

# 药用植物菘蓝的遗传及远缘杂交研究进展

邵玉娇<sup>1</sup>, 康雷<sup>2</sup>, 李再云<sup>3</sup>

(<sup>1</sup>湖北第二师范学院生命与化学学院, 武汉 430205; <sup>2</sup>湖南农业大学农学院, 长沙 410128; <sup>3</sup>华中农业大学植物科学技术学院, 武汉 430070)

**摘要:** 十字花科菘蓝为我国大宗常用中药材植物, 其叶和根分别是板蓝根和青黛的原料。本文总结了菘蓝的基因组结构、生物活性成分及其生物合成途径、远缘杂交及新材料创建等方面的研究进展。菘蓝( $2n=2x=14$ )的基因组大小为 300 Mb, 为 tPCK 核型, 3 万余蛋白编码基因。高质量的基因组测序解析了菘蓝的主要生物活性成分吲哚生物碱、苯丙烷类、萜类的合成途径及其候选基因。由于染色体消除, 菘蓝(父本)与白菜及甘蓝型油菜的族间有性杂交只产生了具有少数菘蓝遗传成分的非预期杂种。菘蓝与萝卜的体细胞杂种具有双亲染色体, 但自交及回交均未产生后代。菘蓝与白菜的体细胞杂种具有加倍的菘蓝染色体组, 花粉部分可育而雌性不育。菘蓝与甘蓝型油菜的体细胞杂种与甘蓝型油菜连续回交后创建了全套的 7 个甘蓝型油菜-菘蓝附加系, 一些附加系具有比菘蓝更强的广谱抗病毒效果; 体细胞杂交中发生的双亲线粒体基因组重组导致甘蓝型油菜新细胞质雄性不育系的产生, 菘蓝特定染色体上的育性基因导入培育了恢复系。最后讨论了这些附加系对菘蓝遗传研究的价值及开发利用前景。

**关键词:** 菘蓝; 芸薹属; 药用植物; 附加系; 病毒抗性

## Advances in Genetics and Distant Hybridization of Medicinal Plant *Isatis indigotica*

SHAO Yujiao<sup>1</sup>, KANG Lei<sup>2</sup>, LI Zaiyun<sup>3</sup>

(<sup>1</sup>College of Chemistry and Life Science, Hubei University of Education, Wuhan 430205; <sup>2</sup>College of Agronomy, Hunan Agricultural University, Changsha 410128; <sup>3</sup>College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070)

**Abstract:** Chinese woad (*Isatis indigotica* Fort.,  $2n=14$ ; *Radix Isatidis*) is the traditional Chinese medicinal plant widely used in China, and serves as the germplasm resources in crop genetic improvement. This article reviews the progresses in the genomic structure, bioactive compounds and their biosynthesis, as well as distant hybridization with other crop species. The genome size of Chinese woad is about 300 Mb with the tPCK karyotype and 30,000 protein coding genes, and the high quality reference genome reveals the candidate genes and synthesis pathways for main bioactive compounds, indole alkaloids, phenylpropanoids and terpenoids. Through making crosses (male parent) with *Brassica rapa* and *B. napus*, the non-classical hybrids containing few chromosomes and fragments of Chinese woad are produced. The somatic hybrids with radish were found with chromosomes of both parents, while they failed to produce seeds by either selfing or backcrossing. The somatic hybrids with *B. rapa* ssp. *chinensis* (L.) P. Hanelt show its duplicated chromosomes but male fertile. The somatic hybrids with *B. napus* derive the whole set of rapeseed-woad additional lines, after successive backcrossing with *B. napus*. Several lines, if compared to the woad, showed improved resistance against many viruses. The recombinant mitochondria DNA molecule produced during the somatic fusion causes the new cytoplasmic male sterility, and the fertility restoration is realized by the introgression of the gene(s) from one

收稿日期: 2023-03-20 修回日期: 2023-04-05 网络出版日期: 2023-05-18

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20230320002>

第一作者研究方向为油菜远缘杂交与资源创建, E-mail: syjsyj520@126.com

通信作者: 李再云, 研究方向为油菜远缘杂交及细胞遗传学研究, E-mail: lizaiyun@mail.hzau.edu.cn

基金项目: 国家自然科学基金(30571033, 31071451, 31571703)

Foundation project: Natural Science Foundation of China (30571033, 31071451, 31571703)

particular chromosome of woad. Finally, we discuss the future genetic study and their utilization based on their novel additional lines.

**Key words:** *Isatis indigotica*; *Brassica*; medicinal plants; alien additional lines; viral resistance

药用与香料植物与人类的健康及文化密切相关。来自植物的药物在当今的发达与发展中国家都占有一定的比例。全世界有 50000 多种药用植物<sup>[1]</sup>,其生物活性物质为次生代谢产物。可通过植物的遗传操作及离体再生系统改变次生产物的代谢途径,而代谢途径基因的克隆、生物活性物质高通量筛选有效地促进了植物次生代谢产品的生产<sup>[1]</sup>。

菘蓝(*Isatis indigotica* Fort.,  $2n=14$ , 基因组为 II),为十字花科菘蓝族(*Isatideae*)菘蓝属二年生草本植物,其干燥根入药称为板蓝根,干燥叶入药称为大青叶,叶还可提取蓝色染料<sup>[2]</sup>。板蓝根最早记载于《神农本草经》,是中国传统常用清热解毒类的代表性中药。板蓝根具有清热解毒、凉血利咽和抗菌消炎等功效,临床上用于治疗流感、流脑、乙脑、

肺炎、咽肿疔腮、瘟疫等病症。现代药理学研究表明,板蓝根具有抗菌、抗病毒、抗癌、调节免疫及活血化瘀等作用,其中抗流感病毒的药理作用尤为明显。故研究者长期致力于板蓝根抗病毒活性成分的鉴定,发现板蓝根木脂素类、生物碱类、多糖类等是抗流感病毒的主要生物活性成分,并探究其抗流感病毒的药理作用及作用机制<sup>[3-4]</sup>。最近完成的高质量菘蓝基因组测序解析了其生物活性成分的合成途径及其候选基因。华中农业大学在过去 20 年间进行菘蓝与芸薹属作物的远缘杂交,创建出了全套甘蓝型油菜-菘蓝附加系,发现一些附加系具有比菘蓝更强的抗新冠病毒及流感病毒效果,是菘蓝遗传研究、开发利用的重要新材料。本文对菘蓝的基因组结构、与其他植物远缘杂交方面的新进展进行综述(图 1),为今后的研究提供有益参考。

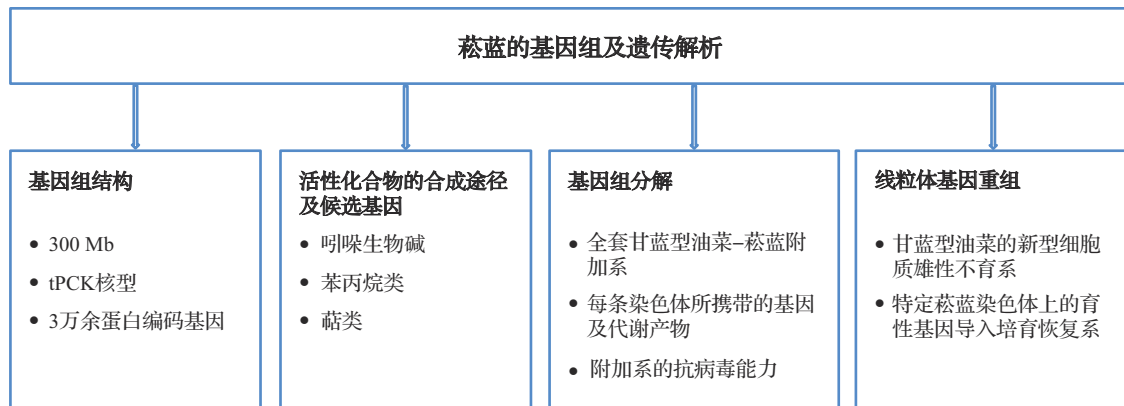


图 1 菘蓝的基因组及遗传研究进展

Fig. 1 Overviews of genome and genetics of Chinese woad

## 1 菘蓝的基因组结构

十字花科植物的系统演化研究表明在族(Tribes)的水平上可划分为三大系谱(Lineages I~III),模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)所在的亚麻荠族(*Camelineae*)属于 Lineage I,而芸薹族(*Brassicaceae*)和菘蓝族(*Isatideae*)同属于 Lineage II<sup>[5-6]</sup>。十字花科植物的染色体组基数为  $x=4\sim 13$ ,但较多物种为  $x=8$ ,这可能是共同的祖先染色体组<sup>[7]</sup>。通过遗传图谱比较分析及比较染色体作图,建立了包含 8 条染色体的十字花科祖先核型(ACK, ancestral crucifer karyotype),由不同物种中保守的 24 个基因组区段

组成(A~X)<sup>[8-9]</sup>。在进化过程中通过这些染色体区段的重排(染色体融合、倒位、易位),衍生出了其他物种中染色体基数减少的核型。如拟南芥经历了两次相互易位、3次染色体融合和至少3次倒位,染色体数减至  $x=5$ 。而菘蓝族等物种的  $x=7$  则通过中间核型 PCK (Proto-Calepineae karyotype,  $x=7$ ) 进化而来<sup>[10]</sup>。PCK 核型与 ACK 共享有 5 条染色体和保守的相关基因组区段,表明 PCK 直接由 ACK 进化而来或由一个共同祖先演化而来;染色体数目从  $x=8$  到  $x=7$  的减少,涉及两条染色体 AK6/8 和 AK5/6/8 的重排,经过 3 次易位和 2 次倒位。在 PCK 的基础上,再经过 AK2 和 AK5/6/8 的染色体

臂的易位,便产生了菘蓝族、大蒜芥族(*Sisymbrieae*)、山嵛菜族(*Eutremeae*)等的核型,此核型被称为 tPCK (translocation proto-Calepineae karyotype)<sup>[9]</sup>。菘蓝的基因组测序表明菘蓝的每一个基因组区段与拟南芥的具有很好的共线性,在顺序及定向上与 tPCK 的一致<sup>[11]</sup>。

四川大学最近进行菘蓝( $2n=2x=14$ )的基因组测序,实现了高质量的染色体级的基因组组装,基因组大小为 293.88 Mb, scaffold N50=36.16 Mb,最长的染色体长度为 38.25 Mb;注释 30323 个高可信度的蛋白编码基因<sup>[11]</sup>。

## 2 菘蓝的活性化合物及遗传调控

综合现有报道,从板蓝根中分离和鉴定的化学成分 200 余种,包括多糖类、生物碱类、苯丙素类、有机酸类及其衍生物、氨基酸类及多肽、含硫化合物芥子苷类、黄酮类、萜醌类、甾体类、三萜类、核苷类等化合物<sup>[3-4]</sup>。活性化合物主要包括吲哚生物碱、苯丙烷类、萜类等 3 种(图 1)。板蓝根的主要生物碱告依春具有抗病毒、抗炎等活性,能通过线粒体抗病毒信号降低对流感病毒的易感性。靛玉红为双吲哚类,具有抗炎症和抗癌活性。3-吲哚甲醛具有一定的抗菌、抗炎和抗肿瘤的生物学活性,此外,3-吲哚甲醛还是一种重要的医药和有机中间体,可用于合成许多具有生理和药理活性的化合物,例如吲哚乙酸。色氨酸是一种吲哚喹啉类生物碱,具有抗肿瘤、抗菌、抗炎症等药用价值。另一种生物碱 Isaindigotone 的衍生物具有抑制淀粉样蛋白聚集的活性。

根据菘蓝基因组序列的同源搜索和功能注释,鉴定出菘蓝中 3 种主要活性化合物生物合成的候选基因<sup>[11]</sup>。菘蓝中主要的萜类是甾醇类,多为  $\beta$ -谷甾醇( $\beta$ -sitosterol)与胡萝卜苷(Daucosterol), $\beta$ -谷甾醇在治疗肺炎中起主要作用<sup>[12]</sup>,胡萝卜苷能抑制癌细胞增生。在测序的基因组中共鉴定出与萜类、甾醇类合成相关的 59 个基因、编码的 31 个酶。根据这些基因的功能注释, $\beta$ -谷甾醇的生物合成途径接近完整,通过糖基转移酶由  $\beta$ -谷甾醇合成胡萝卜苷。苯丙烷类包括木脂素和黄酮类,在抗炎反应、抗氧化活性及延缓乳腺肿瘤生长中起关键作用。注释到 66 个基因涉及木脂素和黄酮类的生物合成,推测的途径主要包括异牡荆素(Isovitexin)与落叶松脂醇(Lariciresinol)的合成,而它们的配糖体或苷类由

糖基转移酶进一步合成。根据 KEGG 图及以前提出的途径<sup>[13-14]</sup>,鉴定出吲哚生物碱合成的 32 个基因,编码 11 种酶。由于缺少下游的途径,有待鉴定菘蓝中吲哚生物碱合成的其他基因。特别指出的是,这 3 类主要活性成分合成有关的许多基因的拷贝数由串联重复而增加,如香叶基二磷酸合成酶(Geranylgeranyl diphosphate synthase)、肉桂酸 4-羟化酶(Cinnamate 4-hydroxylase)、4-香豆酸-辅酶 A 连接酶(4-coumarate-CoA ligase)、吲哚-3-丙酮酸单加氧酶(Indole-3-pyruvate monooxygenase),可能由此驱动这些活性物质的产生,解释菘蓝较好的抗菌与抗病毒活性。

## 3 菘蓝与芸薹属物种的族间有性杂交

通过菘蓝与芸薹属作物的族间杂交,以期改良作物的抗耐性、培育具有药用功能的作物,也对菘蓝进行遗传改良。以菘蓝为父本与小白菜(*Brassica rapa* ssp. *chinensis* (L.) P. Hanelt,  $2n=20$ , 基因组为 AA) 及白菜型油菜(*B. rapa* L.,  $2n=20$ , AA) 为母本进行族间杂交<sup>[15]</sup>,所获得的杂种在形态上偏向母本,表现父本的部分特征;染色体数目与母本相同或相近,只包含菘蓝的少数染色体及 DNA 片段。表明杂交后发生了菘蓝染色体的大部分消除,只能获得附加有菘蓝个别染色体的附加系或渗入有菘蓝染色体片段的渗入系<sup>[16]</sup>。

以菘蓝为父本与异源四倍体甘蓝型油菜(*B. napus* L.,  $2n=38$ , AACC, A 基因组来自白菜型油菜、C 基因组来自甘蓝)为母本进行族间杂交,所产生的杂种没有预期染色体数及组成( $2n=19+7=26$ , ACI),而是保留了甘蓝型油菜的部分染色体、具有菘蓝个别染色体及 DNA 片段、细胞内染色体数变化的杂种( $2n=25\sim30$ )<sup>[17]</sup>。用菘蓝的花粉给这些杂种授粉回交两次后,获得了白菜型油菜类型的植株,即从甘蓝型油菜中剥离出了祖先白菜型油菜,这也表明这些杂种保留了全部的来自白菜型油菜的 A 基因组的染色体,丢失了部分来自甘蓝的 C 基因组的染色体。该杂交过程显示,通过亲缘关系较远的物种与甘蓝型油菜杂交,可诱导 C 基因组染色体的逐步消除,进而剥离来自祖先白菜型油菜的 A 基因组,重建甘蓝型油菜的祖先种白菜型油菜,为甘蓝型油菜的进化研究提供独特的材料<sup>[17-18]</sup>。

## 4 菘蓝与其他物种的族间体细胞杂交

### 4.1 菘蓝与萝卜的体细胞杂种

通过菘蓝与萝卜(*Raphanus sativus* L.,  $2n=18$ , RR)叶肉原生质体的对称融合,获得了一株在田间正常生长并开花的杂种植株,该植株具有双亲之和的染色体数( $2n=14+18=32$ , IIRR),形态上为双亲中间型,但花粉完全败育,自交及回交均未获得后代<sup>[19]</sup>。

### 4.2 菘蓝与白菜的体细胞杂种

通过菘蓝与小白菜品种矮脚黄叶肉原生质体的对称融合,获得了在田间成活并开花的杂种植株,研究发现它们的染色体数为 $2n=48$ ,染色体组成为AAIII,即具有加倍的菘蓝染色体组,可能由两个菘蓝细胞与一个白菜细胞融合或菘蓝染色体加倍所致<sup>[19]</sup>。杂种的整体形态为中间型,表现出菘蓝的深蓝色叶色、褐色花药、花香、扁平短角果等性状<sup>[19, 20]</sup>。杂种自交不实,但白菜和甘蓝型油菜授粉后获得了后代,与甘蓝型油菜的后代具有AACII的染色体组成,表明杂种产生了有活力的整倍体雄配子(AII)<sup>[19]</sup>。

### 4.3 菘蓝与甘蓝型油菜的体细胞杂交

**4.3.1 全套甘蓝型油菜-菘蓝附加系的创建** 通过菘蓝与甘蓝型油菜叶肉原生质体的对称与非对称融合,获得具有预期染色体数( $2n=52$ , AACCI)与非预期染色体数( $2n=48\sim 62$ )的杂种植株<sup>[21]</sup>。杂种

表现出菘蓝的深蓝色叶色、褐色花药、花香等性状。杂种的雄蕊发育不完全,绝大多数的花只含有3~5枚雄蕊,雄蕊空瘪不含花粉;雌性部分可育,用甘蓝型油菜大量授粉后产生了少量胚与种子,回交一代(BC<sub>1</sub>)植株的体细胞染色体数目为 $2n=45$ (AACCI),含有38条甘蓝型油菜和7条菘蓝染色体。在BC<sub>3</sub>、BC<sub>4</sub>回交后代中,结合形态性状、5s rDNA和45s rDNA位点及菘蓝染色体特异的SSR标记,鉴定出7个不同的甘蓝型油菜-菘蓝单体附加系(MAALs, monosomic alien additional lines),编号为Ma~Mg<sup>[22]</sup>。Mc的花具有菘蓝的花香味,Md的茎顶部叶似菘蓝的宽条形、全缘、无柄叶,Me表现菘蓝的褐色花药特性,Mf和Mg附加的染色体分别携带5s rDNA位点和45s rDNA位点(表1)。除Me雄蕊发育正常外,其余6个MAALs均因雄蕊同源转变为心皮而表现雄性不育,但雌蕊发育正常。线粒体基因PCR扩增表明,所有MAALs和体细胞杂种的线粒体遗传组成相同,为双亲mtDNA的重组体,大部分成分来自菘蓝,在体细胞融合后发生了双亲mtDNA的重组。因此Me附加的菘蓝染色体上携带有雄性不育的恢复基因。杂种及所有附加系的叶绿体DNA组成与甘蓝型油菜的相同。通过特定的育种途径,将所有附加系的细胞质替换成甘蓝型油菜供体亲本的正常细胞质,使附加系可自交结实(图1),并创建相应的7个二体附加系(DAALs, disomic alien additional lines),编号为Da~Dg(表1)。

表1 甘蓝型油菜-菘蓝附加系表现的菘蓝形态、细胞学、抗病毒特性

Table 1 The phenotype, cytological markers and antiviral effect specific to each alien line between *B. napus* and *I. indigotica*

附加系 Alien additions	性状 Traits
Ma, Da, Mb, Db	
Mc, Dc	花香味
Md, Dd	宽条形、全缘、无柄的茎顶部叶; 抗H1N1
Me, De	褐色花药, 雄性不育的恢复基因; 抗多种病毒
Mf, Df	宽条形、全缘、无柄的茎顶部叶; 5s rDNA位点; 抗多种病毒
Mg, Dg	45s rDNA位点; 比菘蓝更强的多种病毒抗性

Ma~Mg为单体附加系, Da~Dg为二体附加系

Ma-Mg are the monosomic additions, Da-Dg are the disomic additions

华中农业大学李再云课题组与中国中医科学院中药资源中心黄璐琦实验室合作,利用已鉴定出的5个带不育胞质的单体附加系Mb、Mc、Md、Me、Mf和二体附加系Dd,进行代谢组学分析和体外抗

流感病毒活性评价,发现二体附加系Dd对流感病毒H1N1表现一定的抑制作用,以二体附加系Dd申请北京市非审定农作物品种鉴定,命名为蓝菜1号(京品鉴菜2014032)。

在湖北省技术创新专项重大项目《药用油菜培育与利用》(2018-2020)的资助下,对全套甘蓝型油菜-菘蓝附加系的抗病毒效果进行了研究。结果显示在细胞感染模型及小鼠试验中,Mg对流感病毒H5N6和新冠病毒均表现出比菘蓝更强的抗性;Me在细胞和动物水平具有显著的抗流感病毒效果,对人流感PR8、猪流感和禽流感H5N6具有显著的抗性效果(表1)。这两个附加系不但具有较强的抗病毒能力,还能促进细胞生长、提高细胞活性、抑制细胞凋亡,减弱流感病毒所引起的炎症反应。相关研究发现已获批国家发明专利:甘蓝型油菜-菘蓝E单体附加系在抑制流感病毒中的应用(ZL202110478900.7);甘蓝型油菜-菘蓝G单体附加系在抑制新型冠状病毒SARS-Cov-2中的应用(ZL202110478468.1)。

**4.3.2 甘蓝型油菜新型细胞质雄性不育系及恢复系的创建** 以菘蓝与甘蓝型油菜的体细胞杂种为母本与甘蓝型油菜亲本连续回交,获得雄蕊同源转变为心皮的甘蓝型油菜细胞质雄性不育系,命名为菘油不育系(*inap* CMS),因其线粒体DNA组成为前述的主要来自菘蓝的双亲的重组体<sup>[23-24]</sup>(图1)。菘油不育系的候选不育基因为*orf291*,可能通过线粒体反向调控影响了花粉发育相关基因的表达,ORF291可能与花蕾中特定时期特异蛋白进行互作,导致花药异常细胞程序性死亡,从而导致雄性不育<sup>[25]</sup>。

附加系Me附加的菘蓝染色体携带有菘油CMS的恢复基因,在其自交后代中筛选 $2n=38$ 、雄蕊发育较好、花粉育性高的植株自交、小孢子培养纯化,培育出一个雄蕊发育正常、自交结实良好的恢复系(恢39);其减数分裂行为正常,没有菘蓝的整条染色体及大的染色体片段,经AFLP检测发现有菘蓝DNA片段渗入<sup>[26]</sup>。恢39的花粉是褐色,较菘蓝及附加系Me的浅;恢39与不育系的杂种也表现较浅的褐色花粉性状。这一结果表明,菘蓝的褐色花粉性状与决定花药发育的基因紧密连锁,一起渗入及整合至油菜染色体上。遗传分析显示,恢39的恢复基因为单显性基因。与甘蓝型油菜供体相比,恢39种子的硫甙含量有一定的增加,揭示菘蓝的这条染色体片段除携带有雄蕊发育相关的基因,还有决定或影响硫甙合成的基因,与萝卜中的情形类似。不同的是,甘蓝型油菜和恢39均没有产生菘蓝主要的硫甙成分丙烯基脱硫硫代葡萄糖苷(占70%),其余两种次要的硫甙(2-羟基-3-丁烯基、3-丁烯基)含量在恢复系中增加,表明渗入的菘蓝染色体片段只携

带有合成或调控次要硫甙的基因<sup>[26]</sup>。

恢复系的成功选育使甘蓝型油菜菘油不育系可用于油菜杂交种的生产。相关成果《甘蓝型油菜“菘油”细胞质雄性不育系及恢复系的创建》于2017年3月19日通过中国作物学会油料作物专业委员会的成果鉴定。

## 5 展望

菘蓝具有数目多、种类多的生物活性物质<sup>[3-4]</sup>,较难进行遗传解析及合成途径研究。全套甘蓝型油菜-菘蓝附加系的创建,将菘蓝的每一条染色体分别附加到甘蓝型油菜基因组上,分解菘蓝的染色体组、每条染色体所携带的基因、基因所决定的代谢产物,简化菘蓝的遗传研究及活性物质鉴定,为菘蓝的多方面研究提供了独特的材料与可能。已发现4个附加系具有与菘蓝相当或更强的抗病毒能力,抗性产生的活性物质是否相同有待研究。更强抗性形成的遗传机制为今后研究的重要课题:是特定菘蓝染色体携带的合成抗病毒功能成分的基因在油菜中表达增强,导致活性物质的含量提高?还是附加菘蓝染色体后在油菜中产生了新的活性物质,小分子生物碱的作用得到了改善和提高?

具有广谱抗病毒功效的甘蓝型油菜-菘蓝附加系可直接作为保健型蔬菜使用。以附加系Mg(命名为菘油1号)为父本组配选育出的菘油2号的菜薹营养丰富,富含钙、锌、维生素C等多种有益人体健康的活性功能成分,口感好<sup>[27]</sup>。抗病毒附加系还可作为动物饲料及饲料添加剂使用,以解决饲料短缺问题,还可以增强牲畜的免疫力、应激力,起到防病和治病效果,降低养殖户和企业的养殖成本和养殖风险。附加系的生物量比菘蓝高很多,且适应性广,栽培简单,也可作为制药原料及提取活性物质的原料使用。研究表明菘蓝中的生物碱吲哚-3-乙腈具有较强的抗病毒能力<sup>[28]</sup>,并获批国家发明专利(吲哚-3-乙腈在制备治疗或者预防流感病毒感染药物中的应用,ZL202011237289.0)。产生香花的附加系可用于提取香料,其花比菘蓝的大很多;本课题组将该附加系与红色、紫色花的甘蓝型油菜杂交,获得了多种颜色的花瓣、花散发出香味的油菜新材料,为旅游提供资源<sup>[29]</sup>。

总之,通过药用植物菘蓝与芸薹属作物的远缘杂交,创建出具有重要研究及利用价值的新材料,对人类健康及动物健康养殖均有重要价值。

## 参考文献

- [1] Go'mez-Galera S, Pelacho A M, Gene' A, Capell T, Christou P. The genetic manipulation of medicinal and aromatic plants. *Plant Cell Reports*, 2007, 26: 1689-1715
- [2] 周太炎. 中国植物志. 北京: 科学出版社, 1987, 33: 61-66  
Zhou T Y. *Flora of China*. Beijing: Science Press, 1987, 33: 61-66
- [3] 邓九零, 陶玉龙, 何玉琼, 陈万生. 板蓝根抗流感病毒活性成分及其作用机制研究进展. *中国中药杂志*, 2021, 46(8): 2029-2036  
Deng J L, Tao Y L, He Y Q, Chen W S. Research progress on active components and mechanism of *Isatidis Radix* for influenza virus. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2021, 46(8): 2029-2036
- [4] 杨建昕, 李峰, 李娜, 刘雯, 张美玲, 张天锡. 板蓝根抗病毒活性成分研究进展. *辽宁中医药大学学报*, 2016, 18(7): 141-143  
Yang J X, Li F, Li N, Liu W, Zhang M L, Zhang T X. Research progress of antiviral active ingredients of *Isatidis Radix*. *Journal of Liaoning University of Traditional Chinese Medicine*, 2016, 18(7): 141-143
- [5] Al-Shehbaz I A. A generic and tribal synopsis of the *Brassicaceae* (*Cruciferae*). *Taxon*, 2012, 61: 931-954
- [6] Beilstein M A, Al-Shehbaz I A, Kellogg E A. *Brassicaceae* phylogeny and trichome evolution. *American Journal of Botany*, 2006, 93: 607-619
- [7] Warwick S I, Al-Shehbaz I A. *Brassicaceae*: Chromosome number index and database on CD-Rom. *Plant Systematic Evolution*, 2006, 259: 237-248
- [8] Schranz M E, Lysak M A, Mitchell-Olds T. The ABC's of comparative genomics in the *Brassicaceae*: Building blocks of crucifer genomes. *Trends in Plant Science*, 2006, 11: 535-542
- [9] Lysak M A, Koch M A. Phylogeny, genome, and karyotype evolution of Crucifers (*Brassicaceae*) // Schmidt R, Bancroft I. *Genetics and genomics of the Brassicaceae*. Berlin: Springer-Verlag, 2011: 1-32
- [10] Mandáková T, Lysak M. Chromosomal phylogeny and karyotype evolution in  $x=7$  crucifer species (*Brassicaceae*). *The Plant Cell*, 2008, 20: 2559-2570
- [11] Kang M H, Wu H L, Yang Q, Huang L, Hu Q J, Ma T, Li Z Y, Liu J Q. A chromosome-scale genome assembly of *Isatis indigotica*, an important medicinal plant used in traditional Chinese medicine. *Horticultural Research*, 2020, 7: 18
- [12] Yuk J E, Woo J S, Yun C Y, Lee J S, Kim J H, Song G Y, Yang E J, Hur I K, Kim I S. Effects of lactose- $\beta$ -sitosterol and  $\beta$ -sitosterol on ovalbumin-induced lung inflammation in actively sensitized mice. *International Immunopharmacology*, 2007, 7: 1517-1527
- [13] Chen J, Dong X, Li Q, Zhou X, Gao S H, Chen R B, Sun L N, Zhang L, Chen W S. Biosynthesis of the active compounds of *Isatis indigotica* based on transcriptome sequencing and metabolites profiling. *BMC Genomics*, 2018, 14: 857
- [14] Hsu T M, Welner D H, Russ Z N, Cervantes B, Prathuri R L, Adams P D, Dueber J E. Employing a biochemical protecting group for a sustainable indigo dyeing strategy. *Nature Chemical Biology*, 2018, 14: 256
- [15] Tu Y, Sun J, Ge X, Li Z Y. Chromosome elimination, addition and introgression in intertribal partial hybrids between *Brassica rapa* and *Isatis indigotica*. *Annals of Botany*, 2009, 103: 1039-1048
- [16] 李再云. 芸薹属作物的渗入杂交与种质资源创新. *植物遗传资源学报*, 2020, 21(1): 20-25  
Li Z Y. Introgressive hybridization and germplasm innovation in *Brassica* crops. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2020, 21(1): 20-25
- [17] Tu Y Q, Sun J, Liu Y, Ge X H, Zhao Z G, Yao X C, Li Z Y. Production and genetic analysis of partial hybrids from intertribal sexual crosses between *Brassica napus* and *Isatis indigotica* and progenies. *Genome*, 2010, 53: 146-156
- [18] Zhu B, Tu Y Q, Zeng P, Ge X H, Li Z Y. Extraction of the constituent subgenomes of the natural allopolyploid rapeseed (*Brassica napus* L.). *Genetics*, 2016, 204: 1015-1027
- [19] Tu Y Q, Sun J, Liu Y, Ge X H, Zhao Z G, Yao X C, Li Z Y. Production and characterization of intertribal somatic hybrids of *Raphanus sativus* and *Brassica rapa* with dye and medicinal plant *Isatis indigotica*. *Plant Cell Reports*, 2008, 27: 873-883
- [20] 邵玉娇, 曾攀, 李再云. 芸薹属种间和属间杂种和异源多倍体的偏亲表型及遗传机制. *植物遗传资源学报*, 2021, 22(6): 1474-1482  
Shao Y J, Zeng P, Li Z Y. Phenotypic bias and genetic mechanisms in interspecific/ intergeneric hybrids and allopolyploids of *Brassica*. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2021, 22(6): 1474-1482
- [21] Du X Z, Ge X H, Yao X C, Zhao Z G, Li Z Y. Production and cytogenetic characterization of intertribal somatic hybrids between *Brassica napus* and *Isatis indigotica*. *Plant Cell Reports*, 2009, 28: 1105-1113
- [22] Kang L, Du X Z, Zhou Y Y, Zhu B, Ge X H, Li Z Y. Development of a complete set of monosomic alien addition lines between *Brassica napus* and *Isatis indigotica* (Chinese woad). *Plant Cell Reports*, 2014, 33: 1355-1364
- [23] 康雷, 李鹏飞, 王爱凡, 李再云. 利用菘蓝创建抗病毒油菜及新的雄性不育/恢复系统. *中国油料作物学报*, 2018, 40(5): 674-678  
Kang L, Li P F, Wang A F, Li Z Y. Utilization of Chinese woad to develop antiviral rapeseed and novel cytoplasmic male sterility/fertility restoration system. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2018, 40(5): 674-678
- [24] Kang L, Li P F, Wang A F, Ge X H, Li Z Y. A Novel cytoplasmic male sterility in *Brassica napus* (*inap* CMS) with carpelloid stamens via protoplast fusion with Chinese woad. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 529
- [25] Wang A F, Kang L, Yang G S, Li Z Y. Transcriptomic and iTRAQ-based quantitative proteomic analyses of *inap* CMS in

- Brassica napus* L.. Plants, 2022, 11: 2460
- [26] Li P F, Kang L, Wang A F, Cui C, Jiang L C, Guo S Z, Ge X H, Li Z Y. Development of a fertility restorer for *inap* CMS (*Isatis indigotica*) *Brassica napus* through genetic introgression of one alien addition. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 257
- [27] 崔成, 李浩杰, 张锦芳, 郑本川, 柴靓, 蒋俊, 张卡, 覃海燕, 李再云, 蒋梁材. 菘油 2 号选育及油蔬两用价值初探. 中国油料作物学报, 2022, 45(5): 973-980
- Cui C, Li H J, Zhang J F, Zheng B C, Chai L, Jiang J, Zhang K, Qin H Y, Li Z Y, Jiang L C. Preliminary study on Songyou 2 for oilseeds and cruciferous vegetable. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2022, 44(5): 973-980
- [28] Zhao X, Zhao L, Zhao Y, Huang K, Gong W, Yang Y, Zhao L, Xia X, Li Z Y, Sheng F, Du X Z, Jin M L. 3-Indoleacetonitrile is highly effective in treating influenza A virus infection in vitro and in vivo. Viruses, 2021, 13: 1433
- [29] 朱德志. 多花香花甘蓝型油菜的构建与利用. 武汉: 华中农业大学, 2022
- Zhu D Z. Production and utilization of *Brassica napus* lines with multicolor and aromatic flowers. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2022

## 《植物遗传资源学报》2024 年征订启事

《植物遗传资源学报》是中国农业科学院作物科学研究所和中国农学会主办的学术期刊, 中国科技核心期刊、全国中文核心期刊、中国科学引文数据库(CSCD)核心期刊, 被国内外多家数据库收录, 被 CA 化学文摘(美)、JST 日本科学技术振兴机构数据库(日)、CABI 收录, 荣获 2015 年度中国自然资源学会高影响力十佳期刊, 2017、2020 年连续入选中国精品科技期刊, 入选《世界期刊影响力指数(WJCI)报告》。据《中国学术期刊影响因子年报(自然科学与工程技术·2022 版)》统计, 《植物遗传资源学报》2022 年复合影响因子为 2.914, 期刊综合影响因子 2.177。

报道内容为有关植物遗传资源基础理论研究、应用研究方面的研究成果、创新性学术论文和高水平综述或评论。如种质资源的考察、收集、保存、评价、利用、创新, 信息学、管理学等; 起源、演化、分类等系统学; 基因发掘、鉴定、克隆、基因文库建立、遗传多样性研究等。

双月刊, 大 16 开本, 320 页, 彩色铜版纸印刷。定价 68 元, 全年 408 元。各地邮局发行。邮发代号: 82-643。国内统一连续出版物号 CN11-4996/S, 国际标准连续出版物号 ISSN1672-1810。本刊编辑部常年办理订阅手续, 如需邮挂每期另加 3 元。

地址: 北京市中关村南大街 12 号《植物遗传资源学报》编辑部

邮编: 100081 电话: 010-82105794 010-82105795

网址: <https://www.zwyczy.cn>

E-mail: [zwyczyxb2003@163.com](mailto:zwyczyxb2003@163.com)

微信 ID: 植物遗传资源学报

[zwyczyxb2003@sina.com](mailto:zwyczyxb2003@sina.com)

作者 QQ1 群: 372958204

作者 QQ2 群: 1107885410