环境胁迫对药用植物苍术影响的研究进展

蒋待泉¹ 王红阳^{1,2} 李 钹^{1,3} 康传志¹ 郭秀芝¹ 张 燕¹ 王 升¹ 郭兰萍¹

(1 地道药材国家重点实验室培育基地,中国中医科学院中药资源中心,北京,100700; 2 湖北中医药大学,武汉,430065; 3 广东药科大学中药学院,广州,510006)

摘要 苍术的生态适宜性分析显示,生长在其道地产区茅山的苍术同时受到高温、高湿、营养缺乏等多种环境胁迫的作用;表明适度的环境胁迫作用可以促进苍术生长发育及次生代谢产物的积累,但过度的环境胁迫也会造成苍术根茎生物量下降、生长发育受抑制等不良影响。现综述了生物及非生物环境胁迫对药用植物苍术的形态建成、生理影响及次生代谢产物积累等方面的研究现状,旨在帮助人们了解药用植物苍术的抗逆生理机制及次生代谢产物积累的逆境机制,并为苍术的生态种植实施奠定理论基础。

关键词 苍术;环境胁迫;次生代谢产物;抗逆性

Research Progress of the Effects of Environmental Stress on Medical Plant *Atractylodes Lancea*

Jiang Daiquan¹, Wang Hongyang^{1,2}, Li Tan^{1,3}, Kang Chuanzhi¹, Guo Xiuzhi¹, Zhang Yan¹, Wang Sheng¹, Guo Lanping¹

(1 State Key Laboratory Breeding Base of Dao-di Herbs, National Resource Center for Chinese Materia Medica, China Academy of Chinese Medical Sciences, Beijing 100700, China; 2 School of Ttraditional Chinese medicine, Hubei Pharmaceutical University, Wuhan 430065, China; 3 School of Ttraditional Chinese medicine, Guangdong Pharmaceutical University, Guangzhou 510006, China)

Abstract The analysis of the ecological suitability of *Atractylodes Lancea* showed that *Atractylodes Lancea* growing in its native area was subjected to multiple environmental stresses such as high temperature, high humidity, and nutrient deficiencies; indicating that moderate environmental stress can promote the development and secondary metabolites accumulation of *Atractylodes Lancea*, but excessive environmental stress will also cause adverse effects such as reduction in biomass of *Atractylodes Lancea* and inhibition of growth and development. The current research status of biotic and abiotic environmental stresses on the morphological establishment, physiological effects and secondary metabolite accumulation of medicinal plants *Atractylodes Lancea* was reviewed in order to help people understand the stress resistance physiological mechanism and secondary metabolism product accumulation, which laid a theoretical foundation for the ecological cultivation of *Atractylodes Lancea*.

Key Words *Atractylodes Lancea*; Environmental stresses; Secondary metabolites; Stress resistance

中图分类号:[R282.2] 文献标识码:A doi:10.3969/j.issn.1673-7202.2019.11.002

苍术[*Atractylodes lancea* (Thunb) DC.]为菊科苍术属多年生草本植物,以干燥的根茎入药,具有燥湿健脾、祛风散寒、明目之功效。主治脘腹胀满、泄泻、水肿、风湿痹痛、风寒感冒等,是中医临床常用中药之一^[1]。苍术的生态适宜性区划分析结果表明^[2],在其道地产区茅山的生长同时受到多种环境胁迫的作用。植物的环境胁迫因素包括生物及非生物胁迫 2 大类,其中非生物胁迫又分为物理和化学 2 个方面,物理胁迫主要有温度胁迫、水分胁迫、光强胁迫、UV-B 辐射胁迫等,化学胁迫主要有盐碱胁迫、重金属胁迫、营养胁迫等,而生物胁迫则多集中于微生物及病虫害等。

近年来,由于生境破坏,加上茅苍术结实率低、根茎生长缓慢,野生苍术资源已趋枯竭,此外,苍术

人工栽培易发生病害、存在连作障碍等问题,栽培苍术中活性成分的含量和多样性均低于野生^[3]。所以要深入了解苍术适宜的生境及其品质形成的环境机制,为苍术的“拟境栽培”提供技术支持。郭兰萍^[4]指出中药材品质的形成具有“逆境效应”,即适度的环境胁迫作用可以促进药用植物次生代谢产物的积累,国内许多科研工作者对苍术响应环境胁迫展开了诸多研究工作,表 1 列举了各种不同的环境下对苍术次生代谢产物最有利的条件。现综述环境胁迫对药用植物苍术的形态建成、生理影响及次生代谢产物积累等方面的研究现状,探讨环境胁迫对药用植物苍术次生代谢产物积累及优良性状形成的影响,为苍术逆境生理及机制研究奠定理论基础。

基金项目:国家自然科学基金项目(81891014,81703648,81874337,81503194),国家重点研发计划项目(2017YFC1700701,2017YFC1701405),中国中医科学院重点领域科研项目(ZZ10-027),财政部中央本级专项(2060302),中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金资助项目(ZZ13-YQ-084,ZZXT201806)

作者简介:蒋待泉(1995.11—),男,在读硕士研究生,研究方向:中药资源,E-mail:761447139@qq.com

通信作者:王升(1988.04—),女,博士,助理研究员,研究方向:中药资源,E-mail:mmcniu@163.com;郭兰萍(1969.08—),女,博士,研究员,研究方向:中药资源,E-mail:glp01@126.com

表1 不同胁迫下最利于苍术次生代谢产物积累的条件

胁迫种类最适条件次生代谢物	苍术素	苍术酮	苍术醇	β -桉叶醇	总挥发油含量	引用
温度(℃)	-	-	264	264	354	曾燕等 2010; 张霁等 2011
水分(土壤含水量)	8% ~ 11%	8% ~ 11%	35.5% ~ 38.5%	35.5% ~ 38.5%	-	顾永华等 2008
光强	72.90%	72.90%	33.12%	33.12%	72.90%	顾永华等 2008
光质(红:蓝)	9:1	9:1	9:1	9:1	9:1	李强等 2018
pH 值	-	-	-	5.3	-	袁媛等 2008
铜胁迫(mg/kg)	0	100	0	-	-	陆奇杰等 2019
营养液浓度	40%	0	20%	40%	-	顾永华等 2008
钾(mmol/L)	-	-	1.3	1.3	0.9	周洁等 2008
石灰处理量(g/m ²)	0	0	80	80	80	张燕等 2015

注:“-”为该部分数据未见报道

1 非生物胁迫

1.1 温度胁迫 高温影响细胞膜流动、蛋白质及酶的活性等,导致活性氧等有害物质积累无法及时清除,从而抑制光合作用及代谢,进而导致叶片萎蔫,阻碍根、茎的生长及植物正常生长发育,甚至会造成植株死亡^[5]。资源调查结果显示,苍术广泛分布于茅山以北的广大地区,长江中下游北亚热带地区是苍术正常生长发育的最南边,同时结合栽培实验,最高温度达 30 ℃ 就会出现死苗的现象,可见高温是影响苍术生长发育的生态限制因子。对苍术主产地的气候分析结果表明,江苏句容市、湖北英山县和罗田县、河南信阳市等地夏季频繁出现高温等异常气候^[6]。而高温正是限制苍术生长发育的生态因子之一,同时也是影响苍术挥发油积累的主要气象因子^[2],对其生长及品质影响较大。在植物抵抗胁迫的过程中,会通过诱导其体内的抗氧化酶系统,如超氧化物歧化酶(Superoxide Dismutase, SOD)、过氧化物酶(Peroxidase, POD)、过氧化氢酶(Catalase, CAT),清除活性氧以维持自身的正常代谢。李孟洋等^[6]对英山、罗田、信阳、句容 4 个地区的苍术进行高温胁迫实验结果表明,在短期内随着高温胁迫时间的延长,不同产地苍术叶片抗氧化酶指标,如 SOD、POD、CAT 活性及丙二醛(Malondialdehyde, MDA)、游离脯氨酸(Proline, Pro)等含量均随胁迫时间的延长呈上升趋势,其中英山地区的苍术抗高温能力相对较强,能更有效的清除活性氧,减少热损伤。大量研究表明,植物光合作用中心是高温胁迫的主要作用位点^[7]。李孟洋等^[8]对 40 ℃ 高温胁迫下苍术光合能力进行研究,结果显示不同产地茅苍术叶片的各光合特性指标及叶绿素荧光动力学各参数均呈下降趋势,且各指标均与胁迫时间呈负相关,表明在高温下苍术叶片对光能的利用受到了显著的抑制。此外,曾燕等^[9]研究表明高温也可以诱导苍

术次生代谢产物积累,在 35 ℃ 长期高温胁迫的处理下,总挥发油含量显著高于对照组。该结果也证实了高温不仅是苍术的生长限制因子,同时也是影响苍术挥发油积累的主要气象因子。侯皓然等^[10]通过比较不同温度处理下种子的萌发结果表明,20 ~ 25 ℃ 是苍术种子萌发最适宜的温度,而温度过低或过高都会导致发芽率的下降。

1.2 水分胁迫

1.2.1 干旱胁迫 干旱胁迫主要是因为土壤水分供应不足,从而使植物叶片相对含水量及水势降低,且使气孔开度降低从而影响呼吸作用、光合作用和正常生长发育。苍术在我国分布广泛,分布地带气候类型基本相同,但年降水量差别较大,内蒙古等西部地区的年降雨量不足 100 mm^[11]。苍术喜凉爽干燥气候,但水分的缺失也会影响苍术的生长发育。顾永华等^[12]通过控制不同生长时期的土壤含水量,研究苍术对水分胁迫的适应,结果表明在营养生长期及生殖生长期对水分胁迫较为敏感,干旱会使苍术根茎的生长量及挥发油含量显著下降。所以在苍术种植过程中,在这 2 个时期应保证良好的水分供应,避免干旱或者涝渍。但也有研究表明苍术种子具有一定的抗旱性,适度的干旱更有利于苍术种子的萌发^[13]。当苍术受到干旱胁迫时,会通过一系列的生理生化机制来抵御胁迫的侵害。周洁等^[14]通过聚乙二醇(PEG 6000)模拟干旱的方法,研究了对不同程度干旱胁迫对苍术幼苗生理特性的影响,结果表明 MDA、可溶性蛋白随着胁迫时间的延长有上升趋势,SOD、POD、CAT、APX 活性均表现出先上升后下降的趋势。暗示干旱胁迫下苍术幼苗可通过提高可溶性蛋白等渗透调节物质的含量来降低水势以适应干旱胁迫;增强抗氧化酶活性,使之相互协调以提高抗氧化能力从而减轻干旱胁迫伤害。

1.2.2 水涝胁迫 水涝胁迫对植物的影响主要在

于,植物的大量矿质元素及重要的中间产物淋溶丢失,以及根系缺氧,无氧呼吸产生的大量有毒物质^[15]。苍术多生于排水良好的山坡或路旁^[16]。而在苍术的道地产区茅山具有雨量充足的特点,同时水分也是影响苍术挥发油含量的重要生态主导因子之一^[2]。在营养生长期及全生长期进行涝渍胁迫可使根茎生长量增加,但是存活率显著降低。在生殖生长期,涝渍会导致苍术根茎生长量及次生代谢产物显著下降,而果后期适当的涝渍胁迫可以提升苍术根茎的生长量及次生代谢产物含量,且不会影响存活率^[12]。为了抵御水淹胁迫下活性氧的毒害,植物的抗氧化系统起到了关键的作用。李孟洋^[16]进行苍术的水淹胁迫研究表明,SOD、POD、CAT等抗氧化酶活性呈先上升后下降的趋势,Pro作为渗透调节物质含量持续上升。水淹胁迫对苍术光合作用也有影响,水淹胁迫后苍术 Pn、Gs、Ci、Tr 等光合参数显著下降,PS II 光合中心的活性降低。并通过 TOPSIS 算法综合以上结果得出苍术植株耐涝性顺序为句容 > 英山 > 信阳。

1.3 光照胁迫 光强是植物生长所必需的,在植物生长发育及代谢中起到重要作用^[17]。苍术适宜生长在丘陵山区的半阴半阳荒地^[18]。全光照强度并不是苍术根茎生物量增加及挥发油积累的最佳条件,光照强度的变化导致苍术根茎及挥发油含量的变化。如顾永华等^[19]研究表明,有利于苍术根茎生长的光照强度也有利于根茎中挥发油的积累,适度遮阴的条件下,苍术根茎生长量及挥发油含量增加。但当光强继续降低时,苍术根茎生物量急剧下降,而苍术中主要挥发油成分苍术醇及 β -桉叶醇含量却有回升,表明苍术挥发油对光照的胁迫有一定响应。此外,光照会抑制苍术种子胚根的生长,但对苍术种子萌发无较大影响^[10]。光质对植物次生代谢产物的种类与含量有明显影响。苍术在野外多生于林下,上层林木对阳光进行吸收、反射,导致光质比例发生改变,光质比例决定了植物组织中光敏色素的平衡,进而影响植物的生长发育。李强等^[20]将苍术在不同光质比例下培养结果表明,红蓝(9:1)最适合苍术的生长发育及次生代谢产物积累。

1.4 pH 值胁迫 苍术主产区土壤 pH 值分析表明,土壤均偏酸性,且其道地产区茅山的土壤 pH 值最低平均值为 5.3^[2]。侯浩然等^[10]不同 pH 值实验结果表明,茅苍术种子适宜在偏酸性的环境下萌发,pH 值为 5~6 时种子有较高的发芽率、发芽指数及活力指数。酸雨可改变植物体内防御活性氧伤害的

有关酶类的活性,导致活性氧代谢失衡,从而对植物的正常生理功能产生影响。张文明等^[21-22]模拟不同 pH 值酸雨处理茅苍术的研究结果表明,茅苍术对低 pH 值环境存在一定的耐受性,在胁迫初期光合参数指标及 MDA、Pro、SOD、CAT、POD 均呈先上升趋势,能够通过提高抗氧化酶活性、调节渗透压等手段来减轻酸雨的侵害。但随着酸雨 pH 值的进一步降低且胁迫时间的延长抗氧化酶活性受到抑制,严重破坏 PS II 反应中心,影响正常的生长发育。此外,袁媛等^[23]研究了低 pH 值对苍术内源激素和生长发育的影响,结果显示低 pH 值可以提高苍术根中 β -桉叶醇含量,抑制了主根的生长,但根毛的密度和全根干重显著高于对照,低 pH 值处理下苍术根中脱落酸(Abscisic Acid, ABA)、生长素(Auxin, IAA)、赤霉素(Gibberellin, GA)、玉米素(Zeatin, ZR)等激素含量显著高于对照组,但随着生长时间的延长激素含量呈下降趋势。且 IAA 参与了低 pH 值对根毛密度的影响。但也有研究表明,通过添加适量的石灰中和土壤酸碱度的方法,可以缓解苍术的自毒作用和连作障碍,进而对苍术的生长发育及挥发性成分起到促进作用^[24]。

1.5 重金属胁迫 重金属元素包括必需元素和一些非必需元素,其含量超过植物承受范围就会产生胁迫作用。植物体内的重金属离子可能与叶绿素合成的几种酶的肽链中富含-SH 的部分结合,抑制了酶活性从而阻碍了叶绿素的合成,进而抑制植物正常生长发育^[25]。道地产区的茅苍术中汞、砷、铅、镉、锌、硒等有害元素的含量均高于非道地茅苍术^[2]。铜作为一种常见的重金属元素同时是植物体生长发育不可或缺的营养元素之一,它也是植物体内多种酶和蛋白质的重要组成部分,参与了多种生物功能,但铜元素的过量也会抑制或破坏酶系统,对植物带来毒害作用,进而影响植物正常的生长状态^[26]。陆奇杰^[27]等研究表明,低浓度的铜离子胁迫对苍术生长发育有促进作用,当铜离子浓度超过 100 mg/kg 时,随着铜离子浓度的增加茅苍术光合速率显著下降,活性氧含量积累增加,3 种抗氧化酶活性升高,同时膜脂过氧化程度升高与细胞膜透性的增强使丙二醛和脯氨酸含量上升,对植物体造成一系列的迫害作用,影响茅苍术正常的生长发育。此外,该实验还表明铜胁迫下首先影响了茅苍术体内关键酶基因 *HMGR*、*FPPS* 的表达量,进而影响药效成分的合成积累,且其表达量与 3 种药效成分的含量呈显著的正相关^[28]。此外,如 Cd、Hg、Pb 等重

金属离子也会对苍术的生理状态造成影响,在浓度较低时,茅苍术体现出一定的耐受性,通过自身防御系统抵御了胁迫的侵害,茅苍术可通过提高抗氧化酶活性及增加 MDA 和渗透调节物质含量以缓解胁迫抑制,清除重金属离子胁迫带来的活性氧等有害物质对自身的损害;但当重金属离子浓度较高时,超出了苍术所能承受的阈值,3 个抗氧化酶活性下降,正常的代谢机制失调,严重抑制植株生长,生物量下降。重金属胁迫还会抑制苍术的光合作用,破坏叶绿体的结构,抑制叶片的光合色素的合成^[29-31]。

1.6 营养胁迫 植物因缺乏营养元素会严重影响其生长速度和产量^[32]。茅山苍术在生长发育过程中受到了较严重的养分缺乏胁迫,罗田栽培的苍术生长不良的原因之一可能是土壤氮素和有机质的缺乏。如郭兰萍等^[33]研究表明茅山地区钙低于其他产区土壤的 3.8 倍,其对钙的富集作用是其他地区的 4.3 倍,茅苍术更主要是通过选择性吸收调控药材中无机元素的含量。栽培药用植物普遍存在“连作障碍”的问题,导致植株产量和品质显著下降。土壤全氮、碱解氮、有效磷、有效钾、有机质及 pH 值含量 6 项指标茅山地区均最低,表明土壤酸化。植物在受到营养胁迫下最明显的的变化就是簇生根的形成,且植物可通过根系形态和生理生化适应性变化机制来调节自身活化和吸收养分强度^[34]。如顾永华等^[35]研究表明在营养匮乏的条件下会大量生根,在 40% 的营养液浓度最有利于茅苍术的生长发育。部分元素(如钙、硫、铜、铁、硼、锰、钼等)单个亏缺时,其他的元素能部分或全部补充和替代这种亏缺元素的功能,从而使茅苍术表现出正常的反应,挥发油成分因此没有出现应急性的变化。周洁^[36]的研究表明,与正常组比较低钾胁迫后茅苍术植株生长发育都受到了显著的抑制,挥发油主要成分苍术醇、 β -桉叶醇含量显著降低,但适度的低钾胁迫致使挥发油含量较大的组分数目增多,这也解释了茅苍术苍术醇和 β -桉叶醇含量较低但质量分数较大的组分数目多与苍术道地产区土壤严重缺钾的相关性。氮是植物生长发育的必需元素,氮肥是农业生产中增产增收最重要的肥料,但是氮素的过量摄入也会对植物造成严重伤害。有研究表明 11 g/m² 是茅苍术生长发育较适合的氮浓度,而较低或较高处理浓度会影响植物的光合作用,使活性氧积累变多,加速细胞膜脂过氧化作用,细胞膜结构受到损伤,从而影响茅苍术植株正常的生长^[37]。杨燕燕^[38]实验表明,合理的 N、P、K 肥配比,既能节省肥料,又能促

进茅苍术的生长发育。净光合速率高于对照 2.4 倍。筛选出了最佳的 N、P、K 肥料配比,N 10 kg/667 m²;P₂O₅ 10 kg/667 m²;K₂O 10 kg/667 m²,在该配比下,茅苍术具有最高的净光合速率、根茎中可溶性糖、可溶性蛋白、醚浸出物、苍术素含量。苍术不同部位的含氮量与施钾量呈正相关。赵少丹^[39]的显示了类似的结果,随着氮肥含量的增加苍术素及 β -桉叶醇含量上升。郑金双^[40]的研究表明低浓度(1 g/L)NaCl 溶液处理对北苍术种子萌发起到促进作用,但 NaCl 溶液浓度继续增加便对种子的发芽率、发芽势、发芽指数均起到抑制作用,侯浩然等^[10]的研究也显示了类似的结果。由此可见,优选出最适宜苍术生长及次生代谢产物积累的营养浓度及配比,可以有效提高苍术的药效品质并节约经济成本。

2 生物胁迫

次生代谢产物的生态学功能通常是抗病、抗虫^[41]。各种胁迫因子致使植物产生和累积的次生代谢产物通常称为植保素(Phytoalexin),植保素是植物受病原微生物或非病原微生物以及其他因素刺激,而在受感染或受刺激的部位及其周围产生和累积的具有抗菌活性的低分子量化合物,是植物受病原菌侵染后防卫反应在生化上的重要表现^[42]。王宇等^[43]研究表明苍术挥发油对小克银汉霉属(*Cunninghamella* sp.)菌株 AL14、菌株 AL10、镰刀菌属(*Fusarium* sp.)菌株 AL11 3 种内生真菌有抑制作用,对胶红酵母(*Rhodotorula glutinis*)、水霉(*Saprolegnia* sp.)、绿色木霉(*Trichoderma viride*)、黑曲霉(*Aspergillus niger*)等致病菌有很强的抑菌活性,表明茅苍术挥发油及组分对内生真菌生长有限制作用。但是内生真菌也会以独特的方式与苍术建立平衡状态,王宇和李蕾等^[44-45]实验均表明茅苍术内生真菌可以以挥发油为唯一碳源并选择性降低 β -桉叶醇和茅术醇相对含量,增加苍术酮和苍术素相对含量,该结果显示苍术酮和苍术素可能是宿主植物与内生真菌建立拮抗平衡的关键物质。近年来,微生物因素,尤其是植物内生菌对药材活性成分积累的促进作用得到大量研究的证实^[46],任承刚等^[47]研究表明对宿主茅苍术挥发油积累起主要促进作用的成分为内生菌胞外多糖;王笑咪,周佳宇,任承刚等^[47-49]进一步研究发现内生真菌、细菌可以通过 ABA、水杨酸(Salicylic Acid, SA)、IAA、茉莉酸(Jasmonic Acid, JA)等依赖的途径促进宿主茅苍术挥发油的积累,它们可以启动苍术体内催化代谢的蛋白,占有鉴定差异表达蛋白数目的 63.5%,而属于刺

激响应类蛋白只有 3.8%。

此外,内生菌可以促进苍术植株生长,提高光合能力、防御酶活性,提升植株抗性。王宇等^[44]通过建立内生真菌孔球孢霉 *Gilmaniella* sp. 及其真菌诱导子与茅苍术无菌苗的共生体系结果显示,接种了真菌后抗性相关酶 PAL、PPO 酶及抗氧化酶 POD 酶活性上升,防御水解酶系几丁质酶及 β -1,3-葡聚糖酶活性上升,内生真菌的定殖能够提高宿主植株光合速率,增加叶片中叶绿素及可溶性糖含量。杨腾等^[50]实验表明接种内生真菌直立枝顶抱 *Acremonium strictum* (AL16) 在中度干旱条件下,提高叶片可溶性糖、蛋白、脯氨酸含量及 3 种抗氧化酶活力;减轻脂质过氧化程度;提高根部和叶部脱落酸的含量;增加根冠比来帮助宿主应对干旱胁迫。

丛枝根菌(*Abruscular myconhizal*, AM)是一类在自然界中真菌与植物根系形成共生体。AM 真菌能够通过菌丝更为有效地获取宿主植物根际的矿质元素,促进植物对土壤水分的吸收,促进植物生长发育,提高植物抗逆性^[51]。近年的研究发现接种 AM 真菌可以促进苍术根系对土壤养分的吸收,提高苍术根际土壤微生物的功能多样性及代谢活性,影响苍术根际区有机质组成,从而显著促进苍术的营养生长,提高产量^[52]。梁雪飞等^[53]研究了 3 种 AM 真菌对苍术组培苗的影响结果表明,菌株对苍术组培苗的株高、根长、叶片数均有提升,且提升了相关抗病酶 PAL、PPO、 β -1,3-葡聚糖酶及抗氧化酶的活性和叶绿素含量,并能促进苍术苗中 3 种主要成分苍术醇、苍术素、 β -桉叶醇的积累,且 *Glomus mosseae* BGC AM0045 (A3) 对苍术促进生长和生产作用最明显。AM 真菌还可以提升苍术的抗胁迫能力,张霁等^[54-55]研究表明 AM 真菌可以促进苍术在高温、干旱胁迫下快速修复细胞膜,提升抗氧化酶活性,进而提高抗逆性,促进苍术植株生长,表明 AM 真菌在苍术栽培中有良好的应用前景。

3 小结

环境胁迫对药用植物苍术造成影响最直观的反应表现在生长发育和表观形态上,如叶片萎黄、叶片数及根茎生物量下降等;在遭遇环境胁迫时,苍术通过激活抗氧化酶系统、调节渗透平衡、调节代谢等方式增强抗逆性,保护机体免受胁迫的伤害;这些胁迫对苍术植株并不仅仅是有害的,在一定条件下,也具有促进作用,如夏季遮阴可改善苍术的光抑制现象^[19,56]。根据最佳防御假说,植物在环境胁迫下会产生较多的次生代谢产物^[57],所以环境胁迫可能还

有利于提升苍术的药用品质,如适度的 Cu 胁迫可以促进苍术的根茎生物量增加及次生代谢产物积累等^[28];而适度生物胁迫对于苍术的生产和生长往往也是必要的,益生菌及内生菌的存在可以有效促进苍术次生代谢产物积累,提高抗逆性,提升产量。

目前,关于苍术环境胁迫影响的研究集中在温度、光照、水分、酸雨、重金属、营养条件和内生菌等单一胁迫方面,而复合胁迫方面则未见报道,贴近苍术道地产区实际生境的复合胁迫研究可能更有利于揭示茅苍术道地性形成的机制。区别于普通农作物,在苍术的栽培种植过程中不仅应关注其“产量”更应注重其“质量”,了解环境胁迫对其生长发育及次生代谢产物合成的影响是十分有必要的。目前对苍术胁迫下的响应仅局限于表观形态、生理生化指标的检测,而对深层次的抗逆性及次生代谢基因调控网络等的探索尚未深入。通过以环境胁迫实验为手段,进一步深入研究苍术响应胁迫的分子机制,有利于理解苍术次生代谢产物合成通路、苍术优质或抗逆品种的选育,并为高产高品质苍术的生态种植提供理论依据和技术支持。

参考文献

- [1] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典[S]. 1 部. 北京: 中国医药科技出版社, 2015: 161.
- [2] 郭兰萍. 影响苍术质量的生态因子研究[D]. 北京: 中国中医研究院, 2005.
- [3] 周佳宇. 内生荧光假单胞菌增加茅苍术倍半萜积累和多样性的机制研究[D]. 南京: 南京师范大学, 2016.
- [4] 郭兰萍, 吕朝耕, 王红阳, 等. 中药生态农业与几种相关现代农业及 GAP 的关系[J]. 中国现代中药, 2018, 20(10): 1179-1188.
- [5] Haak DC, Fukao T, Grene R, et al. Multilevel Regulation of Abiotic Stress Responses in Plants[J]. Front Plant Sci, 2017, 8: 1564.
- [6] 李孟洋, 巢建国, 谷巍, 等. 高温胁迫对不同产地茅苍术光合特性及生理指标的影响[J]. 南方农业学报, 2015, 46(9): 1651-1657.
- [7] Allakhverdiev SI, Kreslavski VD, Klimov VV, et al. Heat stress: an overview of molecular responses in photosynthesis[J]. Photosynth Res, 2008, 98(1-3): 541-550.
- [8] 李孟洋, 巢建国, 谷巍, 等. 高温胁迫对不同产地茅苍术开花前叶片叶绿素荧光特征的影响[J]. 植物生理学报, 2015, 51(11): 1861-1866.
- [9] 曾燕, 郭兰萍, 陈保冬, 等. 不同温度对茅苍术生长发育及挥发油组分的影响[J]. 世界科学技术-中医药现代化, 2010, 12(5): 773-778.
- [10] 侯皓然, 巢建国, 谷巍, 等. 环境因子对茅苍术种子萌发的影响[J]. 中药材, 2017, 40(3): 532-535.
- [11] 郭兰萍, 黄璐琦, 阎洪, 等. 基于地理信息系统的苍术道地药材气候生态特征研究[J]. 中国中药杂志, 2005, 30(8): 565-569.
- [12] 顾永华, 冯煦, 夏冰. 水分胁迫对茅苍术根茎生长及挥发油含量的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2008, 17(3): 23-27.
- [13] 侯皓然, 巢建国, 谷巍, 等. 环境因子对茅苍术种子萌发的影响

- [J]. 中药材, 2017, 40(3):532-535.
- [14] 周洁, 黄璐琦, 郭兰萍, 等. 干旱胁迫下苍术幼苗生理特性变化研究[J]. 中国中药杂志, 2008, 33(19):2163-2166.
- [15] 赵可夫. 植物对水涝胁迫的适应[J]. 生物学通报, 2003, 38(12):11-14.
- [16] 李孟洋, 巢建国, 谷巍, 等. 不同产地茅苍术对淹水胁迫的生理生化响应及耐淹性的 TOPSIS 综合评价[J]. 生态学杂志, 2016, 35(2):407-414.
- [17] 张夏燕, 刘慧娜, 苏江洪. 非生物胁迫对芍药属植物生长发育影响的研究进展[J]. 分子植物育种, 2018, 16(15):5072-5079.
- [18] 侯芳洁. 茅苍术的种质资源调查及品质评价[D]. 南京:南京中医药大学, 2008.
- [19] 顾永华, 冯煦, 夏冰. 光照强度对茅苍术根茎生物量及挥发油含量的影响[J]. 江苏农业科学, 2008, 36(4):148-151.
- [20] 李强, 姚霞, 孙楷, 等. 不同光质对茅苍术生长、抗氧化酶活性及挥发油含量的影响[J]. 中国实验方剂学杂志, 2018, 24(10):27-32.
- [21] 张文明, 费逸明, 巢建国, 等. 酸雨胁迫对茅苍术叶绿素荧光特性及吸收光能分配的影响[J]. 中药材, 2018, 41(8):1786-1790.
- [22] 张文明, 巢建国, 谷巍, 等. 酸雨胁迫下茅苍术的光合及生理响应[J]. 南方农业学报, 2017, 48(7):1167-1172.
- [23] 袁媛, 黄璐琦, 吕冬梅, 等. 低 pH 对苍术根组织内源激素水平和生长发育的影响[J]. 中国药理学杂志, 2008, 43(2):101-104.
- [24] 张燕, 樱井美希, 陈美兰, 等. 不同石灰处理对苍术生长、产量和挥发性成分影响的研究[J]. 中药材, 2015, 38(3):429-432.
- [25] Alberte RS, Thornber JP. Water stress effects on the content and organization of chlorophyll in mesophyll and bundle sheath chloroplasts of maize[J]. Plant Physiol, 1977, 59(3):351-353.
- [26] Jin Q, Xue Z, Dong C, et al. Identification and characterization of microRNAs from tree peony (*Paeonia ostii*) and their response to copper stress[J]. PLoS One, 2015, 10(2):e0117584.
- [27] 陆奇杰, 巢建国, 谷巍, 等. 铜胁迫对茅苍术光合特性及生理指标的影响[J]. 中药材, 2018, 41(7):1534-1538.
- [28] 陆奇杰, 巢建国, 谷巍, 等. 铜胁迫对茅苍术 3 种药效成分积累及其生物合成 2 种关键酶基因表达的影响[J]. 中草药, 2019, 50(3):710-715.
- [29] 孙永娣, 巢建国, 谷巍, 等. 汞胁迫对茅苍术光合特性及生理指标的影响[J]. 南方农业学报, 2018, 49(3):448-453.
- [30] 王马勒, 巢建国, 谷巍, 等. 铅胁迫下茅苍术生理指标、光合参数及生物量的变化[J]. 南方农业学报, 2019, 50(1):32-39.
- [31] 孙永娣, 巢建国, 谷巍, 等. 镉胁迫对茅苍术生理生化特征的影响[J]. 植物生理学报, 2018, 54(12):1857-1864.
- [32] 王珂, 沈掌泉, 王人潮. 植物营养胁迫与光谱特性[J]. 国土资源遥感, 1999, 11(1):9-14.
- [33] 郭兰萍, 黄璐琦, 阎玉凝. 土壤中无机元素对茅苍术道地性的影响[J]. 中国中药杂志, 2002, 27(4):245-250.
- [34] 刘厚诚, 邝炎华. 植物对营养胁迫的生理生化反应研究进展[J]. 华南农业大学学报, 1998, 19(4):121-125.
- [35] 顾永华, 冯煦, 夏冰. 营养条件对茅苍术生长与挥发油含量的影响[J]. 江苏农业科学, 2008, 36(5):133-138.
- [36] 周洁, 郭兰萍, 黄璐琦, 等. 低钾胁迫对苍术生长发育及挥发油的影响[J]. 中草药, 2008, 39(10):1548-1552.
- [37] 陆奇杰, 巢建国, 谷巍, 等. 不同氮素水平对茅苍术光合特性及生理指标的影响[J]. 植物生理学报, 2017, 53(9):1673-1679.
- [38] 杨燕燕. 不同水平氮钾对茅苍术生长及品质的影响[D]. 武汉:华中农业大学, 2016.
- [39] 赵少丹. 不同氮钾施肥水平对两年生茅苍术产量及品质的影响[D]. 武汉:华中农业大学, 2017.
- [40] 郑金双, 孙成振, 王文颜. NaCl 胁迫对北苍术种子萌发的影响[J]. 河北科技师范学院学报, 2017, 31(1):8-10, 33.
- [41] 袁秀云. 植物次生物质在植物防御中的作用[J]. 焦作大学学报, 2004, 18(4):52-54.
- [42] 胡小平, 孙卉, 蔡文启, 等. 植物芪类植保素研究进展[J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版, 2003, 31(1):157-160.
- [43] 王宇, 戴传超, 陈晏. 茅苍术挥发油对 3 种内生真菌及七种外源真菌的抑菌活性[J]. 应用生态学报, 2009, 20(11):2778-2784.
- [44] 王宇. 茅苍术内生真菌与其宿主植株互作机制的研究[D]. 南京:南京师范大学, 2011.
- [45] 李蕾. 茅苍术内生真菌对宿主挥发油选择性降解及宿主幼苗生长的影响[D]. 南京:南京师范大学, 2013.
- [46] 任承钢. 内生菌促进药用植物茅苍术挥发油积累的信号调控机制研究[D]. 南京:南京师范大学, 2014.
- [47] Ren CG, Dai CC. Jasmonic acid is involved in the signaling pathway for fungal endophyte-induced volatile oil accumulation of *Atractylodes lancea* plantlets[J]. BMC Plant Biol, 2012, 12:128.
- [48] Zhou JY, Li X, Zhao D, et al. Reactive oxygen species and hormone signaling cascades in endophytic bacterium induced essential oil accumulation in *Atractylodes lancea*[J]. Planta, 2016, 244(3):699-712.
- [49] Wang XM, Yang B, Ren CG, et al. Involvement of abscisic acid and salicylic acid in signal cascade regulating bacterial endophyte-induced volatile oil biosynthesis in plantlets of *Atractylodes lancea*[J]. Physiol Plant, 2015, 153(1):30-42.
- [50] 杨腾. 茅苍术内生真菌与其植物圈微生物的互作及对宿主抗旱的影响[D]. 南京:南京师范大学, 2013.
- [51] Morte A, Lovisolo C, Schubert A. Effect of drought stress on growth and water relations of the mycorrhizal association *Helianthemum almeriense*-*Terfezia clavaryi*[J]. Mycorrhiza, 2000, 10(3):115-119.
- [52] 郭兰萍, 汪洪钢, 黄璐琦, 等. 泡囊丛枝菌根 (AM) 对苍术生长发育及挥发油成分的影响[J]. 中国中药杂志, 2006, 31(18):1491-1496.
- [53] 梁雪飞, 唐梦君, 吕立新, 等. 3 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.
- [54] 张霁, 刘大会, 郭兰萍, 等. 不同温度下丛枝菌根对苍术根茎生物量和挥发油的影响[J]. 中草药, 2011, 42(2):372-375.
- [55] 张霁, 郭兰萍, 刘大会, 等. 干旱胁迫下 AM 真菌对苍术幼苗生长及保护酶活性的影响[A]. 中国中西医结合学会中药专业委员会. 2010 年全国中药学术研讨会论文集[C]. 广州:中国中西医结合学会中药专业委员会:中国中西医结合学会, 2010:9.
- [56] 张夏燕, 刘慧娜, 苏江洪, 陶俊, 赵大球. 非生物胁迫对芍药属植物生长发育影响的研究进展[J]. 分子植物育种, 2018, 16(15):5072-5079.
- [57] 黄璐琦, 郭兰萍. 环境胁迫下次生代谢产物的积累及道地药材的形成[J]. 中国中药杂志, 2007, 32(4):277-280.