

地黄源库关系的变化及其与连作障碍的关系*

牛苗苗 李娟 杜家方 尹文佳 杨艳会 陈新建 张重义**

(河南农业大学中药材研究所, 郑州 450002)

摘要 通过正茬剪叶模拟连作地黄光合源不足条件下,测定分析植株源与库的关系,应用同位素示踪技术分析连作地黄光合产物的分配及内源激素的变化,以探讨地黄的连作障碍机制。结果表明:剪叶处理对植株的影响不能达到连作障碍程度,其库容及其活性大于连作地黄;连作地黄出现光合产物滞留于地上部,库的活性影响了植株光合产物向库的运输,在生长前期植株内源激素发生了变化;因此断定,连作地黄库容及其活性过低是限制地黄块根膨大的重要因素,库通过不同激素对源的反馈调节,抑制了地上源的光合能力及光合产物向库的分配,导致连作障碍。

关键词 地黄; 连作障碍; ^{14}C 光合产物分配; 内源激素; 源库关系

中图分类号 S31 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2011)2-0248-07

Changes in source-sink relationship of photosynthate in *Rehmannia glutinosa* Libosch. and their relations with continuous cropping obstacle. NIU Miao-miao, LI Juan, DU Jia-fang, YIN Wen-jia, YANG Yan-hui, CHEN Xin-jian, ZHANG Zhong-yi** (*Institute of Chinese Medicinal Materials, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China*). *Chinese Journal of Ecology*, 2011, **30**(2): 248–254.

Abstract: In this study, the currently cropped *Rehmannia glutinosa* was leaf-clipped to simulate the shortage of photosynthate in successively cropped *R. glutinosa*, and ^{14}C -isotope tracer and ELISA techniques were adopted to analyze the distribution of photosynthate and the levels of endogenous hormones in successive *R. glutinosa*, aimed to approach the source-sink relationship of the photosynthate and to explore the mechanism of continuous cropping obstacle of *R. glutinosa*. Leaf-clipping did not have the same impact as continuous cropping obstacle. The volume and activity of photosynthate pool under leaf-clipping were bigger than those under continuous cropping. The photosynthate in continuously cropped *R. glutinosa* was remained in shoot, suggesting that the low activity of the sink affected the transportation of the photosynthate. The levels of endogenous hormones also changed at the early growth stage of continuously cropped *R. glutinosa*. Our results suggested that the small volume and low activity of the sink could be an important factor limiting the development of *R. glutinosa* roots in continuous cropping. The feedback regulation of the sink to source by endogenous hormones inhibited the photosynthesis capacity and the partitioning of photosynthate to sink, resulting in the continuous cropping obstacle.

Key words: *Rehmannia glutinosa*; continuous cropping obstacle; ^{14}C photosynthate distribution; endogenous hormone; source-sink relationship.

地黄(*Rehmannia glutinosa* Libosch.)为玄参科多年生草本植物,以干燥块根入药,鲜地清热生津,凉血,止血;生地清热凉血,养阴,生津;熟地滋阴补血,益精填髓(国家药典委员会,2005),是中国传统

的大宗道地中药材,栽培历史悠久,一直被视为药材中的上品(张重义等,2010)。现代药理研究证明,地黄主要含有地黄多糖、梓醇及地黄苷等多种成分,具有较强的抗肿瘤、抗衰老及降血糖等多方面功效。随着地黄药用价值的新发现,其用量也越来越大,但地黄是已知块根类药材中连作障碍最严重的药用植物,连作栽植突出表现为块根不能膨大,多须根,每茬收获后需隔 8 ~ 10 年方可再植(杜家方等,

* 国家自然科学基金项目(30772729、30973875 和 81072983)、国家“十一五”科技支撑计划项目(2006BA109B03)资助。

** 通讯作者 E-mail: hauzy@163.com

收稿日期: 2010-08-18 接受日期: 2010-10-26

2009a),严重制约了地黄的生产。目前,国内外对地黄连作障碍产生原因的研究多集中于根系微生态环境(陈慧等,2007)和根际化感自毒物质(杜家方等,2009b),而对植株体内物质生产、分配、积累各环节及其相应信息传导调控机制的系统研究较少。作物产量形成实质上是源生产、输出和库接收、贮藏同化产物的过程,且同化物分配方向又与植株内源激素作用有关。目前,作物源库关系是作物高产生理研究中的热点问题(王四清等,2005;兰洪国等,2007;张祥等,2007;周海燕等,2008),自Mason和Maskell提出作物产量的源库理论(source-sink theory)以来,人们常以植株自身源库的观点去解决生产中遇到的问题,曹显祖和朱庆森(1987)将作物源库关系划分为3种类型:源限制型、库限制型和源库互作型,用来指导不同作物的大田生产。基于本课题组前期研究(尹文佳等,2009;张重义等,2010)发现,地黄连作障碍效应始于苗期(即栽种后50 d左右),并认为植株源能力弱是限制其块根膨大的重要因素。因此,本试验运用源库关系中最常用的“减源疏库”及同位素示踪研究方法,对连作地黄源库的类型及其关系、光合产物的分配情况和源库之间的信息传导机制进行了探讨,旨在为揭示连作地黄生长的障碍机制和消减连作障碍提供理论依据和技术支撑,实现中药农业的可持续发展。

1 材料与方法

1.1 试验地点与材料

试验于2009年5月4日在河南农业大学科技园区试验地进行,正茬地块10年内未曾栽种过地黄,重茬地块在2008年栽种过地黄。正茬土壤pH 7.15,全氮 $0.612\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,速效氮 $72.36\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,速效磷 $32.45\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,速效钾 $263.35\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$;重茬土壤pH 7.35,全氮 $0.58\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,速效氮 $70.26\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,速效磷 $30.15\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,速效钾 $185.53\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。选择长度3~4 cm、大小基本一致的地黄“种栽”(繁殖材料),起垄栽培,株行距为 $25\text{ cm}\times 30\text{ cm}$ 。播前底施硫酸二铵 $40\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 、饼肥 $250\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 、硫酸钾 $25\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 、复合肥 $40\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$,其他为常规田间管理。供试品种为“温85-5”,块根繁殖材料“种栽”由温县农业科学研究所提供。经河南农业大学高致明教授鉴定为地黄 *Rehmannia glutinosa* Libosch.。

表1 试验设计
Table 1 Experimental design

阶段	正茬地黄	连作地黄	正茬剪叶 2/3 地黄
I	CK	T ₁	T ₂
II	CK	T ₁	-

1.2 试验设计

大田栽植采用池栽法,池子采用水泥建造(处理间隔绝),规格为 $1.5\text{ m}\times 3\text{ m}$,深70 cm,池间距50 cm。试验分为两个阶段:第一阶段通过正茬地黄减源处理,研究对其块根膨大的影响,并与正茬、连作地黄比较,以研究连作地黄源库类型及其关系;第二个阶段以正茬为对照,深入研究连作地黄源库之间的关系(表1)。

T₂处理于地黄栽种后50 d始第一次剪叶,剪去每片成熟叶子的2/3,以后每隔一周实行一次剪叶处理,保持地上部叶面积为正茬对照的2/3。

1.3 测定项目

1.3.1 植株形态调查 从地黄栽种70 d后开始采样,每隔25 d取样1次,每次选取长势均匀一致的地黄8~10株,洗净烘干,测量植株地上叶片鲜重、干重,块根鲜重、干重,块根体积(排水法)与叶面积(杜家方等,2009b)。

1.3.2 植株叶绿素含量测定 使用SPAD-502叶绿素测定仪测定各个处理地黄的叶绿素含量,每个处理选取10株长势均匀的地黄并固定第4片叶片,分别夹取叶片不同部位,计算其平均值来表示该处理叶片中叶绿素含量。

1.3.3 植株根系活力测定 带土取不同处理地黄植株的根部,用蒸馏水清洗后,将根剪碎并称量,设3个重复。采用TTC(红四氮唑)还原法测定(邹琦,1995)以及甲醇提取法(白宝璋和金锦子,1994)提取还原产物5 h后用UV-1700紫外可见分光光度计测定提取液在波长485 nm下吸光度。根据标准曲线计算还原产物TTF含量。

1.3.4 植株光合产物分配的测定 栽种后70 d时,在正茬和重茬2个处理小区,各选8株长势均匀一致的地黄作为样株,于10:00,对样株的第4片叶采用套袋法饲喂¹⁴C同位素,在自然生长状态下,光合标记30 min,然后去除套袋,72 h时取样。样株按①标记叶②地上叶③地下块根3个部分取样,烘干,粉碎。采用液体闪烁计数法测定各部位¹⁴C同位素含量,以考察叶片光合产物的分配情况。

1.3.5 植株不同部位内源激素的提取与含量测定

在栽种后 50 d、70 d 和 90 d 时取生长一致、具代表性植株的叶片和块根,液氮速冻,超低温冰柜(−30 ℃)保存。激素含量的测定采用酶联免疫法(吴颂如等,1988),用 DG 3022A 型酶联免疫测读仪测定,重复 3 次。

1.4 数据处理

使用 SPSS 13.0 统计软件对文中数据进行单因素方差分析(one-way ANOVA),检验各组间差异的显著性,再用 Duncan 多重比较进行检验,文中数值以平均值表示;采用 Excel 软件作图。

2 结果与分析

2.1 剪叶与连作条件对地黄形态指标的影响

在间隔 25 d 的 4 次采样中,T₁ 无论是地下块根还是地上部分的茎叶生物产量都远远小于 CK,T₂ 地上、地下光合产物日增量与 T₁ 较为接近(表 2)。分析比较地上部光合日增长量显示,在前 2 个取样时期中,T₂ 地上部日增长速率分别为 T₁ 的 76.2%、1.96 倍,且与 CK 在这 2 个时期地上部日增长速率波动不大;T₁ 与 CK 差异达到极显著水平,且在后一时期内日增长速率仅为前期的 34.3%,表明其地上生长一直受到抑制且程度在加大。栽种后 95~120 d 时,CK 地上部日增量迅速降低为负值并与 T₁、T₂ 差异达到极显著水平。比较分析地下部日增长率时发现,CK 与 T₁ 在栽种后 95 d 时达到最大值,CK 地下部日增长量的最高值分别为 T₁ 和 T₂ 最高值的 7.81 倍、3.83 倍,且在整个块根膨大过程中保持较高的速率;T₁ 从地下部开始膨大(栽种后 70~95 d 内)时就表现出缓慢的光合日增长率,与 CK 差异达

到极显著水平;T₂ 块根膨大时期提前,且栽种后 70 d 时增长速率与 CK、T₁ 达到差异极显著水平,在整个生育期内地下部增长速率波动不大。整个生育期内,T₁ 生长迟缓,地上部生长的抑制效应发生时期要早于地下部,但其受抑制的持续时间没有地下部长久。

栽种后 95 d 时,各处理及对照地上叶面积均达到最大值,T₂ 与 CK 叶面积分别比 70 d 时增大了 11.89 倍、11.04 倍,T₁ 仅增大了 1.71 倍。栽种后 120 d 时,CK 地上部正常衰减凋亡,叶面积仅为前一时期的 61.0%,而 T₁ 与 T₂ 叶面积分别为各自前一时期的 96.4%、81.3%,表明 CK 在各时期生长中心明显,源库关系协调,光合产物分配合理,能够获得较高产量。

在整个生育期内,CK 块根体积的变幅为 27.3~255.6 cm³,最大值为最小值的 9.36 倍,变化幅度较大;而 T₁ 变幅为 10.9~26.6 cm³,最大值为最小值的 2.44 倍,T₂ 的变幅为 35.2~103.6 cm³,与 T₁ 块根库容大小相接近。T₁、T₂ 块根最终膨大体积分别为 CK 的 10.4%、40.5%,而 T₂ 块根最终膨大体积是 T₁ 的 3.89 倍。以上分析表明,T₂ 可能是由剪叶削弱了源能力,从而导致库容较小,但早期块根的迅速膨大使库起点远高于 T₁。因此,推测是库对源的反馈调节引起了地黄生长后期 T₂ 与 T₁ 块根膨大程度的差异。

根冠比(R/T)可以反映地黄植株生长中心的变化。在栽种后 95 d 时,地黄以地上、地下生长并进,根冠比保持在 0.5 左右,之后的时期内植株地上部

表 2 不同处理对地黄形态生理指标的影响
Table 2 Effects of different treatments on physiological indicators of *Rehmannia glutinosa*

栽种后天数 (d)	处理	光合产物日增量(g·d ⁻¹)		叶面积 (cm ²)	根体积 (cm ³)	根冠比
		地上	地下			
70	CK	0.631 aA	0.002 bB	605.3 aA	27.3 aA	0.17
	T ₁	0.172 bB	0.001 bB	303.2 bB	10.9 bB	0.11
	T ₂	0.131 bB	0.103 aA	195.6 cC	35.2 aA	0.53
95	CK	0.675 aA	0.648 aA	7287.4 aA	174.0 aA	0.57
	T ₁	0.059 bB	0.083 bB	821.4 cC	18.8 cC	0.48
	T ₂	0.116 bB	0.076 bB	2522.2 bB	51.6 bB	0.56
120	CK	−0.518 bB	0.530 aA	4445.6 aA	182.8 aA	1.47
	T ₁	−0.042 aA	0.053 bB	792.0 cC	20.5 cC	0.52
	T ₂	0.052 aA	0.169 aAB	2049.5 bB	75.8 bB	0.85
145	CK	−0.133 aA	0.317 aA	3182.4 aA	255.6 aA	2.08
	T ₁	−0.001 aA	0.057 bA	730.3 cC	26.6 cC	0.75
	T ₂	−0.057 aA	0.115 abA	1200.5 bB	103.6 bB	1.21

120 d 和 145 d 时地上部开始衰亡;新复极差法。

分开始凋亡,生长中心转为以地下块根膨大为主。本试验中,CK 地下部表现出了明显的生长优势,而 T₁、T₂ 表现为光合产物的地上地下部分分配失调,影响了块根的膨大。

2.2 剪叶与连作对地黄叶绿素含量及根系活力的影响

从图 1 可以看出,在整个生育期内,T₁ 与 CK 叶绿素含量均表现出“低-高-低”的变化趋势,且 CK 叶片内叶绿素含量保持较高水平;T₁ 叶绿素含量略高于 T₂,其含量都较低,并与 CK 差异达到显著水平。在栽种后 70 d 时,T₂ 与 CK 叶绿素含量达到最高值,而 T₁ 是在栽种后 145 d 时达到最高值。T₁ 生长后期叶绿素含量水平高于前两个时期,表明地上衰亡速度比 CK 要慢,T₁ 生长中心没有完全转入到其地下块根的膨大上。因此,推测 T₁ 生长速率过慢,光合产物分配不合理,可能是引起连作障碍的主要诱因。在栽种后 70 d 时,对照及各处理叶绿素含量与地上部干重高度相关($r_{70d}=0.98^*$),随着生长中心的转移及叶片的衰亡,相关程度开始慢慢减小($r_{95d}=0.93<r_{145d}=0.85<r_{120d}=0.61$),表明叶绿素含量的变化可以作为植株光合源的衡量指标之一。

T₁、T₂ 根系活力最高值都远远小于 CK 最高值,而且达到最高值的时期也不尽相同(图 2)。T₁ 根系活力最高值与 T₂ 较为接近,但其达到最高值时期要晚于 T₂。而在栽种 70 d 时,T₁ 根系活力也仅为 CK、T₂ 的 22.3%、16.2%。相关性分析表明,植株根系活力大小与块根膨大体积呈显著的正相关性($r=0.92^*$),因此认为植株根系活力大小可以作为块根库的衡量指标之一。T₂ 各时期根系活力受抑

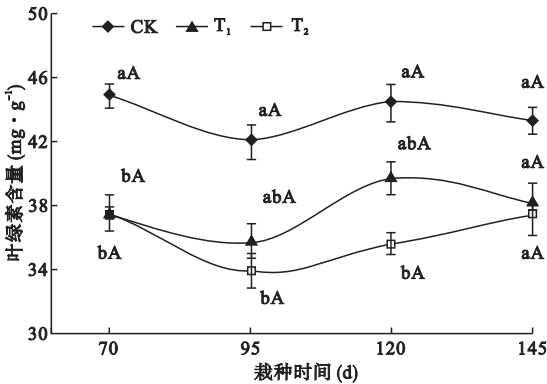


图 1 不同处理对地黄叶绿素含量的影响
Fig. 1 Effects of different treatments on dry matter of shoot and chlorophyll content of *Rehmannia glutinosa*
不同大小写字母代表不同处理相同指标在 1% 和 5% 相同指标差异显著;数值为平均值±标准差。下同。

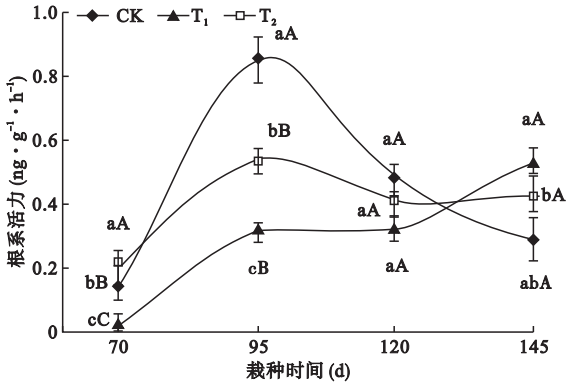


图 2 不同处理对地黄根系活力的影响
Fig. 2 Effect of different treatments on the root activity of *Rehmannia glutinosa*

制程度都要小于 T₁,表明 T₁ 块根膨大在生长前期就受到很强的抑制,且抑制强度高于地上部分,在接近收获时根系活力才达到最高值,块根的发育速度异常迟缓,T₁ 块根膨大程度小于 T₂ 可能与其库活性较弱有关。

2.3 连作地黄不同部位光合产物的分配

通过对植株饲养放射性¹⁴C₂,可以追踪光合产物在植物体内的运输和分配情况。本试验中,在栽种后 70 d 时,采用¹⁴C 同位素示踪方法,考察了 T₁ 与 CK 植株叶片光合产物的分配情况(图 3)。数据显示:T₁ 分配到其余叶和残留在标记叶中光合产物比例分别是 CK 的 1.12 倍、1.24 倍,而运往地下块根内光合产物比例仅为 CK 的 0.28;T₁ 地上部光合产物的分配比例为 93.5%,而 CK 地上部光合产物的分配比例仅为 76.9%。可见,T₁ 地上、地下部光合产物分配比例严重失调,地上部叶片中滞留过多的光合产物,而向块根转运的纵向输出机制出现问题,影响了块根的膨大,这与前文中分析二者生长指

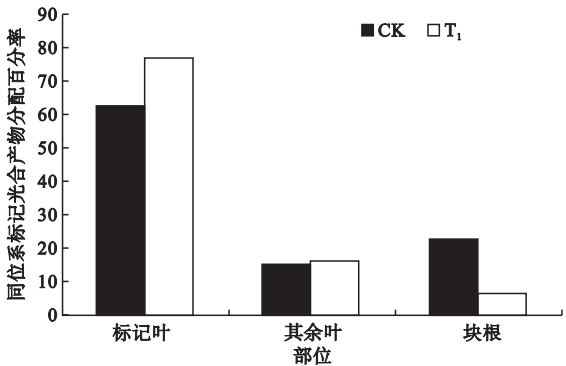


图 3 连作对地黄光合产物分配的影响
Fig. 3 Effect of continuous cropping on the photosynthate partitioning of *Rehmannia glutinosa*

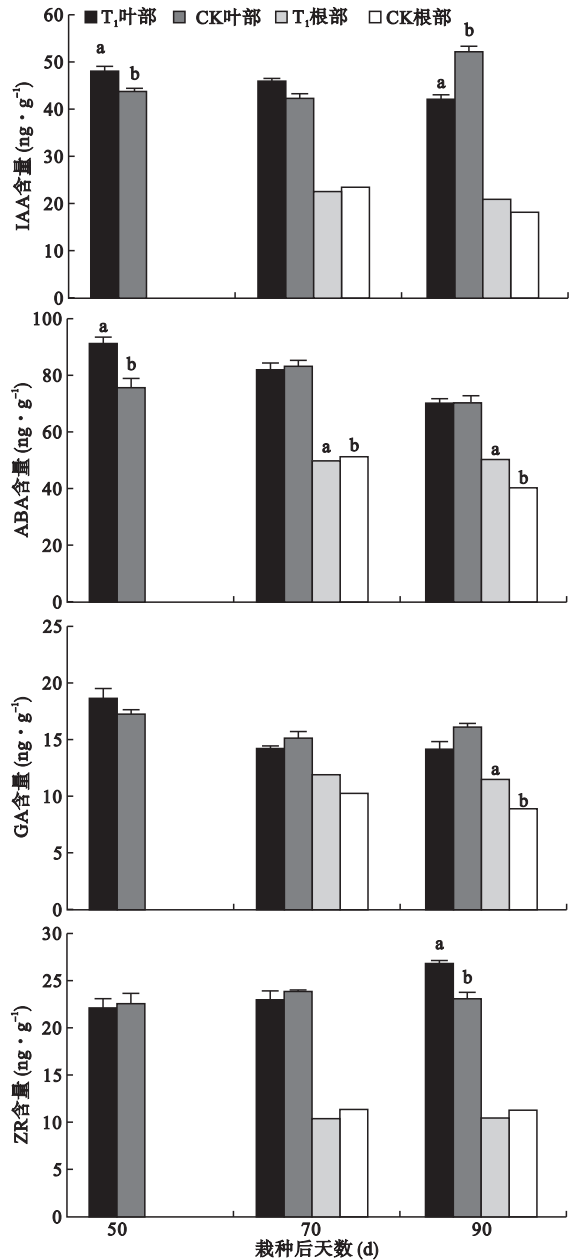


图4 连作对地黄不同部位 IAA、ABA、GA、ZR 含量的影响
Fig. 4 Effect of continuous cropping on the content of IAA, ABA, GA and ZR in different parts of *Rehmannia glutinosa*

标一致。

2.4 连作地黄不同部位内源激素含量的变化

观察所测定的3个时期(图4)发现,ABA是变化最为显著的一个指标,其次是IAA。地黄栽种后50 d时(即刚出苗时),T₁叶片中ABA和IAA含量都高于CK,并且差异达到显著水平。CK叶片内IAA含量呈现先降后升的趋势,而T₁表现为持续下降,栽种90 d时CK叶片内IAA含量达到T₁的

1.24倍;在连续2次块根的采样分析中,T₁与CK中IAA含量皆呈下降趋势且差异未达到显著水平。在前2次测定中发现CK叶片内ABA含量呈增长趋势,而T₁叶片内含量呈下降趋势,栽种后70 d时,二者含量接近。比较块根内ABA含量发现二者呈现相反的变化趋势,栽种90 d时T₁块根内ABA含量是CK的1.27倍,差异达到显著水平。自栽种70 d始,T₁地上、地下部GA含量均高于CK,但差异不显著。T₁与CK叶片中ZR含量相对一致,只有在栽种后90 d时,T₁叶中ZR含量显著高于CK。

3 讨论

3.1 地黄源库特征的变化与连作障碍效应

源(库)的强度是由源(库)的大小与源(库)的活力的乘积所决定(吴正峰等,2005)。文中相关分析表明,地黄“源库”的容量大小和活性高低可以用叶面积、叶绿素含量和根体积、根系活力作为衡量指标。马国辉等(1992)研究认为库容大小是作物产量的限制因子,且对源的生产具有反馈作用。本研究表明,前期减少植株的光合源(剪叶),但促进了光合产物向库器官的运输,其块根重量仍大于连作地黄的块根。试验中也发现,早期T₂块根膨大时间提前,库容起点远高于T₁,植株可以通过库对源的反馈调节,提高地上源的生产能力水平,减小源不足对块根膨大的影响。

连作条件下,地黄源库特征发生了很大变化。连作地黄在整个生育期内,植株生长发育迟缓,地上部光合叶面积与叶绿素含量都远远低于CK,而地下块根膨大范围与根系活力也表现同样的规律,且连作地黄表现出明显的光合产物分配失调,影响了块根的正常膨大。闫飞等(1998)认为,大豆连作障碍是根际微生态环境失衡先影响了根系生长发育进而导致植株生长受抑制;陈慧等(2007)也认为地黄连作障碍的原因是根际微生态失衡;尹文佳等(2009)研究发现连作地黄存在钾素和氮素胁迫,其根系对营养物质的吸收存在障碍;杜家方等(2009b)研究发现酚酸类化感物质改变了连作土壤中的养分,影响地黄的生长;吴宗伟等(2009)研究发现,水培下外源酚酸物质对地黄造成了逆境胁迫;说明导致地黄连作障碍的诱因是根系生长的土壤环境变化。本研究也认为是连作土壤首先作用于植株的根系并对其生长及功能产生干扰,植株通过地上(源)地下(库)之间的信息传导,抑制了地上部光合源能力,

源库共同受到抑制,最终导致了连作障碍现象的产生,库容及其活性是限制连作地黄块根膨大的重要因素,而深化研究根系微生态环境对地黄根系的作用过程及地黄库对源的信息传导与调控作用是下一步的重点。

3.2 连作地黄源库关系变化的原因

光合末端产物反馈抑制假说(Herlod, 1980; Foyer, 1988)认为,库活性的不足减少了同化产物从源向库的输出,导致叶片光合效率降低。对桃、人参、小麦(李卫东等, 2005; 陈展宇等, 2006; 马冬云等, 2006)等植物的研究结果都支持这一观点。作物源库关系研究多采用同位素示踪法来追踪物质的运动转运规律,其在一定程度上反映了植物器官对同化产物的竞争能力(或库活力)。本研究发现,地黄苗期(栽种后 70 d) T_1 的源库间光合产物的分配比例就严重失调, 93.5% 的光合产物滞留在地上部,反映出连作地黄库活力的不足,而光合产物的滞留又会降低叶片的光合速率,影响植株库容的增大,库容越小对源的需求越少,源库之间形成了恶性循环,最终抑制地黄块根的膨大。

植物体内各种生理效应是由不同的激素所导致,激素之间又可以通过相互协作或拮抗对植物生长发育起调控作用,激素系统是目前公认的最重要的信息系统(李卓杰, 1993),植株根系既是产生激素的“源”,又是接受地上部产生并转运来的激素的“库”,它在协调地上源和地下库的发育过程中起重要作用。地黄的苗期, T_1 叶片中内源激素 IAA、ABA 含量发生激烈的变化,表明在地黄生长早期激素平衡就受到了破坏,可能是导致植株生长障碍的重要原因。研究认为地黄在栽种后 90 d 时(块根迅速伸长期),叶片中较高浓度的 IAA 有利于延缓叶片的衰老,从而有更多的光合产物形成并转运到根部参与块根的形成,这与倪为民等(2000)的研究结论一致。ABA 是一种胁迫响应激素, T_1 地上部与地下部 ABA 含量均高于对照,早期叶片中高水平的 ABA 积累会引起气孔关闭,进而减弱植株光合能力(Razem *et al.*, 2004),影响光合产物的运输,当块根开始膨大时,块根中较高的 ABA 含量却有利于块根膨大(Nakatani & Komeichi, 1991; 史春余等, 2002),薛建平等(2002)研究发现,加入外源 GA,不利于地黄块根膨大。本研究发现, T_1 植株体内 GA 与 ABA 含量变化趋势一致,并在栽种后 90 d 时,根中 GA 含量与 CK 差异达到显著水平。这可能与 GA 可以抵

消 ABA 对块根的促进作用有关(Hussey & Stacey, 1984; 柳俊和谢从华, 2001)。连作植株内 ZR 的变化与 CK 差异不大,可能是激素协同作用的结果。林武星(2009)研究也证明了,是化感物质破坏了木麻黄内源激素的平衡,导致生理代谢的紊乱,从而引起生长受到抑制。

因此,从连作地黄源库之间的信息传导机制的变化入手,研究连作对内源激素平衡的破坏作用,探讨连作植株生长和块根发育的激素变化,为寻求有效的地黄连作障碍消减技术提供理论依据,对解决根类及根茎类药材生产中存在的连作障碍问题研究具有重要的指导意义。

参考文献

- 白宝璋, 金锦子. 1994. 玉米根系活力 TTC 测定法的改良. 玉米科学, **2**(4): 44-47.
- 曹显祖, 朱庆森. 1987. 水稻品种的库源特征及其类型划分的研究. 作物学报, **13**(4): 265-272.
- 陈慧, 郝慧荣, 熊君, 等. 2007. 地黄连作对根际微生物区系及土壤酶活性的影响. 应用生态学报, **18**(12): 2755-2759.
- 陈展宇, 张治安, 崔喜艳, 等. 2006. 改变源库关系对人参叶片光合作用日变化的影响. 南京农业大学学报, **29**(1): 27-30.
- 杜家方, 尹文佳, 李娟, 等. 2009a. 连作地黄根际土壤中酚酸类物质的动态变化. 中国中药杂志, **34**(8): 948-952.
- 杜家方, 尹文佳, 张重义, 等. 2009b. 不同间隔年限地黄土壤的自毒作用和酚酸类物质含量. 生态学杂志, **28**(3): 445-450.
- 国家药典委员会. 2005. 中华人民共和国药典. 北京: 化学工业出版社.
- 兰洪国, 杜春影, 刘梦红. 2007. 水稻源库关系研究进展. 北方水稻, (1): 13-18.
- 李卫东, 李绍华, 吴本宏, 等. 2005. 果实不同发育阶段去果对桃源叶光合作用的影响. 中国农业科学, **38**(3): 565-570.
- 李卓杰. 1993. 植物激素及其应用. 广州: 中山大学出版社.
- 林武星. 2009. 木麻黄自毒作用物对其幼苗内源激素的影响. 中国农学通报, **25**(19): 100-103.
- 柳俊, 谢从华. 2001. 马铃薯块茎发育机理及其基因表达. 植物学通报, **18**(5): 531-539.
- 马冬云, 郭天财, 宋晓, 等. 2006. 源库调节对小麦籽粒灌浆及光合特性的影响. 麦类作物学报, **26**(4): 74-78.
- 马国辉, 张玉烛, 袁超贵. 1992. 水稻库源关系及其研究进展. 湖北农学院学报, **12**(4): 61-67.

- 倪为民, 陈晓亚, 许智宏, 等. 2000. 生长素极性运输研究进展. 植物学报, **42**(3): 221–228.
- 史春余, 王振林, 郭风法, 等. 2002. 甘薯块根膨大过程中 ATP 酶活性、ATP 和 ABA 含量的变化. 西北植物学报, **22**(2): 315–320.
- 王四清, 高聚林, 刘克礼, 等. 2005. 大豆源、库关系的研究. 华北农学报, **20**(专辑): 1–4.
- 吴颂如, 陈婉芬, 周 燮. 1988. 酶联免疫法 (ELISA) 测定内源植物激素. 植物生理学通讯, (5): 55–59.
- 吴正峰, 王空军, 董树亭, 等. 2005. 高油玉米源、库生理特性研究. I. 高油玉米产量受叶源的限制. 作物学报, **31**(3): 283–288.
- 吴宗伟, 王明道, 刘新育, 等. 2009. 重茬地黄土壤酚酸的动态积累及其对地黄生长的影响. 生态学杂志, **28**(4): 660–664.
- 薛建平, 石乐义, 张爱民. 2002. 试管地黄诱导技术的研究. 中国中药杂志, **27**(11): 824–827.
- 闫 飞, 杨振明, 邹永久. 1998. 大豆连作障碍中的生化互作效应. 大豆科学, **17**(2): 147–152.
- 尹文佳, 杜家方, 李 娟, 等. 2009. 连作对地黄生长的障碍效应及机制研究. 中国中药杂志, **34**(1): 18–21.
- 张 祥, 张 丽, 王书红, 等. 2007. 棉花源库调节对铃叶光合产物运输分配的影响. 作物学报, **33**(5): 843–848.
- 张重义, 尹文佳, 李 娟, 等. 2010. 地黄连作的生理生态特性. 植物生态学报, **34**(5): 547–554.
- 周海燕, 张少英, 李国龙, 等. 2008. 甜菜源库关系的研究. 华北农学报, **23**(3): 94–99.
- 邹 琦. 1995. 植物生理生化实验指导. 北京: 中国农业出版社.
- Foyer CH. 1988. Feedback inhibition of photosynthesis through source-sink regulation in leaves. *Plant Physiology and Biochemistry*, **26**: 483–492.
- Herlod A. 1980. Regulation of photosynthesis by sink activity—the missing link. *New phytologist*, **86**: 131–144.
- Hussey G, Stacey NJ. 1984. Factors affecting to the formation of in vitro tubers of potato. *Annals of Botany*, **53**: 565–578.
- Nakatani M, Komeichi M. 1991. Changes in the endogenous level of zeatin riboside, abscisic acid and acetic acid during formation and thickening of tuberous root in sweet potato. *Japan Journal Crop Science*, **60**: 91–100.
- Razem FA, Luo M, Liu J, *et al.* 2004. Purification and characterization of a barley aleurone abscisic acid-binding protein. *Journal of Biological Chemistry*, **279**: 9922–9929.

作者简介 牛苗苗, 女, 1985 年生, 硕士研究生。主要从事药用植物生态生理和规范化种植研究。E-mail: zsxnm1985@163.com

责任编辑 李凤芹
