

· 综述 ·

药用植物化感自毒作用及消减措施[△]

施梦馨, 刘莹, 官会林, 王豪吉, 徐武美*

云南师范大学 高原特色中药材种植土壤质量演变退化与修复云南省野外科学观测研究站,
云南 昆明 650500

[摘要] 化感自毒作用是药用植物连作障碍的主要成因, 已造成严重经济损失。对药用植物化感自毒作用的研究进展进行系统综述, 阐述了化感物质对药用植物生长发育的主要影响机制, 如影响药用植物光合作用、水和矿质元素吸收、细胞结构、土壤酶活性及土壤微生物区系等; 提出选育优良栽培品种、合理施用有机类肥料及建立合理的耕作制度等药用植物化感自毒作用的防治措施, 为消减化感自毒作用、提高作物产量、促进我国中药材种植业可持续发展提供参考。

[关键词] 药用植物; 化感物质; 自毒作用; 消减措施

[中图分类号] R282.2 **[文献标识码]** A **[文章编号]** 1673-4890(2023)09-2013-07

doi: 10.13313/j.issn.1673-4890.20230227005

Allelopathic Autotoxicity of Medicinal Plants and Reduction Measures

SHI Meng-xin, LIU Ying, GUAN Hui-lin, WANG Hao-ji, XU Wu-mei*

Yunnan Provincial Observation and Research Station of Soil Degradation and Restoration for Cultivating Plateau
Traditional Chinese Medicinal Plants, Yunnan Normal University, Kunming 650500, China

[Abstract] Allelopathic autotoxicity is the main cause affecting the continuous cropping of medicinal plants, which has caused serious economic losses. The research progress of allelopathic autotoxicity of medicinal plants was systematically reviewed, and the main influence mechanisms of allelochemicals on the growth and development of medicinal plants were summarized, including the effects on photosynthesis of medicinal plants, water and mineral element absorption, cell structure, soil enzyme activity, and soil microbes. The reduction measures of allelopathic autotoxicity of medicinal plants were introduced, including selecting and breeding defensive cultivars, applying organic fertilizers, and establishing a reasonable farming system. This review provides a reference for reducing allelopathic autotoxicity, improving crop yield, and promoting the sustainable cultivation of medicinal plants in China.

[Keywords] medicinal plant; allelochemicals; autotoxicity; reduction measures

中药材及其种养殖业是我国中医药产业健康发展的物质基础^[1-2]。药用植物是中药材的主要组成部分, 指全部或部分可以直接用作药物或提取药物的植物, 是具有治疗特性的生物活性化合物的储存库^[3-4], 被视为发现和开发新药物、新疗法的重要自然资源^[5]。据估计, 全世界约80%的发展中国家人口将植物作为民间药物的来源, 以满足其初级保健需求^[6]。我国药用植物资源丰富, 包括藻类、菌类、地衣类、苔藓类、蕨类及种子植物类等植物类群,

涉及约383科2309属1146种(含亚种、变种), 约占中药资源总数的87%^[7], 临床常用植物药材有700余种^[8]。

当前, 野生中药材已不能满足国内外市场需求, 人工栽培是解决药用植物供需矛盾的主要途径。2009—2018年, 我国中药材种植面积由118.10万hm²增长到341.33万hm², 年均增长12.52%^[9]。然而, 药用植物种植业的发展受到连作障碍的严重影响, 而化感自毒作用是引起药用植物连作障碍与减产的

[△] **[基金项目]** 云南省应用基础研究计划项目(202001AT070078); 云南省“兴滇英才支持计划”青年人才项目(XDYC-QNRC-2022-0247); 云南(昆明)院士专家工作站项目(YSZJGZZ-2021062)

* **[通信作者]** 徐武美, 副教授, 研究方向: 农业生态学; E-mail: xuwumei@ynnu.edu.cn

重要原因^[10]。

植物(供体)通过挥发、雨雾淋溶、根系分泌及残茬降解等途径向外界环境释放的次生代谢产物称为化感物质,其影响邻近或下茬同种或异种植物种子萌发和植株生长的现象称为化感作用,当供体和受体为同种植物时,这种作用称为化感自毒作用^[11]。土壤是植物化感自毒作用的媒介,植物释放的化感物质在土壤中通过一系列的滞留、转化、迁移等途径逐渐富集,并维持一定的浓度和活性,进而产生化感自毒效应及连作障碍现象^[12]。

化感自毒作用在自然界中广泛存在,在蔬菜、药用植物和其他多年生木本植物栽培过程中较为常见^[13];在人工农林复合系统中,化感自毒作用会导致种群退化和更新失败^[14],在生态学研究中也称为负密度制约^[15]。化感物质通常是植物次生代谢产物或植物主要代谢途径的副产物,主要由乙酸途径和莽草酸途径产生^[16],可在植物叶、茎、根、种子等部位合成^[17]。药用植物常含有大量次生代谢产物,如黄酮、蒽醌、生物碱、萜类、酚酸类等,既具有一定的化感作用,又是植物发挥药效的物质基础,因此,药用植物的化感自毒物质与其有效成分之间有很大的同源性^[18]。

1 药用植物化感自毒作用

化感物质进入土壤,会引起土壤理化性质、酶活性与微生物群落的变化,且随着种植年限的延长,土壤积累的化感物质增加,严重影响植物的生长发育^[19]。药用植物化感物质包括酚酸类、萜类、生物碱类、有机酸、黄酮类等^[20-23],其中酚酸类和萜类物质较为常见。

研究发现,土壤中酚酸类物质的积累可能是药用植物化感自毒作用的主要成因^[24-25],如苯甲酸等酚酸类化合物对人参 *Panax ginseng* C. A. Meyer、枸杞 *Lycium barbarum* L. 种子萌发具有抑制作用^[24-26]。焦晓林等^[27]在土壤基质中添加皂苷提取物,发现西洋参 *Panax quinquefolium* L. 胚芽生长受皂苷提取物浓度影响,表现为低浓度促进、高浓度抑制。Cui等^[28]研究发现,2,4-二叔丁基酚会影响土壤酶活性和微生物群落结构,抑制兰州百合 *Lilium davidii* var. *unicolor* Salisb. 的正常生长。卢红等^[11]研究发现,广藿香 *Pogostemon cablin* (Blanco) Benth. 根、茎、叶水提液中的苯甲酸、原儿茶酸、阿魏酸等酚酸类

物质对广藿香幼苗具有化感自毒作用,且具有浓度效应,其中叶水提液的自毒作用较显著。

植物体内的萜类物质主要经甲羟戊酸(MVA)途径和2-甲基赤藓糖醇-4-磷酸(MEP)途径合成^[16]。三萜皂苷是人参、西洋参根系分泌物中的主要化感物质,是含有多组分的代谢产物^[29]。张金燕等^[30]向三七 *Panax notoginseng* (Burk.) F. H. Chen 水培液中添加不同浓度的三七须根粉碎物,随处理时间和浓度的增加,三七根细胞开始皱缩甚至破碎,细胞结构被破坏。周艳等^[31]研究发现,皂苷类物质对三七的苗高和主根长具有抑制作用,同时三七总皂苷会导致幼苗超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性降低,对三七幼苗产生化感抑制作用。Ren等^[32]研究表明,三萜皂苷通过抑制根的伸长影响甘草 *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. 幼苗的生长。

2 化感物质对药用植物生长发育的影响

2.1 影响光合作用

光合作用是植物生长和代谢活动的基础,易受化感自毒作用影响^[33]。叶绿素是植物光合作用的重要物质基础,氮、镁、铁等元素是叶绿素的重要组成部分,然而化感自毒作用通过影响植物对矿质元素的吸收抑制叶绿素合成^[33-34]。例如,苯甲酸等酚酸类物质可降低广藿香叶片总叶绿素含量、抑制幼苗光合作用,从而影响作物生长^[11]。香豆酸与丁香酸可抑制地黄 *Rehmannia glutinosa* Libosch 光合作用,影响其地上部的生长^[35]。郁继华等^[36]研究发现,化感物质会降低植株光系统Ⅱ(PSⅡ)的最大光化学效率和非循环电子传递量子效率。因此,化感物质可通过抑制叶绿素的合成及光电子传递影响植株的光合作用及生长。

2.2 影响水和矿质元素吸收

化感自毒物质在土壤中不断积累,通过影响植物根系生长抑制植物根系对营养元素和水分的吸收与利用^[37-38]。化感物质引起的生长素积累可导致植物根系生长缺陷^[39-40]。例如,胡麻 *Linum usitatissimum* L. 残茬水提液可抑制自身根系的生长,并抑制根系对矿质元素与水分的吸收。植物根系分泌的有机酸等化感物质会释放出H⁺,导致土壤酸化,抑制三七根系对钙、镁、磷等营养元素的吸收,从而影响三七生长^[41]。同时,化感物质可经细胞膜上的靶位点

将胁迫信号传递到细胞内,破坏细胞膜,进而影响植物对离子和水分的吸收^[16]。因此,化感物质可抑制植物根系生长,进而影响其对水分和矿质元素的吸收利用。

2.3 影响细胞膜结构

活性氧(ROS)是植物在多种生物和非生物胁迫下产生的副产物^[42],可导致细胞膜产生氧化损伤。化感物质可导致ROS过量产生,诱导氧化损伤产生自毒作用^[43]。研究发现,根系分泌的化感物质会引发脂质过氧化的增加,导致ROS在根系中广泛积累^[44]。研究表明,保持SOD、过氧化氢酶(CAT)、POD活性的平衡,有利于维持植株体内的氧化还原稳态^[45];然而,化感自毒物质通过改变植物体内SOD、POD等抗氧化酶的活性引发氧化胁迫^[46]。化感物质可影响兰州百合抗氧化酶活性,破坏细胞结构和功能,从而抑制自身生长^[47]。何银生等^[48]研究发现,川党参*Codonopsis tangshen* Oliv.连作根围土浸提液能够显著降低其幼苗体内SOD和POD活性,并且对川党参幼苗体内抗氧化酶活性的抑制作用随浸提液浓度增加而增强。谢敏等^[49]研究发现,党参*Codonopsis pilosula* (Franch.) Nannf.根际土中化感物质codonopilate A会引起其根尖细胞中ROS积累,导致党参根的生长受到抑制。此外,用蒙古黄芪*Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bge. var. *mongholicus* (Bge.) Hsiao根系分泌物处理其幼苗后,体内的SOD、POD及CAT活性均降低,ROS动态失衡,细胞膜结构损伤^[50]。任凤英等^[51]研究了党参根系水浸液对不同作物的化感作用,发现党参根系水浸液对当归*Angelica sinensis* (Oliv.) Diels、党参及黄芪幼苗的SOD、POD活性均有抑制作用,幼苗体内丙二醛(MDA)含量增加,且党参繁殖期根系水浸液化感自毒作用最强。因此,化感自毒物质会影响抗氧化酶活性,改变药用植物体内ROS平衡,导致MDA、ROS含量增加,细胞膜结构因过氧化而被破坏,植株生长受到抑制。

3 化感物质对土壤环境的影响

3.1 影响酶活性

化感物质可通过影响土壤环境影响植物生长。土壤酶活性反映了土壤酶催化物质转化的能力,对土壤中物质能量代谢、土壤质量具有重要指示作

用^[52-54]。Wang等^[55]研究发现,化感物质会抑制土壤中脲酶的活性,限制尿素水解为CO₂和NH₃,产生对地黄幼苗有毒害作用的亚硝酸盐和氨。曹诗佳等^[56]研究了不同浓度对羟基苯甲酸对广藿香根际土壤酶活性的影响,发现对羟基苯甲酸对广藿香根际土壤酶活性具有抑制作用,且随着对羟基苯甲酸浓度升高,土壤多酚氧化酶、磷酸酶、脲酶、蔗糖酶等活性均降低,抑制了土壤中氮、磷养分的转化,不利于广藿香生长。因此,化感物质会通过影响土壤酶的活性,影响土壤中氮、磷等养分循环,从而抑制药用植物的正常生长。

3.2 影响土壤微生物区系

化感物质会直接影响植物自身的生长发育,也会通过改变土壤微生物群落,间接影响植物生长。黄炜^[57]研究发现,2,4-二叔丁基苯酚通过改变植物根际栽培介质酶活性,导致植株根际微环境恶化,加重兰州百合的病害发生率,从而抑制植株生长。地黄根系渗出液能够明显降低土壤微生物多样性,并导致微生物群落结构失调^[55]。此外,研究表明人参皂昔会促使土壤中尖孢镰刀菌相对丰度增加,加重土传病害的发生^[58]。三七不断向土壤中释放酚酸类化感物质,随着三七连作时间延长,土壤pH降低,微生物群落由“细菌主导型”转变为“真菌主导型”^[59]。太子参*Pseudostellaria heterophylla* (Miq.) Pax ex Pax et Hoffm.根系分泌的酚酸对致病尖孢镰刀菌菌丝的生长,以及孢子的产生和萌发具有促进作用^[60]。因此,化感物质对微生物群落结构具有重要影响,可使土壤中有益微生物数量逐渐减少,病原菌数量逐渐增加,加重土传病害发生,抑制药用植物生长(表1)。

4 药用植物化感自毒作用的消减措施

4.1 选育优良栽培品种

选育对化感自毒作用有较强抵抗能力且活性成分含量较高的品种,是消减药用植物化感自毒作用的重要措施。兰州百合和湖北百合等野生种对病原镰刀菌有较好的抗性,对化感自毒作用有较强的抵抗能力^[71]。Yeasmin等^[72]研究发现,欧洲芦笋*Asparagus officinalis* L.品种UC157较美国芦笋品种Gijnlim的化感自毒作用小。因此,筛选抗性品种可有效缓解药用植物化感自毒作用,减少化学农药施用量,提

表 1 典型药用植物化感物质和自毒作用

药用植物	化感物质	自毒作用	参考文献
人参	苯甲酸、邻苯二甲酸二异丁酯、人参皂苷等	抑制种子萌发, 根的伸长, 胚根、胚轴的生长	[61-62]
地黄	香草酸、阿魏酸、对羟基苯甲酸、香豆酸和丁香酸等	抑制幼苗生长及根系活力	[61,63]
三七	苯甲酸、香草酸、丁香酸、三七皂苷等	降低种子萌发率, 抑制幼苗生长与根系延伸	[30,64]
当归	邻苯二甲酸二丁酯、阿魏酸等	抑制幼苗生长及其根系活力	[61,65]
太子参	有机酸类、脂类化合物等	抑制幼苗生长、降低幼苗光合能力	[61,66]
西洋参	人参皂苷、苯甲酸、对羟基苯甲酸、水杨酸、肉桂酸、 <i>p</i> -香豆酸等	抑制胚根生长、幼苗生长	[61,67]
半夏	有机酸类化合物等	抑制种子萌发、幼苗生长	[68-69]
丹参	辛酸、乙醛、十六烷等	降低植物有效成分含量、抑制种子萌发	[61,70]

高药用植物的产量和品质。

4.2 合理施用有机类肥料

有机肥是我国传统农业的主要肥料, 可有效改善土壤生态系统, 维持生态平衡^[73]。有机肥富含多种营养元素, 能起到培肥保墒的作用, 适用于各种作物^[74]。同时, 施加有机肥能增加土壤微生物多样性、改善微生物群落结构、提高土壤酶的活性、降低病原菌数量, 从而改善土壤环境^[75]。李俊华^[76]研究发现, 施用微生物有机肥能有效调节土壤微生物区系、抑制化感自毒作用, 从而改善土壤环境, 促进棉花 *Gossypium herbaceum* L. 根系的生长和产量的提高。周武等^[77]研究表明, 施用有机肥能减少苯甲酸等化感物质的分泌, 从而抑制药用植物三叶青 *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg 的化感自毒作用, 提高其产量和品质。药用植物种植过程中, 由于其对不同营养元素的吸收利用存在差异, 导致土壤养分失衡^[78]。因此, 合理施用有机肥能及时补充多种矿质元素, 维持土壤养分平衡, 有效缓解化感自毒作用导致的药用植物减产。

生物炭作为新型土壤改良材料, 具有改善土壤理化性质、增加土壤养分含量、提高土壤酶活性、吸附化感物质、调节微生物群落等作用^[79]。施用生物炭能促进药用植物叶绿素的合成, 有利于植物进行光合作用^[80]。杨莉等^[81]研究发现, 利用稻壳、椰壳及玉米秸秆制成的生物炭提高了土壤 pH, 增加了土壤养分含量和酶活性, 促进了连作人参幼苗的生长。施用烟秆炭可有效降低三七连作土壤化感物质含量, 显著提高连作三七存活率^[82]。Saha 等^[83]研究表明, 施用生物炭能增加穿心莲 *Andrographis paniculata* (Burm. f.) Nees 活性成分总酚、黄酮的含量。此外, 施用生物炭可有效吸附西洋参根系分泌物, 减轻根腐病害^[84]。因此, 生物炭是良好的土

壤改良材料, 能有效吸附化感物质, 促进其在土壤中的分解转化, 从而缓解化感自毒作用对药用植物生长的不利影响。

4.3 建立合理的耕作制度

合理的耕作制度可有效改善土壤理化性质、增加微生物多样性、提高作物产量和品质^[85]。王悦等^[86]研究发现, 轮作和套作可在一定程度上提高丹参 *Salvia miltiorrhiza* Bge 根际土壤微生物多样性, 调节土壤微生物群落组成, 促进丹参植株生长。此外, 无花果 *Ficus carica* L. 与薄荷 *Mentha haplocalyx* Briq. 套作可提高薄荷种子萌发率, 促进化感物质分解与薄荷生长^[87]。赵雅萌^[64]研究发现, 黄花蒿 *Artemisia annua* L. 与三七套作能抑制尖孢镰刀菌在土壤中的繁殖, 有效缓解三七根腐病害。刘贤文等^[88]研究表明, 马铃薯 *Solanum tuberosum* L. 与玉米 *Zea mays* L. 轮作能有效减少土壤中化感物质的含量, 缓解化感物质对土壤微生物的胁迫, 提高土壤细菌多样性。洋葱 *Allium cepa* L. 与孜然 *Cuminum cyminum* L. 间作, 可降低土壤中化感物质阿魏酸、香草酸、对羟基苯甲酸的含量^[89]。因此, 合理的耕作制度可改善土壤环境, 消减药用植物化感自毒作用。

5 总结

化感作用已成为植物化学生态学领域的研究热点, 当前针对粮食作物和部分经济作物的研究较多, 而针对药用植物的研究相对较少。上述研究表明, 大多数药用植物均存在化感自毒作用, 已严重影响中药材种植业的可持续发展。当前, 针对药用植物的自毒作用以理论研究为主, 应用研究相对较少。通过筛选抗性品种、改良作物种植土壤、施用生物炭等有机物料与微生物制剂、作物间套作等, 可有效缓解药用植物自毒问题。未来研究需进一步阐明

化感物质在土壤中的积累及转化机制、揭示化感物质对病原微生物与药用植物的影响机制、因地制宜研发多种药用植物自毒作用消减技术,促进我国中药材种植业可持续发展。

参考文献

- [1] 周艳,赵黎明. 基于“一带一路”倡议的中药国际化路径选择[J]. 中草药,2020,51(22):5915-5920.
- [2] 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.
- [3] 杨利民. 中药材生态种植理论与技术前沿[J]. 吉林农业大学学报,2020,42(4):355-363.
- [4] 赵小惠,刘霞,陈士林,等. 药用植物遗传资源保护与应用[J]. 中国现代中药,2019,21(11):1456-1463.
- [5] AYE M M, AUNG H T, SEIN M M, et al. A review on the phytochemistry, medicinal properties and pharmacological activities of 15 selected Myanmar medicinal plants[J]. Molecules, 2019, 24(2): 293.
- [6] AROOJ M, ALI A U, TAHIR U Q M, et al. MPD3: A useful medicinal plants database for drug designing [J]. Nat Prod Res, 2017, 31(11): 1228-1236.
- [7] 马晓晶,郭娟,唐金富,等. 论中药资源可持续发展的现状与未来[J]. 中国中药杂志,2015,40(10):1887-1892.
- [8] 常恺莉,张琳,周红英,等. 药用植物内生菌资源在农业中的应用与研究进展[J]. 山东农业科学,2021,53(7): 135-141.
- [9] 杨雪,何玉成,刘成. 中国中药材国际竞争力及提升路径研究[J]. 中草药,2021,52(16):5106-5114.
- [10] 周芳,曹国璠,李金玲,等. 药用植物连作障碍机制及其缓解措施研究进展[J]. 山地农业生物学报,2019,38(3):67-72.
- [11] 卢红,李明,李龙明. 广藿香植株水提液的化感自毒作用[J]. 北方园艺,2021(16):108-115.
- [12] 刘勇,刘燕,王星星,等. 头花蓼整株及根际土壤水浸提液的化感自毒作用[J]. 江苏农业科学,2019, 47(17): 266-270.
- [13] TALUKDER M R, ASADUZZAMAN M, TANAKA H, et al. Application of alternating current electro-degradation improves retarded growth and quality in lettuce under autotoxicity in successive cultivation [J]. Sci Hortic, 2019, 252: 324-331.
- [14] REN X, HE X F, ZHANG Z F, et al. Isolation, identification, and autotoxicity effect of allelochemicals from rhizosphere soils of flue-cured tobacco [J]. J Agric Food Chem, 2015, 63(41): 8975-8980.
- [15] 祝燕,米湘成,马克平. 植物群落物种共存机制:负密度制约假说[J]. 生物多样性,2009,17(6):594-604.
- [16] 张秋菊,张爱华,孙晶波,等. 植物体中萜类物质化感作用的研究进展[J]. 生态环境学报,2012,21(1): 187-193.
- [17] 王田涛,关德军,杨梅,等. 灯盏花不同部位水浸提液对4种作物的化感效应分析[J]. 南方农业学报,2021, 52(8):2087-2095.
- [18] 张重义,林文雄. 药用植物的化感自毒作用与连作障碍[J]. 中国生态农业学报,2009,17(1):189-196.
- [19] FENG Y X, HU Y Y, WU J S, et al. Change in microbial communities, soil enzyme and metabolic activity in a *Torreya grandis* plantation in response to root rot disease [J]. For Ecol Manag, 2019, 432: 932-941.
- [20] ZHENG F, CHEN L, GAO J M, et al. Identification of autotoxic compounds from *Atractylodes macrocephala* Koidz and preliminary investigations of their influences on immune system[J]. J Plant Physiol, 2018, 230: 33-39.
- [21] LIU J K, YAN Z Q, LI X Z, et al. Characterization of allelochemicals from the rhizosphere soil of *Pinellia ternate* (Thunb.) and their inhibition activity on protective enzymes[J]. Appl Soil Ecol, 2018, 125: 301-306.
- [22] ZHANG B, WESTON P A, GU L, et al. Identification of phytotoxic metabolites released from *Rehmannia glutinosa* suggest their importance in the formation of its replant problem [J]. Plant Soil, 2019, 441 (1/2): 439-454.
- [23] 赵静,张晓东,王连春,等. 三七重茬根际土壤中化感物质的测定及其对三七根腐菌的生长作用[J]. 中国微生物生态学杂志,2018,30(2):146-149.
- [24] 龙期良,李勇,高原,等. 酚酸类物质对人参种子的化感作用研究[J]. 中国现代中药,2016,18(1):92-96.
- [25] 陶茸,尹国丽,师尚礼. 酚酸类物质对苜蓿种子萌发的化感作用研究[J]. 草原与草坪,2018,38(3):96-101.
- [26] 李敏,闫闰富,马丽,等. 酚酸类化感自毒物质对枸杞种子萌发的抑制作用[J]. 生态学报,2020,40(6): 2072-2079.
- [27] 焦晓林,毕晓宝,张雪松,等. 不同基质条件下西洋参皂苷提取物的自毒作用[J]. 中国中药杂志,2015,40(8):1433-1438.
- [28] CUI J J, ZHANG E H, ZHANG X H, et al. Effects of 2,4-di-tert-butylphenol at different concentrations on soil functionality and microbial community structure in the Lanzhou lily rhizosphere [J]. Appl Soil Ecol, 2022, 172: 104367.
- [29] 张秋菊. 三萜人参皂苷对人参、西洋参等植物生长发育的效应研究[D]. 长春:吉林农业大学,2012.

- [30] 张金燕,寸竹,龙光强,等.三七(*Panax notoginseng*)根残体化感自毒效应研究[J].植物科学学报,2018,36(3):431-439.
- [31] 周艳,张红瑞,沈玉聪,等.三七总皂苷及两种单体皂苷对三七幼苗的化感作用研究[J].河南农业大学学报,2017,51(6):786-791.
- [32] REN X, YAN Z Q, HE X F, et al. Allelochemicals from rhizosphere soils of *Glycyrrhiza uralensis* Fisch: Discovery of the autotoxic compounds of a traditional herbal medicine[J]. Ind Crops Prod, 2017, 97: 302-307.
- [33] VANLERBERGHE G C. Alternative oxidase: A mitochondrial respiratory pathway to maintain metabolic and signaling homeostasis during abiotic and biotic stress in plants[J]. Int J Mol Sci, 2013, 14(4): 6805-6847.
- [34] JAGHDANI S J, JAHNS P, TRANKNER M. The impact of magnesium deficiency on photosynthesis and photoprotection in *Spinacia oleracea* [J]. Plant Stress, 2021, 2: 100040.
- [35] 陈枫.地黄根际土壤中化感物质的筛选及化感作用研究[D].郑州:河南农业大学,2016.
- [36] 郁继华,张韵,牛彩霞,等.两种化感物质对茄子幼苗光合作用及叶绿素荧光参数的影响[J].应用生态学报,2006,17(9):1629-1632.
- [37] 李云龙.三七化感作用及其微生物学消减机制[D].南京:南京师范大学,2020.
- [38] 熊鹏飞.不同连作年限白术的化感作用及其对生长与产质量的影响[D].贵阳:贵州大学,2016.
- [39] ZHANG J H, YU H J, GE X, et al. Effects of vanillin on cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedling rhizosphere fungal community composition[J]. Allelopathy J, 2018, 44(2): 169-180.
- [40] ZHANG W, LU L Y, HU L Y, et al. Evidence for the involvement of auxin, ethylene and ROS signaling during primary root inhibition of *Arabidopsis* by the allelochemical benzoic acid [J]. Plant Cell Physiol, 2018, 59(9): 1889-1904.
- [41] 李浩成,左应梅,杨绍兵,等.三七根系分泌物在连作障碍中的生态效应及缓解方法[J].中国农业科技导报,2020,22(8):159-167.
- [42] 李格,孟小庆,蔡敬,等.活性氧在植物非生物胁迫响应中功能的研究进展[J].植物生理学报,2018,54(6): 951-959.
- [43] YAN Z Q, WANG D D, DING L, et al. Mechanism of artemisinin phytotoxicity action: Induction of reactive oxygen species and cell death in lettuce seedlings [J]. Plant Physiol Biochem, 2015, 88: 53-59.
- [44] LU L H, WU Q S. Mitigation of replant disease by mycorrhization in horticultural plants: A review [J]. Folia Hort, 2018, 30(2): 269-282.
- [45] 陈真真,周国勤,陈金平,等.低温处理下转果聚糖合成酶基因对烟草抗逆相关生理指标的影响[J].江苏农业科学,2019,47(24):58-61.
- [46] 罗丽芬,张俊星,钊有聪,等.外源草酸对三七皂苷Rg1自毒效应的缓解作用及机制研究[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2019,47(4):101-108.
- [47] 黄钰芳,张恩和,张新慧,等.兰州百合连作土壤水浸液自毒作用研究[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2020,48(7):84-93.
- [48] 何银生,卢超,张美德,等.川党参根围土水浸液对其种子萌发及幼苗生理特性的影响[J].中药材,2018,41(11):2503-2506.
- [49] 谢敏,熊志强,李秀壮,等.党参自毒作用研究[C]//中国植物保护学会植物化感作用专业委员会.中国第八届植物化感作用学术研讨会论文摘要集.南京:中国植物保护学会植物化感作用专业委员会,2017:40.
- [50] 赵旭,王文丽,李娟.蒙古黄芪根系分泌物的化感自毒效应研究[J].土壤与作物,2019,8(1):102-109.
- [51] 任凤英,邱黛玉,沈鹏瑞,等.党参根系水浸液的化感作用研究[J].时珍国医国药,2022,33(8):1982-1986.
- [52] 黎韵琪.药用植物化感作用研究进展[J].黑龙江农业科学,2017(6):141-145.
- [53] WANG S, WU Q S, HE X H. Exogenous easily extractable glomalin-related soil protein promotes soil aggregation, relevant soil enzyme activities and plant growth in trifoliate orange [J]. Plant Soil Environ, 2015, 64(2): 66-71.
- [54] 孙雪婷,龙光强,张广辉,等.基于三七连作障碍的土壤理化性状及酶活性研究[J].生态环境学报,2015,24(3):409-417.
- [55] WANG X, LI W, LI Z, et al. Advances of allelopathic autotoxicity in *Rehmannia glutinosa* L. [J]. Agr Biotechnol, 2019, 8(3): 46-50.
- [56] 曹诗佳,严武平,姚广龙,等.对羟基苯甲酸对广藿香幼苗根系抗氧化酶及土壤酶活性的影响[J].分子植物育种,2022,20(12):4094-4100.
- [57] 黄炜.2,4-二叔丁基苯酚与镰刀菌在兰州百合枯萎病发生过程中的协同作用研究[D].兰州:甘肃农业大学,2018.
- [58] LI Y L, DAI S Y, WANG B Y, et al. Autotoxic ginsenoside disrupts soil fungal microbiomes by stimulating potentially pathogenic microbes [J]. Appl Environ Microbiol, 2020, 86(9): e00130-e00120.
- [59] 谭勇,崔尹贍,季秀玲,等.三七连作的根际、根内微生物变化与生态学研究进展[J].中草药,2017,48(2):

- 391-399.
- [60] ZHAO Y P, WU L K, CHU L X, et al. Interaction of *Pseudostellaria heterophylla* with *Fusarium oxysporum* f. sp. *heterophylla* mediated by its root exudates in a consecutive monoculture system[J]. Sci Rep, 2015, 5(1):8197.
- [61] 张亚琴,陈雨,雷飞益,等. 药用植物化感自毒作用研究进展[J]. 中草药,2018,49(8):1946-1956.
- [62] 王梓,李勇,丁万隆. 人参化感自毒作用与连作障碍机制研究进展[J]. 中国现代中药,2017,19(7):1040-1044.
- [63] 郭冠瑛,王丰青,范华敏,等. 地黄化感自毒作用与连作障碍机制的研究进展[J]. 中国现代中药,2012,14(6):35-39.
- [64] 赵雅萌. 三七根腐病发生的机制及黄花蒿防控作用研究[D]. 昆明:云南中医学院,2018.
- [65] 张新慧,郎多勇,张恩和. 当归根际土壤水浸液的自毒作用研究及化感物质的鉴定[J]. 中草药,2010,41(12):2063-2066.
- [66] 林燕华,周春权,陈炬烽. 太子参化感自毒作用的研究[J]. 中药材,2019,42(4):709-714.
- [67] 李丽,蒋景龙. 西洋参化感自毒作用与连作障碍研究进展[J]. 分子植物育种,2018,16(13):4436-4443.
- [68] 唐成林. 半夏化感物质及其在三种间作模式下的研究[D]. 贵阳:贵州大学,2018.
- [69] 王礼科. 半夏化感物质及其与不同作物轮作的研究[D]. 贵阳:贵州大学,2021.
- [70] 刘伟,魏莹莹,吕海花,等. 须根腐解对丹参根际土壤化感物质的影响[J]. 中药材,2016,39(10):2203-2206.
- [71] 陈军华,吴剑锋,方洁,等. 百合连作障碍形成机制及防治技术研究进展[J]. 长江蔬菜,2019(20):41-47.
- [72] YEASMIN R, NAKAMATSU K, MATSUMOTO H, et al. Inference of allelopathy and autotoxicity to varietal resistance of asparagus (*Asparagus officinalis* L.) [J]. Aust J Crop Sci, 2014, 8(2): 251-256.
- [73] 李水祥. 有机肥替代部分化肥对蜜柚树体营养及果实品质的影响[D]. 福州:福建农林大学,2019.
- [74] 吴科生,车宗贤,包兴国,等. 灌漠土长期有机配施土壤肥力特征和作物产量可持续性分析[J]. 水土保持学报,2021,35(3):333-340.
- [75] 万连杰,李俊杰,张绩,等. 有机肥替代化肥技术研究进展[J]. 北方园艺,2021(11):133-142.
- [76] 李俊华. 施用微生物有机肥调控棉花黄萎病土壤微生物区系及效应研究[D]. 南京:南京农业大学,2011.
- [77] 周武,张善华. 不同有机肥对药用植物三叶青化感物质的影响[J]. 丽水学院学报,2017,39(2):66-71.
- [78] 何雅祺,王鑫鑫,张弛,等. 间作、套种模式在中药材栽培中的效应研究进展[J]. 江苏农业学报,2021,37(4):1077-1083.
- [79] AGEgnehu G, BASS A M, NELSON P N, et al. Benefits of biochar, compost and biochar-compost for soil quality, maize yield and greenhouse gas emissions in a tropical agricultural soil [J]. Sci Total Environ, 2016, 543(Pt A): 295-306.
- [80] BASIRI JAHROMI N, FULCHER A, WALKER F, et al. Photosynthesis, growth, and water use of *Hydrangea paniculata* 'Silver Dollar' using a physiological-based or a substrate physical properties-based irrigation schedule and a biochar substrate amendment[J]. Irrigation Sci, 2020, 38(3): 263-274.
- [81] 杨莉,文子伟,付婧,等. 生物质炭对连作参地人参种苗与土壤质量的影响[J]. 中药材,2020,43(4):791-796.
- [82] ZHAO L, XU W, GUAN H, et al. Biochar increases *Panax notoginseng*'s survival under continuous cropping by improving soil properties and microbial diversity[J]. Sci Total Environ, 2022, 850: 157990.
- [83] SAHA A, BASAK B B, GAJBHIYE N A, et al. Sustainable fertilization through co-application of biochar and chemical fertilizers improves yield, quality of *Andrographis paniculata* and soil health[J]. Ind Crops Prod, 2019, 140: 111607.
- [84] TIAN G L, BI Y M, JIAO X L, et al. Application of vermicompost and biochar suppresses *Fusarium* root rot of replanted American ginseng [J]. Appl Microbiol Biotechnol, 2021, 105(18): 6977-6991.
- [85] 王劲松,樊芳芳,郭珺,等. 不同作物轮作对连作高粱生长及其根际土壤环境的影响[J]. 应用生态学报, 2016,27(7):2283-2291.
- [86] 王悦,杨贝贝,王浩,等. 不同种植模式下丹参根际土壤微生物群落结构变化[J]. 生态学报,2019,39(13):4832-4843.
- [87] LI C Y, YANG X, TIAN Y, et al. The effects of fig tree (*Ficus carica* L.) leaf aqueous extract on seed germination and seedling growth of three medicinal plants[J]. Agronomy, 2021, 11(12): 2564.
- [88] 刘贤文,郭华春. 马铃薯与玉米复合种植对土壤化感物质及土壤细菌群落结构的影响[J]. 中国生态农业学报(中英文),2020,28(6):794-802.
- [89] 马怡茹,魏飞,马子豪,等. 连作棉田间作洋葱、孜然对棉花光合特性及根系生长的影响[J]. 农业资源与环境学报,2019,36(6):792-797.

(收稿日期: 2023-02-27 编辑: 戴玮)