 月下旬始现花蕾。7 月上旬有少量开花,7 月中下旬大量开花,由生长旺期转入发育旺盛期,8 月上旬开花逐渐减少,早花座果逐渐膨大,8 月中旬明显膨大,进入绿果期,8 月底有少数果实呈现绿黑相间的颜色,此间由于营养物质大量向果实中运输,花枝上出现大量的虫瘿状突起,影响果实的质量。9 月下旬到 10 月中旬果实普遍成熟呈黑紫色,并逐渐变软,此时为果实采集的最佳

时期。10月下旬随着初霜的来临,开始落叶。11月中旬叶子基本落完转入休眠期,但成熟果实仍挂株风干,果实种子之间互相不分离,风吹后散落地面,传播距离很短。

短柄五加果实椭圆形或近球形,浆果。野生果实大小5.8~7.1 mm,平均单粒鲜重0.17 g,根繁2年生苗果实大小5.8~7.8 mm,平均单粒鲜重0.21 g。每4.6~6.0 kg鲜果晒干1 kg干果。每果实结子率:野生4.45~4.75粒;根繁2年生苗4.77~4.84粒。每100 kg鲜果可洗出新鲜饱满种子3.5~4.1 kg。种子扁肾形或月牙形,两面微凸,厚1~2 mm,长宽4.21~5.27 mm×2.18~2.66 mm。

一般受精卵要经过原胚、球形胚、心形胚和鱼雷形胚时期后,形成具有胚根、胚轴、胚芽和子叶完整的成熟种胚。经解剖观测,短柄五加果实成熟时,大多数种子看不到胚,种胚还是很微小的胚原基,只分化出2枚子叶原基和胚根原基的锥形;仅占饱满种子总数的14.13%~16.67%的种子种胚处

于心形胚的阶段,胚只有针尖大小,胚乳发育不良;种胚未成熟,种子有后熟特性,因此需要经过漫长的形态后熟和生理后熟过程种子才能萌发。

种子的质量与当年开花结果期间的天气和生长环境关系较大,详见表1~2。2015—2018年连续4年的观测,饱满种子平均千粒重3.83~5.39 g,远低于世界范围灌木种子平均千粒重(6.91 g);种子的虫蛀率为0.29%~14.21%,种子的空瘪率为45.29%~69.31%,饱满种子占种子总数的28.34%~53.84%。用TTC测定健康饱满种子的潜在活力均大于90%,所以实际具有活力种子仅占种子总数的25.50%~48.50%,而且种子的活力与实际出苗率还有相当大的差距。栽培植株所结的种子质量明显优于野生种子。种子的出土能力极差,播种覆土厚度、土壤有机质含量均对出苗影响极大。实生苗开始由3枚小叶组成复叶,渐变为5枚小叶组成复叶。实生苗喜水,怕干旱,怕直射光。

表1 种子质量统计
Table 1 Statistics of seed quality

年份 Year	产地 Place of origin	类别 Categories	饱满种子占比 Proportion of plump seeds // %	空瘪率 Proportion of shrivelled seeds // %	虫蛀率 Proportion of seeds eaten by insects // %	饱满种子千粒重 Thousand-seed weight of full seed // g
2015	黄龙县	野生	38.00	47.79	14.21	3.83
	旬邑县	野生	29.39	64.69	5.92	4.08
2016	黄龙县	野生	42.19	56.98	0.83	4.65
	旬邑县	野生	49.35	50.36	0.29	4.99
2017	黄龙县	野生	28.90	64.10	7.01	4.80
	旬邑县	栽培	52.49	46.48	1.04	5.39
2018	黄龙县	野生	30.25	64.87	4.88	4.46
	旬邑县	野生	28.34	69.31	2.35	3.88
	旬邑县	栽培	53.84	45.29	0.87	5.34

表2 饱满种子活力测定
Table 2 Determination of the plump seeds vigors

年份 Year	产地 Place of origin	类别 Categories	染色种子占比 Proportion of colored embryos %	红色种子占比 Proportion of red-colored embryos // %	粉色种子占比 Proportion of pink-colored embryos // %	无色种子占比 Proportion of non-colored embryos // %	种子处理后的发芽率 Germination rate after seed treatment // %	
							5个月 Five months	6个月 Six months
2015	黄龙县	野生	96.60	73.31	23.31	3.38	4.96	21.92
	旬邑县	野生	91.86	61.05	30.81	8.14	5.60	19.42
2016	黄龙县	野生	90.22	77.17	13.04	9.78	6.42	13.86
	旬邑县	野生	100.00	96.30	3.70	0	3.80	16.42
2017	黄龙县	野生	94.14	82.34	11.80	5.86	4.56	17.19
	旬邑县	栽培	100.00	91.52	8.48	0	13.05	47.56
2018	黄龙县	野生	96.80	86.64	10.16	3.20	4.82	—
	旬邑县	野生	97.86	89.68	8.18	2.14	4.22	—
	旬邑县	栽培	100.00	92.80	7.20	0	6.25	—

注:“—”表示未做种子处理后的发芽试验
Note:“—” means germination test without seed treatment

种子休眠程度高,自然播种到出苗需要18~22个月,且发芽率极低,在野外尚未见到由种子形成的实生苗。野生种子的实际使用寿命为1年。种子透水性良好。胚乳、果肉和种皮中均存在发芽抑制物质。要想使种子萌发,需要先进行20~10℃变温层积处理3个月以完成胚的分化与生长,然后转入5℃低温处理2个月完成胚的生理后熟,经过5个多月的变温处理还有6.67%~13.33%的种子仍然看不到胚。种胚生长最适温度为5~10℃。种子变温处理5个月时就有

3.80%~6.42%的种子发芽,处理6个月时种子发芽率达13.86%以上,此间正好是3月中旬—4月中旬,可进行适时播种。种胚发育参差不齐,种子的野生性状相当明显。

从2017年10月30日起种子依次在20、15和10℃各处理30 d后,转入5℃再处理60 d,然后取处理种子转入10℃继续培养,做发芽试验,结果见表3。野生与栽培种子的发芽率差异极为显著,因此培育优良种子是提高短柄五加种子育苗成功率的有效措施之一。

表 3 处理种子发芽率
Table 3 Germination rate of treated seed %

种子来源 Seed source	培养时间 Culture time//d				
	10	20	28	45	60
旬邑县栽培 Cultivation in Xunyi County	13.05	34.22	38.46	47.59	48.00
黄龙县野生 Wild in Huanglong County	4.56	5.68	6.31	17.19	17.44

2.4 生态学特性 短柄五加是我国特有的濒危植物,分布范围极其狭窄,仅分布于陕西、甘肃、宁夏交界处,其中以子午岭为分布中心,分布于桥山、劳山、黄龙山、关山、六盘山等山脉。北缘在陕西志丹、甘肃环县,东缘为陕西的韩城、合阳县,南缘至澄城北部、铜川、旬邑、麟游、凤翔北部、陇县北部、甘肃天水,西缘至甘肃天水、宁夏泾源县。现在资源分布相对较广、生物产量较大的有陕西省的黄龙县和宜君县,甘肃省的灵台县和正宁县等。影响短柄五加分布的环境因子有海拔、水分、热量、光照、坡度、坡向、土壤、群落类型等因素。

短柄五加分布区属于中纬度暖温带季风气候,气候比较温暖和干燥。平均气温 9~10℃,1 月平均气温-7.5℃,7 月平均气温 21.9℃;无霜期 160~180 d;年平均降水量 500~620 mm;生于阴湿,土层深厚,枯枝落叶盖度较大的环境中,土壤为黄壤土和棕色森木土,pH 7.5~8.5,呈碱性。一般分布于海拔 1 000~2 004 m 的山坡、山梁、沟谷、梯田埂坎、疏林下、林缘、路边灌丛中,以海拔 1 200~1 650 m 生长较多,生长良好,为最适生长区。在梯田埂坎、林缘、路边或乔木层盖度较小的地带生长良好,种群的生物量较大。阴坡、阳坡均有分布,但阴坡比阳坡分布多,生长也较阳坡旺盛。北向阴湿狭窄沟谷底部及两侧山坡的下部沿河或溪边,坡度多在 10°~35°的山坡上。

短柄五加群落具有典型的温带植物区系特点,其科属组成较分散,植物种类少,物种组成不丰富,为自然演替和人工改造双重作用下的不稳定群落。乔木层以刺槐、油松、辽东栎和侧柏为主,灌木层中短柄五加占绝对优势,草本层呈不连续分布,以披针叶苔草为主。

2.5 资源量 短柄五加结实株少,种子产量低;雄蕊先雌蕊成熟,花粉量少,胚囊败育等使种子质量差;果实成熟时种胚发育不全,后熟时间长;种子萌发需湿润环境等,造成出苗率极低的特点,大大限制了其有性生殖的成功率和种群的扩散,使短柄五加团块分布的格局十分明显。

近几十年的建设与开发,特别是公路建设和封山育林、次生林改造、新树种的引入等,使生态环境有很大变化,短柄五加产地面积和数量进一步减少。不合理的采伐对其资源造成破坏,陇县关山林场以前收购过短柄五加茎,原产地割

茎后由于留茬较高,冬季降雪后湿度较大,根全部死亡,至今未发苗,还可见到残茎。此外还发现有的药厂在采集短柄五加时,根、茎一起采挖,对资源也造成较大的破坏。甘肃省平凉市、天水市和宁夏泾源县的短柄五加产区,当地人有将五加嫩茎叶作为保健野菜食用的习惯,每年 5 月间大量采集五加嫩茎叶,在采集的同时也摘除潜在的花序,对植株的生长具有很大的破坏作用,影响其有性繁殖和营养生长。因此早春嫩茎叶的采集对短柄五加的有性繁殖能力和种群数量增加有显著的影响。

1984 年邢泽田^[2]调查时常见到成片的倒卵叶五加分布,经样方测定仅陕西就有约 168 万 t(鲜重),但此次笔者调查已很难看到成片分布,仅见到团块状分布的短柄五加,且生物量较少。

3 结论

短柄五加分布面积与资源量减少严重,已成为一种濒危植物,应坚持合理开发利用,同时加强现有资源的保护与抚育。为确保资源的供应和可持续利用,应积极开展短柄五加的根段繁育、嫩枝扦插育苗和种子育苗技术研究,开展野生抚育与规范化栽培。

短柄五加结实株少,种子产量低;雄蕊先雌蕊成熟,花粉量少,胚囊败育等使种子质量差;果实成熟时种胚发育不全,后熟时间长;种子萌发需湿润环境等,从生殖生物学角度看,关键是如何提高种子质量和缩短种子后熟时间,进而提高其出苗率;积极进行短柄五加栽培,培育优良种子,种子经变温砂藏处理等措施提高发芽率。

参考文献

[1] 国家中医药管理局中华本草编委会.中华本草:第 5 册 第 15 卷[M].上海:上海科学技术出版社,1999:754.
[2] 邢泽田.陕西省倒卵叶五加[J].自然资源研究,1984(4):29-34.
[3] 岳春雷,江洪,魏伟,等.短柄五加濒危趋势和致濒因素的初步分析[J].应用与环境生物学报,2003,9(1):24-27.
[4] 田国伟,王仲礼,刘林德,等.短柄五加种子结构、后熟作用及其细胞化学研究[J].植物分类学报,1998,36(2):128-133.
[5] 张晋宁,章英才.短柄五加生态环境及濒危原因的研究[C]//周光召.西部大开发 科教先行与可持续发展——中国科协 2000 年学术年会文集.北京:中国科学技术出版社,2000.
[6] 叶强,张阳,张玉姣,等.国内五加属植物资源人工栽培的研究现状及展望[J].黑龙江农业科学,2018(11):163-166.
[7] 卫平,宋庆生.陕西产四种五加化学成分的含量测定[J].西北药学杂志,1987,2(3):13-15.
[8] 张艺芳,朱爱华.倒卵叶五加茎的一般药理研究[J].陕西中医,2013,34(7):922-923.
[9] 简毓峰,胡浩斌.短柄五加的化学成分与药理活性研究进展[J].中药材,2011,34(8):1302-1306.
[10] 陈新露,王开运.陕西省五加科药用植物的种类和分布[J].中药材,1988,11(5):21-23.
[11] 崔治家,任路明,晋玲,等.甘肃产五加科植物种类、检索表及地理分布[J].中兽医医药杂志,2018,37(5):5-9.
[12] 张晋宁,章英才,任昱坤.宁夏六盘山自然保护区短柄五加分布及生态环境初探[J].宁夏农学院学报,2000,21(1):81-83.

(上接第 119 页)

[23] BUROW M D,SEN P,CHLAN C A,et al.Developmental control of the β -phaseolin gene requires positive,negative and temporal seed-specific transcriptional regulatory elements and a negative element for stem and root expression[J].Plant J,1992,2(4):537-548.
[24] KAWAGOE Y,MURAI N.A novel basic region/helix-loop-helix protein

binds to a G-box motif CACGTG of the bean seed storage protein β -phaseolin gene[J].Plant Sci,1996,116(1):47-57.
[25] 刘显辉.植物油体表达体系的建立及 Profilin2 维管束特异表达启动子的区段缺失分析[D].北京:中国农业科学院,2001.
[26] 张冉.利用油菜油体系统表达重组人胰岛素的研[D].上海:上海师范大学,2010.