

冬青属植物资源开发应用研究进展

吴婷婷, 闫道良, 袁虎威, 郑炳松

(浙江农林大学 林业与生物技术学院, 浙江 杭州 311300)

摘要: 冬青属 *Ilex* 是冬青科 Aquifoliaceae 内种类最多的属, 属下有丰富的种质资源, 多种植物兼具观赏、药用及其他综合利用价值。近年来, 冬青属植物在药用及绿化观赏等方面的开发利用不断增多, 该属植物备受关注。据已有文献报道, 对冬青属植物的研究成果主要包括: 种质资源调查与系统分类和遗传多样性研究、冬青属植物繁殖技术研究以及冬青属植物的药用价值、化学成分分析和园林应用等。文章汇总和归纳了有关冬青属植物各方面的文献报道, 旨在为进一步展开冬青属植物的研究提供参考。

关键词: 冬青属; 种质资源; 栽培技术; 应用价值

中图分类号: S686 文献标识码: A 文章编号: 1001-3776(2020)06-0071-010

Research Progress in Resources Development and Application of *Ilex*

WU Ting-ting, YAN Dao-liang, YUAN Hu-wei, ZHENG Bing-song

(College of Forestry and Biotechnology, Zhejiang A & F University, Hangzhou 311300, China)

Abstract: Presentations were made on researches on botanical properties of *Ilex* in terms of morphological structure, chemical component and molecular biology at home and abroad. Generative and vegetative propagation of *Ilex* was reviewed. Meantime, researches on medicinal value and application in gardens were introduced. Propositions were put forwarded for the future study such as on genetic relationship among species of *Ilex*, commercial utilization, etc.

Key words: *Ilex*; germplasm resources; cultivation techniques; application value

冬青属 *Ilex* 隶属于冬青科 Aquifoliaceae, 是被子植物中种类最多的木本雌、雄异株属植物, 全球大约有 600 种^[1], 广泛分布于温带至热带气候区^[2], 以热带美洲和东亚地区为主要产区^[3]。按 *Flora of China* 记录, 冬青科仅有 1 个属, 即冬青属^[4], 按品种的原产地可将全球冬青品种分为中国冬青、日本冬青、欧洲冬青(英国冬青)、北美冬青、南美洲冬青和非洲冬青。中国是拥有众多冬青属植物资源的主要国家之一^[5], 主要分布于秦岭南坡、长江流域一带及其以南的温带地区, 其中, 又以西南为盛。冬青属下分为三个亚属——多核冬青亚属 Subgen. *Byronia*, 冬青亚属 Subgen. *Ilex* 和落叶冬青亚属 Subgen. *Prinos*。1997 年《中国树木志》(第 3 卷)记载中国冬青属植物有 123 种^[6]。目前, 多采用的是《中国植物志》记载的中国产冬青属植物约 204 种^[7]。冬青属在中南美洲也有广泛分布, 它的世界分布中心分别为东亚地区、东南亚地区和南美洲热带, 其他地区如欧洲和西北亚仅分布有 4 种, 北美为 22 种。

收稿日期: 2020-05-09; 修回日期: 2020-10-03

基金项目: 国家林业和草原局林业科技发展项目(KJZXSA2019034)

作者简介: 吴婷婷, 硕士, 从事植物资源开发利用研究; E-mail: 2856997456@qq.com。通信作者: 郑炳松, 博士, 教授, 从事经济林研究; E-mail: bszheng@zafu.edu.cn。

冬青属属下有多种植物兼具观赏、药用及其他综合利用价值。因此,开发冬青属植物资源的应用研究有着重要的意义。以往对冬青属植物的研究主要集中在对少数具有药用价值的种进行化学成分分析和药理作用研究^[5],近年来,随着对冬青属种质资源的调查、收集、整理以及生物技术的不断发展,诸多学者在冬青属的系统分类、遗传多样性等方面进行了深入研究。由于冬青属植物有着较高的药用价值,以及在园艺方面逐渐得到推广应用,越来越多的研究机构对冬青属植物进行了引种驯化、栽培技术方面的试验探究,并取得了一定的成果。本文概述了冬青属植物资源近年来的研究进展,同时提出存在的问题及未来的研究方向,为科学、合理、高效开发利用冬青属资源提供参考。

1 冬青属植物的植物学特性研究进展

1.1 形态结构特征研究

冬青属植物的花和果实在种间水平上的变异十分稳定,但该属植物叶的特征在种内水平上表现出很大的变异性,如叶的大小、质地以及叶缘的特征。刘国民等对 200 份不同省份、居群中引种的扣树 *I. kaushue* 进行了茎、叶的形态学观察,结果表明,这些扣树种质材料在茎、叶上有共同的特征及变异规律,其中,有少量的枝条上存在对生叶,并且观察到了形态介于扣树和五棱苦丁茶 *I. pentagona* 之间的若干种质材料^[8]。Vania 等对选自巴西和阿根廷的 30 个巴拉圭冬青 *I. paraguariensis* 样品进行了叶片特征的形态计量学研究,结果表明,这 30 个样品的叶长、叶宽等方面差异明显,但叶面积、叶柄长度、叶长宽比等差异不明显^[9]。潘学峰对定植于海南大学的扣树种质资源进行了花、果的形态观察,研究结果发现,其与先前分类存在差异,表明在冬青属典型的雄花和两性花间还存在过渡类型,这为苦丁茶分类学领域展现了新的学术观点^[10]。此外,有学者利用扫描电镜和光学显微镜对冬青属植物的叶表皮和果实特征进行微观结构观察。Spegazzini 等对 6 种药用冬青属植物的叶表皮结构和气孔指数等表皮参数进行了比较,发现此类参数可作为中药材质量检测的标准^[11]。李相传等通过光学显微镜观察了 102 种冬青属植物的叶表皮特征,试验结果表明,这 102 种冬青属植物均有正常的孔器,其不同之处在于叶表皮细胞、表皮毛的形状以及垂周壁的形态和纹饰^[12],证明冬青属植物表皮特征可作为该属植物分类的依据。Luna 对不同培养条件下的巴拉圭冬青叶片进行了解剖和组织学特征研究,发现在温室栽培和组织培养条件下的冬青叶片在结构、厚度、维管束和气孔变化上有显著不同^[13]。以上研究结果说明,对冬青属植物种的分类鉴定不能仅仅依据某个特征,如繁殖器官花、果等的特征,还需要结合其他形态结构特征,如具有最大的形态可塑性的叶部特征加以综合鉴定。

1.2 化学成分分析研究

对冬青属植物资源的化学成分分析是随着化学分析技术的进步而发展的,研究人员主要通过高效液相色谱法(High Performance Liquid Chromatography, HPLC)、核磁共振代谢组学、同工酶谱分析、光谱法等技术手段进行分析研究。Edwards 和 Bennet 采用 HPLC 法对两种冬青属植物催吐冬青 *I. vomitoria* 与达宏冬青 *I. cassine* 中的甲基黄嘌呤类生物碱进行对比研究发现,前者甲基黄嘌呤类生物碱含量显著高于后者,其中,咖啡因是其主要的生物碱成分,由此可见甲基黄嘌呤类生物碱在不同物种间含量差异很大,因此,催吐冬青更适宜用作茶饮,其产品质量更高^[14]。Choi 等对 11 种冬青属植物进行了代谢组学研究,对其水提物和有机溶剂萃取物的核磁共振波谱(Nuclear Magnetic Resonance Spectroscopy, NMR)数据等通过有效鉴别发现分别为熊果苷、咖啡因、可可碱和苯丙素^[15]。同工酶分析可以作为不同冬青科苦丁茶的种间分类依据,付乾堂等对 5 种苦丁茶(扣树,大叶冬青 *I. latifolia*,枸骨 *I. cornuta*,五棱苦丁茶和华中枸骨 *I. centrochinensis*)的过氧化物酶谱分析发现,不同物种和同一物种不同种质之间均有差异^[16]。郑道君等对收集的 50 份苦丁茶冬青材料进行了酯酶同工酶分析,证明聚类分析结果可作为划分不同地域来源的种质^[17]。除以上几种方法外,还有基于光谱的化学分析法。Cozzolino 等利用近红外光谱划分了不同地理来源的巴拉圭冬青材料^[18];国内的庞涛涛等采用了紫外指纹图谱对苦丁茶冬青进行了共有峰率和变异峰率双指标序列分析,结果表明,紫外指纹图谱法可以有效鉴定不同产地和级别的苦丁茶品种^[19]。

1.3 分子生物学方面的研究

近年来,分子生物学手段被逐渐应用于冬青属种质资源、遗传分类的研究。通过现代分子生物学技术,Loizeau^[3]等通过对冬青属质体和核酸序列进行分析,发现叶绿体系统发育树和核酸系统发育树不一致,选用质体系统发育树更符合地理分布。而 Manen 等通过 ITS 和 *nepGS* 两种分子标记和 *rbcL*, *trnL-F* 和 *atpB.rbc* 三种质体分子标记,对 108 种冬青属植物的演化和遗传多样性进行了研究,结果显示,核酸系统发育树相比质体系统发育树更加符合传统分类方法所得结果,并且通过较远谱系的基因比对分析,表明冬青属植物可能不存在生殖障碍,因此,具体以何种系统发育还需依情况而定^[20]。

国内对冬青种质资源的分子生物学研究主要通过随机扩增多态性 DNA 标记(Random Amplified Polymorphic DNA, RAPD)和扩增片段长度多态性(Amplified Fragment Length Polymorphism, AFLP)技术,以及近年来更为普遍的简单重复序列间扩增多态性(Inter-Simple Sequence Repeat, ISSR)技术。如:章建红等利用 RAPD 和 AFLP 技术研究了 26 种冬青属植物资源的遗传多样性和亲缘关系,其中, RAPD 扩增出的多态性条带占 95.41%, AFLP 扩增出的多态性条带占 95.96%,表明这两种分子标记手段都能获得大量有效的多态性片段,但相对来说,后者的高灵敏度和高多态检测率更适宜冬青属的种质遗传多样性分析^[21]。王伟丽等采用了 ISSR 分子标记技术对北美冬青 *I. verticillata* 的种间关系进行了研究,得出其多态性率为 90.48%,12 个品种间的遗传相似系数及其聚类结果表明,这 12 个品种间的亲缘关系较近但存在不同的亲缘关系^[22]。此外, Yao 等通过对叶绿体基因组结构的 PCR 产物测序,发表了第一个包含 7 个冬青属植物的叶绿体基因组,全长为 157 741bp,共有 144 个基因被检测出来,包括蛋白编码基因 96 个、转录 RNA 40 个和核糖体 RNA 8 个^[23]。目前,NCBI 数据库中已收录冬青属下多个种的序列信息,关于冬青属植物的生物信息学研究有着广阔的前景。

2 冬青属植物的繁育技术研究进展

2.1 有性繁育研究

冬青属植物有性繁殖成功率低、繁殖周期长。《中国花经》中描述冬青 *I. chinensis* 种子不易萌发,有隔年发芽的特性^[24]。因此,对各种冬青属植物种子休眠和萌发机理的研究一直是促进其繁殖育种的重要方面。Hu 等利用 8 种冬青属植物种子研究了维持种胚静止状态的原因以及在体外活化过程中胚胎超微结构的变化,其中,胚胎超微结构显示储存物质、脂质和蛋白质小体占细胞体积的 80%以上,少数未识别的、膜结合的球形体位于细胞核外围的一层薄细胞质中,其他细胞器要么稀少,要么不存在;在体外培养的过程中发现培养基中的葡萄糖和非还原糖(蔗糖、棉子糖和水苏糖)都支持胚胎生长,而胚乳组织的存在抑制了胚胎的生长。胚胎培养实验表明,胚乳中的抑制剂可能是维持种子中胚胎静止的重要因素^[25]。Tsang 等在对香港冬青属植物的生物学特性研究中发现,大多数冬青属植物的种胚在果实成熟时仍未发育完全,由此推断冬青属植物种子休眠的主要原因是种胚形态和生理的不成熟^[26]。国内科研人员在种胚发育和胚率测定中发现种子成熟时种胚尚未成熟,在冬青属植物的种壳、种皮透水性及种皮浸提液分析中发现冬青属植物的种子外种皮角质化程度高,内种皮虽透水但不透气,对种皮浸提液的生物测定表明,种子胚乳和胚中含有发芽抑制物,其中,种胚的后熟及种皮透气性差是冬青属植物休眠的主要原因^[27-29]。冬青属植物种子具有休眠的特性,且休眠期长短因种而异,不可一概而论。罗万业等在对野生毛冬青 *I. pubescens* 的驯化繁殖研究中发现,毛冬青种子休眠期短,可随采随播,没有隔年发芽的现象^[30],这与王良衍对小果冬青 *I. micrococca* 栽培技术的研究^[31]、潘温文对榕叶冬青 *I. ficoidea* 种子萌发^[32]的实验结果相一致。

在初步了解冬青属植物种子休眠机理的前提下,通过对种子进行酸蚀、外源激素浸种、沙藏等方式进行预处理是目前提高青属植物种子萌发率的主要方式。王宁提出可对种子进行浓硫酸 80 min 腐蚀,400 mg·L⁻¹ 的赤霉素 48 h 浸种,以及白天 20℃、晚上 5℃的变温沙藏综合处理,改变胚和胚乳中内源激素的含量及其比值,从而为种子萌发提供物质准备^[33]。魏朝阳在对加快种子解除休眠的实验中发现,变温层积可有效打破休眠,但种子温度处理顺序不可逆;酸蚀可提高种子发芽率,促进种子萌发,但对种子破坏性较大^[34];外源激素 GA₃ 浸种

对打破种子休眠的作用随浓度增加而升高。因此,他得出处理种子最佳的方法是 98%浓硫酸 5 min+500 mg·L⁻¹ GA₃溶液浸种 48 h+暖层积 60 d+低温层积 160 d^[28]。在种子解除休眠的过程中内部营养物质代谢活动旺盛,其中浓硫酸可减弱种皮限制,但不会使种子发芽时间提前,外源激素 GA₃浸种促进后熟因植物种类而异,变温和暖温层积加快种子解除休眠^[27]。对小果冬青的采种育苗研究表明,采集 10 月下旬的种子可达到生理成熟的阶段,在阴凉的室内后熟种子 20 d 可以有效提高种子的萌发率^[35]。

目前,对冬青属植物种子萌发和休眠机理的研究已初有成果,也有了相应的应对手段,但对具体的发芽抑制剂成分、内源因素调控网络的研究和其他分子机制仍知之甚少,需要进一步研究探讨。

2.2 无性繁殖研究

2.2.1 扦插 扦插育苗是冬青属植物快速繁育的有效途径,对冬青属植物进行扦插试验是加快冬青无性繁殖的重要内容。章建红等对枸骨的插穗进行了高锰酸钾和 ABT2 处理,并在生根之前进行遮阴处理,发现插条愈伤组织的形成可比对照提前 15 d,生根率可比对照提高 22%^[36]。陈伟对冬青,大叶冬青,大别山冬青 *I. dabieshanensis*, 华中枸骨 *I. centrochinensis*, 枸骨进行不同激素及激素浓度处理发现,各激素处理对插条均有不同程度的促进生根作用,对生根情况的观察发现冬青属植物生根类型和插条内的氧化酶活性可作为扦插生根难易的参考^[37]。王利英在绿冬青 *I. viridis*, 枸骨,浙江冬青 *I. zhejiangensis* 的繁殖技术研究中发现,添加低浓度的外源激素促进扦插生根效果较好,而过高的浓度则起到相反的效果^[38]。黄海燕在华中枸骨的扦插繁殖实验中发现,12 月可进行硬枝扦插,6 月可进行嫩枝扦插,3 月和 9 月不适宜扦插^[39]。田伟莉对奈瑞 (*I. × I. sp.* ‘Nellie R. stevens’), 矮生全缘枸骨 (*I. × I. altaclereniss* ‘Argentea-marginata’) 和中国少女 (*I.* ‘China Girl’) 3 个冬青属品种的种子分别进行清水、冷藏、盐酸和 PEG 6000 预处理,发现不同预处理可有效地降低插条内生根抑制物质,促进生根,但对不同品种的效果有差异^[40-41]。此外,近 10 年来,许多科研人员及生产实践单位都对冬青属不同种、品种的扦插繁殖方法进行了探索,研究成果主要集中在对北美冬青^[42-43], 秤星树 *I. asprella*^[44], 华中枸骨雌雄株^[45], 铁冬青 *I. rotunda*^[46], 大别山冬青^[47], 红果冬青 *I. purpurea*^[48], 苦丁茶冬青^[49], 黄金枸骨 *I. attenuate* ‘Sunny Foster’^[50], 钝齿冬青 ‘完美’ *I. crenata*^[51], 小叶枸骨 *I. dimorphophylla*^[52], 龟甲冬青 *I. crenata* var. *convexa*^[53], 米叶冬青 *I. crenata* ‘Mariesii’^[54] 和冬青 ‘先令’^[55] 等的扦插试验中。

综上所述,科研人员对冬青属植物扦插育苗的研究主要集中在扦插方法、基质、外源激素等因素对插条生根情况及内部生理生化影响方面,而对其生根过程解剖学特征的研究会更有利于我们揭示冬青扦插生根的机理。此外,不定根的发生过程受激素调控,是一个复杂的多基因相互作用过程^[56]。因此,今后对冬青属植物扦插繁殖不定根诱导机制的研究可以在分子水平上开展更深入的研究。

2.2.2 组织培养 植物组织培养是植物快速繁殖的另一种手段。早期国外学者多以经济树种巴拉圭冬青为研究对象。Sansberro 等选取了 2 年生巴拉圭冬青植株的节段、茎尖进行微繁殖,得出结论:以节段为外植体,1/4MS 培养基+3%蔗糖诱导芽的繁殖,在原有培养基中添加琼脂和吡啶-3-丁酸进行根的诱导,最终转入没有生长调节剂的原培养基中扩繁,可成功获得新植株^[57]。随后他又选用 7 种不同的凝胶剂研究琼脂类型与植株再生之间的关系,发现虽然琼脂类型对离体节间的离体培养没有影响,却能显著延长再生芽的增殖期和生根率,对幼胚的萌发与成熟,愈伤组织的形成均有显著的促进作用^[58]; Sansberro 等还研究了不同赤霉素和赤霉素合成抑制剂对巴拉圭冬青离体组织培养的影响,结果表明,双键环 A 赤霉素 GA₃ 和 GA₇ 会抑制茎的伸长,而非双键环 A 赤霉素 GA₁ 和 GA₄ 能够刺激茎的伸长;低浓度赤霉素能够促进茎的伸长而浓度过高则会起到相反的效果^[59]。Marty 以巴拉圭冬青带单芽的节间为外植体进行体外再生研究,发现在含有 0.04 ~ 0.09 M 蔗糖的培养基内,无论加不加 6-BA, 60% ~ 65% 不同年龄阶段外植体都能成功诱导芽的再生,其中,50% 的幼嫩外植体能诱导出根,而成熟外植体仅有 25% 能诱导出根^[60]。Kraemer 等对巴拉圭冬青的合子胚和子叶诱导的愈伤组织细胞采用细胞悬浮的组织培养方式进行诱导,成功获得了完整的植株^[61-62]。对冬青属其他植物的研究上, Majada 等对欧洲冬青 *I. aquifolium* 进行的组织培养中发现木本培养基 WPM 添加 1.0 ~ 3.0 mg·L⁻¹ 的 6-BA 最有利于增殖,可诱导生根的培养基为 WPM+0.5 mg·L⁻¹ 6-BA,生根率可达 80%^[63]。

国内关于冬青属植物的组织培养最早报道在 1975 年,胡秀英对 11 种冬青属植物的幼胚进行组织培养,成

功获得再生植株。近年来，国内对冬青属植物的组织培养也取得了较多的成果，表 1 对近 10 年来的冬青属植物的组培结果进行了归纳。

表 1 冬青属植物组织培养概况
Table 1 Tissue culture of different species of *Ilex*

种名	外植体	最佳培养基	参考文献
金叶日本冬青 <i>I. crenata</i>	当年生嫩枝茎段	诱导培养基 MS + 0.2 mg·L ⁻¹ NAA + 0.9 mg·L ⁻¹ BA 增殖培养基 MS + 1.5 mg·L ⁻¹ BA + 0.5 mg·L ⁻¹ IBA 生根培养基 1/2 MS + 1.0 mg·L ⁻¹ IBA + mg·L ⁻¹ NAA	[64]
日本龟甲冬青	带芽的新梢茎段	嫩茎启动培养基和嫩梢增殖培养基 MS+0.5 mg·L ⁻¹ BA + 2.0 mg·L ⁻¹ KT + 0.1 mg·L ⁻¹ NAA 生根培养基 1/2 MS + 0.05 mg·L ⁻¹ NAA + 0.1 mg·L ⁻¹ IBA	[65]
大叶冬青	当年生嫩枝茎段	诱导培养基 MS + 1.0 mg·L ⁻¹ BA + 0.2 mg·L ⁻¹ NAA 增殖培养基 MS + 1.5 mg·L ⁻¹ BA + 0.5 mg·L ⁻¹ IBA 生根培养基 1/2 MS + 1.0 mg·L ⁻¹ IBA + 0.3 mg·L ⁻¹ NAA	[66]
毛冬青	种子无菌苗上胚轴的丛芽	壮苗培养基 MS + 0.3 mg·L ⁻¹ 6-BA + 0.5 mg·L ⁻¹ NAA 生根培养基为 1/2 MS + 0.2 mg·L ⁻¹ NAA + 0.1 mg·L ⁻¹ IBA	[67]
北美冬青	叶片	愈伤组织启动培养基 WPM+2.0 mg·L ⁻¹ NAA+1.0 mg·L ⁻¹ 6-BA 愈伤组织分化培养基 WPM+2.0 mg·L ⁻¹ 2,4-D+0.5 mg·L ⁻¹ 6-BA 不定芽增殖培养基 WPM +0.2 mg·L ⁻¹ NAA + 1.0 mg·L ⁻¹ 6-BA 生根培养基 WPM + 1.5 mg·L ⁻¹ NAA 或 1.0 mg·L ⁻¹ IBA + 20 g·L ⁻¹ 蔗糖	[68]
北美冬青	半木质化茎段	启动培养基 WPM + 0.50 mg·L ⁻¹ 6-BA + 0.05 mg·L ⁻¹ NAA 继代增殖培养基 WPM + 1.00 mg·L ⁻¹ 6-BA + 0.10 mg·L ⁻¹ NAA + 20 g·L ⁻¹ 蔗糖 生根培养基 1/2 WPM + 0.20 mg·L ⁻¹ IBA + 0.40 mg·L ⁻¹ NAA	[68]
北美冬青	幼嫩茎段	腋芽诱导培养基 B ₅ + 1.0 mg·L ⁻¹ 6-BA + 0.05 mg·L ⁻¹ IBA 增殖培养基 B ₅ + 1.5 mg·L ⁻¹ 6-BA + 0.3 mg·L ⁻¹ IBA 生根培养基 1/2B ₅ +0.3 mg·L ⁻¹ NAA + 0.2 mg·L ⁻¹ IBA	[69]
北美冬青	雌株茎段	腋芽诱导培养基 MS + 0.5 mg·L ⁻¹ 6-BA+ IBA 0.2 mg·L ⁻¹ 丛芽增殖 MS + 1.0 mg·L ⁻¹ CPPU + 0.2 mg·L ⁻¹ NAA	[69]
北美冬青	雄株茎段	腋芽诱导培养基 MS + 0.5 mg·L ⁻¹ 6-BA + 0.5 mg·L ⁻¹ IBA 丛芽增殖培养基 MS + 1.0 mg·L ⁻¹ CPPU + 0.1 mg·L ⁻¹ NAA	[70]
红果冬青	茎段	启动培养基 MS + 1.4 mg·L ⁻¹ BA + 0.2 mg·L ⁻¹ NAA, 继代培养基 1/2MS + 1.4 mg·L ⁻¹ BA + 0.2 mg·L ⁻¹ NAA + 0.2 mg·L ⁻¹ KT 生根培养基 1/2MS + 0.2 mg·L ⁻¹ NAA + 0.2 mg·L ⁻¹ IAA	[71]
海南冬青 <i>I. hainanensis</i>	成熟种子	萌发培养基 MS + 0.5 mg·L ⁻¹ 6-BA + 0.5 mg·L ⁻¹ GA ₃ 丛芽诱导培养基 MS+3.0 mg·L ⁻¹ 6-BA+1.0 mg·L ⁻¹ KT+0.1 mg·L ⁻¹ NAA 继代增殖培养基 MS+2.5mg·L ⁻¹ 6-BA + 0.75 mg·L ⁻¹ KT +0.1 mg·L ⁻¹ NAA 生根培养基为 1/2MS+0.75 mg·L ⁻¹ IBA + 0.5 mg·L ⁻¹ NAA	[72]
秤星树	茎段	腋芽分化培养基 MS + 0.5 mg·L ⁻¹ 6-BA + 0.2 mg·L ⁻¹ GA ₃ + 0.05 NAA mg·L ⁻¹ 丛芽继代增殖培养基 MS + 0.5 mg·L ⁻¹ 6-BA + IBA 0.4 mg·L ⁻¹ 诱导愈伤组织培养基 WPM + 0.1 mg·L ⁻¹ 6-BA + 0.5 mg·L ⁻¹ 2,4-D 愈伤增殖培养基 WPM + 1.0 mg·L ⁻¹ 6-BA + 0.3 mg·L ⁻¹ NAA 愈伤组织再分化不定芽 WPM+ 1.0 mg·L ⁻¹ 6-BA + 0.3 mg·L ⁻¹ NAA 生根培养基 1/2 MS+0.2 mg·L ⁻¹ NAA+1.0 mg·L ⁻¹ IBA+1000 mg·L ⁻¹ AC	[73]
秤星树	叶片	直接分化不定芽 WPM + 3.0 mg·L ⁻¹ 6-BA +0.1 mg·L ⁻¹ NAA 诱导愈伤组织 MS + 0.1 mg·L ⁻¹ 6-BA + 0.1 mg·L ⁻¹ NAA 愈伤增殖 WPM + 1.0 mg·L ⁻¹ 6-BA + 0.3 mg·L ⁻¹ NAA 愈伤组织再分化不定芽 WPM+3.0 mg·L ⁻¹ 6-BA + 0.3mg·L ⁻¹ NAA	[73]
金叶龟甲冬青 <i>I. crenata</i> ‘Golden Gem’	幼嫩茎段	腋芽诱导培养基 MS + ZT 0.5 ~ 1.0 mg·L ⁻¹ + NAA 0.1 mg·L ⁻¹ 增殖培养基 MS + 0.2 mg·L ⁻¹ ZT + 0.2 mg·L ⁻¹ NAA 壮苗培养基 MS + 0.5 mg·L ⁻¹ ZT + 0.2 mg·L ⁻¹ NAA + 30 g·L ⁻¹ 蔗糖 生根培养基 1/2 MS + 0.1 mg·L ⁻¹ IBA + 0.5 mg·L ⁻¹ NAA + 3.0 g·L ⁻¹ AC	[74]
大别山冬青	幼嫩茎段	腋芽诱导培养基 MS + 0.1 mg·L ⁻¹ 6-BA + 0.3 mg·L ⁻¹ NAA 继代培养基 MS + 1.0 mg·L ⁻¹ 6-BA + 0.3 mg·L ⁻¹ IBA 生根培养基 1/2MS + 0.3 mg·L ⁻¹ NAA + 0.2 mg·L ⁻¹ IBA	[75]

对于木本植物组织培养来说, 选择合适的基本培养基对外植体的诱导分化和器官再生具有重要的意义。不同基本培养基在基本营养物质的组成和含量上均有差异, 从表 1 可知, 在冬青属植物的组培中培养基主要采用的是 MS, B₅ 和 WPM 三种。植物生长调节剂在植物的生长发育中起着重要的调节作用, 因此, 在植物培养基中添加不同浓度、不同比例的植物生长调节剂能使外植体诱导分化差异很大, 在冬青属植物中常用的植物生长调节剂有 6-BA, NAA, IBA, GA₃, ABT, AC 等。此外, 光环境调控对冬青属植物组织培养的各个阶段的生长发育也有显著的影响, 红光可以提高试管苗的增殖系数, 延长光周期可促进试管苗在无糖培养基中的生长^[76]。此外, 对外植体的选择也是植物组织培养中关键的一步, 除了常规的茎段、叶片、幼芽、花瓣等植物器官外, 有研究人员以冬青属植物的花粉作为外植体进行无性繁殖研究。如郭娟等采用短梗冬青 *I. buergeri*, 全缘冬青 *I. integra*, 大别山冬青和大叶冬青的花粉为外植体, 以蔗糖、H₃BO₃ 和 CaCl₂ 配制成液体培养基, 筛选出了每种冬青属植物最适宜的搭配浓度^[77]。

3 冬青属植物资源利用研究进展

现有文献报道, 冬青属植物资源的利用价值多体现在其药用保健价值和园林应用上。冬青属植物在欧美国家已经是应用普遍的园林观赏树种, 该属植物多数为常绿树种且树冠优美, 可用于庭院观赏、城市绿化等, 落叶树种种类少, 但园艺品种多, 其果实鲜艳亮丽, 经冬不凋, 观赏价值高, 是年宵花卉市场以及环境美化的新星^[78-80]。植物化学成分分析及其药理价值的研究是我国早期研究的重心^[81], 冬青属药用植物具有清热解毒、化痰止咳以及心脑血管疾病治疗等多种作用。南美洲著名的巴拉圭茶、美洲东南至古巴的 Dahoon (达宏冬青) 以及我国的苦丁茶都是重要的茶饮树种, 具有极高的价值^[7]。此外, 冬青属植物不仅观赏价值和药用价值高, 也可做优良的蜜源植物和优质的木材加工原料, 如铁冬青的枝液可提供造纸用的粘剂, 树皮可做烤胶, 果实可提取色素^[82-83]。

3.1 药用价值研究

冬青属植物的化学成分主要是三萜基三萜皂苷类、黄酮类、香豆素、木脂类、嘌呤类生物碱和酚酸类^[84-85]。刘四君等归纳总结出, 冬青属植物有丰富的化学成分和较好的药理作用, 适宜开发用作药品和保健用品^[85]。冬青属植物作为药用植物在中国南方由来已久, 如扣树的嫩叶可制苦丁茶饮料^[86]。海南冬青 *I. hainanensis* 的叶片干燥后可加工炮制成民间草药, 名为山茶绿^[87]。毛冬青的根是中医常用的著名药材^[88-89]。大别山冬青可用于制作苦丁茶保健饮料, 具有消炎降脂的药用效果。秤星树是中国南方传统的木本药用植物, 在中药学中名为“岗梅”, 是兼做药用、茶饮、赏花三用的冬青属植物^[90]。铁冬青的树皮和根皮干燥后是我国南方地区著名的民间草药, 最早在《岭南采药录》就有记录, 主治跌打损伤、祛风除湿等。

冬青属植物许多种类具有极高的药用价值, 对于冬青属植物的化学成分及药理活性研究一直是冬青属植物研究的热点, 有着一定的研究技术和研究成果。在 1987 以后的 10 年内, 有 80 多种新化合物经相关研究人员从冬青属植物中分离出^[91]。2000 年之后的 5 年中, 研究人员从冬青属植物中分离出 51 种新化合物, 其中, 三萜和皂苷是主要研究的成分^[92]。2008-2012 年, 研究人员在冬青属药用植物体内又分离出 22 个三萜化合物等其他化学物质^[93]。综上所述, 冬青属植物的化学成分主要是三萜基三萜皂苷类、黄酮类、香豆素、木脂类、嘌呤类生物碱^[94]和酚酸类^[95]; 冬青属植物具有抗病原微生物^[96-97]、消炎止痛^[98-99]、抑制肿瘤^[100]、保护心脑血管^[101-102]、调节糖脂代谢^[103-104]等多种功效。

我国有着丰富的冬青属植物种质资源, 我们应在已有研究成果的基础上, 充分利用植物种间的亲缘关系与化学成分间具有相关性这一原则, 扩大品种研究范围和化学成分精细分析, 使冬青属植物的药用价值得到充分体现。

3.2 园林应用研究

冬青属植物多属常绿乔木和灌木, 这对其在园林中的应用非常有利, 能够弥补北方多数地区秋冬季景观单

调萧条的不足^[105]。在园林绿化应用上,常绿的冬青、枸骨、花叶冬青 *I. aquifolium* ‘Aureomarginata’、大叶冬青等在花坛、庭院绿化中使用较多,其次是全缘冬青和铁冬青。近年来,叶色金黄亮丽、株形饱满的黄金枸骨更是受到了人们的追捧,极大地丰富了园林景观效果。徐利平认为冬青属植物在庭院绿化中可选用枸骨、花叶冬青、大叶冬青、龟甲冬青和红果冬青等,广场绿化可用耐寒耐旱的品种如大叶冬青、枸骨^[106]。蔡卓等总结认为冬青属植物可采用孤植、丛植、群植、盆栽和绿篱 5 种植应用形式^[107],其中,孤植可采用冬青、大叶冬青、浙江冬青、铁冬青等,丛植、群植、盆栽、绿篱可采用枸骨、无刺枸骨 *I. cornuta* ‘Burfordii Nana’、龟甲冬青等。在应用方式上造型丰富的无刺枸骨、观赏价值高的冬青、适应性强的铁冬青等可用于公园绿化,耐贫瘠、抗污染的树种可用于道路绿化,其中,冠大而密的冬青可用于居住区绿化,其防火防风、抗污减噪的功能可用于工厂绿化^[108]。杨扬总结认为冬青属植物可在园林景观中以行道树、庭荫树、绿篱的形式出现,其中,可塑性强的冬青属植物还可用作盆景观果、观树形^[109]。楼建华等指出,从景观角度看,开发应用冬青属植物资源,应首先选用叶形、叶色奇特、株型优美的种类,以及秋季可以观果,果实饱满亮丽的品种。如常年叶色金黄、株型饱满的黄金枸骨等,可点缀园林景观、覆盖地表、营造节约型园林景观,以及秋冬果实丰满鲜亮的全缘冬青和铁冬青等,增加园林景观色彩的活跃度、饱满度和趣味性^[110]。

4 研究展望

冬青属植物兼具药用与园林绿化观赏价值。我国是冬青属植物的分布中心之一,也是冬青属植物资源大国,对冬青属植物的大量应用不应仅限于少数几种药用及园艺品种,应加大资源的开发利用,为此需要进行以下措施:首先,应加快对我国冬青属种质资源的调查和创新;同时,积极引进国外优质冬青属植物资源,建立冬青属植物种质资源库;还要在研究的基础上,积极开展该属植物的综合利用,如作为染料、蜜源植物等方面的开发。

具体包括:

(1) 目前,NCBI (National Center for Biotechnology Information) 数据库中已收录冬青属多个种的序列信息,在此基础上,今后应加强对冬青属植物亲缘进化关系的研究,为冬青属资源育种提供基础资料。

(2) 目前,对冬青属植物种子萌发和休眠机理的研究已初有成果,但对具体的发芽抑制剂成分、内源因素调控网络的研究和其他分子机制仍知之甚少,需要进一步研究探讨。

(3) 目前,冬青属植物主要的繁殖方式是通过无性扦插获取苗木,今后应在此基础上,从扦插生根机理方面开展研究,如冬青属植物在不定根诱导过程中的生理生化、解剖结构、代谢组学、分子层面等方面的变化,从而为提高扦插生根率提供理论支撑。此外,尽管冬青属植物离体培养技术已经很成熟,但仍存在田间移植成活率低,工厂化育苗成本高等问题。因此,优化离体培养快繁体系,提高移植成活率需要通过试验不断加以优化。

(4) 我国拥有丰富的冬青属植物资源,但对其商业化开发利用远低于欧美冬青资源贫乏的地区。今后应加快对冬青属资源的调查,积极引种繁育观赏价值高的野生种。同时,加快冬青属植物的杂交育种工作。再者需要加大宣传力度,让更多人认识到冬青属植物资源在园林应用中的巨大潜力及成功应用案例,从而不断推动我国冬青属植物产业的发展。

参考文献:

- [1] MANEN J F, BARRIERA G, LOIZEAU P A, *et al.* The history of extant *Ilex* species (Aquifoliaceae): Evidence of hybridization within a Miocene radiation[J]. *Molec Phylogen Evol*, 2010, 57 (3): 961 – 977.
- [2] TPÁ, NEK J, GALLE F C. Hollies. The Genus *Ilex*[J]. *Biol Plant*, 2002, 45 (3): 408.
- [3] LOIZEAU P A, BARRIERA G, MANEN J F, *et al.* Towards an understanding of the distribution of *Ilex* L. (Aquifoliaceae) on a world-wide scale[C]// *Plant diversity & complexity patterns: local, regional & global dimensions an international symposium held at the royal danish academy of sciences & letters in Copenhagen, Denmark, May, 2005.*
- [4] *Flora of China* [DB/OL]. <http://www.iplant.cn/info/Aquifoliaceae?t=foc>.
- [5] 解军波, 李萍. 冬青属植物化学成分及药理活性研究进展[J]. *中草药*, 2002, 33 (1): 85 – 88.

- [6] 中国树木志编委会. 中国树木志: 第3卷[M]. 北京: 中国林业出版社, 1997: 3532–3602.
- [7] 陈书坤, 俸宇星. 中国植物志: 第45卷第2分册[M]. 北京: 科学出版社, 1999: 1–266.
- [8] 刘国民, 李娟玲, 陈榆, 等. 我国苦丁茶冬青种质资源的形态学研究 I. 茎叶的形态学研究[J]. 贵州科学, 2004 (3): 9–23.
- [9] TECHIO V H, CAGLIARI A, FLOSS P A, *et al.* Morphometry and foliar venation in origins of maté (*Ilex paraguariensis* A. St. Hill.) (Aquifoliaceae)[J]. Acta Sci: Biol Sci. 2009, 31 (4): 433–437.
- [10] 潘学峰, 邵国伟, 刘国民. 苦丁茶冬青不同种质材料的花果形态学观察[J]. 热带生物学报, 2018, 9 (3): 87–94.
- [11] SPEGAZZINI, ETILE D, CASTRO, *et al.* Taxonomic determination of therapeutic argentine species of *Ilex*[J]. Pharmac Biol, 2002, 40 (1): 2–15.
- [12] 李相传, 孙柏年, 林志成, 等. 冬青属植物的叶表皮特征及其分类学意义[J]. 兰州大学学报: 自然科学版, 2010, 46 (4): 13–21, 29.
- [13] LUNA C V, GONZALEZ A M, MROGINSKI L A, *et al.* Anatomical and histological features of *Ilex paraguariensis* leaves under different in vitro shoot culture systems[J]. PCTOC, 2017, 129 (3): 457–467.
- [14] EDWARDS A L, BENNETT B C. Diversity of methylxanthine content in *Ilex cassine* and *Ilex vomitoria*: assessing sources of the North American stimulant cassina[J]. Econ Bot, 2005, 59 (3): 275–285.
- [15] CHOI Y H, SERTIC S, KIM H K, *et al.* Classification of *Ilex* species based on metabolomic fingerprinting using nuclear magnetic resonance and multivariate data analysis[J]. J Agr Food Chem, 2005, 53 (4): 1237–1245.
- [16] 付乾堂, 张桂和, 刘国民, 等. 冬青属苦丁茶不同种质材料的过氧化物酶同工酶分析[J]. 贵州科学, 2004 (4): 67–76.
- [17] 郑道君, 刘国民, 何声进, 等. 苦丁茶冬青不同种质材料的酯酶同工酶分析[J]. 广西植物, 2009, 29 (2): 242–249.
- [18] COZZOLINO D, RESTAINO E, FASSIO A. Discrimination of yerba mate (*Ilex paraguayensis* St. Hil.) samples according to their geographical origin by means of near infrared spectroscopy and multivariate analysis[J]. Sens Instrum Food Qual Saf, 2010, 4 (2): 67–72.
- [19] 庞涛涛, 张绪言. 苦丁茶紫外光谱共有峰率和变异峰率双指标序列分析法[J]. 长江大学学报: 自然科学版, 2012, 9 (1): 35–37, 54.
- [20] MANEN J F. Are both sympatric species *Ilex perado* and *Ilex canariensis* secretly hybridizing? Indication from nuclear markers collected in Tenerife[J]. BMC Evol Biol, 2004, 4 (1): 46.
- [21] 章建红, 高云振, 张斌, 等. 26种冬青属植物遗传多样性分析[J]. 西北植物学报, 2011, 31 (3): 504–510.
- [22] 王伟丽, 何立平, 余敏芬, 等. 12个北美冬青品种的 ISSR 亲缘关系分析[J]. 浙江农林大学学报, 2018, 35 (4): 612–617.
- [23] YAO X, TAN Y H, LIU Y Y, *et al.* Chloroplast genome structure in *Ilex* (Aquifoliaceae)[J]. Sci Rep, 2016, 6 (1): 28559.
- [24] 陈俊愉, 程绪珂. 中国花经 [M]. 上海: 上海文化出版社, 1990: 376–379.
- [25] HU C Y, ROGALSKI F, WARD C. Factors maintaining *Ilex* rudimentary embryos in the quiescent state and the ultrastructural changes during in vitro activation[J]. Bot Gaz, 1979, 140 (3): 272–279.
- [26] TSANG A, CORLETT R. Reproductive biology of the *Ilex* species (Aquifoliaceae) in Hong Kong, China[J]. Can J Bot, 2005, 83 (12): 1645–1654.
- [27] 王宁, 吴军, 张桂菊, 等. 冬青种壳种皮透水性及种皮浸提液的生物鉴定[J]. 河南科学, 2006 (4): 528–531.
- [28] 魏朝阳. 冬青种子休眠机理及解除方法的研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2007.
- [29] 何彦峰. 狭叶冬青种子休眠与萌发的研究[J]. 浙江林业科技, 2008 (3): 63–65.
- [30] 罗万业, 陈新强, 张冬生, 等. 野生毛冬青的驯化繁育研究[J]. 林业与环境科学, 2018, 34 (6): 115–119.
- [31] 王良衍. 小果冬青栽培技术[J]. 林业实用技术, 2004 (12): 15–16.
- [32] 潘温文, 洪震, 练发良. 不同处理对榕叶冬青种子萌发的影响[J]. 种子, 2017, 36 (3): 99–101.
- [33] 王宁. 冬青种子休眠机理的研究[D]. 郑州: 河南农业大学, 2006.
- [34] 周晓峰. 几种冬青属树种种子休眠原因及萌发特性研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2010.
- [35] 王永沛. 皖南山区小果冬青育苗技术[J]. 现代农业科技, 2016 (12): 177–178.
- [36] 章建红, 徐为民, 陆明仙. 无刺枸骨扦插育苗技术研究[J]. 浙江林业科技, 2002 (3): 100–101.
- [37] 陈伟. 冬青属几种植物的扦插繁殖及抗旱性研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2006.
- [38] 王利英. 几种浙江省乡土冬青属植物繁殖技术和生物学生态学特性研究[D]. 杭州: 浙江林学院, 2008.
- [39] 黄海燕. 华中冬青的扦插繁殖及蒸腾耗水特性研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2010.
- [40] 史云光, 王珊, 史清云, 等. 保湿方法对金叶龟甲冬青扦插生根的影响[J]. 江苏林业科技, 2012, 39 (6): 8–10.
- [41] 田伟莉, 李红霞, 张清, 等. 不同预处理对3种冬青品种扦插生根的影响[J]. 福建林业科技, 2017, 44 (3): 99–101, 111.
- [42] 陈慧玲, 张新叶, 陈华超, 等. 北美冬青硬枝扦插技术研究初探[J]. 农学学报, 2015, 5 (9): 100–103.
- [43] 余有祥, 查琳, 徐昱昱, 等. ‘奥斯特’北美冬青嫩枝扦插技术[J]. 林业科技开发, 2015, 29 (1): 27–29.
- [44] 公绪云, 周丽霞, 傅声雷, 等. 不同处理对梅叶冬青插穗生根的影响[J]. 经济林研究, 2017, 35 (3): 85–92.

- [45] 胡曼筠,曾雯,蔡梦颖,等.华中冬青雌雄株扦插繁殖技术研究[J].江西农业大学学报,2017,39(2):327-333.
- [46] 王友生,简丽华,林秀凤.铁冬青扦插育苗技术[J].福建林业科技,2017,44(4):91-94.
- [47] 汪洋,朱艾红,蔡绍平,等.不同生根剂对大别山冬青扦插效果的影响[J].林业调查规划,2017,42(1):88-91.
- [48] 李明,史粉祥,何洁.红果冬青嫩枝扦插繁育试验研究[J].农业开发与装备,2017(4):84.
- [49] 顾文亮,庄辉发,王辉,等.苦丁茶冬青扦插繁育技术研究[J].热带农业科学,2018,38(04):31-35.
- [50] 曾建华.黄金枸骨扦插繁殖研究[J].绿色科技,2018(15):107-108.
- [51] 罗蔓,李爽莲,方璐,等.钝齿冬青‘完美’扦插繁殖[J].中国花卉园艺,2018(18):47-49.
- [52] 方璐,赵常校,金勋磐,等.小叶枸骨扦插繁殖[J].中国花卉园艺,2018(22):48-49.
- [53] 孙萍.龟甲冬青扦插育苗技术[J].乡村科技,2019(9):91-92.
- [54] 葛炎杰,杨露梅,方璐,等.米叶冬青扦插繁殖[J].中国花卉园艺,2019(20):54-56.
- [55] 项美淑,方璐,张光泉,等.冬青‘先令’扦插繁殖[J].中国花卉园艺,2019(14):47-49.
- [56] AHKAMI A H, LISCHIEWSKI S, HAENSCH K-T, *et al.* Molecular physiology of adventitious root formation in *Petunia hybrida* cuttings: involvement of wound response and primary metabolism[J]. New Phytol, 2009, 181(3):613-625.
- [57] SANSBERRO P A, REY H Y, MROGINSKI L M, *et al.* In vitro plant regeneration of *Ilex paraguariensis* (Aquifoliaceae)[J]. In Vitro Cell Devel Biol Plant, 1999, 35(5):401-402.
- [58] PEDRO A S, LUIS A M, RUBÉN B. In vitro morphogenetic responses of *Ilex paraguariensis* nodal segments treated with different gibberellins and rohexadione-Ca[J]. Plant Grow Regul, 2001, 34(2):209-214.
- [59] SANSBERRO P A, REY H Y, LUNA C V, *et al.* Influence of gelling agents on *Ilex paraguariensis* tissue culture[J]. Acta Hor, 2001(560):453-456.
- [60] MARTY C, MORI G, SABINI L, *et al.* Plant regeneration of *Ilex paraguariensis* (Aquifoliaceae) by in vitro culture of nodal segments[J]. Biocell, 2000, 4(1):53-63.
- [61] KRAEMER K H, SCHENKEL E P, VERPOORTE R. Glucosylation of ethanol in *Ilex paraguariensis* cell suspension cultures[J]. Plant Cell Reports, 1999, 18(6):509-513.
- [62] KRAEMER K H, SCHENKEL E P, VERPOORTE R. *Ilex paraguariensis* cell suspension culture characterization and response against ethanol[J]. Plant Cell Tiss Organ Cult, 2002, 68(3):257-263.
- [63] MAJADA J P, RICARDO S T, CASARES R A. Micropropagation of *Ilex aquifolium*[J]. In Vitro Cell Devel Biol. Plant, 2000, 36(6):521-526.
- [64] 朱志国.金叶日本冬青组培增殖技术研究[J].安徽科技学院学报,2011(6):44-48.
- [65] 梁慧敏,夏阳.日本龟甲冬青茎段再生快繁体系的建立[J].江苏农业科学,2011,39(5):65-66.
- [66] 王慧瑜,张晓申,赵海红,等.大叶冬青组培快繁技术研究[J].农业科技通讯,2012(10):70-71.
- [67] 柳跃,潘超美,赖珍珍,等.毛冬青组培苗壮苗生根与炼苗移栽技术研究[J].中国现代中药,2014,16(4):307-311,318.
- [68] 张俊林,余有祥,沈柏春,等.北美冬青‘奥斯特’的组织培养和快速繁殖[J].植物生理学报,2014(10):113-117.
- [69] 王欢,杜凤国,兰河,等.观果树种轮生冬青离体快繁技术[J].东北林业大学学报,2017,45(12):27-31.
- [70] 陈茜,范佳露,王宝腾,等.落叶型冬青雌、雄株茎段的组织培养技术[J].南京林业大学学报:自然科学版,2017(6):184-189.
- [71] 杨灿,陈丽洁,黄小辉,等.红果冬青组培快繁技术研究[J].山西农业大学学报:自然科学版,2014(34):359.
- [72] 姚绍娣,谭文明,蓝祖裁,等.海南冬青组培快繁体系的建立[J].江苏农业科学,2017,45(1):22-26.
- [73] 时群.岗梅组培快繁技术研究[D].南宁:广西大学,2017.
- [74] 丁久玲,郑凯,梁慧敏,等.金叶龟甲冬青组培快繁技术的研究[J].湖北农业科学,2019,58(4):95-99.
- [75] 方宇鹏.大别山冬青组培苗工厂化生产技术[J].上海农业科技,2020(1):96,134.
- [76] 刘文芳.光环境调控对冬青组织培养的影响[D].南京:南京农业大学,2012.
- [77] 郭娟,邱帅,刘华红,等.4种冬青属植物花粉离体培养基筛选和贮藏条件的研究[J].西北林学院学报,2018,33(6):118-126.
- [78] 王新悦.切花:进口花材催生“网红”品种[J].中国花卉园艺,2019(3):23-26.
- [79] 杨玉珍,陈刚,王国霞,张志浩.北美冬青的园林特性及其应用[J].农学学报,2015,5(4):73-76.
- [80] PATRICIA A. Winter berries[J]. Horticulture, 2000, 97(8):56.
- [81] 解军波,李萍.冬青属植物化学成分及药理活性研究进展[J].中草药,2002,33(1):85-88.
- [82] 温美霞,黄焱辉,胡松竹.铁冬青扦插繁殖技术研究[J].安徽农业科学,2010,38(18):9423-9425.
- [83] 林朝楷.观果铁冬青[J].农村百事通,2006(3):31.
- [84] 车彦云,张加余,张雅琼,等.苦丁茶冬青化学成分和药理作用研究进展[J].中南药学,2017,15(1):75-80.

- [85] 刘四君, 程齐来, 李洪亮. 冬青属药用植物研究进展[J]. 湖北农业学, 2009, 48 (10): 2594–2597.
- [86] WÜPPER S, LÜERSEN K, RIMBACH G. Chemical composition, bioactivity and safety aspects of kuding tea from beverage to herbal extract[J]. *Nutrients*, 2020, 12 (9).
- [87] 广西壮族自治区卫生厅. 广西中药材标准 (1990 年版) [M]. 南宁: 广西科学技术出版社, 1992: 137–138.
- [88] 钟海森, 覃骊兰, 杜正彩, 等. 壮药毛冬青的应用概况[J]. 河北中医, 2018, 40 (5): 793–797.
- [89] 唐婷范, 邓起东, 李晓慧, 等. 毛冬青叶中总黄酮提取工艺及其抗氧化性能研究[J]. 食品研究与开发, 2018, 39 (21): 77–82.
- [90] 杜冰雯, 杨鑫瑶, 冯晓, 等. 岗梅的化学成分和药理作用研究进展[J]. 中国中药杂志, 2017, 42 (1): 20–28.
- [91] 谢郁峰, 孙琦. 冬青属植物成分及活性研究的进展[J]. 中药材, 1997 (5): 260–264.
- [92] 王从周, 刘荣, 欧阳明安. 冬青属植物化学成分研究进展 (综述) [J]. 亚热带植物科学, 2006 (3): 61–69.
- [93] 罗秀秀, 郑夏生, 詹若挺, 等. 近 5 年冬青属药用植物化学成分及药理作用研究进展[J]. 广州中医药大学学报, 2013, 30 (6): 931–934, 940.
- [94] 刘瑾, 丁平. 冬青属药用植物资源、化学成分及药理作用研究进展[J]. 广州中医药大学学报, 2008 (3): 277–280.
- [95] 车彦云, 张加余, 张雅琼, 等. 苦丁茶冬青化学成分和药理作用研究进展[J]. 中南药学, 2017, 15 (1): 75–80.
- [96] 郝静, 张美英, 王一飞, 等. 41 种南药提取物抗单纯疱疹病毒 I 型活性的实验研究[J]. 中药材, 2008, 31 (8): 1226.
- [97] 郝静, 张美英, 王一飞, 等. 广西苦丁茶提取物体外抗单纯疱疹病毒 I 型活性的实验研究[J]. 时珍国医国药, 2008, 19 (8): 1806.
- [98] 张悦, 李陆军, 张鹏, 等. 冬青属两种植物的抗炎作用及自由基清除能力研究[J]. 华中科技大学学报: 医学版, 2011, 40 (1): 71.
- [99] 范文昌, 梅全喜, 高玉桥. 12 种广东地产清热解毒药的镇痛作用实验研究[J]. 今日药学, 2010, 20 (2): 12.
- [100] 农朝赞, 李世生, 毛德文, 等. 苦丁茶熊果酸对鼻咽癌细胞增殖的抑制作用研究[J]. 时珍国医国药, 2011, 22 (11): 2687.
- [101] 孟磊, 陈洁, 孙敬和. 毛冬青对慢性心衰大鼠心室重构及心功能的影响[J]. 中药新药与临床药理, 2012, 23 (4): 435.
- [102] 郑关毅, 石旺清, 陈晓东. 毛冬青甲素对大鼠脑缺血再灌注后 bFGF、GAP-43 的表达及神经元再生的影响[J]. 药理学学报, 2011, 46 (9): 1065.
- [103] 周志文, 宋成武, 王松笛, 等. 海南苦丁茶的降血糖作用研究[J]. 时珍国医国药, 2011, 22 (10): 2380.
- [104] 彭晓辉, 卢锟刚, 宋成武. 海南苦丁茶不同组分对高血糖小鼠血糖与血脂的作用研究[J]. 时珍国医国药, 2012, 23 (6): 1376.
- [105] 孙海, 叶喜阳. 园林植物的杰出代表——冬青属植物[J]. 园林, 2016 (3): 70–75.
- [106] 徐利平, 孙曙焰. 冬青属乔灌木在园林中的应用探讨[J]. 绿色科技, 2012 (11): 38–40.
- [107] 蔡卓, 马长乐. 冬青属植物园林应用特征研究[J]. 现代园艺, 2013 (8): 163–164.
- [108] 钱燕萍, 田如男. 冬青属种质资源及其园林应用研究进展[J]. 世界林业研究, 2016, 29 (3): 40–45.
- [109] 杨扬. 冬青树的种植方法及在园林景观中的应用[J]. 农村经济与科技, 2019, 30 (8): 28–29.
- [110] 楼建华, 姜兰芸. 冬青属植物在园林景观中的应用[J]. 园林, 2015 (11): 64–67.