

不同光照强度对白芷根系形态及香豆素类成分积累的影响

邢春琴^{1,2}, 吴清华^{1,2,3*}, 张佳旭^{1,2}, 黄成凤^{1,2}, 杜金雨^{1,2}, 黄旭龙^{1,2}, 周涛^{1,2}, 裴瑾^{1,2*}

1. 西南特色中药资源国家重点实验室, 四川 成都 611137
2. 成都中医药大学药学院, 四川 成都 611137
3. 道地药材品质保障与资源持续利用全国重点实验室, 北京 100700

摘要:目的 探讨不同光照强度处理不同发育时期的白芷 *Angelica dahurica* 根系形态建成与香豆素类成分积累之间的关系, 为提升白芷药材品质及高效合理栽培生产提供参考和依据。方法 测定 50% 遮阴、自然光、补光处理组白芷根系形态指标; 采用 HPLC 法和相关性分析, 测定并筛选与白芷根系形态建成关联性较强的香豆素类成分; 通过施加外源香豆素, 观测白芷根系形态, 基于 RT-qPCR 技术测定其根系香豆素生物合成相关基因表达水平。结果 白芷根系形态指标(主根干质量、侧根数量、主根直径、根冠比)与光照强度呈正相关; 不同光强处理组总香豆素含量整体变化呈现“S”型曲线。伞形花内酯与主根长、侧根数、根冠比呈显著负相关, 与主根直径呈显著正相关。外源施加伞形花内酯可显著促进白芷根系形态参数(总根表面积、总根长和根分支数)和 4 个香豆素(氧化前胡素、欧前胡素、珊瑚菜素、异欧前胡素)含量增加, 并上调其香豆素生物合成途径上的苯丙氨酸氨酰化酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)、肉桂酸-4-羟化酶(cinnamate-4-hydroxylase, C4H)、4-香豆素-CoA 连接酶(4-coumarate-CoA ligase, 4CL)等关键基因的表达量。结论 白芷在不同光强、不同发育时期根系指标和香豆素含量存在差异, 伞形花内酯外源施加会影响白芷根系建成, 且通过调控白芷根中香豆素合成途径相关基因表达, 影响白芷根中香豆素类成分含量的积累。

关键词: 白芷; 光照强度; 根系发育; HPLC; 香豆素积累; 伞形花内酯; RT-qPCR; 氧化前胡素; 欧前胡素; 珊瑚菜素; 异欧前胡素

中图分类号: R282.6 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2026)12-4823-12

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2026.12.024

Effects of different light intensities on root morphology and accumulation of active ingredients in *Angelica dahurica*

XING Chunqin^{1,2}, WU Qinghua^{1,2,3}, ZHANG Jiayu^{1,2}, HUANG Chengfeng^{1,2}, DU Jinyu^{1,2}, HUANG Xulong^{1,2}, ZHOU Tao^{1,2}, PEI Jin^{1,2}

1. State Key Laboratory of Southwestern Chinese Medicine Resources, Chengdu 611137, China
2. Chengdu University of Traditional Chinese Medicine, Chengdu 611137, China
3. State Key Laboratory for Quality Ensurance and Sustainable Use of Dao-di Herbs, Beijing 100700, China

Abstract: Objective In order to study the relationship between the morphology of *Angelica dahurica* root system and the accumulation of coumarin-like components at different developmental stages under different light intensity treatments, to provide reference and basis for improving the quality of *A. dahurica* herbs and for efficient and reasonable cultivation and production. **Methods** The morphological indexes of *A. dahurica* root system were determined in 50% shade, natural light, and supplemental light treatment groups; High-performance liquid chromatography (HPLC) and correlation analysis were used to determine and screen the coumarin-like components that were strongly associated with the morphology of *A. dahurica* root system; The morphology of the root system of *A. dahurica* was observed by the application of exogenous coumarin, and the expression level of coumarin biosynthesis-related genes in the root system was determined based on the RT-qPCR technique. **Results** Root morphology indexes of *A. dahurica* (dry weight of primary root, number of lateral roots, diameter of primary

收稿日期: 2026-01-02

基金项目: 四川省科技计划重点研发项目(2023YFS0338); 四川省科技厅重点研发计划(重大科技专项)社会发展领域重点研发项目(2022YFS0582); 国家中医药管理局中医药创新团队及人才支持计划项目(ZYYCXTD-D-202209); 成都中医药大学杏林学者青基人才专项(QJRC2022034); 中央本级重大增减支项目“名贵中药资源可持续利用能力建设项目”(2060302)

作者简介: 邢春琴(2001—), 女, 硕士研究生。E-mail: xchunqin121@163.com

*通信作者: 吴清华, 副教授, 硕士生导师, 从事中药资源品种、品质研究。E-mail: 20122051@cdutcm.edu.cn

裴瑾, 教授, 博士生导师, 从事中药资源品种、品质研究。E-mail: peixjin@163.com

root, root-crown ratio) were positively correlated with light intensity; the overall change of the total coumarin content in the different light intensity treatment groups showed an “S” - shaped curve. Umbelliferolide was significantly negatively correlated with primary root length, number of lateral roots, and root-crown ratio, and significantly positively correlated with primary root diameter; exogenous application of umbelliferolide significantly promoted the increase of the morphological parameters of *A. dahurica* root system (total surface area of the root, the length of the total root, and the number of root branches), and the content of the four complex coumarins (oxypeucedanin, imperatorin, phellopterin, and isoimperatorin), and significantly up-regulated the expression of key genes of coumarin biosynthesis pathway, including phenylalanine ammonia-lyase (*PAL*), cinnamate-4-hydroxylase (*C4H*), 4-coumarate-CoA ligase (*4CL*) and other key genes expression. **Conclusion** *A. dahurica* root indexes and coumarin content varied in different light intensities and developmental periods. The exogenous application of umbelliferolide affected the establishment of dahurica root system and the accumulation of coumarin-like components in dahurica roots by regulating the expression of genes related to the coumarin synthesis pathway in dahurica roots.

Key words: *Angelica dahurica* (Fisch. ex Hoffm.) Benth. et Hook. f.; light intensity; root development; HPLC; coumarin accumulation; umbelliferone; RT-qPCR; oxypeucedanin; imperatorin; phellopterin; isoimperatorin

白芷来源于伞形科植物白芷 *Angelica dahurica* (Fisch. ex Hoffm.) Benth. et Hook. f. 或杭白芷 *A. dahurica* (Fisch. ex Hoffm.) Benth. et Hook. f. var. *formosana* (Boiss) Shan et Yuan 的干燥根^[1]。白芷药用历史悠久,资源分布广泛,是常用的解表散寒药,常用于风寒感冒、鼻塞、风湿痹痛等病症,为治疗阳明头痛之要药^[2-3]。白芷主要含有香豆素类、挥发油类、苷类、生物碱类、多糖类等多种化学成分,而香豆素类化合物是白芷的主要有效成分之一,目前已从白芷中分离出数十种香豆素类化合物,总含量为 0.2%~1.2%,包括欧前胡素、异欧前胡素、氧化前胡素等具有代表性的物质^[4-6]。

植物的次生代谢产物在植物生长发育中发挥着重要作用,与植物形态建成息息相关。例如酚酸类化感物质能够影响种子萌发^[7-8]、降低根系活力^[9]、抑制根系纵向生长^[10]、干扰激素水平^[11]; 萜类物质能够抑制种子发芽、幼苗和根系生长^[12-13]。白芷化学成分众多,其中香豆素类化合物是其主要有效成分之一。现代研究发现,香豆素作为一种化感物质同样能够影响植物形态建成,引起植物根系形态的变化。外源香豆素对苏丹草根系生长的抑制作用随浓度升高而增强^[14]; 在紫花苜蓿中,香豆素对根系生长、根缘细胞活性有明显的低促高抑效应^[15]; 在拟南芥中,香豆素影响种子的萌发,并导致主根生成减少、根毛增加^[16]。目前,尚未有白芷中香豆素成分与其根系形态建成存在相关性的研究。陈晓露^[17]发现 4-甲基伞形酮在一定浓度范围内对平邑甜茶幼苗侧根发生和伸长具有显著促进作用。李琰等^[18]发现 7-氨基-4-甲基香豆素在低浓度时对马齿苋的根长具有显著促进效果,但在高浓度时则抑制根部生长。闫天聪^[19]发现在干旱胁迫下 4-甲基伞形酮能

够有效促进苹果幼树新梢及根系的生长,显著增大根冠比,提升根系的活力,为植物提供更为稳固和高效的营养吸收基础。4-甲基伞形酮作为一种已知能够影响根系生长的香豆素类成分,在白芷植物中却未发现。

基于此,为探究白芷根系形态建成与香豆素类成分积累的关系,本研究通过盆栽实验研究不同光照强度对白芷根系形态指标及香豆素类成分积累的影响,测定并筛选与白芷根系形态建成关联性较强的香豆素类成分,推测香豆素可能参与调控白芷根系生长发育; 通过外源施加与白芷根系形态建成关联性强的伞形花内酯和 4-甲基伞形酮,分析外源香豆素对白芷根系生长发育及香豆素成分合成的影响,初步明确白芷药材性状与有效成分之间的内在关系,为进一步深入研究白芷质量形成机制提供理论依据。

1 材料

1.1 仪器

Ulti Mate 3000 型高效液相色谱仪(美国 Thermo Fisher 公司), TD6M 型台式低速大容量离心机(常州金坛良友仪器有限公司), DHG-9245A 型电热恒温鼓风干燥箱(上海善志仪器设备有限公司), LQ-LEDplant-T5 型 LED 植物灯(杭州利全科技有限公司), TH-25 型温湿度仪(苏州恒瑞净化科技有限公司), ST-102 SDS-700 型便携光照测定仪(英国 SINTEK 公司), Bio-Rad 型 PCR 基因扩增仪、CFX96 型实时荧光定量 PCR 仪[美国赛奥特(北京)科技有限公司]。

1.2 试剂

色谱纯甲醇、乙腈、甲酸购自美国 Thermo Fisher 公司; 对照品氧化前胡素(批号 CHB210113)、欧前胡素(批号 CHB201201)、异欧前胡素(批号

CHB210110)、佛手柑内酯(批号 CHB201127)、白当归素(批号 CHB210104)、水合氧化前胡素(批号 CHB201220)、珊瑚菜素(批号 CHB210106)均购于成都克洛玛生物科技有限公司,质量分数均 $\geq 98\%$;对照品 4-甲基伞形酮(批号 21016)、伞形花内酯(批号 210258)均购自北京百奥创新科技有限公司,质量分数均 $>99\%$ 。TransZol Up Plus RNA Kit, PrimeScript™ RT reagent Kit with gDNA Eraser 试剂盒, TB Green Premix Ex Taq II (Tli RNaseH Plus) 试剂盒。供试白芷种子为杭白芷 *A. dahurica* (Fisch. ex Hoffm.) Benth. et Hook. f. var. *formosana* (Boiss) Shan et Yuan 的干燥成熟种子,取自四川省遂宁市川白芷科研示范基地。

2 方法

2.1 实验处理及样品采集

本实验在成都中医药大学药用植物园进行(103°48'13"E, 30°41'29"N)。实验土壤在使用前混入定量化合物以补充 K、N、P 等大量元素及 Cu、Zn、Mn 等微量元素,使土壤养分饱和化,排除养分差异的因素,堆置 1 周后使用。将大小一致、饱满的种子在育苗盆中培育,待白芷幼苗长出第 3 片真叶后移栽至盆栽。选取长势良好、大小一致的白芷幼苗,带土均匀移栽至盆栽中,每盆移栽 3 株,每个处理组共移栽 30 盆。实验期间水肥、光照、病虫害管理按常规进行。设置补光(HL, LED 补光灯补光)、自然光(NL, 大棚中无遮荫或补光处理)、遮荫(LL, 50%遮荫处理)3 个处理组,补光灯高度为植株上方 1 m(随植株生长调节),保持白芷地上部分空气正常流通,其中补光处理组补光时间设置为 8:00~18:00。

于 2022 年 3~7 月(3 月 10 日、4 月 10 日、5 月 10 日、6 月 1 日、6 月 15 日、7 月 1 日)开始动态取样,每个处理组随机挖取 12~15 株,至 2022 年 7 月 1 日取样结束,共取样 6 次,分别命名为第 1 次取样样品(1-LL、1-NL、1-HL)、第 2 次取样样品(2-LL、2-NL、2-HL)、第 3 次取样样品(3-LL、3-NL、3-HL)、第 4 次取样样品(4-LL、4-NL、4-HL)、第 5 次取样样品(5-LL、5-NL、5-HL)、第 6 次取样样品(6-LL、6-NL、6-HL)。每次取样时,采挖各处理组白芷的完整根部,用流水去除土壤,于阴凉处摊晾,至表面水分稍干后,将主根和侧根分开,于 60 °C 恒温下干燥至含水量低于 14%后取出,放冷,置于干燥器中保存备用。

2.2 白芷根系形态测定方法

用直尺测量白芷主根的长度;用游标卡尺测量白芷主根距芦头 1 cm 处部位的直径;记录白芷根系的侧根根条数;白芷根部于烘箱内干燥至恒定质量后,放在电子天平上称取根干质量。每个处理组重复 9 次,取平均值。

2.3 白芷根系中香豆素类成分的含量测定

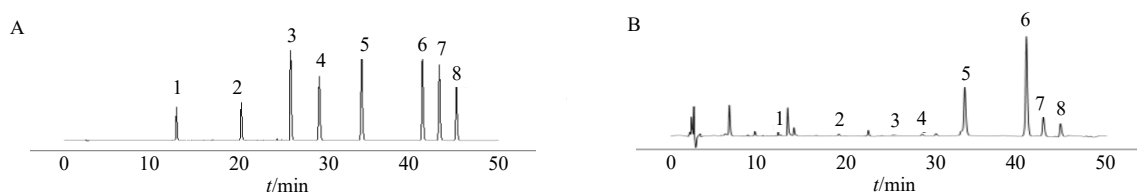
2.3.1 供试品溶液制备 精密称取本品粉末(过 3 号筛) 0.5 g,置 50 mL 锥形瓶中,加入 50%乙醇溶液 25 mL,超声处理(功率 500 W、频率 40 kHz) 1 h,取出,放冷,加 50%乙醇溶液至刻度,摇匀,经 0.22 μm 微孔滤膜滤过,取续滤液,即得。所有供试品溶液均在 4 °C 条件下储藏。

2.3.2 混合对照品溶液制备 精密称取伞形花内酯、水合氧化前胡素、白当归素、佛手柑内酯、氧化前胡素、欧前胡素、珊瑚菜素、异欧前胡素对照品适量,置 10 mL 棕色量瓶中,加甲醇至刻度,摇匀,分别制配成对照品母液。再分别精密吸取各对照品母液适量,至同一棕色容量瓶中,加甲醇至刻度线,摇匀,制配伞形花内酯、水合氧化前胡素、白当归素、佛手柑内酯、氧化前胡素、欧前胡素、珊瑚菜素、异欧前胡素质量浓度分别为 100、99、70、61、98、126、75、45 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 的混合对照品溶液。

2.3.3 色谱条件 色谱柱为 Agilent C₁₈ 柱(250 mm \times 4.6 mm, 5 μm , 安捷伦科技中国有限公司);检测波长为 254 nm;流动相为 0.1%甲酸水溶液-乙腈,梯度洗脱:0~10 min, 10%~25%乙腈;10~30 min, 25%~50%乙腈;30~50 min, 50%~65%乙腈;50~55 min, 65%~10%乙腈;体积流量为 1.0 mL/min;进样量为 10 μL ;柱温为 30 °C。色谱图见图 1。

2.3.4 线性关系考察 精密吸取上述混合对照品溶液 0.02、0.04、0.2、1、2、10 mL 置于 10 mL 量瓶中,加甲醇定容至刻度线,摇匀,制成一系列不同质量浓度的混合对照品溶液,所有对照品溶液均储藏于 4 °C 下,进样前过 0.22 μm 微孔滤膜。按照“2.3.3”项色谱条件,将混合对照品分别进样,以质量浓度为横坐标(X),以峰面积为纵坐标(Y),绘制各成分线性方程及线性范围,见表 1。

2.3.5 方法学考察 参照张佳旭的研究^[20]方法完成方法学考察,进行精密度试验、重复性试验、稳定性试验和加样回收率试验;精密度试验中上述 8 种成分的 RSD 值分别为 1.51%、1.53%、1.66%、



1-伞形花内酯; 2-水合氧化前胡素; 3-白当归素; 4-佛手柑内酯; 5-氧化前胡素; 6-欧前胡素; 7-珊瑚菜素; 8-异欧前胡素。
1-umbelliferone; 2-oxypeucedanin hydrate; 3-byakangelicin; 4-byakangelicol; 5-oxypeucedanin; 6-imperatorin; 7-phellopterin; 8-isoperatorin.

图1 混合对照品 (A) 和白芷样品根 (B) 香豆素类成分 HPLC 图谱

Fig. 1 HPLC of coumarin components of *Angelicae Dahuricae Radix* (ADR) control (A) and sample root (B)

表1 线性关系及范围

Table 1 Regression equation and linear range

成分	线性关系	<i>r</i>	线性范围/($\mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$)
伞形花内酯	$Y=0.1347X+0.0067$	0.9999	0.200~100.000
水合氧化前胡素	$Y=0.5297X-0.0086$	1.0000	0.198~99.000
白当归素	$Y=0.2492X+0.1066$	0.9999	0.140~70.000
佛手柑内酯	$Y=0.1691X+0.1539$	1.0000	0.122~61.000
氧化前胡素	$Y=0.7590X+0.2815$	1.0000	0.196~98.000
欧前胡素	$Y=0.6319X+0.0543$	1.0000	0.252~126.000
珊瑚菜素	$Y=0.4693X-0.0086$	0.9999	0.150~75.000
异欧前胡素	$Y=0.6235X+0.0642$	0.9999	0.090~45.000

1.51%、1.39%、1.25%、2.33%、1.36%，表明仪器精密度良好；重复性试验中上述8种成分的RSD值分别为1.77%、0.91%、0.71%、0.94%、0.89%、0.52%、1.42%、0.65%，表明方法重复性良好；稳定性试验中上述8种成分的RSD值分别为1.17%、1.23%、1.29%、1.09%、1.41%、1.16%、2.23%、1.65%，表明供试品溶液在24h内稳定性良好；加样回收率试验中上述8种成分的回收率分别为102.37%、100.56%、101.38%、99.81%、101.23%、99.73%、102.85%、101.40%，RSD分别为1.02%、1.12%、1.41%、1.35%、1.17%、1.05%、1.33%、0.84%，表明本方法准确度较好。

2.3.6 样品含量测定 取不同处理组白芷样品粉末，按“2.3.1”项下方法制备成供试品溶液，按“2.3.3”项下色谱条件进样测定。每个处理组重复3次。

2.4 差异分析

将采集的白芷根系形态指标和香豆素类成分含量数据导入SIMCA14.1软件中进行主成分分析(principal component analysis, PCA)、正交偏最小二乘法分析(orthogonal partial least squares-discriminant analysis, OPLS-DA)，并建立OPLS-DA模型，筛选出VIP>1的关键变量。采用SPSS 26.0软件对不同光照强度处理不同发育时期白芷的主根长度、主根重、侧根数、主根直径等根系形态指标和根中伞形花内酯等8种香豆素成分进行Person相关性分析，找出与白芷根系建成关联性较强的香豆素成分。

2.5 外源香豆素成分对白芷根系的影响

2.5.1 外源施加伞形花内酯、4-甲基伞形酮处理白芷幼苗 精选饱满、大小一致的白芷种子，用10%的次氯酸钠溶液消毒，蒸馏水洗净后再浸泡过夜，后移至育苗盆中培养，待白芷幼苗真叶长至6~7cm时，挑选长势良好且均匀一致的幼苗移植到水培培养箱(水培液为1/2霍格兰营养液)，在幼苗移植到培养箱第7天时，更换营养液并开始施加外源香豆素处理。分别加入浓度为50、100、200 $\mu\text{mol/L}$ 的伞形花内酯、4-甲基伞形酮培养液。并按浓度从低到高的顺序分别命名为CK(对照组)、S-50(浓度为50 $\mu\text{mol/L}$ 的伞形花内酯)、S-100(浓度为100 $\mu\text{mol/L}$ 的伞形花内酯)、S-200(浓度为200 $\mu\text{mol/L}$ 的伞形花内酯)、4-50(浓度为50 $\mu\text{mol/L}$ 的4-甲基伞形酮)、4-100(浓度为100 $\mu\text{mol/L}$ 的4-甲基伞形酮)、4-200(浓度为200 $\mu\text{mol/L}$ 的4-甲基伞形酮)组。每个处理组45株白芷幼苗。

2.5.2 样品采集及处理 于处理后第15天时进行取样，每个处理组挑选15株新鲜白芷幼苗，快速利用75%酒精消毒、蒸馏水洗净后，保存于-80 $^{\circ}\text{C}$ 环境下，用于RT-qPCR。其余白芷幼苗用清水洗净根部后放入扫描仪中进行扫描，后于60 $^{\circ}\text{C}$ 恒温下干燥至含水量低于14%后取出，放冷，存于干燥器中，用于测定根中香豆素类成分含量。

2.5.3 白芷根系表型测定 将扫描图导入WinRhizo(S)v.2004b软件中，使用软件对根系图

片进行分析,测得根表型参数(根总表面积、总根长、平均直径和根分枝数)。

2.5.4 白芷根系香豆素含量测定 按“2.3”项下操作方法进行,采用HPLC法测定不同浓度伞形花内酯、4-甲基伞形酮处理15d后白芷根系中8种香豆素成分的含量,并使用SPSS 26.0软件对数据进行处理,确定不同浓度伞形花内酯、4-甲基伞形酮对白芷香豆素成分积累的影响。

2.5.5 白芷根系香豆素合成关键基因相对表达量的测定 取出超低温保存(-80℃)的新鲜白芷样品,迅速转移至用液氮预冷的无菌研钵中,用研杵充分研磨至粉末状(研钵中液氮不可挥发干)。白芷根系总RNA提取的具体操作步骤参照TransZol Up Plus RNA Kit试剂盒。为保证样品总RNA纯净无DNA干扰,先去除RNA中的杂质基因组,按5×g DNA Eraser Buffer : gDNA Eraser : RNase Free dH₂O = 2 : 1 : 5的比例在冰上混合相应试剂,然后吸取8 μL混合试剂到每个反应管中,并加入2 μL样品总RNA,所得混合液在42℃下反应2 min,随后4℃保存,用于反转录。白芷根系总RNA反转录的具体操作步骤参照PrimeScript™ RT reagent Kit with gDNA Eraser试剂盒。

按PrimeScript RT Enzyme Mix I: RT Primer Mix: 5×PrimeScript Buffer 2 (for Real Time) : RNase Free dH₂O = 1 : 1 : 4 : 4比例在冰上混合相

应试剂,然后吸取10 μL混合溶液到每个反应管中,并加入10 μL纯RNA溶液,所得cDNA溶液在37℃下反应15 min,85℃下反应5 s,随后4℃保存,用于RT-qPCR。采用TB Green Premix Ex Taq II (Tli RNaseH Plus)试剂盒进行RT-qPCR反应。各样品按TB Green Premix Ex Taq II (Tli RNaseH Plus) (2×): PCR Forward Primer (10 μmol/L) : PCR Reverse Primer (10 μmol/L) : cDNA溶液 : 灭菌水 = 10 : 1 : 1 : 1 : 7的比例在冰上配制20 μL PCR反应液。RT-qPCR扩增条件如下:95℃持续2 min;95℃持续5 s和60℃持续30 s,40次循环;95℃持续5 s;65℃升至95℃(0.5℃/5 s)。使用2^{-ΔΔCt}法计算相对表达式。每个样品重复3次。

根据查阅参考报道^[21-24]筛选出7个香豆素上游生物合成途径上的关键基因,分别为4-香豆素-CoA连接酶(4-coumarate--CoA ligase, *4CL*)、对香豆酸3-羟化酶(coumarale-3-hydroxylase, *C3H*)、肉桂酸4-羟化酶(cinnamate-4-hydroxylase, *C4H*)、羟基肉桂酰基转移酶(hydroxycinnamoyl- transferase, *HCT*)、苯丙氨酸氨酰化酶(phenylalanine ammonia-lyase, *PAL*)、咖啡酸O-甲基转移酶(caffeic acid 3-O-methyltransferase, *COMT*)、阿魏酰-CoA 6-羟化酶(feruloyl-CoA 6'-hydroxylase, *F6'H*),并以β-肌动蛋白(*actin*)为内参基因,共设计了10对引物序列(表2),以此展开RT-qPCR实验。通过测定不同

表2 引物序列

Table 2 Primer sequences

基因名称	引物名称	碱基序列(5'-3')
<i>actin</i>	actin-F	GATTCCGTTGCCCTGAGGTTCTG
	actin-R	ACCACCACTGAGCACTATGTTTCC
<i>4CL</i>	CL1259-F	CAACTCATGGAAGCTGACGAAT
	CL1259-R	ATTCTCGCCATCAACTTGTTGT
<i>C3H-1</i>	CL3389-F	CTTCTCGCTGCATCATCTCTCCTC
	CL3389-R	ACGGAACCTTGAGTGGCTTCATGTC
<i>C3H-2</i>	CL9367-F	TCTAGGAGGGGTAGCATTCAAC
	CL9367-R	GAGAGGCACCAAGTTTAAGACC
<i>C4H</i>	CL11501-F	GGGCATTGCGGAACTAGTTAAT
	CL11501-R	ATGACAGCTTGAAGGTAAGGGA
<i>HCT-1</i>	CL2722-F	CCGCCCTTGATTACTTGGAATT
	CL2722-R	AGTCCTTCATATGCAATTCCGC
<i>HCT-2</i>	Un 21055-F	CTTAGCTGGTCCCACATTCTTG
	Un 21055-R	AAGAAGGGAGTTTGCAGGTTTC
<i>PAL</i>	Un 9860-F	ATGGCTTCGATGGTTCTCTTTG
	Un 9860-R	AGAGCTACCGTCCAATATGTGT
<i>COMT</i>	CL5797-F	AGTTACATTGCCGACGAAGATG
	CL5797-R	CCCTCAAGCAGTGCACTTTTA
<i>F6'H</i>	DN10627-F	GAAATTATTGGTCCGCTACCTG
	DN10627-R	ATAATCCGAATACAAAACCTTGCT

处理组白芷样品根系香豆素合成关键基因的表达情况,进一步验证外源施加的香豆素对白芷根系香豆素含量的影响。

3 结果与分析

3.1 白芷根系形态测定结果

白芷根系形态指标(主根干质量、侧根数量、主根直径、根冠比)与光照强度呈正相关。在整个生长发育过程中,HL处理组白芷表现最佳,其主根重量在成熟期显著高于其余组别,分别是LL、NL

处理组的3.36、2.07倍,其主根直径显著增加,其侧根数量也最多,分别是LL、NL处理组的2.69、1.65倍。根冠比的大小直观地反映了植物地下部分和地上部分之间的相关性。NL、LL处理组的根冠比变化趋势相近,均在第2次采样时有不同程度的下降,随后根冠比稳定增加。NL与HL处理组根冠比均在第4次采样后显著上升,此时为白芷根部的快速发育时期,且在第4次取样后,NL与HL处理组的根冠比并无明显差异。见表3。

表3 不同光强处理下各时期白芷根系形态指标测定结果($\bar{x} \pm s, n=3$)

Table 3 Determination of root morphology indexes of ADR at different growth stages under various light intensities ($\bar{x} \pm s, n=3$)

组别	主根长/cm	主根干质量/g	侧根数/个	主根直径/mm	根冠比
1-LL	4.089±0.567	0.020±0.004	0	2.182±0.369	0.252±0.016
1-NL	3.978±0.431	0.055±0.017	0	3.297±0.434	0.259±0.036
1-HL	3.567±0.330	0.072±0.022	0	3.620±0.332	0.260±0.024
2-LL	6.356±1.221	0.038±0.005	0	2.903±0.472	0.210±0.014
2-NL	12.889±2.260	0.158±0.025	2.333±0.471	7.916±0.655	0.207±0.026
2-HL	13.122±1.473	0.480±0.091	5.222±0.629	9.806±0.927	0.279±0.045
3-LL	15.606±1.554	0.113±0.014	2.444±0.497	4.879±0.814	0.215±0.012
3-NL	20.689±1.683	0.445±0.026	4.222±1.133	7.862±0.362	0.249±0.006
3-HL	16.556±1.419	1.408±0.104	9.111±1.100	10.350±0.114	0.352±0.043
4-LL	19.567±3.360	0.796±0.412	3.111±0.737	10.051±1.559	0.289±0.021
4-NL	20.000±2.413	1.504±0.101	6.556±1.257	12.588±1.022	0.355±0.033
4-HL	28.400±3.741	3.712±0.145	8.444±1.066	16.321±1.107	0.376±0.024
5-LL	35.733±3.060	1.561±0.634	3.222±0.916	12.657±0.836	0.327±0.042
5-NL	32.967±2.016	5.571±0.759	5.667±1.054	19.973±0.995	0.579±0.065
5-HL	26.733±3.200	9.555±1.365	8.222±1.227	21.606±1.147	0.619±0.071
6-LL	31.533±3.258	4.872±1.911	3.556±0.685	15.607±1.526	0.567±0.033
6-NL	33.033±3.496	7.912±1.746	5.778±0.916	23.610±1.087	0.694±0.051
6-HL	33.878±3.409	16.401±1.062	9.556±1.343	28.473±1.049	0.717±0.042

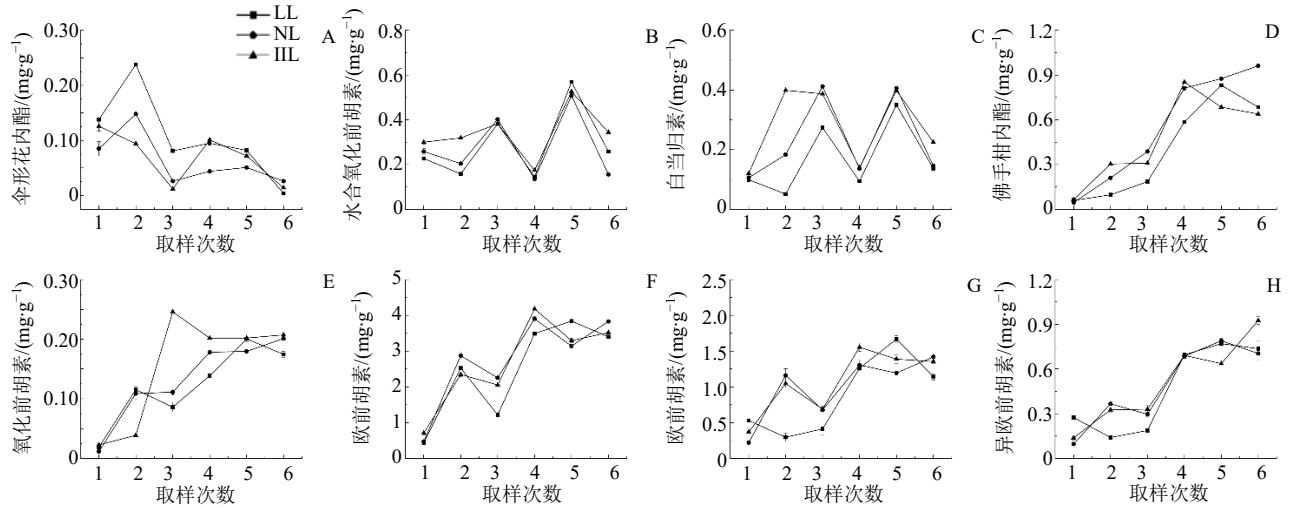
3.2 白芷根系香豆素含量测定结果

不同处理组白芷根中伞形花内酯、水合氧化前胡素、白当归素、佛手柑内酯、氧化前胡素、欧前胡素、珊瑚菜素及异欧前胡素的质量分数分别为0.004~0.238、0.136~0.569、0.051~0.412、0.045~0.962、0.113~2.458、0.471~4.181、0.219~1.667、0.096~0.925 mg/g。从总成分看,不同光强处理组总香豆素含量整体变化呈现“S”型曲线。从单个成分看,伞形花内酯含量呈现先上升、后逐渐降低的趋势;佛手柑内酯、氧化前胡素、欧前胡素、珊瑚菜素和异欧前胡素含量变化均呈现稳步上升趋势,且均在第3次取样(5月10日)后含量激增,并在第4次取样(6月1

日)后含量趋于稳定;水合氧化前胡素和白当归素含量变化则无明显规律。见图2。

3.3 PCA和OPLS-DA结果

3.3.1 不同发育时期白芷的PCA及OPLS-DA 不同光照强度、不同发育时期白芷样品主成分二维散点图($R^2_X=0.797>0.5$, $Q^2=0.629>0.5$),可见建立的PCA模型稳定性较好。根据PCA主成分二维散点图(图3),可见第1、3、4、5次取样样品的聚合程度均较好,可单独聚为一类,但第2、6次取样样品中2-HL、6-HL处理组与其余同时期样品聚合度较差,表明光照强度会影响白芷根系形态建成和香豆素成分积累。



A-伞形花内酯; B-水合氧化前胡素; C-白当归素; D-佛手柑内酯; E-氧化前胡素; F-欧前胡素; G-珊瑚菜素; H-异欧前胡素。
A-umbelliferone; B-oxypeucedanin hydrate; C-byakangelicin; D-bergapten; E-oxypeucedanin; F-imperatorin; G-phellopterin; H-isoimperatorin.

图2 不同光强处理下各时期白芷根中香豆素成分含量变化曲线图

Fig. 2 Variation curve of coumarin content in ADR roots at different growth stages under different light intensities

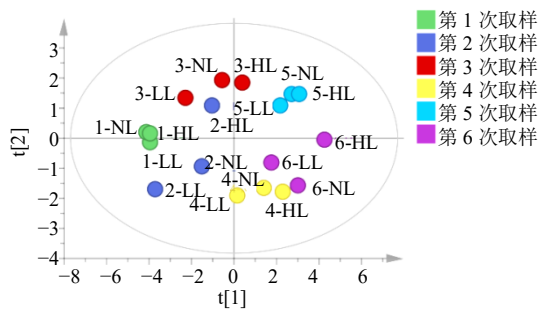


图3 不同发育时期白芷样品 PCA 主成分二维散点图

Fig. 3 Two-dimensional scatter plot of PCA principal components of ADR samples at different growth periods

在 PCA 的基础上,对白芷根系形态及含量数据进行 OPLS-DA, OPLS-DA 模型中,其模型参数 $R^2_X=0.940 (>0.5)$, $R^2_Y=0.753 (>0.5)$, $Q^2=0.415$, 说明模型稳定可靠,具有一定的预测能力。后对建立的 OPLS-DA 模型进行 200 次随机置换检验(图 4), R^2 的截距为 0.294 (<0.3), Q^2 的截距为 -0.695 (<0.05), 2 条拟合线的斜率均大于 0, 表明模型可靠、未过拟合。如图 5 所示, VIP 值大于 1 且包含在 95%可行区间 ($P<0.05$) 内的指标,分别为伞形花内酯、主根干质量、水合氧化前胡素、白当归素,这 4 个指标可视为对此次分类贡献较大的差异性指标。

3.3.2 白芷根系形态指标与香豆素成分的相关性分析 除水合氧化前胡素、白当归素与各项形态指标相关性不显著外,其余 6 种香豆素成分均与 1 个

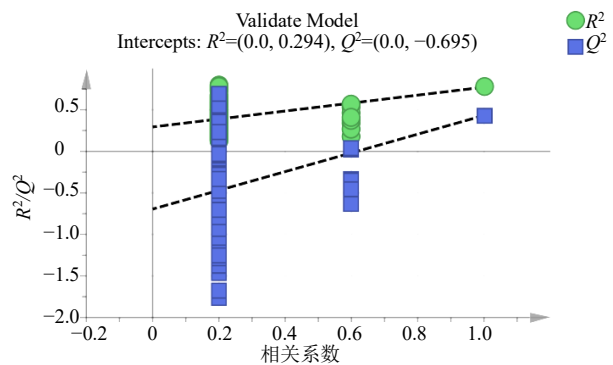


图4 不同采样时期白芷样品 OPLS-DA 图

Fig. 4 OPLS-DA of ADR samples in different sampling periods

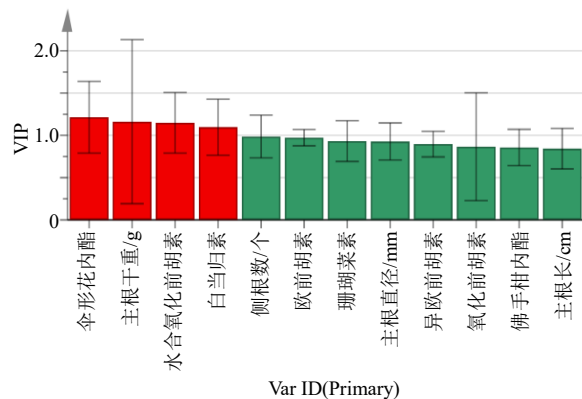


图5 不同采样时期白芷样品 VIP 图

Fig. 5 VIP plots of ADR samples at different sampling periods

或多个形态指标有相关性,其中伞形花内酯与主根长、侧根数、主根直径、根冠比均呈显著相关性 ($P < 0.05$),其与主根长、侧根数、根冠比呈显著负相关,与主根直径呈显著正相关;佛手柑内酯除与主根长、主根干质量、主根直径、根冠比均呈显著相关性 ($P < 0.05$);氧化前胡素与 5

个形状指标均呈显著相关性 ($P < 0.05$);欧前胡素仅与主根长、主根直径呈显著相关性 ($P < 0.05$);珊瑚菜素仅与主根长、主根直径呈显著相关性 ($P < 0.05$),异欧前胡素与主根长、主根干质量、主根直径、根冠比呈显著相关性 ($P < 0.05$)。见表 4。

表 4 白芷根系形态指标与香豆素成分的相关性分析结果 ($n=20$)

Table 4 Results of correlation analysis between morphological indexes of ADR root system and coumarin composition ($n=20$)

指标	相关系数				
	主根长	主根干质量	侧根数	主根直径	根冠比
伞形花内酯	-0.629*	-0.489	-0.635*	0.605*	-0.615*
水合氧化前胡素	0.296	0.238	-0.324	-0.300	0.222
白当归素	0.371	0.160	0.501	0.286	0.173
佛手柑内酯	0.793*	0.593*	0.554	0.784*	0.737*
氧化前胡素	0.875*	0.725*	0.699*	0.850*	0.686*
欧前胡素	0.806*	0.493	0.547	0.723*	0.550
珊瑚菜素	0.835*	0.529	0.574	0.771*	0.581
异欧前胡素	0.904*	0.702*	0.579	0.866*	0.761*

* $P < 0.05$, 相关性显著。

* $P < 0.05$, significant correlation.

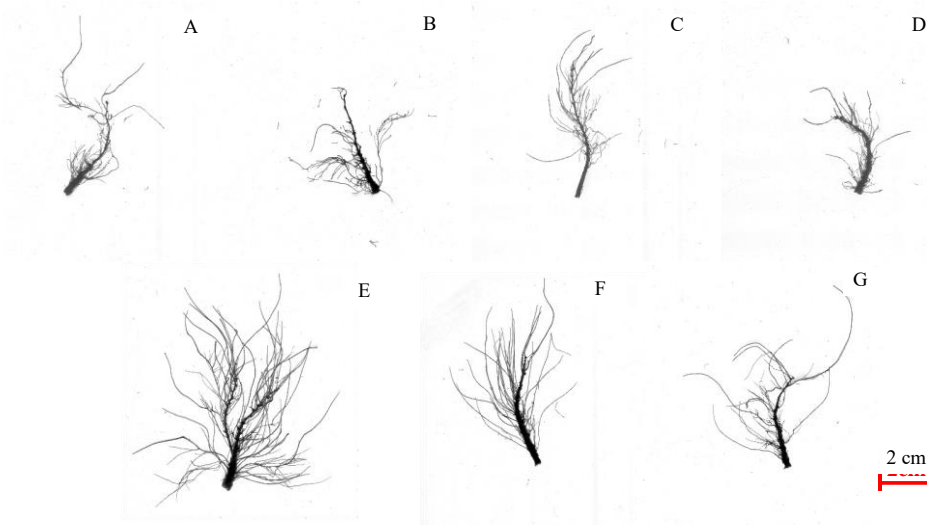
结合主成分分析和相关性分析结果,伞形花内酯与主根长、侧根数、主根直径、根冠比呈显著相关性,故选择伞形花内酯作为外源香豆素来探讨外源施加香豆素对白芷根系表型和香豆素类成分积累的影响。

3.4 外源香豆素对白芷根系的影响

3.4.1 白芷根系表型测定结果 外源香豆素处理具有促进白芷幼苗不定根分支的作用。与对照组相比,50、100 $\mu\text{mol/L}$ 4-甲基伞形酮处理后,其不定根分枝数分别增加了 38.22%、30.21%;50、100 $\mu\text{mol/L}$ 的伞形花内酯处理后,其不定根分枝数分别增加了 159.62%、30.21%,可见伞形花内酯增加根分支的作用更明显(图 6),但 200 $\mu\text{mol/L}$ 浓度的 4-甲基伞形酮和伞形花内酯处理下的白芷幼苗根分支数与对照组无显著差异。外源香豆素处理下的白芷幼苗根平均直径均有不同程度的降低。与对照组相比,50、100、200 $\mu\text{mol/L}$ 的 4-甲基伞形酮处理后,根平均直径分别下降了 13.18%、46.64%、29.91%;50、100、200 $\mu\text{mol/L}$ 的伞形花内酯处理后,根平均直径分别下降了 27.25%、15.34%、20.03%。此外,总根表面积和不定根分支数随 4-甲基伞形酮的浓度升高而降低;总根长、总根表面积和不定根分支数随伞形花内酯的浓度升高而降低。结果见表 5。

3.4.2 白芷根系香豆素含量测定结果 外源施加伞形花内酯可以促进白芷根系中水合氧化前胡素、氧化前胡素、欧前胡素、珊瑚菜素、异欧前胡素含量的积累。与对照组比较,外源施加 50、100、200 $\mu\text{mol/L}$ 的伞形花内酯和 4-甲基伞形酮均能提高白芷根系中水合氧化前胡素、欧前胡素、珊瑚菜素含量,但对白芷根系中伞形花内酯、白当归素、佛手柑内酯含量均无促进作用,对其合成表现出抑制作用。此外,水合氧化前胡素、白当归素、佛手柑内酯和氧化前胡素的含量随 4-甲基伞形酮浓度升高而降低;水合氧化前胡素、氧化前胡素、欧前胡素的含量随伞形花内酯浓度升高而升高。见表 6。

3.4.3 白芷根系香豆素合成关键基因相对表达量的测定结果 外源施加香豆素影响并调控了白芷根中香豆素合成关键基因 *HCT-1*、*PAL*、*F6'H*、*C4H*、*4CL*、*HCT-2*、*COMT*、*C3H-1*、*C3H-2* 的表达,伞形花内酯能上调香豆素上游生物合成途径上的关键基因 *PAL*、*4CL*、*F6'H*、*HCT-2*、*COMT*、*C3H-1*、*C3H-2* 的表达量。不同浓度伞形花内酯处理组除关键基因 *4CL*、*C3H-2* 外,均为 S-200 处理组作用效果更显著。外源 4-甲基伞形酮处理中,随着浓度的升高,*PAL*、*COMT*、*C3H-1*、*C3H-2* 基因的相对表达量呈下降趋势,结果见表 7。



A-对照组; B-50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 4-甲基伞形酮处理组; C-100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 4-甲基伞形酮处理组; D-200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 4-甲基伞形酮处理组; E-50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 伞形花内酯处理组; F-100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 伞形花内酯处理组; G-200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 伞形花内酯处理组。
 A-Control group CK; B-50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 4-methylumbelliferone treatment group; C-100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 4-methylumbelliferone treatment group; D-200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 4-methylumbelliferone treatment group; E-50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ umbelliferous lactone treatment group; F-100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ umbelliferata lactone treatment group; G-200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ umbelliferata lactone treatment group.

图 6 不同浓度外源香豆素处理组根系扫描图

Fig. 6 Root scans of different concentrations of exogenous coumarin treatment groups

表 5 不同处理组白芷根系指标 ($\bar{x} \pm s, n = 15$)

Table 5 Table of root parameters of ADR in different treatment groups ($\bar{x} \pm s, n = 15$)

组别	总根长/cm	总根表面积/cm ²	平均直径/mm	不定根分支数
对照	112.463 ± 11.532	8.773 ± 1.313	0.789 ± 0.113	31.200 ± 7.756
4-50	155.584 ± 17.728	10.046 ± 1.767	0.685 ± 0.098	43.125 ± 8.638
4-100	201.953 ± 23.457	7.484 ± 1.635	0.421 ± 0.045	40.625 ± 10.499
4-200	104.557 ± 11.764	5.970 ± 1.056	0.553 ± 0.113	35.500 ± 11.543
S-50	278.415 ± 19.415	13.261 ± 2.983	0.574 ± 0.058	81.000 ± 17.688
S-100	213.200 ± 23.808	12.865 ± 2.837	0.668 ± 0.075	63.714 ± 19.532
S-200	118.230 ± 18.149	7.696 ± 0.986	0.631 ± 0.081	33.600 ± 9.058

表 6 不同处理组白芷根系香豆素含量测定结果 ($\bar{x} \pm s, n = 3$)

Table 6 Content determination of coumarin in roots of ADR in different treatment groups ($\bar{x} \pm s, n = 3$)

组别	质量分数/(mg·g ⁻¹)							
	伞形花内酯	水合氧化前胡素	白当归素	佛手柑内酯	氧化前胡素	欧前胡素	珊瑚菜素	异欧前胡素
对照	2.168 ± 0.027	0.223 ± 0.003	0.992 ± 0.001	0.905 ± 0.009	1.246 ± 0.003	2.965 ± 0.018	0.403 ± 0.001	0.495 ± 0.001
4-50	1.949 ± 0.007	0.549 ± 0.017	0.736 ± 0.005	0.766 ± 0.002	1.589 ± 0.011	3.354 ± 0.022	0.515 ± 0.011	0.553 ± 0.006
4-100	0.947 ± 0.021	0.345 ± 0.011	0.524 ± 0.003	0.701 ± 0.008	1.356 ± 0.009	3.380 ± 0.048	0.446 ± 0.006	0.461 ± 0.017
4-200	1.339 ± 0.009	0.236 ± 0.003	0.436 ± 0.005	0.694 ± 0.003	1.194 ± 0.006	3.088 ± 0.021	0.490 ± 0.005	0.471 ± 0.007
S-50	1.575 ± 0.013	0.248 ± 0.007	0.194 ± 0.002	0.483 ± 0.005	1.436 ± 0.003	3.532 ± 0.033	0.845 ± 0.019	0.499 ± 0.008
S-100	1.295 ± 0.009	0.354 ± 0.009	0.251 ± 0.002	0.706 ± 0.008	1.447 ± 0.004	3.832 ± 0.019	0.621 ± 0.013	0.548 ± 0.008
S-200	1.326 ± 0.011	0.498 ± 0.021	0.185 ± 0.003	0.666 ± 0.023	1.520 ± 0.015	4.541 ± 0.034	0.756 ± 0.012	0.529 ± 0.004

表7 不同处理组白芷根中不同基因相对表达量 (n=3)

Table 7 Relative expression of different genes in ADR roots of different treatment groups (n = 3)

处理	相对表达量								
	<i>HCT-1</i>	<i>PAL</i>	<i>F6H</i>	<i>C4H</i>	<i>4CL</i>	<i>HCT-2</i>	<i>COMT</i>	<i>C3H-1</i>	<i>C3H-2</i>
对照	1.000±0.031	1.000±0.177	1.000±0.066	1.000±0.122	1.000±0.021	1.000±0.056	1.000±0.028	1.000±0.024	1.000±0.254
4-50	1.355±0.091	2.397±0.038	0.895±0.024	1.462±0.037	1.558±0.014	1.321±0.031	1.347±0.018	1.132±0.117	1.314±0.075
4-100	0.857±0.101	2.279±0.047	1.095±0.024	1.022±0.037	0.755±0.014	1.411±0.011	1.023±0.013	0.778±0.117	1.155±0.075
4-200	0.973±0.101	1.082±0.036	1.220±0.024	1.220±0.037	1.132±0.014	1.047±0.011	0.851±0.018	0.638±0.117	0.841±0.075
S-50	1.254±0.074	3.862±0.231	1.442±0.105	1.238±0.072	1.321±0.049	1.633±0.096	1.477±0.047	1.932±0.068	4.384±0.090
S-100	1.775±0.134	6.585±0.035	2.297±0.065	1.797±0.160	2.969±0.050	2.294±0.119	1.791±0.096	1.634±0.124	3.374±0.066
S-200	1.857±0.371	10.383±0.237	2.851±0.054	2.226±0.133	2.558±0.014	3.035±0.811	2.041±0.008	2.668±0.117	4.334±0.175

4 讨论

4.1 不同光照强度、不同发育时期下白芷根系形态建成的规律分析

光能促进作物地上部和根系协同生长发育,根的光形态建成由多种途径介导,包括移动信号分子向地下部的传输、根部直接感应光以及通过植物体的光通道进行传播等^[25]。有研究表明根系可以直接感受地上部的光^[26-27]。同时,光照强度能影响植物根系形态,当同样使用白光处理丹参时,光照强度大的侧根发生数量最多^[28];当光强减弱时,大豆的根系发育会受到影响,表现为根长指标、根表面积下降^[29]。植物根系具有很强的适应性,可以通过改变自身根系形态来适应光照条件的变化^[30],本实验发现随着光照强度的增加,除主根长指标外,主根干质量、侧根数量、主根直径、根冠比指标都随之增大,说明光照强度作为关键的环境因子,可以调节植物根系的生长模式,对其根系发育有着深远的影响。不同光照强度处理下白芷根系生长发育趋势基本相同,补光组根系生物量在采样期间一直保持着较高的积累速率;遮荫组由于光照不足,导致其把较多的能量用于地上部分生长,导致其地下部分生物量积累速率缓慢。即随着光照强度的增加,植物生物量积累速率增加^[31-33],根冠比显著增加^[34]。这一发现可用于川白芷生产种植,即在相同光照条件下,可通过改变种植密度,人为干预种植区域白芷光照条件,使川白芷处于更适宜根系生物量积累的光照条件中,从而保证产量。

4.2 白芷根香豆素成分积累规律分析

不同处理组白芷在不同生长期8种香豆素类成分含量均有明显差异,其中欧前胡素作为《中国药典》2025年版所规定的质量控制成分,其质量分数按干燥品计算不得少于0.080%^[1];本实验所测得的

18批白芷样品的欧前胡素含量均符合药典对欧前胡素含量的规定。异欧前胡素作为欧前胡素的同分异构体,其含量在不同时期也有明显差异,二者在不同时期所采集的不同光强处理组样品中均呈现动态变化,整体呈现升高的趋势,且欧前胡素、异欧前胡素在第4次取样(6月1日)时达到峰值。吕强^[35]研究认为,此阶段为川白芷根生长旺盛期,可溶性糖在根中大量积累,是形成白芷品质形成的关键阶段。此外,不同光强处理组不同生长期香豆素含量也有较大差异,HL、NL处理组欧前胡素含量在根发育期(第4次取样)及采收期(第6次取样)时,均显著高于LL处理组。这提示在生产中可以通过调节种植间距等人工干预手段改变白芷植株的光照环境,来获得更高品质的白芷药材。

4.3 外源香豆素对白芷根系形态及香豆素合成的影响分析

植物主要依靠根系吸收和利用土壤中的水分与养分,根系的生长发育与植物地上部分的生长状况相辅相成,而根系形态结构是直接反映植物根系生长发育状况的主要指标^[36]。本实验发现随外源香豆素施加浓度的升高,不同处理组白芷幼苗的平均直径变化趋势与3个根系参数(根总表面积、总根长和侧根数目)变化规律相反,即土壤环境改变时,植物增加总根长、根毛长度,使根系平均直径变小等,以加强根部活动来适应不同的土壤环境^[37-38]。同时,与对照组比较,白芷幼苗随外源香豆素施加浓度的上升,侧根数量呈现先升后降的趋势,表明低浓度的香豆素可促进白芷根系形态建成,但浓度过高(200 μmol/L)也会表现出对植株根系的抑制作用,这与文献报道的香豆素对根系发育的影响相近,即低浓度下香豆素通过促使植物侧根、根毛的

生成^[15,39], 改变根系形态来保证植物正常的生长发育过程^[40]。伞形花内酯外源处理组与对照组比较, 根中欧前胡素及异欧前胡素含量随处理浓度的升高而增加, 4-甲基伞形酮处理组则无此现象; 4-甲基伞形酮低浓度处理后所测得欧前胡素及异欧前胡素含量较高, 高浓度处理后此香豆素含量较低, 推测其原因可能是 4-甲基伞形酮主要刺激白芷侧根发育, 使侧根中生成的香豆素含量较高, 但本实验中高浓度刚好达到了阈值, 反而生成的香豆素含量降低。RT-qPCR 相对定量结果显示, 伞形花内酯处理后, 随其浓度的升高, 白芷根中香豆素生物合成途径上的 *PAL*、*4CL* 等关键基因的表达量显著上调。但伞形花内酯如何调控白芷香豆素生物合成途径关键基因的表达, 以及香豆素类物质是如何调控白芷根系发育, 仍有待于进一步研究。

综上所述, 本研究通过盆栽实验发现了光照强度对白芷生长发育及香豆素类成分积累的影响显著, 并以验证实验证实了香豆素通过促使白芷根系的发育来适应环境, 且伞形花内酯通过调控白芷根中香豆素合成途径相关基因表达, 影响白芷根中香豆素类成分含量的积累, 初步明确白芷药材性状与有效成分之间的内在关系, 为白芷实际生产活动提供理论指导。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

- [1] 中国药典 [S]. 一部. 2025: 109.
- [2] 王蕊, 刘军, 杨大字, 等. 白芷化学成分与药理作用研究进展 [J]. 中医药信息, 2020, 37(2): 123-128.
- [3] 孙杰玉, 甘政坤, 康点点, 等. 不同产地白芷指纹图谱的建立及抗偏头痛谱效关系研究 [J]. 中药药理与临床, 2024, 40(8): 65-70.
- [4] 王明华, 赵二芳, 杨洁, 等. 白芷香豆素提取及其药理作用研究进展 [J]. 中华中医药学刊, 2023, 41(10): 234-237.
- [5] 李根林, 孙静雅, 吴宿慧, 等. 常用美白祛斑中药抗氧化活性比较 [J]. 中医学报, 2015, 30(10): 1467-1469.
- [6] 丁振春, 薛瑞, 张亭亭, 等. 白芷冰片方对小鼠抑郁样行为的影响 [J]. 中国药理学与毒理学杂志, 2018, 32(3): 168-175.
- [7] 于佳乐, 刘志明, 王海英. 木醋液的化学加工利用及其功效评价 [J]. 广东化工, 2023, 50(5): 107-111.
- [8] 孔盈利. 多重酚酸降解菌的筛选、鉴定及其作用研究 [D]. 新乡: 河南师范大学, 2023.
- [9] 李自龙, 回振龙, 张俊莲, 等. 外源酚酸类物质对马铃薯植株生长发育的影响及机制研究 [J]. 华北农学报, 2013, 28(6): 147-152.
- [10] Chon S U, Choi S K, Jung S, *et al.* Effects of alfalfa leaf extracts and phenolic allelochemicals on early seedling growth and root morphology of alfalfa and barnyard grass [J]. *Crop Prot*, 2002, 21(10): 1077-1082.
- [11] 杨亮, 韩松庭, 李吉秀, 等. 瑞香素对烟草青枯病的防治效果及其作用机理 [J]. 植物保护学报, 2024, 51(3): 709-718.
- [12] 蒲擎宇. 小麦倍半萜合酶 TaPS 与小麦二萜合酶 HvKSL4 的功能鉴定 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2019.
- [13] Santonja M, Bousquet-Mélou A, Greff S, *et al.* Allelopathic effects of volatile organic compounds released from *Pinus halepensis* needles and roots [J]. *Ecol Evol*, 2019, 9(14): 8201-8213.
- [14] 王婧怡, 姚丹丹, 徐军, 等. 香豆素对苏丹草种子萌发和幼苗生长的影响 [J]. 草业科学, 2017, 34(11): 2279-2288.
- [15] 陶茸. 香豆素、咖啡酸对紫花苜蓿及轮作作物幼根形态和结构的影响及其生理变化 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2019.
- [16] Li X, Gruber M Y, Hegedus D D, *et al.* Effects of a coumarin derivative, 4-methylumbelliferone, on seed germination and seedling establishment in *Arabidopsis* [J]. *J Chem Ecol*, 2011, 37(8): 880-890.
- [17] 陈晓露. 4-甲基伞形酮对干旱胁迫下苹果根系形态和磷吸收的影响 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2024.
- [18] 李琰, 杨壹虎, 何宇辰, 等. 6种香豆素类物质对4种植物种子萌发和幼苗生长的影响 [J]. 草地学报, 2023, 31(4): 1254-1263.
- [19] 闫天聪. 干旱胁迫下茉莉酸甲酯和 4-甲基伞形酮对苹果根系形态及氮吸收的影响 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2023.
- [20] 张佳旭, 晏宇杭, 吴清华, 等. 不同种质白芷适宜采收期及质量评价研究 [J]. 中草药, 2024, 55(15): 5245-5255.
- [21] Qu W J, Huang W J, Chen C, *et al.* AdNAC20 regulates lignin and coumarin biosynthesis in the roots of *Angelica dahurica* var. *Formosana* [J]. *Int J Mol Sci*, 2024, 25(14): 7998.
- [22] Wu P, Wang X Y, Guo J X, *et al.* Analysis of the difference between early-bolting and non-bolting roots of *Angelica dahurica* based on transcriptome sequencing [J]. *Sci Rep*, 2023, 13(1): 7847.
- [23] Zhang X D, Li C X, Hao Z C, *et al.* Transcriptome analysis provides insights into coumarin biosynthesis in the medicinal plant *Angelica dahurica* cv. *Yubaizhi* [J]. *Gene*, 2023, 888: 147757.

- [24] Zhao L Q, Zhang S X, Shan C M, *et al.* De novo transcriptome assembly of *Angelica dahurica* and characterization of coumarin biosynthesis pathway genes [J]. *Gene*, 2021, 791: 145713.
- [25] Lee H J, Park Y J, Ha J H, *et al.* Multiple routes of light signaling during root photomorphogenesis [J]. *Trends Plant Sci*, 2017, 22(9): 803-812.
- [26] Lee H J, Ha J H, Kim S G, *et al.* Stem-piped light activates phytochrome B to trigger light responses in *Arabidopsis thaliana* roots [J]. *Sci Signal*, 2016, 9(452): eaaf6530.
- [27] Lee H J, Ha J H, Park C M. Underground roots monitor aboveground environment by sensing stem-piped light [J]. *Commun Integr Biol*, 2016, 9(6): e1261769.
- [28] 冯思念, 王瑞, 顾雯, 等. 不同强度的红蓝光质对丹参根系形态和有效成分积累的影响 [J]. *中草药*, 2019, 50(21): 5313-5318.
- [29] 程亚娇, 谌俊旭, 王仲林, 等. 光强和光质对大豆幼苗形态及光合特性的影响 [J]. *中国农业科学*, 2018, 51(14): 2655-2663.
- [30] 于晓波, 罗玲, 曾宪堂, 等. 套作弱光胁迫对大豆苗期根系形态和生理活性的影响 [J]. *中国油料作物学报*, 2015, 37(2): 185-193.
- [31] 刘平, 李昕焯, 潘丽莹, 等. 光质和光强变化对油松幼苗生长及非结构性碳水化合物化合物的影响 [J]. *西北林学院学报*, 2024, 39(3): 42-49.
- [32] 李沛瑶, 李钰如, 黄海峰, 等. 不同光照强度下硅肥添加对木荷幼苗叶片性状及光合生理特性的影响 [J]. *林业科学研究*, 2024, 37(6): 136-145.
- [33] 魏娟, 马永红, 毛平. 连香树幼苗对光照强度的响应 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2024, 32(6): 791-799.
- [34] 丁孝伟, 陈佳宝, 谢昊鹏, 等. LED 光照强度对高羊茅生长及生理特性的影响 [J]. *草业科学*, 2024, 41(11): 2594-2603.
- [35] 吕强. 川白芷生长发育和产量质量对比研究 [D]. 成都: 成都中医药大学, 2009.
- [36] Li W R, Zhang S Q, Lun S, *et al.* Changes in root characteristics, gas exchange and water use efficiency following water stress and rehydration of alfalfa and sorghum [J]. *Australian J Crop Sci*, 2011, 5(12): 1521-1532.
- [37] 赵栗. 不同外源激素对无膜棉花幼苗根系发育的影响 [J]. *安徽农学通报*, 2023, 29(21): 41-46.
- [38] 逯路文, 杨飞, 王倩倩, 等. 不同类型土壤上玉米生长对低磷和施磷肥的响应 [J]. *华南农业大学学报*, 2024, 45(4): 516-524.
- [39] Abenavoli M R, Sorgonà A, Sidari M, *et al.* Coumarin inhibits the growth of carrot (*Daucus carota* L. cv. Saint Valery) cells in suspension culture [J]. *J Plant Physiol*, 2003, 160(3): 227-237.
- [40] 陶茸, 师尚礼, 张翠梅, 等. 外源香豆素和咖啡酸对紫花苜蓿根系形态建成与解剖结构的影响 [J]. *草地学报*, 2019, 27(2): 404-412.

[责任编辑 时圣明]