

黄芩质量形成影响因素的研究进展

韩志超^{1,2}, 梁运江², 赛春梅^{1*}

1. 济宁医学院药学院, 山东 日照 276826

2. 延边大学农学院, 吉林 延吉 133002

摘要: 黄芩 *Scutellariae Radix* 是我国常用的大宗中药材, 在建设健康中国、维护世界公共卫生安全方面具有重要作用。种质及生态环境对黄芩次生代谢产物的合成与积累具有显著影响。通过对关于黄芩质量形成与种质、气候及土壤因子的相关性的研究进行综述, 并在此基础上提出, 在中医药理论的指导下, 充分理解黄芩栽培的特殊性, 并重视多学科交叉、分子生物学、土壤酶、内生微生物、微生物组学及多组学等研究, 是未来黄芩质量形成影响因素的研究重点, 为指导黄芩栽培提供参考。

关键词: 黄芩; 质量形成; 黄芩苷; 黄芩素; 汉黄芩苷; 汉黄芩素; 种质; 生态环境

中图分类号: R283 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2024)01-0320-12

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2024.01.032

Research progress on influencing factors of quality formation of *Scutellariae Radix*

HAN Zhichao^{1,2}, LIANG Yunjiang², SAI Chunmei¹

1. College of Pharmacy, Jining Medical University, Rizhao 276826, China

2. College of Agriculture, Yanbian University, Yanji 133002, China

Abstract: Huangqin (*Scutellariae Radix*), a frequently used and mass traditional Chinese medicine, plays an important role in building healthy China and maintaining global public health security. The germplasm and ecological environment make a difference to the synthesis and accumulation of secondary metabolites of *Scutellariae Radix*. This paper reviewed the correlations between quality formation of *Scutellariae Radix* and germplasm, climatic and soil factors. It was then proposed that under the guidance of the traditional Chinese medicine theory, fully understanding the particularity of the cultivation of *Scutellariae Radix*, and paying attention to the multidisciplinary and interdisciplinary, molecular pharmacognosics, soil enzymes, endophytic microorganisms, microbiomics and multi-omics studies should be the future research focus of influencing factors on the quality formation of *Scutellariae Radix* on this basis. This paper provided a meaningful reference for the cultivation of *Scutellariae Radix*.

Key words: *Scutellariae Radix*; quality formation; baicalin; baicalein; wogonoside; wogonin; germplasm; ecological environment

黄芩为唇形科植物黄芩 *Scutellaria baicalensis* Georgi 的干燥根, 具有清热燥湿、泻火解毒、止血、安胎的功效。黄芩苷、汉黄芩苷、黄芩素、汉黄芩素等成分是黄芩的主要药效物质基础^[1]。黄芩是我国常用的大宗药材, 多地均大量栽培, 山西、河北、内蒙古和山东等是黄芩的道地产区^[2]。然而由于黄芩的栽培管理技术不合理, 种质资源混杂、退化严重, 导致黄芩药材的质量差异较大^[3]。种质及生态环境对黄芩的质量形成具有显著影响, 研究种质及生态环境与黄芩质量形成的相关性, 对指导黄芩栽

培具有重要意义。

道地药材是指经过中医临床长期应用优选, 产在特定地域, 与其他地区所产同种中药材相比, 品质和疗效更好, 且质量稳定, 具有较高知名度的中药材, 其最基本的内涵为中药材质量优良^[4]。道地性是中药材特有的、客观存在的性质, 《神农本草经》: “土地所出, 并各有法”, 《本草经集注》: “案诸药所生, 皆的有境界”, 《新修本草》: “离其本土, 则质同而效异”, 均对中药材的道地性做了阐述, 已有大量研究证实了不同产地的同种中药材的药效物

收稿日期: 2023-08-30

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (31800282); 山东省自然科学基金面上项目 (ZR2023MC009)

作者简介: 韩志超 (1998—), 男, 硕士研究生, 研究方向为农业资源与环境。E-mail: Han_Zhi_Chao@163.com

*通信作者: 赛春梅 (1980—), 女, 博士, 副教授, 从事中药资源开发与利用研究。E-mail: saichunmei1980@163.com

质基础存在较大差异^[5-7]。生态环境主导型、生物物种主导型、生产技术主导型、人文传统主导型、多因子关联决定型是道地药材形成的 5 种基本模式。其中,生态环境和生物物种主导型是药材道地性形成的主要模式,生态环境和遗传基因是影响并控制中药原植物次生代谢的主要因素。

药材中起防治疾病作用的药效物质基础大部分为次生代谢产物^[8]。植物体内的物质代谢过程可分为初生和次生代谢。初生代谢又称一次代谢,初生代谢产物(如糖类、脂类、蛋白质和核酸等)是植物维持正常生存所必需的物质。次生代谢也称二次代谢,是指一些初生代谢产物在一定条件下,进一步经历不同的代谢过程,生成生物碱类、苯丙素类、黄酮类、萜类和皂苷等的过程。虽然植物次生代谢在维持生命活动中不起主要作用,但大多数次生代谢产物具有特殊、显著的生理活性。本文主要对近年来黄芩质量形成与种质、气候及土壤因子的相关性方面的研究进展进行综述,并在此基础上对未来黄芩质量形成影响因素的研究重点提出几点思考,为指导黄芩栽培,进一步建立科学的栽培模型提供参考。

1 种质对黄芩质量形成的影响

1.1 种质影响中药品质的理论基础

“种质”一词由德国学者魏斯曼提出^[9],是指决定生物性状遗传(种性)性,并将其遗传信息从亲代传递给后代的遗传物质,也称基因,往往存在于特定的品种中。种质是调控药用植物次生代谢、决定中药质量的根本原因。

诱导子调控基因的选择性表达是植物次生代谢产物合成与积累的重要途径。诱导子是指能诱导植物防卫反应的因子,当植物受到某种因子刺激时,会合成具有抵抗该因子活性的次生代谢产物,即为诱导子。在植物诱导过程中,诱导子通过调节关键酶基因及转录因子表达,实现次生代谢产物的合成与积累。目前,关于诱导子的作用机制并不明确,普遍认为包括信号识别、信号转导及基因表达 3 个主要环节:(1)细胞膜上的特异性受体识别并结合诱导子;(2)细胞膜的通透性和流动性增强,离子跨膜运输方式发生改变,Ca²⁺、H⁺内流,Cl⁻、K⁺外流,使膜电位发生改变,激活细胞中相关酶的活性及蛋白质磷酸化,导致第 2 信使形成,如 G 蛋白、活性氧、磷酸肌醇、水杨酸和茉莉酸等,第 2 信使把信号传递至细胞核,激活转录因子;(3)激活特

异性基因,导致特定基因表达,进而调节次生代谢产物的合成与积累^[10-12]。研究表明,种质对中药材的质量形成具有显著影响^[13-15]。

1.2 黄芩主要黄酮类成分的合成途径

黄酮类成分为黄芩重要的质量评价指标^[1]。黄酮的经典合成途径为植物光合作用的碳同化产物经糖酵解途径和磷酸戊糖途径生成莽草酸,由莽草酸途径代谢而来的苯丙氨酸在苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)的催化下,生成肉桂酸,继续由肉桂酸-4-羟化酶(cinnamate-4-hydroxylase, C4H)催化,生成对香豆酸,继续在 4-香豆酰辅酶 A 连接酶(4-coumarate coenzyme A ligase, 4CL, CLL-1 是 4CL 的异构体)的作用下,产生对香豆酰辅酶 A。查耳酮合成酶(chalcone synthetase, CHS)催化对香豆酰辅酶 A 和丙二酰辅酶 A(来源于三羧酸循环)聚合生成柚皮素查耳酮,继而经查耳酮异构酶(chalcone isomerase, CHI)催化,产生黄酮类骨架化合物柚皮素。最后,柚皮素在黄酮合成酶(flavone synthase, FNS)的催化下生成黄酮^[16-17]。

黄芩体内重要黄酮的生物合成途径已被基本阐明。主要存在 2 条途径,地上部分的经典合成途径和根特异合成途径。地上部分黄酮经典合成途径生成芹菜素,继后经黄酮 6 位羟化酶(flavone 6-hydroxylase, F6H)催化,生成野黄芩素,野黄芩素在黄芩素-7-O-葡萄糖醛酸转移酶(UDP-glucuronate: baicalin 7-O-glucuronosyltransferase, UBGAT)作用下转化为野黄芩苷。根特异黄酮合成途径起始于肉桂酸,肉桂酸在肉桂酰辅酶 A 连接酶(4-cinnamate coenzyme A ligase, 4CL, CLL-7 是 4CL 的异构体)的催化下生成肉桂酰辅酶 A,继续在松属素查耳酮合成酶的催化下生成松属素查耳酮,继续在查耳酮异构酶的催化下生成松属素。松属素经由黄酮合成酶催化生成白杨素,白杨素经由黄酮 6 位羟化酶催化生成黄芩素,黄芩素在黄芩素-7-O-葡萄糖醛酸转移酶作用下转化为黄芩苷;白杨素经由 F8H 催化生成去甲汉黄芩素,去甲汉黄芩素在 8 位氧甲基转移酶(O-methyl transferase, OMT)的催化下生成汉黄芩素,汉黄芩素在黄芩素-7-O-葡萄糖醛酸转移酶作用下转化为汉黄芩苷^[17-20]。见图 1。

黄芩黄酮合成途径中的基因过表达,可以促进黄芩黄酮类药效物质基础的积累^[21-22]。通过在异源宿主(如微生物和其他植物)体内表达黄芩黄酮合

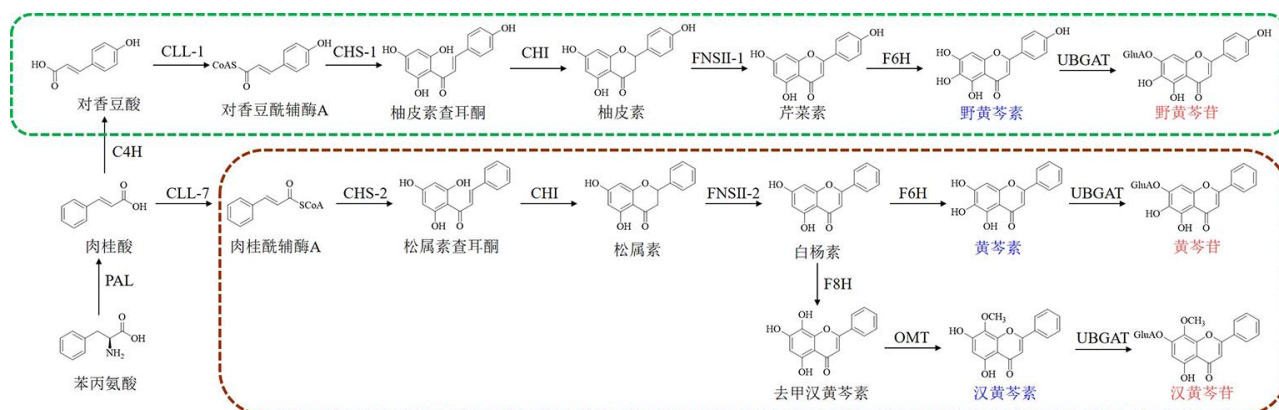


图 1 黄芩次生代谢产物生物合成途径示意图

Fig. 1 Schematic diagram of biosynthetic pathways used to generate secondary metabolites in *Scutellariae Radix*

成途径中的关键基因，可以重构黄芩黄酮类药效物质基础的合成途径，拓展黄芩重要黄酮的来源^[23-24]。

诸多研究表明，种质不同黄芩药效物质基础的含量特性不同，如表 1 所示，山西和河北 2 个道地

产区黄芩的质量优于其他种源的黄芩^[25-42]。但是，关于黄芩非黄酮药效物质基础生物合成途径中相关关键酶基因功能的研究略有不足，同时，相应的诱导子调控机制仍需进一步阐明。

表 1 不同种源黄芩的生长特性和次生代谢产物含量

Table 1 Growth characteristics and content of secondary metabolites of *Scutellariae Radix* from different provenances

种源	次生代谢产物量/%				表型性状				
	黄芩苷	汉黄芩苷	黄芩素	汉黄芩素	根长/cm	芦头直径/cm	根粗/cm	分支数/个	折干率/%
河北	9.27~16.80	2.58~4.06	0.07~1.37	0.13~0.52	19.50~37.30	1.23~2.89	0.50~1.29	3.00~8.00	30.37~70.07
山西	7.95~20.70	2.43~6.60	0.32~2.81	0.19~0.88	20.75~31.00	1.18~3.00	0.54~1.76	2.73~6.00	41.35~62.77
内蒙古	10.64~16.83	2.28~5.54	0.43~1.67	0.52~0.84	25.80~27.58	1.40~2.35	0.77~1.06	3.40~6.80	33.00~61.05
山东	11.00~18.69	2.89~5.03	0.06~1.70	0.11~0.62	17.00~36.60	1.22~2.43	0.65~1.40	3.20~9.90	41.00~63.80
陕西	12.28~15.70	2.43~5.74	0.66~1.61	0.57~0.68	22.35~26.38	1.80~2.68	1.04~1.26	3.10~5.00	42.00~63.68
黑龙江	≈16.92								
吉林					23.80~25.73	1.68~2.57	0.82~0.84	2.65~6.69	50.90~64.21
辽宁	6.76~10.93	1.80~3.98	0.73~2.15	0.09~0.52	24.90~27.83	1.29~2.27	0.78~0.10	4.40~5.20	52.81~60.00
河南	12.18~24.61	3.06~6.25	0.66~1.88	0.47~0.96	≈22.00	≈1.70	≈1.10	≈7.00	≈32.00
北京	11.37~14.73	≈3.29	0.34~1.11	0.16~0.32	29.30~31.20	1.64~1.67	0.82~0.83	5.10~5.60	45.78~57.83
安徽	≈12.36	≈2.87	≈1.53	≈0.66	≈20.00	≈1.20	≈0.80	≈2.00	≈40.00
甘肃	8.48~16.26	2.76~3.37	0.33~1.46	0.15~0.70	≈25.00	≈1.85	≈1.05	≈3.00	≈41.00
宁夏	≈14.27		≈0.83	≈0.20	≈22.40	≈1.35	≈0.65	≈7.30	≈53.67
云南	≈22.77	≈5.99	≈1.22	≈0.38					

2 生态环境对黄芩质量形成的影响

2.1 生态环境影响中药品质的理论基础

次生代谢是植物在生长发育的过程中，与生长环境中各种生物和非生物因素相互作用的结果。一般认为，环境胁迫是开启植物次生代谢的信号，适度的胁迫能促进植物次生代谢产物的合成与积累，协调植物与生态环境的关系，提高植物自我保护和生存竞争的能力。蛋白质合成由核酸的适应性表达

控制，并影响植物次生代谢途径中的酶系统，生态环境的改变通过作用于信使系统改变核酸的适应性表达，最终影响植物次生代谢产物的产生与积累。与初生代谢相比，次生代谢与生态环境的相关性和对应性更强^[43-46]。因此，生态环境对中药药效物质基础具有显著影响。

中药药效物质基础与生态环境存在相关性。研究发现，生物碱类化合物与土壤有机质和温度存在

相关性,黄酮类化合物与土壤质地、土壤 pH、气候和海拔存在相关性,皂苷类化合物与气候和海拔存在相关性,挥发油类化合物与土壤质地和土壤 pH 存在相关性,甾醇类化合物与气候和温度存在相关性,有机酸类化合物与土壤质地存在相关性,氨基酸类化合物与土壤 pH、气候和温度存在相关性,三萜类化合物与土壤质地、土壤 pH、降水量和海拔存在相关性^[47]。

2.2 气候因子对黄芩质量形成的影响

气候是影响黄芩药效物质基础积累的重要因素。黄芩的代谢活动受光照、温度和水分等诸多因素的影响^[48]。经 Maxent 模型验证,周国富等^[49]发现黄芩苷含量与等温性负相关,而黄芩素含量与温度季节变化、降水变异系数正相关。王祎等^[50]的研究表明,黄芩苷含量与年平均气温、年平均降水量存在正相关,而与年平均日照时数间存在负相关。在各因子中,年平均降水量对黄芩苷含量的影响最大。郭兰萍等^[51]研究揭示了黄芩苷含量与年平均气温、年平均降水量间的相互关系为正相关。肖雁青等^[52]研究发现,北京西部山地黄芩的黄芩苷和汉黄芩苷含量与年均温、年均降水量负相关,与年均太阳辐射量正相关。

张永刚等^[53]研究发现,土壤含水量和光合有效辐射是影响黄芩光合作用的重要环境因子。其中,土壤含水量是对黄芩苷含量影响最大的环境因子,光合有效辐射是对黄芩素含量影响最大的环境因子。分析认为,光合有效辐射的变化,使黄芩光合电子传递系统受到影响,进而影响抗氧化代谢的平衡,产生活性氧。而黄芩素被用于清除活性氧,进而影响黄芩素的积累。作为黄芩苷的苷元部分,黄芩素的变化会影响黄芩苷的产生与积累。

影响黄芩叶片净光合速率的环境因子有大气温度、空气相对湿度、光合有效辐射、大气 CO₂ 浓度、叶片温度。交互作用下,各环境因子与黄芩叶片净光合速率的关系不同。大气温度对黄芩叶片净光合速率的直接作用最大,其通过大气 CO₂ 浓度、叶片温度、空气相对湿度对黄芩叶片净光合速率的作用为负向;空气相对湿度对黄芩叶片净光合速率的直接作用虽然较大,但被大气温度的负向作用所掩盖,使其与黄芩叶片净光合速率的正相关关系不显著;叶片温度与黄芩叶片净光合速率的直接作用关系为负相关;光合有效辐射与黄芩叶片净光合速率极显著正相关;大气 CO₂ 浓度与黄芩叶片净光合速率

呈极显著正相关^[54]。光合作用是植物物质积累与生理代谢的基本过程,是植物品质形成的重要生理生化过程,是评价植物生产能力及分析环境因素对植物生长和代谢的影响的重要手段之一。黄芩光合作用的改变,必然会影响黄芩药效物质基础的产生与积累。

2.3 土壤因子对黄芩质量形成的影响

2.3.1 土壤物理性质对黄芩质量形成的影响

黄芩的良好生长对土壤质地等有一定要求。栽培黄芩时,应选择排水良好、土层深厚、肥沃的砂质土壤,不宜选择地势低洼、排水不良、质地黏重的土壤^[55-56]。

土壤含水量是影响黄芩药效物质基础的重要因素^[57]。在聚乙二醇模拟干旱胁迫条件下,黄芩素通过过氧化物酶清除细胞内过氧化氢,使过氧化氢含量稳定,避免氧化损伤^[58]。伍翀等^[59]研究发现,土壤缺水会影响黄芩体内过氧化氢清除系统相关酶基因的表达。缺水状态下,黄芩素含量显著升高,与抗坏血酸过氧化物酶基因转录水平的变化趋势一致。黄芩素具有抗氧化活性,能够在过氧化物酶的作用下参与清除过氧化氢,而维生素 C 作为一种重要的抗氧化剂,与黄芩素在过氧化氢清除系统中存在竞争关系。干旱胁迫下,维生素 C 在过氧化氢清除系统中起主要作用,抑制黄芩素对过氧化氢的清除,使黄芩素含量升高。

张向东等^[60]通过设置不同土壤容重水平模拟不同紧实度的土壤,探讨土壤紧实胁迫对黄芩生长发育及质量形成的影响。研究发现,土壤紧实胁迫对黄芩的生长发育有抑制作用,随着土壤紧实度的增加,黄芩的株高、茎粗、鲜茎质量、干茎质量、芦头、最大根长、鲜根质量、干根质量呈现递减趋势;土壤紧实胁迫不利于黄芩苷的产生与积累;土壤紧实胁迫对黄芩的生理代谢有一定影响,随着土壤容重的增加,超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性、过氧化物酶活性、过氧化氢酶(catalase, CAT)活性、丙二醛含量呈现递增趋势,根系活力、可溶性蛋白含量、叶绿素含量呈现递减趋势。可能是由于黄芩植株在土壤紧实胁迫状态下,膜脂的氧化程度加强,细胞膜的伤害程度加重。虽然 SOD、过氧化物酶、CAT 等保护酶的活性有一定程度的增强,但难以加速活性氧等自由基的清除,导致活性氧大量累积,引发细胞膜脂质过氧化,加重细胞膜的损伤。

2.3.2 氮对黄芩质量形成的影响

氮是植物生长发

育所必需的大量营养元素,参与植物体内诸多重要的生理生化反应和物质代谢过程,是限制植物生长和形成产量的首要因素。氮是叶绿素和蛋白质等大分子物质的基本组成部分,与植物光合作用密切相关。缺氮会损害叶绿体的大小、组成和功能,减少叶绿体色素含量和卡尔文循环相关酶的合成。研究表明,低氮状态下,植物的 CO_2 净同化率和光合作用的量子产量都有所下降。也有研究表明,缺氮会下调光系统 II 的光化学反应,降低光系统 II 电子传递的量子产率和最大光化学效率^[61]。

不同的供氮水平及氮素的不同形态,对中药的生长发育及质量形成具有明显的影响^[62-65]。氮既可以影响植物体内含氮次生代谢产物(如生物碱、非蛋白质氨基酸等)的合成与积累,又能影响非含氮次生代谢产物(如酚类、萜烯、类黄酮、鞣酸等)的合成与积累^[66]。适度供氮可以提高中药材中含氮次生代谢产物的量:以生物碱为例,适当的氮素水平可以增加生物碱合成前体所需的氮源,并且根据碳素-营养平衡假说,施氮会降低碳氮比,使生物碱水平升高。施氮对不同非含氮次生代谢产物的影响不同:施氮通常会降低中药中酚酸类物质的量,该变化主要与酚酸类物质合成途径中的酶活性及前体化合物有关。首先,施氮会导致合成酚酸类物质关键酶的活性降低,其次,苯丙烷类及其衍生化合物等酚酸类物质通过莽草酸合成途径合成,与蛋白质合成竞争同一前体物质——苯丙氨酸,施氮后,植物将更多能量用于加速生长发育,合成大量蛋白质,使苯丙氨酸浓度降低,导致酚类物质合成受到抑制。而萜类物质通过甲羟戊酸合成途径合成,可水解单宁的合成前体为五倍子酸,二者与蛋白质合成不存在竞争关系,因此,施氮对萜类及可水解的单宁等非含氮次生代谢产物的影响与酚类物质不同^[67]。

不同的氮素水平对黄芩的影响不同。孙晋鑫等^[68]在大田试验的基础上,设置 0、60、120、180 kg/hm^2 4 种施氮量处理,研究不同施氮量对黄芩的影响。结果表明,随着施氮量的增加,黄芩的生长发育指标、氮素累积量、黄芩苷含量呈先升高后降低的趋势。其中,株高、根长、根粗、地上部干质量、根部干质量、地上部氮素累积量、根部氮素累积量在施氮量 120 kg/hm^2 时最大,且施氮处理下,以上指标均大于不施氮处理;黄芩苷含量在施氮量 60 kg/hm^2 时最大,且施氮量 180 kg/hm^2 时,黄芩苷含量低于不施氮处理。表明试验地黄芩最佳施氮量

为纯氮量 120 kg/hm^2 。赵金楠^[69]也得出相似的研究结果。

不同的氮素形态对黄芩的影响不同。赵丽莉等^[70]研究发现硝态氮与铵态氮的不同配比对黄芩种子发芽率、幼苗株高、SOD 活性、过氧化物酶活性、硝酸还原酶活性的影响不同。在硝态氮与铵态氮的比例为 3:1 时,黄芩种子发芽率和幼苗株高最高,SOD、过氧化物酶和硝酸还原酶活性最强,表明此种氮素配比最适宜黄芩的生长发育。

2.3.3 氮、磷、钾交互对黄芩质量形成的影响 磷和钾是植物生长发育所必需的大量营养元素。磷既是植物体内许多大分子物质及重要有机化合物的结构组分,同时又以多种方式参与植物体内诸多代谢过程;钾不仅在植物的生物化学和生物物理反应方面发挥重要作用,而且对植物体内的能量转化和同化产物运输也有促进作用。研究发现,氮、磷、钾交互对黄芩的生长发育及质量形成有明显影响^[71-72]。

根据翟彩霞等^[73]的研究结果可知,氮、磷、钾配施更有利于提高黄芩的产量与质量,3 者对黄芩产量影响的大小顺序依次为氮、磷、钾,对黄芩苷含量影响的大小顺序依次为氮、钾、磷。张燕等^[74]研究发现,氮、磷、钾不同比例配施对黄芩的产量、生长指标、生理指标、生物量分配及黄芩苷含量的影响不同。复肥型处理的黄芩的各项指标高于单肥型和不施肥处理的黄芩,且在复肥型处理的黄芩中,营养平衡型优于营养失调型。磷是限制黄芩生长发育的主要元素,复肥型中,磷与氮合理配施能够有效提高磷的肥效。

曹鲜艳等^[75]在田间试验的基础上,采用 3 因素 2 次饱和 D-最优设计,分别以黄芩产量和黄芩苷含量为因变量,以氮、磷、钾施用量为自变量,建立回归模型。因子主效应分析表明,对黄芩产量和黄芩苷含量影响的大小依次为磷、氮、钾。单因子效应分析表明,在一定范围内,黄芩产量随施氮、磷量的增加而增加,并趋于平缓;随施钾量增加的变化不明显。黄芩苷含量随磷施用量的增加呈上升趋势,并趋于平缓;随氮、钾施用量的增加呈先下降后上升趋势。因子互作效应分析表明,氮、磷、钾间存在明显的交互作用。

黄芩在生长发育的不同时期对氮磷钾的需求特性有较大差异。黄芩整个生育期对氮、磷、钾需求量的大小依次为钾、氮、磷。黄芩在出苗期对氮的需求最为迫切,在形态器官建成期对钾的需求最为

迫切, 在花果期对磷的需求最为迫切^[76]。

2.3.4 土壤微量营养元素对黄芩质量形成的影响 土壤微量无机元素与中药质量形成的密切相关^[77]。无机元素不仅会影响植物根系的营养活动, 而且会影响植物体内的生理生化反应及物质代谢过程, 进而影响植物体内各种化学成分的生物合成, 最终影响中药药效物质基础的产生与积累^[78-79]。已有研究表明, 土壤微量无机元素对黄芩的质量形成有影响^[80]。

郭兰萍等^[51]研究发现, 土壤中无机元素、黄芩体内化学成分、黄芩体内无机元素间具有复杂的相互作用关系, 3 者不仅各自归属于相对独立的系统, 并且彼此密切关联形成了复杂的动态平衡网络。黄芩对土壤中无机元素的吸收具有协同作用。土壤中无机元素种类和含量的不同对黄芩体内次生代谢产物的影响不同: 土壤中镁、锰、铬、铁对黄芩体内次生代谢产物的影响较大; 土壤中除镁、钙外, 多种无机元素含量过高均对黄芩体内次生代谢产物的积累不利。土壤中无机元素种类和含量的不同对黄芩体内无机元素的影响不同: 土壤中铬、镁、镉对黄芩体内无机元素的影响较大; 黄芩体内钙、铜、磷的含量与土壤中相应无机元素的含量显著正相关, 而铬、铁、钾、镁、锰、镉、锌的含量在黄芩体内与土壤中没有显著的相关性; 黄芩体内铬、铜、铁、钾、锰、磷、镉、锌的含量与土壤中其他无机元素的含量显著相关, 且黄芩体内铜、钾、锌的含量与土壤中多种无机元素的含量具有相关性, 说明黄芩体内某一无机元素的产生与积累不仅与土壤中该无机元素有关, 且与土壤中其他无机元素同样有关。

宫福雨等^[81]研究发现, 有效钾、有效锰、有效铜是土壤中影响黄芩次生代谢产物含量的主要无机元素。有效锰、有效钙与黄芩苷含量显著正相关; 有效锰、有效铜是土壤中直接影响黄芩苷含量的主要无机元素, 其中有效锰对黄芩苷含量的直接影响作用最大, 并且有效锰与碱解氮间的相互作用同样对黄芩苷的积累有利。碱解氮、有效钾是土壤中主导汉黄芩苷积累的主要无机元素, 其中有效钾与汉黄芩苷含量显著正相关, 并且对汉黄芩苷含量的直接影响作用最大; 有效钾与碱解氮间的交互作用大于碱解氮单因素对汉黄芩苷积累的直接抑制作用, 提高汉黄芩苷含量。有效钾、有效铜、有效钙是影响黄芩素含量的主要土壤无机元素, 均与黄芩素含量呈显著正相关关系, 并且直接影响作用的绝对值

由大到小依次为有效钙、有效铜、有效钾。有效钾是影响黄芩汉黄芩素含量的主要土壤无机元素。

2.3.5 土壤酶对黄芩质量形成的影响 土壤酶是土壤中一类具有蛋白质性质和生物催化功能的大分子活性物质, 是土壤中微生物代谢、植物根系分泌和动植物残体分解的产物。作为土壤中多种生理和生化反应的生物催化剂, 土壤酶在土壤生态系统中的能量循环和物质转化过程中发挥着重要作用, 是土壤生态系统的重要组成部分。土壤酶参与了土壤有机质的分解和腐殖质的形成等过程, 既是土壤生态系统中有有机物转化的执行者, 又是植物的活性营养元素库, 是土壤质量和土壤生物活性的综合体现^[82-84]。土壤酶的种类与活性受土壤性质和环境的综合影响, 可以代表土壤生态系统中物质代谢的旺盛程度, 并在一定程度上反映植物对营养元素的吸收利用情况^[85-87]。已有研究证实, 栽培药用植物会对土壤酶的种类与活性产生一定影响, 但是针对此类影响机制, 及土壤酶与药用植物体内药效物质基础产生与积累关系的研究较为匮乏^[88-90]。

彭晓邦等^[91]为探究种植黄芩对黄芩根际土壤酶活性的影响, 测定分析了 3 种黄芩种植地 (黄芩连作 3 年地、黄芩连作 4 年地、黄芩/小麦轮作地) 及荒地的土壤 CAT、脲酶和蔗糖酶活性的变化趋势。结果表明, 土壤 CAT 和脲酶活性的变化趋势基本一致, 均表现为: 黄芩连作 3 年地 > 黄芩连作 4 年地 > 黄芩/小麦轮作地 > 荒地。土壤蔗糖酶活性的变化趋势表现为黄芩/小麦轮作地 > 黄芩连作 4 年地 > 黄芩连作 3 年地 > 荒地, 且连作年限对黄芩根际土壤蔗糖酶活性的影响不显著。黄芩的种植会提高土壤酶活性, 3 种黄芩种植地的 3 种土壤酶活性均大于荒地土壤。

目前而言, 关于黄芩与土壤酶相互作用关系的研究较少, 而针对土壤酶与黄芩药效物质基础产生与积累关系的研究则更为匮乏。

2.3.6 根际微生物对黄芩质量形成的影响 根际的概念由德国学者 Hiltner 在 1904 年首次提出, 根际指的是植物根系周围受根系影响的区域, 该区域生存着受植物根系释放的化学物质影响的独特微生物种群^[92]。根际是植物与外界环境进行物质与能量交换的主要场所, 是地球上物质代谢、能量循环、信息交换最活跃的界面之一, 是植物-微生物-土壤相互密切作用的一个复杂生态系统。存在于植物根际土壤的微生物为根际微生物。

根际微生物具有强烈的根际效应,与植物的生长发育密切相关^[93]。根际微生物能够增强药用植物的抗病虫害等抗逆能力,促进药用植物的生长及药用部位的发育,缓解药用植物的连作障碍,促进药用植物药效物质基础的合成与积累^[94]。

Zeng 等^[95]研究发现南板蓝根中靛蓝的合成中有马蓝根际富集的伯克霍尔德氏菌 (*Burkholderia* sp.) 的参与;周浓等^[96]在对滇重楼皂苷含量与根际微生物分布的相关性的研究中发现,根际真菌的多样性对滇重楼总皂苷的产生与积累有重要作用;接种混合根际促生菌后,降低了桔楼由南方根结线虫 *Meloidogyne incognita* 引起的疾病的严重程度,提高了瓜蒌中多糖和天花粉中蛋白的含量^[97];假单胞菌 *Pseudomonas* 和泛菌 *Pantoea* 通过产生植物激素和多糖参与丹酚酸 B 及其合成前体迷迭香酸等酚酸物质在丹参中的生物合成^[98];贯叶连翘根际的有益菌及其诱导子可以上调其次生代谢,从而促进贯叶连翘中金丝桃素、伪金丝桃素等次生代谢产物的积累^[99]。诸多研究表明,根际微生物对药用植物药效物质基础的合成与积累具有一定影响,且该影响一般是积极的^[100-102]。

不同生长势的黄芩具有不同的根际土壤微生物数量特征及根际效应。根际微生物总数大于非根际微生物总数,黄芩根际和非根际土壤微生物不同种群的数量分布特征为细菌>放线菌>真菌,黄芩的根际效应均表现为正效应。土壤微生物总数、细菌数量和真菌数量的变化趋势一致,由大到小依次为生长势好的根际土壤、一般生长势的根际土壤、生长势差的根际土壤、非根际土壤,放线菌数量没有显著的变化趋势^[103]。

不同种植方式对黄芩根际土壤微生物的影响不同。微生物总量、细菌和真菌数量的变化表现为黄芩/小麦轮作地最高、其次为黄芩连作 3 年地、黄芩连作 4 年地再次、荒地最少,真菌数量的变化趋势为黄芩连作 4 年地>黄芩连作 3 年地>黄芩/小麦轮作地>荒地^[91]。

不同种植年限对黄芩根际土壤微生物的影响不同。同一种种植年限下,黄芩根际土壤微生物总数及土壤微生物 3 大类群(细菌、真菌、放线菌)的数量均高于非根际土壤。随种植年限的增加,土壤微生物总数及其 3 大类群的数量增加。细菌和放线菌根际与非根际的数量差异随种植年限的增加而缩小,但真菌根际与非根际的数量差异明显增大,且

根际真菌数量的增量明显大于非根际。随种植年限的增加,黄芩根际与非根际土壤微生物的多样性指数和均匀度均呈现减小趋势^[104]。

同土壤酶的研究相似,针对根际微生物对黄芩的影响,尤其是对黄芩药效物质基础影响的研究较少。而关于具体到某一种或某一类根际微生物,及该影响的作用机制的研究则更为匮乏。

2.3.7 丛枝菌根真菌对黄芩质量形成的影响 丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi)能与植物共生形成丛枝菌根结构^[105]。丛枝菌根真菌是一类专性活体营养的植物共生真菌,是土壤微生物的重要组成部分,能侵染约 80% 以上的维管植物根系^[106-107]。丛枝菌根真菌能与植物根系形成具有双膜结构(丛枝膜和丛枝前体质膜)的菌根共生体,丛枝菌根建成后,寄主植物将脂质与光合作用同化产物转运给丛枝菌根真菌,用以维持丛枝菌根真菌的代谢,而丛枝菌根真菌则通过“菌根方式”改善寄主植物的营养水平、促进寄主植物的生长发育及提高寄主植物的抗逆性^[108-109]。

丛枝菌根真菌在药用植物的生长发育、养分吸收、抗逆性及药效物质基础的合成与积累等方面均表现出一定的积极作用^[110]。接种丛枝菌根真菌后,黄花蒿、甜叶菊、茅苍术、滇重楼、喜树、嘉兰、木香等药用植物中酚酸类、萜类、甾体类、生物碱类、黄酮类化合物等次生代谢产物的含量均有不同程度的提高^[111-114]。

陈伟燕等^[115]研究发现,接种双网无梗囊霉 *Acaulospora bireticulata* 可以缓解干旱胁迫对黄芩生长发育的抑制效应,促进植株对矿质营养元素的吸收利用,改善植株的营养水平,促进黄芩苷的积累。赵丽莉等^[116]研究发现,接种摩西球囊霉 *Glomus mosseae* 可以促进原生丛枝菌根真菌对黄芩根系的侵染,抑制黄芩地上部分的氮素分配,促使氮及其他养分向根部运输,优化微量营养元素的吸收与分配,促进黄芩的生长发育,提高黄芩苷的含量。黄芩可以与丛枝菌根真菌良好共生,丛枝菌根结构形成后,外生菌丝扩大了根系的吸收范围,内生菌丝在根皮层细胞的细胞间隙和细胞内形成了泡囊和丛枝结构,增加了根细胞的体积与表面积,扩大了丛枝菌根真菌与根细胞的细胞质间的接触面积,提高了黄芩根系对养分的吸收与运输速率^[117]。

马丽等^[117]研究发现,丛枝菌根真菌可以与黄芩形成良好的共生关系,并且敏感响应于磷水平的变

化。丛枝菌根真菌与磷具有良好的交互作用，在不同的磷水平下对黄芩的光合特性和根系生长具有不同程度的影响，只有当磷水平适宜时，丛枝菌根真菌才会对黄芩的生长发育和药效物质基础的积累产生促进作用，过低或过高的磷水平都会抑制该促进作用。这种促进作用主要是通过提高黄芩根系的菌根侵染率、调节氮素在黄芩体内的运输与分布、促进黄芩对大量营养元素和移动性较弱的铁、锌等元素的吸收与利用产生的。

丛枝菌根真菌对磷敏感，丛枝菌根真菌的生长及其对寄主植物养分吸收的影响与土壤磷含量有关^[118]。含磷过低时，黄芩根系吸收的磷优先供给植株的生长发育，导致丛枝菌根真菌生长所需的磷不足，使菌丝的生长受到抑制，不能扩大根系的吸收范围，使黄芩通过菌根吸收养分的途径受阻；含磷量过高时，黄芩根系吸收的磷可以满足植株的生长发育所需，不需要通过菌根结构改善寄主植株的磷营养水平，因此使丛枝菌根真菌成为完全的消费者，消耗黄芩光合作用的同化产物^[119-120]。

3 结语与展望

种质及生态环境与黄芩质量形成之间存在相关性已经被充分证实，针对此方面的研究已经取得了一定进展，种质是决定黄芩质量的根本原因，生态环境是影响黄芩质量的重要原因，栽培管理措施是改变黄芩生长环境、控制黄芩质量的重要举措。但仍存在一些不足之处，如缺少关于影响黄芩质量形成的生物因素的研究；缺少关于黄芩非黄酮药效物质基础的研究；缺少关于黄芩多组学的研究等。针对这些问题，对未来的研究提出以下几点思考。

3.1 重视中医药理论体系的指导

中医药理论体系是中国传统文化的瑰宝，历久弥新。对黄芩的研究，要秉持“整体”观念，充分认识到黄芩质量的形成并不仅由一两个因素所决定，而是诸多因素共同作用的结果。药性学说是中药学的特色，将中药药性与药效物质基础相结合，对指导黄芩质量形成的研究具有重要意义。

3.2 充分理解中药栽培的特殊性

区别于一般农作物，栽培中药时，不应仅把高产作为首要目标，必须考虑到药效物质基础的含量。由于药用部位的多样性，普通的增产方法并不适合所有中药，每种中药都应调整具体的栽培管理措施。

3.3 重视多学科交叉研究

由于黄芩质量形成的复杂性，仅依靠中药学或

农学一个领域的知识是远远不够的，这是一项中药学、生药学、农学、植物营养学、植物遗传学、分子生物学等诸多传统、新兴学科交叉联系的工作。

3.4 重视分子生药学的研究

当前，对黄芩质量形成的研究不够深入，仅认识到生态环境对黄芩药效物质基础的积累具有影响是远远不够的。应该应用转录组学与基因组学的研究方法，探明黄芩次生代谢过程中基因的转录情况及转录调控规律，探明黄芩体内各种化学成分的生物合成途径中的关键基因，探明黄芩药效物质基础对种质及生态环境的响应机制，以期实现黄芩栽培的精准调控。

3.5 重视土壤酶的研究

土壤酶作为土壤生态系统的生物催化剂，参与了土壤生态系统物质循环与能量转换的过程。土壤酶可以影响黄芩诸多生理生化反应，其必然会进一步影响黄芩的次生代谢过程，并最终影响黄芩药效物质基础的合成与积累。但是对这两者关系的研究并不充分。

3.6 重视内生菌的研究

内生菌广泛存在于药用植物中，通过特定方式与宿主植物和谐共生、互惠互利。植物内生菌通过固氮作用、溶磷作用、产铁载体、分泌植物激素、发挥 1-氨基环丙烷-1-羧酸脱氨酶活性等方式，促进宿主植物生长、增强宿主植物抗逆性。植物内生菌可以诱导药用植物产生次生代谢产物，也可以直接参与药用植物次生代谢产物的合成。因此，采用基因组学、转录组学、蛋白组学、代谢组学等多组学方法，分别在基因、转录、表达、次生代谢产物合成等层面全面认识内生菌-黄芩互作关系，探讨内生菌对黄芩的促生作用机制，对指导黄芩栽培、提升黄芩品质具有重要意义。

3.7 重视微生物组学研究

对于影响黄芩质量形成的微生物的研究，并不应仅局限于单一微生物，甚至也不应仅局限于单一微生物组，应联合根际微生物组、根内生微生物组、叶际微生物组、叶内生微生物组、种子微生物组等微生物组，并结合核心微生物组，进行多组学研究，探究微生物对黄芩生长发育和次生代谢产物积累的作用规律，以期阐明黄芩药效物质基础合成与积累的微生物动力，建立起一个成熟的黄芩与微生物的互作模型。

综上，本文主要对近年来黄芩质量形成的影响

因素方面的研究进展进行综述, 论述了黄芩质量形成与种质、气候及土壤因子的相关性, 并在此基础上提出了几点黄芩质量形成影响因素的未来的研究重点, 为指导黄芩栽培、提高黄芩质量提供了参考。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

- [1] 钟赣生. 中药学 [M]. 第 3 版. 北京: 中国中医药出版社, 2012: 99.
- [2] 王红艳, 杨琳, 王丹阳, 等. 黄芩品种溯源和产地变迁本草考证与分析 [J]. 陕西中医药大学学报, 2021, 44(3): 20-25.
- [3] 崔璐, 路俊仙, 林慧彬, 等. 我国黄芩资源及生产现状调查研究 [J]. 时珍国医国药, 2009, 20(9): 2279-2280.
- [4] 孟祥才, 邓代千, 杜虹韦, 等. 高品质道地药材的科学内涵 [J]. 中草药, 2023, 54(3): 939-947.
- [5] 孙仁爽, 赵敏婧. 不同产地老鹳草指纹图谱的建立及抗肿瘤谱效关系研究 [J]. 中草药, 2023, 54(15): 5003-5010.
- [6] 张明惠, 朱田田, 晋玲, 等. 基于 HPLC 多指标成分测定及指纹图谱多模式识别的不同产地不同品种当归质量差异分析 [J]. 中草药, 2022, 53(19): 6187-6199.
- [7] 曾维艳, 陈肖, 王洋, 等. 基于指纹图谱及非挥发性成分定量结合化学模式识别法评价不同产地艾叶质量 [J]. 中草药, 2023, 54(18): 6084-6091.
- [8] 陈晓亚, 刘培, 孟玉玲, 等. 植物的次生代谢 [J]. 科学, 1996, 48(5): 37-39.
- [9] 彭成, 裴瑾, 马云桐, 等. 中药种质资源的科学内涵与保存体系 [J]. 中药与临床, 2023, 14(1): 1-6.
- [10] 俞嘉卿, 邱涵, 程新, 等. 诱导子对植物次生代谢产物积累的影响研究进展 [J]. 生物灾害科学, 2022, 45(3): 255-265.
- [11] 齐敏杰. 诱导子对绞股蓝毛状根生长及总皂苷含量的影响 [D]. 贵阳: 贵州师范大学, 2021.
- [12] Wang Q, Pi Y, Hou R, et al. Molecular cloning and characterization of 1-hydroxy-2-methyl-2-(E)-butenyl 4-diphosphate reductase (CaHDR) from *Camptotheca acuminata* and its functional identification in *Escherichia coli* [J]. *BMB Rep*, 2008, 41(2): 112-118.
- [13] 郑浩杰, 杭烨, 王晓红, 等. 药用植物 WRKY 转录因子家族研究进展 [J]. 植物生理学报, 2022, 58(6): 1055-1067.
- [14] 李满桥, 梁绮文, 闫静, 等. 三七遗传改良的研究进展 [J]. 中草药, 2022, 53(10): 3241-3250.
- [15] 赵露颖, 施梦瑶, 张巧艳, 等. 道地药材品质特征及形成机制研究进展 [J]. 中草药, 2022, 53(21): 6931-6947.
- [16] 李琦, 周君美, 邢丙聪, 等. 蜡梅属药用植物分子生物学研究进展 [J]. 中国现代应用药学, 2022, 39(12): 1646-1654.
- [17] 方誉民, 崔孟颖, 柳洁, 等. 黄芩属植物黄酮生物合成研究进展 [J]. 中国中药杂志, 2020, 45(20): 4819-4826.
- [18] 高冉冉, 徐志超, 浦香东, 等. 基于多组学的黄芩活性成分生物合成及合成生物学研究进展 [J]. 中国科学: 生命科学, 2021, 51(2): 151-166.
- [19] Fang Y M, Liu J, Zheng M M, et al. SbMYB3 transcription factor promotes root-specific flavone biosynthesis in *Scutellaria baicalensis* [J]. *Hortic Res*, 2023, 10(2): uhac266.
- [20] 郑敏敏, 柳洁, 赵清. 药用植物黄芩的生物学研究进展及展望 [J]. 生物技术通报, 2023, 39(2): 10-23.
- [21] Park N I, Xu H, Li X H, et al. Overexpression of phenylalanine ammonia-lyase improves flavones production in transgenic hairy root cultures of *Scutellaria baicalensis* [J]. *Process Biochem*, 2012, 47(12): 2575-2580.
- [22] Kim Y S, Kim Y B, Kim Y, et al. Overexpression of cinnamate 4-hydroxylase and 4-coumaroyl CoA ligase prompted flavone accumulation in *Scutellaria baicalensis* hairy roots [J]. *Nat Prod Commun*, 2014, 9(6): 803-807.
- [23] Li J H, Tian C F, Xia Y H, et al. Production of plant-specific flavones baicalein and scutellarein in an engineered *E. coli* from available phenylalanine and tyrosine [J]. *Metab Eng*, 2019, 52: 124-133.
- [24] Zhao Q, Cui M Y, Levsh O, et al. Two CYP82D enzymes function as flavone hydroxylases in the biosynthesis of root-specific 4'-deoxyflavones in *Scutellaria baicalensis* [J]. *Mol Plant*, 2018, 11(1): 135-148.
- [25] 刘晓伶, 郝建平, 付琳. 山西野生黄芩种质资源的 RAPD 分析 [J]. 山西农业科学, 2016, 44(3): 288-290.
- [26] 张红瑞, 张燕, 高致明, 等. 基于有效成分含量的黄芩种质资源评价 [J]. 河南农业科学, 2013, 42(7): 106-108.
- [27] 高晓霞, 徐荣, 陈君, 等. 不同种质黄芩中黄酮类成分测定及分析 [J]. 中国现代中药, 2016, 18(3): 343-347.
- [28] 郭玲, 雷成康, 杨范莉, 等. 基于 HPLC 法的黄芩和粘毛黄芩药用活性成分相似性、多样性评价 [J]. 西北药学杂志, 2016, 31(2): 115-118.
- [29] 付琳, 郝建平, 刘晓伶, 等. 10 种晋产野生黄芩根中黄芩苷、黄芩素与汉黄芩素含量比较 [J]. 天然产物研究与开发, 2015, 27(12): 2064-2068.
- [30] 王丹阳, 李璐含, 王祥, 等. 黄芩不同种源对其药材品质的影响 [J]. 中草药, 2021, 52(7): 2091-2098.
- [31] 林红梅, 王立平, 张永刚, 等. 不同种质黄芩生长动态及药材质量研究 [J]. 吉林农业大学学报, 2013, 35(5): 558-562.
- [32] 潘春莉, 郝建平, 王秋宝, 等. 山西 25 个产地野生黄芩

- 根显微结构的观察与比较 [J]. 山西农业科学, 2017, 45(3): 390-393.
- [33] 郝建平, 付琳, 田洪岭, 等. 12 种山西野生黄芩根茎叶显微结构观察 [J]. 山西农业科学, 2016, 44(5): 600-604.
- [34] 王秋宝, 郝建平, 史淑红, 等. 山西省野生黄芩种质资源及植物学性状研究 [J]. 植物遗传资源学报, 2017, 18(1): 32-39.
- [35] 杨洋, 王志强, 任丽丽, 等. 不同产地黄芩药材中主要药效成分含量变化规律研究 [J]. 天津中医药大学学报, 2020, 39(3): 324-329.
- [36] 李云静, 张建逵, 王冰, 等. 不同产地黄芩药材中黄芩苷等 5 种黄酮类成分含量的比较 [J]. 时珍国医国药, 2016, 27(12): 2985-2988.
- [37] 薛黎明, 秦雪梅, 张丽增. 不同产地黄芩药材的黄芩苷含量测定及指纹图谱研究 [J]. 中成药, 2008, 30(1): 10-13.
- [38] 李永杰, 刘容秀, 丁一明, 等. 黄芩生长特性和药材产量的地理变异及其生态学机制研究 [J]. 中国现代中药, 2018, 20(1): 53-59.
- [39] 崔璐. 我国黄芩种质资源的鉴别与质量评价 [D]. 济南: 山东中医药大学, 2010.
- [40] 彭芳. 黄芩种质评价及其选择指标体系的研究 [D]. 北京: 北京中医药大学, 2012.
- [41] 管仁伟. 不同种质黄芩的质量评价与鉴别研究 [D]. 济南: 山东中医药大学, 2012.
- [42] 刘容秀. 黄芩核心种质构建与优良种质筛选研究 [D]. 北京: 北京中医药大学, 2016.
- [43] Obata T. Metabolons in plant primary and secondary metabolism [J]. *Phytochem Rev*, 2019, 18(6): 1483-1507.
- [44] Chacón I D L C, Riley-Saldaña C A, González-Esquinca A R. Secondary metabolites during early development in plants [J]. *Phytochem Rev*, 2013, 12(1): 47-64.
- [45] Song M C, Kim E J, Kim E, *et al.* Microbial biosynthesis of medicinally important plant secondary metabolites [J]. *Nat Prod Rep*, 2014, 31(11): 1497-1509.
- [46] Chahel A A, Zeng S H, Yousaf Z, *et al.* Plant-specific transcription factor LrTCP4 enhances secondary metabolite biosynthesis in *Lycium ruthenicum* hairy roots [J]. *Plant Cell Tiss Organ Cult*, 2019, 136(2): 323-337.
- [47] 辛宁, 刘莉丽, 银胜高, 等. 中药药性与有效化学成分、生态因子的关联性研究 [J]. 中药材, 2011, 34(2): 324-326.
- [48] 刘金花. 环境因子对黄芩植株代谢的影响 [D]. 济南: 山东中医药大学, 2011.
- [49] 周国富, 刘金欣, 李晓娟, 等. 黄芩生态适宜性评价及生态因子对 5 种主要指标性成分的影响 [J]. 中国实验方剂学杂志, 2016, 22(20): 28-32.
- [50] 王祎, 江源. 野生黄芩有效成分含量的地理差异及与气候因素的关系 [J]. 北京师范大学学报: 自然科学版, 2018, 54(5): 645-649.
- [51] 郭兰萍, 王升, 张霁, 等. 生态因子对黄芩次生代谢产物及无机元素的影响及黄芩道地性分析 [J]. 中国科学: 生命科学, 2014, 44(1): 66-74.
- [52] 肖雁青, 江源, 李磊, 等. 北京西部山地黄芩主要有效成分与不同环境条件的关系研究 [J]. 中草药, 2009, 40(8): 1291-1296.
- [53] 张永刚, 韩梅, 姜雪, 等. 环境因子对黄芩光合生理和黄酮成分影响研究 [J]. 中国中药杂志, 2014, 39(10): 1761-1766.
- [54] 邵玺文, 韩梅, 韩忠明, 等. 黄芩光合作用日变化及其与环境因子关系的研究 [J]. 吉林农业大学学报, 2006, 28(6): 634-638.
- [55] 朴凯伟, 赵玉龙, 关荣智, 等. 黄芩栽培技术 [J]. 现代化农业, 2020(9): 36.
- [56] 韦红霞. 黄芩的特征特性及栽培技术要点 [J]. 甘肃农业, 2009(12): 103.
- [57] 张永刚, 赵胜楠, 李亚芹, 等. 短期干旱复水对不同施水黄芩药材质量的影响 [J]. 吉林农业大学学报, 2013, 35(4): 433-437.
- [58] 帅凌飞. 黄芩体内 H_2O_2 清除系统和黄酮类活性成分积累的相关性及农杆菌介导 *DHAR* 基因转化黄芩愈伤组织的研究 [D]. 武汉: 武汉工业学院, 2012.
- [59] 伍翀, 秦双双, 袁媛, 等. 土壤缺水对黄芩过氧化氢清除系统相关酶基因表达的影响 [J]. 中国中药杂志, 2012, 37(2): 186-188.
- [60] 张向东, 华智锐, 邓寒霜. 土壤紧实胁迫对黄芩生长、产量及品质的影响 [J]. 中国土壤与肥料, 2014(3): 7-11.
- [61] Cruz J L, Mosquim P R, Pelacani C R, *et al.* Photosynthesis impairment in cassava leaves in response to nitrogen deficiency [J]. *Plant Soil*, 2003, 257(2): 417-423.
- [62] 郑冬梅. 不同氮素形态及用量对三七生长、品质和生理特征的影响 [D]. 昆明: 云南民族大学, 2015.
- [63] 梁娟, 胡海丽, 杨伟. 不同供氮水平对天门冬生长和品质的影响 [J]. 中国土壤与肥料, 2016(1): 53-56.
- [64] 梁娟, 叶漪, 杨伟. 不同氮素形态及配比对天门冬生长和品质的影响 [J]. 中国土壤与肥料, 2018(1): 28-31.
- [65] 叶芳, 刘晓静, 张进霞. 氮素形态对紫花苜蓿不同生育期生长特性的影响 [J]. 甘肃农业大学学报, 2015, 50(1): 116-122.
- [66] Chen Y G, Olson D M, Ruberson J R. Effects of nitrogen fertilization on tritrophic interactions [J]. *Arthropod Plant Interact*, 2010, 4(2): 81-94.
- [67] 葛阳, 康传志, 万修福, 等. 生产中氮肥施用及其对中药材产量和质量的影响 [J]. 中国中药杂志, 2021,

- 46(8): 1883-1892.
- [68] 孙晋鑫, 黄高鉴, 郭军玲, 等. 施氮量对直播黄芩生长及品质的影响 [J]. 山西农业科学, 2021, 49(11): 1331-1335.
- [69] 赵金楠. 氮对黄芩产量和黄芩苷含量的影响及调控 [D]. 太原: 山西大学, 2021.
- [70] 赵丽莉, 邓光存, 吴晓玲. 不同铵态氮和硝态氮配比对黄芩幼苗生长及生理特性的影响 [J]. 北方园艺, 2010(5): 191-193.
- [71] 曹鲜艳. 氮磷钾营养水平对黄芩生长和次生代谢产物影响的研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2012.
- [72] 刘华, 李明, 田永强, 等. 基于“3414”试验的黄芩氮磷钾肥推荐施肥量研究 [J]. 黑龙江农业科学, 2021(11): 26-31.
- [73] 翟彩霞, 温春秀, 刘灵娣, 等. 氮、磷、钾肥对黄芩产量、养分吸收及黄芩苷含量的影响 [J]. 华北农学报, 2013, 28(S1): 326-331.
- [74] 张燕, 刘勇, 王文全, 等. 氮磷钾肥对黄芩产量及黄芩苷含量的影响 [J]. 中药材, 2007, 30(4): 386-388.
- [75] 曹鲜艳, 徐福利, 王渭玲, 等. 黄芩产量和黄芩苷含量对氮磷钾肥料的响应 [J]. 应用生态学报, 2012, 23(8): 2171-2177.
- [76] 陈香艳, 丁文静, 张谦, 等. 黄芩不同时期对氮磷钾的需求特性研究 [J]. 农业科技通讯, 2017(5): 131-134.
- [77] 魏小成, 李成义, 周瑞娟, 等. 无机元素与中药关系研究进展 [J]. 中国中医药信息杂志, 2022, 29(7): 140-144.
- [78] 刘焱, 赵顺鑫, 魏祖晨, 等. 延胡索及其根际土壤无机元素特征分析 [J]. 中国中医药信息杂志, 2021, 28(7): 94-101.
- [79] 张家春, 戚燕强, 韩见宇, 等. 不同龄白及块茎无机元素与药效成分分布特征及相关性研究 [J]. 中药材, 2019, 42(2): 285-288.
- [80] 刘岩, 李连泰, 计小清, 等. 土壤中无机元素对不同产地黄芩中无机元素和黄芩苷量的影响 [J]. 中草药, 2017, 48(6): 1225-1228.
- [81] 宫福雨, 程林, 韩梅, 等. 黄芩药效成分积累的生态因子特征分析 [J]. 中药材, 2020, 43(7): 1570-1576.
- [82] Samuel A D, Bungau S, Tit D M, *et al.* Effects of long term application of organic and mineral fertilizers on soil enzymes [J]. *Rev Chim*, 2018, 69(10): 2608-1612.
- [83] Floch C, Capowiez Y, Criquet S. Enzyme activities in apple orchard agroecosystems: How are they affected by management strategy and soil properties [J]. *Soil Biol Biochem*, 2009, 41(1): 61-68.
- [84] Raiesi F, Beheshti A. Soil specific enzyme activity shows more clearly soil responses to paddy rice cultivation than absolute enzyme activity in primary forests of northwest Iran [J]. *Appl Soil Ecol*, 2014, 75: 63-70.
- [85] Alkorta I, Aizpurua A, Riga P, *et al.* Soil enzyme activities as biological indicators of soil health [J]. *Rev Environ Health*, 2003, 18(1): 65-73.
- [86] Datta R, Anand S, Moulick A, *et al.* How enzymes are adsorbed on soil solid phase and factors limiting its activity: A review [J]. *Int Agrophys*, 2017, 31(2): 287-302.
- [87] Wang C Y, Lv Y N, Liu X Y L, *et al.* Ecological effects of atmospheric nitrogen deposition on soil enzyme activity [J]. *J For Res*, 2013, 24(1): 109-114.
- [88] 吴羽晨, 蔺芳, 张家洋, 等. 3 种药用植物单/混播对沙化土壤碳、氮质量分数及酶活性的影响 [J]. 浙江农林大学学报, 2021, 38(2): 329-335.
- [89] 王天佑, 丁万隆, 尹春梅, 等. 不同栽培年限人参根区土壤养分酶活性及微生物量的变化 [J]. 中国现代中药, 2021, 23(11): 1927-1933.
- [90] 王礼科, 罗夫来, 王华磊, 等. 半夏不同连作年限土壤酶活性、微生物及化感物质的分析 [J]. 中药材, 2021, 44(4): 798-801.
- [91] 彭晓邦, 秦绍龙. 黄芩种植地土壤微生物数量特征及土壤酶活性研究 [J]. 陕西农业科学, 2020, 66(8): 60-64.
- [92] Hiltner L. Ueber neuere Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiete der Bodenbakteriologie und unter besonderer Berücksichtigung der Grundung und Brache [J]. *Arbeiten der Deutschen Landwirtschaft Gesellschaft*, 1904, 98: 59-78.
- [93] 张宝华. 药用植物与根际微生物互作的研究进展 [J]. 化工设计通讯, 2021, 47(5): 195-196.
- [94] 祝蕾, 严辉, 刘培, 等. 药用植物根际微生物对其品质形成的影响及其作用机制的研究进展 [J]. 中草药, 2021, 52(13): 4064-4073.
- [95] Zeng M J, Zhong Y J, Cai S J, *et al.* Deciphering the bacterial composition in the rhizosphere of *Baphicacanthus cusia* (Nees) Bremek [J]. *Sci Rep*, 2018, 8(1): 15831.
- [96] 周浓, 戚文华, 肖国生, 等. 滇重楼根际微生物分布与甾体皂苷含量的相关性 [J]. 中国中药杂志, 2015, 40(6): 1055-1060.
- [97] Jiang C H, Xie P, Li K, *et al.* Evaluation of root-knot nematode disease control and plant growth promotion potential of biofertilizer Ning shield on *Trichosanthes kirilowii* in the field [J]. *Publ Braz Soc Microbiol*, 2018, 49(2): 232-239.
- [98] You H, Yang S J, Zhang L, *et al.* Promotion of phenolic compounds production in *Salvia miltiorrhiza* hairy roots by six strains of rhizosphere bacteria [J]. *Eng Life Sci*, 2018, 18(3): 160-168.
- [99] Mañero F J, Algar E, Martín Gómez M S, *et al.*

- Elicitation of secondary metabolism in *Hypericum perforatum* by rhizosphere bacteria and derived elicitors in seedlings and shoot cultures [J]. *Pharm Biol*, 2012, 50(10): 1201-1209.
- [100] Xie Z C, Chu Y K, Zhang W J, *et al.* *Bacillus pumilus* alleviates drought stress and increases metabolite accumulation in *Glycyrrhiza uralensis* Fisch [J]. *Environ Exp Bot*, 2019, 158: 99-106.
- [101] Asghari B, Khademian R, Sedaghati B. Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) confer drought resistance and stimulate biosynthesis of secondary metabolites in pennyroyal (*Mentha pulegium* L.) under water shortage condition [J]. *Sci Hort*, 2020, 263: 109132.
- [102] Zhai T T, Wang Y F, Liu C L, *et al.* *Trichoderma asperellum* ACCC30536 inoculation improves soil nutrition and leaf artemisinin production in *Artemisia annua* [J]. *Acta Physiol Plant*, 2019, 41(4): 46.
- [103] 彭晓邦. 不同生长势黄芩根际土壤微生物数量特征及其根际效应研究 [J]. 陕西农业科学, 2015, 61(1): 17-21.
- [104] 张向东, 何伟. 不同种植年限黄芩田土壤微生物数量特征研究 [J]. 陕西农业科学, 2011, 57(4): 3-4.
- [105] Bonfante P, Genre A. Mechanisms underlying beneficial plant-fungus interactions in mycorrhizal symbiosis [J]. *Nat Commun*, 2010, 1: 48.
- [106] 王幼珊, 刘润进. 球囊菌门丛枝菌根真菌最新分类系统菌种名录 [J]. 菌物学报, 2017, 36(7): 820-850.
- [107] Guo L D. Presidential address: Recent advance of mycorrhizal research in China [J]. *Mycology*, 2018, 9(1): 1-6.
- [108] 舒波, 李伟才, 刘丽琴, 等. 丛枝菌根(AM)真菌与共生植物物质交换研究进展 [J]. 植物营养与肥料学报, 2016, 22(4): 1111-1117.
- [109] Luginbuehl L H, Menard G N, Kurup S, *et al.* Fatty acids in arbuscular mycorrhizal fungi are synthesized by the host plant [J]. *Science*, 2017, 356(6343): 1175-1178.
- [110] 陈芳玲, 樊娅萍, 贺苗苗, 等. 丛枝菌根真菌在药用植物上的应用研究进展 [J]. 中国农学通报, 2022, 38(12): 55-60.
- [111] Kapoor R, Anand G, Gupta P, *et al.* Insight into the mechanisms of enhanced production of valuable terpenoids by arbuscular mycorrhiza [J]. *Phytochem Rev*, 2017, 16(4): 677-692.
- [112] Sarmiento-López L G, López-Meyer M, Sepúlveda-Jiménez G, *et al.* Arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Stevia rebaudiana* increases trichome development, flavonoid and phenolic compound accumulation [J]. *Biocatal Agric Biotechnol*, 2021, 31: 101889.
- [113] 梁雪飞, 唐梦君, 吕立新, 等. 三种丛枝菌根真菌对茅苍术的生长、生理及主要挥发油成分的影响 [J]. 生态学杂志, 2018, 37(6): 1871-1879.
- [114] Yadav K, Aggarwal A, Singh N. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) induced acclimatization, growth enhancement and colchicine content of micropropagated *Gloriosa superba* L. plantlets [J]. *Ind Crops Prod*, 2013, 45: 88-93.
- [115] 陈伟燕, 贺学礼, 程春泉, 等. 不同水分和双网无梗囊霉对黄芩生长和养分含量的影响 [J]. 西北农业学报, 2014, 23(4): 173-177.
- [116] 赵丽莉, 滕华容, 贺学礼. 施磷量和 AM 真菌对柴胡生长的交互效应 [J]. 中草药, 2006, 37(9): 1405-1409.
- [117] 马丽. AM 真菌和施磷量对黄芩生长和品质的影响 [D]. 保定: 河北大学, 2012.
- [118] Muthukumar T, Udaiyan K. Influence of organic manures on arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Vigna unguiculata* (L.) Walp. in relation to tissue nutrients and soluble carbohydrate in roots under field conditions [J]. *Biol Fertil Soils*, 2000, 31(2): 114-120.
- [119] He X L, Li Y P, Zhao L L. Dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin in the rhizosphere of *Artemisia ordosica* krasch. in mu us sandland, China [J]. *Soil Biol Biochem*, 2010, 42(8): 1313-1319.
- [120] Kapoor R, Sharma D, Bhatnagar A K. Arbuscular mycorrhizae in micropropagation systems and their potential applications[J]. *Sci Hort*-Amsterdam, 2008, 116 (3): 227-239.

[责任编辑 赵慧亮]