DOI:10.16861/j.cnki.zggc.2026.0074

逆境土壤盆栽辣椒根系中生物碱响应机制研究

张明辉,张少平,李　洲,鞠玉栋,练冬梅,林碧珍,赖正锋

(福建省农业科学院亚热带农业研究所　福建漳州　363005)

摘　要:生物碱作为植物分泌的重要次生代谢物,在植物自身抵抗逆境胁迫中具有重要作用。以反复连作5年辣椒和浅根系蔬菜长期高负重指数不合理轮作2种逆境土壤的盆栽辣椒为研究对象,以椰糠为主的混合基质作为对照,在盆栽辣椒进入盛果期进行根系转录组和代谢组分析,研究生物碱具体成分含量差异及其合成代谢相关酶基因信息。结果表明,辣椒根系中共含有108种生物碱,其中在3种介质栽培下含量差异显著的有11种,且有7种在2种逆境栽培下含量较高,但去甲贝拉定等4种生物碱含量在2种逆境栽培下较低。在辣椒根系中存在62个与生物碱合成有关的酶基因,其中在3种介质栽培下差异表达显著的基因有18个,在逆境栽培下表达量较高的有网状番荔枝碱7-*O*-甲基转移酶基因等7个。本研究结果为进一步开展辣椒连作障碍中根系生物碱合成代谢相关机制研究奠定了基础。

关键词:辣椒;转录组;代谢组;次生代谢物;合成酶基因

中图分类号:S641.3　　**文献标志码:**A　　**文章编号:**1673-2871(2026)05-108-07

Alkaloid response mechanism of *Capsicum annuum* root potted in adverse soil

ZHANG Minghui, ZHANG Shaoping, LI Zhou, JU Yudong, LIAN Dongmei, LIN Bizhen, LAI Zhengfeng

(*Institute of Subtropical Agriculture, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Zhangzhou 363005, Fujian, China*)

Abstact: Alkaloids, as important secondary metabolites secreted by plants, play a significant role in helping plants resist environmental stresses. To understand the specific components and synthetases information of alkaloid in *Capsicum annuum* roots under adversity both 5 years continuous cropping soil(CCS) and irrational crop rotation soil(CRS) with shallow-rooted vegetables under long-term high load indices, the composite substrate soil(CSS) primarily composed of coconut coir was used for control group. After entering the peak fruiting period, the roots including 3 treatments were taken for both metabolome and transcriptome analysis. The results showed that there were a total of 108 alkaloids were detected in *Capsicum annuum* roots, in which 11 compounds showed significant difference under 3 different cultivation medias. 7 compounds with significant differences were generally higher under 2 adverse cultivation conditions, but 4 alkaloids such as norcraugsodine etc. were opposite. At the same time, the synthesis of alkaloid compounds involved 62 major synthetases, and 18 synthetases showed significant differential expression under 3 different cultivation media. Among them, 7 synthetases such as reticuline 7-*O*-methyltransferase etc. were higher expression levels under adverse cultivation condition. The result lays a solid foundation for further research on the mechanism of alkaloid in pepper continuous cropping obstacles.

Key words: *Capsicum annuum*; Transcriptome; Metabolome; Secondary metabolite; Synthetase gene

生物碱是一类广泛分布于高等植物中的小分子含氮有机化合物,一般具有复杂的含氮杂环结构[1-3],在植物中常与有机酸结合成盐,也有以糖苷、酰胺或有机酸酯的形式存在[4-6]。生物碱是天然产物中成员最多的家族之一[7-8],众多化合物有不同的分类方法,其中根据核心骨架的结构特征,可将生物碱分为异喹啉类(秋水仙碱、吗啡、黄连素、小檗碱等)、吲哚类(长春碱、喜树碱、马钱子碱等)、托品

收稿日期:2026-01-26;**修回日期:**2026-03-13

基金项目:福建省公益类科研院所基本科研专项(2022R1030001,2022R1030002,2023R1028004);福建省自然科学基金(2023J01373);福建省公益类竞争性项目(2024R1077)

作者简介:张明辉,男,助理研究员,研究方向为作物逆境生理。E-mail:704787015@qq.com

通信作者:张少平,男,高级农艺师,研究方向为特色蔬菜生理生化与分子生物学。E-mail:zspnc@163.com

烷类（莨菪碱、东莨菪碱、可卡因等）、哌啶类（胡椒碱、尼古丁等）和吡咯类（百部生物碱、吡咯里西啶等）等[9]。生物碱是中药中的重要成分，常用于治疗神经系统疾病、代谢紊乱、传染病及癌症等[10-11]，同时，生物碱作为植物分泌的重要次生代谢物，有助于植物自身抵抗逆境胁迫的作用，如喜树碱及黑麦草碱能使植物忍受高温及干旱等胁迫[12]；烟碱及异喹啉类生物碱能抵御病虫害入侵[13]；双吡咯烷类生物碱能抑制种子萌发；葫芦巴碱及10-羟基喜树碱能调节植物生长[14]。

辣椒（*Capsicum annuum*）种类繁多，生产上常分为鲜食型和加工型2种[15]，其在种植过程中均存在连作障碍[16-17]；即使辣椒与其他旱地生长的浅根系蔬菜高强度超负荷轮作同样会导致根系发育不良，植株长势差，果实变小甚至畸形；而采用椰糠和蛭石等复配基质盆栽的辣椒长势较好。多年来，关于辣椒连作障碍机制的研究大多集中在根系分泌量较大的有机酸等化合物[18-19]，而同样重要但释放量相对较少的生物碱等次生代谢物常被忽略。目前，存在转录组结合代谢组分析辣椒辣味消失[20]和果实颜色变化[21-22]等方面的研究；同时，也有基于转录组结合代谢组进行辣椒冷害[23]、病害[24]及高温胁迫[25]等逆境机制的研究，而辣椒连作障碍中与生物碱合成代谢相关的转录组结合代谢组的研究尚未见报道。鉴于此，笔者以2种逆境土壤（连作5年辣椒土壤及浅根系蔬菜长期高负重指数不合理轮作土壤）的盆栽辣椒为研究对象，以适合辣椒生长的混合基质土盆栽为对照，在盆栽辣椒盛果期取根系进行代谢组检测和转录组学分析，挖掘不同类型土壤盆栽辣椒根系中的差异生物碱及其主要合成酶基因，以期为生物碱在辣椒抗逆境机制方面的研究奠定基础。

1　材料与方法

1.1　材料

试验于2025年3—5月在福建省农业科学院亚热带农业研究所设施蔬菜大棚内进行。供试辣椒杂交种赣椒40号由江西省农业科学院蔬菜花卉研究所选育。试验用塑料盆规格为高15 cm、直径12 cm。设置以椰糠为主的混合基质土（CSS，CK）、不同种类浅根系蔬菜（茄子、白菜、黄瓜）长期高强度超负荷不合理轮作土（CRS）及反复连作5年辣椒的土壤（CCS）共3种介质，每种介质12盆，每盆移栽2株，不同介质盆栽辣椒2个月左右进入盛果期，取根系洗净后，获得3种介质的各6个样品，每个样品包含1株辣椒根系，分别迅速用液氮速冻后保存在−80 ℃冰箱，用于代谢组检测（3个样品各3次重复）、转录组测序（3个样品各3次重复）及qRT-PCR验证。

1.2　方法

1.2.1　*代谢组检测及生物碱分析*　取上述3种盆栽辣椒根系各3次重复样品500 mg，基于LC-QTRAP平台，对9个样本进行代谢组学中代谢物定性和定量分析[26]，最后聚焦辣椒根系生物碱具体成分。

代谢物提取：加入适量提取液与磁珠对样品进行研磨后超声处理，静置离心后取上清液上机检测；检测平台为超高效液相（沃特世Acquity I-Class PLUS）串联高灵敏度质谱仪（AB Sciex Qtrap 6500+），样本检测按相应参数进行；基于百迈客生物科技有限公司自建数据库（GB-PLANT），对9个样本的代谢物进行质谱定性定量分析，即通过三重四级杆筛选出每个物质的特征离子及其信号强度，获取9个样本的代谢物质谱分析数据后，对其进行质谱峰面积积分及校正。

分析流程主要包括代谢物定性定量后，进行数据质量评估、注释分析和差异分析等。通过百迈客云平台BMK Cloud（www.biocloud.net）结合KEGG数据库注释，获取生物碱具体成分及相对含量以及含量具有显著差异的生物碱化合物。

1.2.2　*转录组测序及生物碱合成相关酶基因筛选*　取3种盆栽辣椒根系各3次重复样品，分别进行转录组测序[26]，聚焦生物碱合成代谢相关酶基因分析。

采用Illumina NovaSeq™ 6000测序平台，测序原始数据在去除接头序列和低质量序列后，将所获高质量序列进行组装，获得9个样品的单基因簇库，再进行随机性和饱和度检验，文库质量评估合格后，进行表达量分析，进一步根据基因在不同样品中的表达量进行差异显著性分析和基因功能注释等。通过KEGG数据库，聚焦生物碱相关合成酶基因具体信息。

1.2.3　*实时荧光定量PCR试验*　用于转录组测序的3种介质盆栽辣椒根系总RNA（不含重复），用超微量核酸蛋白测定仪（scandrop100）检测OD值（A260/A280比值）。采用Aidlab公司反转录试剂盒（TUREscript 1st Stand cDNA SYNTHESIS Kit）进行反转录操作（具体步骤详见试剂盒说明书），所得cDNA存放−80 ℃冰箱备用。进一步对内参基因和5个差异表达的生物碱合成代谢相关酶基因（具体基

表 1　用于荧光定量 PCR 检测的酶基因及引物

Table 1　Gene and primer for qRT-PCR

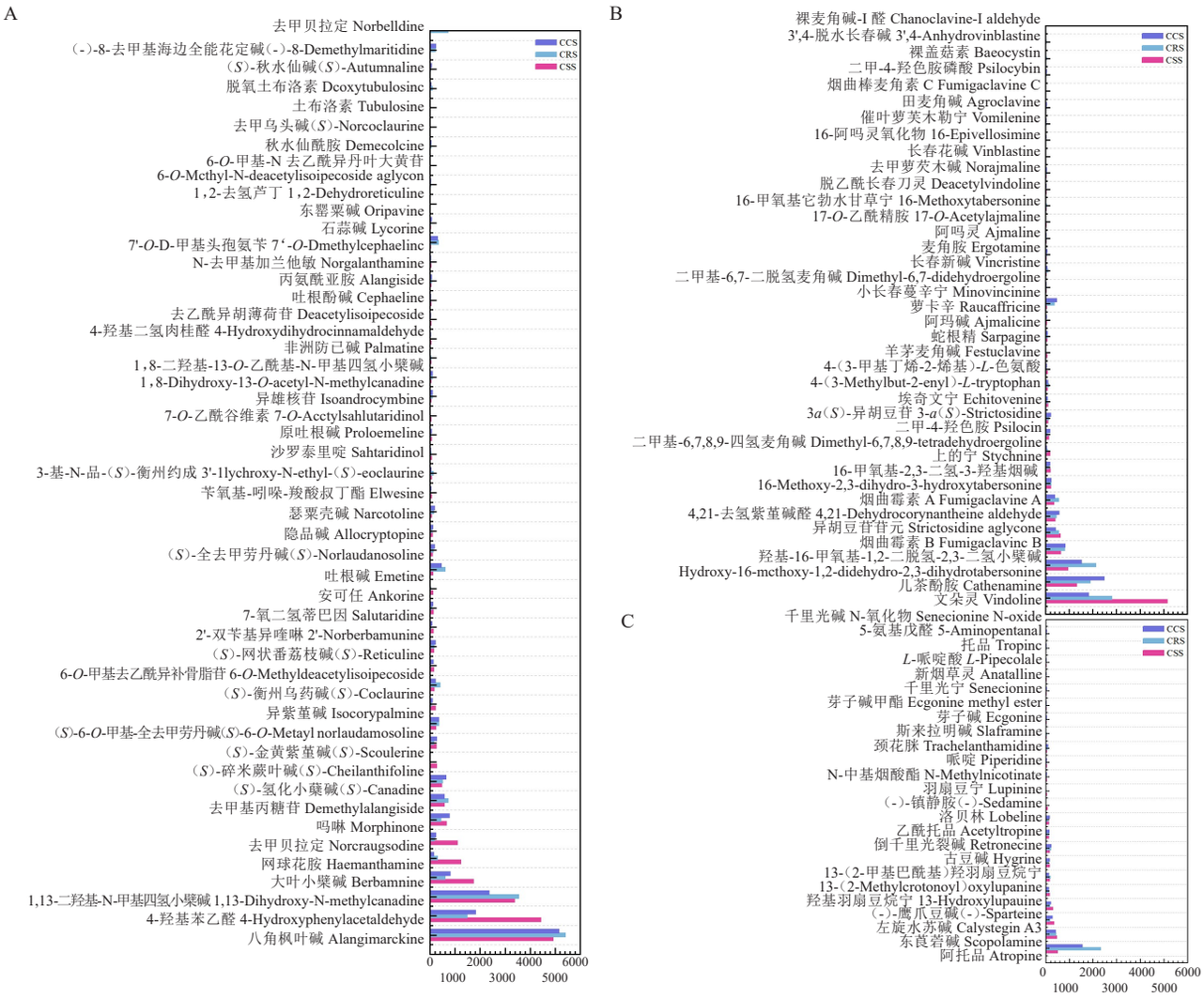
基因 ID Gene ID	正向序列 Forward sequence	反向序列 Reverse sequence
LOC107875860	GTCAAGGAGGAGGAGGAT	TCCAGTCAGTCCCATAGAA
LOC107871326	GAAAGGTGGCGAAGGTATCT	CGTCAAAGCATCACACATCAA
New gene11091	GCAACCAGATTAACTCGGA	TACCTCTAACGCCAGCAT
LOC107853101	GATCCTATCGGTCCAGCAA	GCGTACACATTACTCCTCCT
LOC107872392	GAATGGGCGAAGGACAAC	GCAGAGCACATCTATCAATCAG
LOC107874579	GGTAGTATCACGAACTCCAC	GAATCCTCCATCAACTGCTAT

因和引物见表 1)进行实时荧光定量 PCR 检测，3 个样品均进行 3 次重复试验，相对表达量取平均值。

2　结果与分析

2.1　生物碱成分分析

通过靶向代谢组检测结合 KEGG 数据库注释（图 1），3 种介质盆栽辣椒根系中生物碱分为三大类，共 108 种。其中异喹啉生物碱 48 种，吲哚类生物碱 36 种，托烷、哌啶和吡啶生物碱 24 种。这些生物碱在 3 种介质盆栽辣椒根系中含量均较高的



注：A. 异喹啉生物碱；B. 吲哚类生物碱；C. 托烷、哌啶和吡啶生物碱。

Note: A. Isoquinoline alkaloid; B. Indole alkaloids; C. Tropane, piperidine and pyridine alkaloid.

图 1　不同介质盆栽辣椒根系中生物碱具体化合物及其相对含量

Fig. 1　Specific components and relative content of alkaloid compounds in the potted pepper roots in different medias

有异喹啉生物碱中的八角枫叶碱、4-羟基苯乙醛、1, 13-二羟基-N-甲基四氢小檗碱、大叶小檗碱、网球花胺、去甲贝拉定及吗啉等；吲哚类生物碱中的文朵灵、烟曲霉素 A、儿茶酚胺、羟基-16-甲氧基-1, 2-二脱氢-2, 3-二氢小檗碱、烟曲霉素 B、4, 21-去氢紫堇碱醛及异胡豆苷苷元等；托烷、哌啶和吡啶生物碱中的阿托品及东莨菪碱等。

108 种生物碱在 CSS（CK）、CRS 和 CCS 3 种介质盆栽辣椒根系中相对含量差异显著的有 11 种（表 2），除去甲贝拉定、去乙酰异胡薄荷苷、蛇根精和 17-*O*-乙酰精胺 4 种生物碱在 CSS 介质中含量较高外，其他 7 种生物碱均在 CRS 和 CCS 逆境下栽培时含量较高。

2.2　生物碱合成相关酶基因分析

3 种介质盆栽辣椒根系通过转录组测序，基于 KEGG 数据库检索，共获取生物碱合成相关酶基因 62 个（图 2）：其中异喹啉生物碱合成酶基因 22 个；吲哚类生物碱合成酶基因 11 个；托烷、哌啶和吡啶

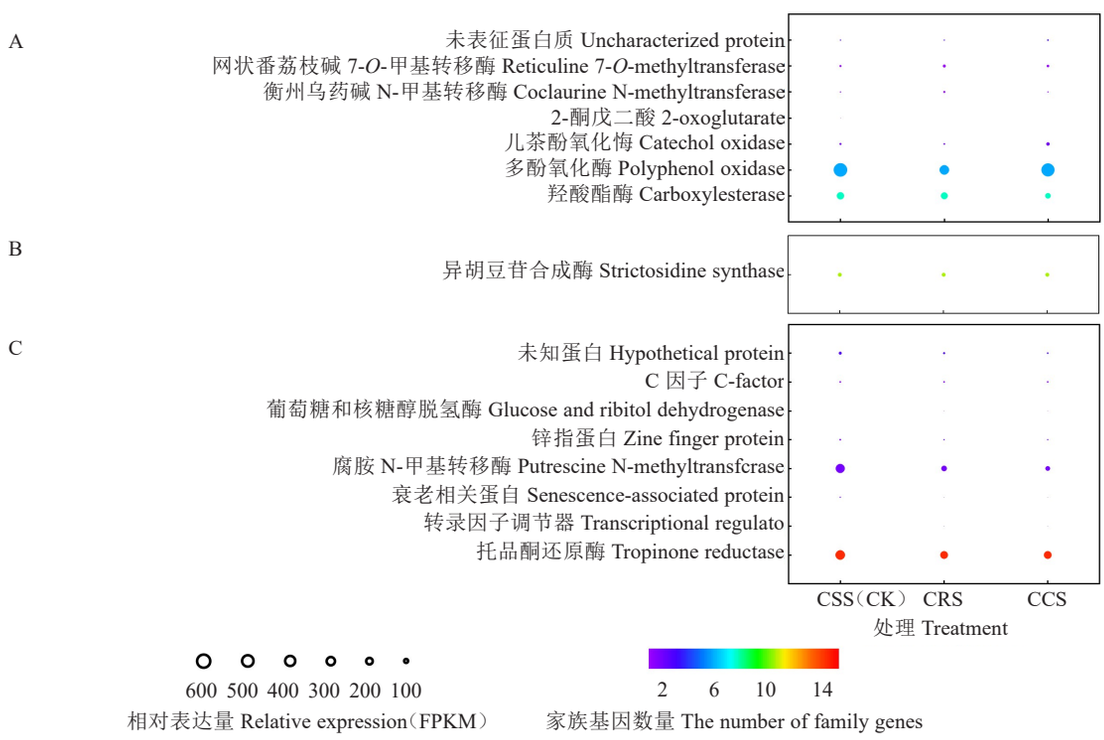
表 2　不种介质盆栽辣椒根系中含量差异显著的生物碱化合物

Table 2　Alkaloid compounds with significant difference in the spotted pepper roots in different medias

类别 Category	化合物名称 Compound name	相对含量 Relative content		
		基质土 CSS（CK）	轮作土 CRS	连作土 CCS
异喹啉生物碱 Isoquinoline alkaloid	去甲贝拉定 Norcraugsodine	1 104.00±303.67 a	181.50±70.77 b	229.04±58.76 b
	（*S*）-衡州乌药碱（*S*）-Coclaurine	160.31±116.99 b	408.48±68.50 a	216.86±99.29 ab
	罂粟壳碱 Narcotoline	69.34±35.27 b	145.78±15.75 a	189.15±23.24 a
	去乙酰异胡薄荷苷 Deacetylisoipecoside	47.72±10.45 a	9.01±8.66 b	26.30±32.10 ab
	7'-*O*-*D*-甲基头孢氨苄 7'-*O*-*D*-methylcephaeline	32.29±39.12 b	334.26±183.97 a	305.12±48.52 a
	（-）-8-去甲基海边全能花定碱（-）-8-Demethylmaritidine	0.72±1.24 b	219.18±70.90 ab	239.34±183.96 a
吲哚类生物碱 Indole alkaloid	17-*O*-乙酰精胺 17-*O*-Acetylajmaline	38.96±4.37 a	0.89±1.54 b	1.78±1.60 b
	裸盖菇素 Baeocystin	6.21±7.35 b	50.04±15.64 a	1.23±2.13 b
托烷、哌啶和吡啶生物碱 Tropane, piperidine and pyridine alkaloid	蛇根精 Sparteine	292.38±21.03 a	168.04±39.37 b	209.13±40.44 b
	颈花胺 Trachelanthamidine	33.24±16.00 b	97.30±37.64 a	82.15±23.19 ab
	5 -氨基戊醛 5-Aminopentanal	11.96±4.93 b	25.40±0.96 ab	31.26±15.26 a

注：同行不同小写字母表示处理间差异显著（$P<0.05$）。下同。

Note: Different small letters in the same row indicate significant difference between treatments（$P<0.05$）. The same below.



注：A. 异喹啉；B. 吲哚类；C. 托烷、哌啶和吡啶。

Note: A. Isoquinoline; B. Indole; C. Tropane, piperidine and pyridine.

图 2　不同介质盆栽辣椒根系生物碱合成酶基因及相对表达量

Fig. 2　Specific synthetase gene and relative content of alkaloid compounds in the spotted pepper roots in different medias

生物碱合成酶基因 29 个。这些合成酶基因中，家族基因较多的有托品酮还原酶（15 个）、异胡豆苷合成酶（11 个）、羧酸酯酶（8 个）和多酚氧化酶（6 个）等。

62 个生物碱合成酶基因在 CSS（CK）、CRS 和 CCS 等 3 种介质栽培辣椒根系中，表达量差异显著的有 18 个（表 3），其中托品酮还原酶家族基因 7 个、多酚氧化酶家族基因 3 个、腐胺 N-甲基转移酶家族基因 2 个；而异胡豆苷合成酶和羧酸酯酶家族基因表达均无显著差异。

表 3　不同介质盆栽辣椒根系中表达量差异显著的生物碱合成酶

Table 3　Synthetase of alkaloid compounds with significant difference in the spotted pepper roots in different medias

类别 Category	合成酶名称 Synthetase name	基因 ID Gene ID	FPKM 基质土 CSS（CK）	轮作土 CRS	连作土 CCS
托烷、哌啶和吡啶生物碱 Tropane, piperidine and pyridine alkaloid	托品酮还原酶 Tropinone reductase	LOC107874579	66.79±22.17 a	14.57±4.18 b	7.99±1.21 b
		LOC107842827	25.17±6.09 a	16.28±1.12 b	10.26±1.19 b
		LOC107867623	7.88±1.72 b	10.23±1.98 b	22.31±5.79 a
		LOC107854575	7.01±1.33 a	5.98±1.33 a	2.29±0.89 b
		LOC107872392	6.69±1.25 a	5.17±2.28 ab	2.21±0.08 b
		LOC107844868	2.20±1.04 a	1.38±0.24 ab	0.50±0.21 b
		LOC107854516	0.91±0.17 b	4.14±1.07 a	0.95±0.26 b
	腐胺 N-甲基转移酶 Putrescine N-methyltransferase	LOC107853101	187.57±23.38 a	70.53±14.84 b	47.81±9.50 b
		LOC107857261	11.26±1.45 a	0.49±0.21 b	0.33±0.13 b
	未知蛋白 Hypothetical protein	NewGene_11091	18.55±1.52 a	8.52±2.50 b	4.44±0.51 c
	C 因子 C-factor	LOC107858447	5.80±0.19 a	5.08±0.13 b	5.40±0.55 ab
	锌指蛋白 Zinc finger protein	LOC107842122	3.61±0.89 a	1.39±0.41 b	1.85±0.38 b
异喹啉生物碱 Isoquinoline alkaloid	多酚氧化酶 Polyphenol oxidase	LOC107851011	329.21±49.64 a	47.65±4.14 b	57.25±8.70 b
		LOC107860389	7.25±1.83 b	3.99±1.08 b	37.09±5.27 a
		LOC107871326	87.85±12.77 c	140.49±6.35 b	301.17±39.06 a
	儿茶酚氧化酶 Catechol oxidase	LOC107871405	7.85±1.89 b	4.94±2.39 b	26.10±5.14 a
	网状番荔枝碱 7-*O*-甲基转移酶 Reticuline 7-*O*-methyltransferase	LOC107842318	6.48±0.79 b	10.08±4.42 b	18.70±5.27 a
	未表征蛋白 Uncharacterized protein	LOC107879788	1.43±0.49 b	1.63±0.53 b	5.21±0.39 a

2.3　差异表达基因检测

根据 3 种介质盆栽辣椒根系转录组的测序结果，选取 FPKM 值差异明显的 5 个生物碱合成相关酶基因，进行 qRT-PCR 检测（图 3），结果表明，在

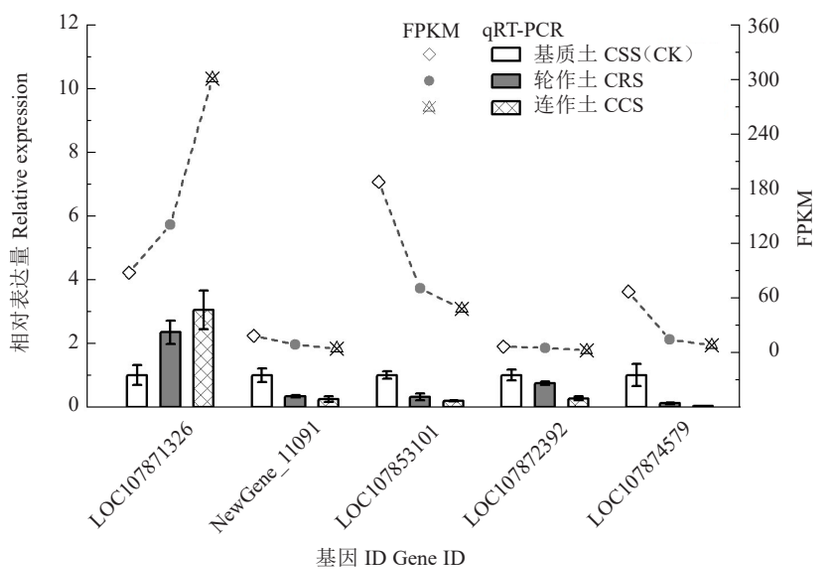


图 3　5 个差异表达生物碱合成酶基因的 qRT-PCR 检测

Fig. 3　Detection of 5 differential expressed alkaloid biosynthesis genes by qRT-PCR

CSS（CK）、CRS 和 CCS 等 3 种盆栽辣椒根系中的相对表达量依次提高的为多酚氧化酶（LOC107871326）；依次降低的为未知蛋白（NewGene- 11091）、腐胺 N- 甲基转移酶（LOC107853101）、2 个托品酮还原酶（LOC107872392 和 LOC107874579）。5 个生物碱合成酶基因在 3 种介质盆栽辣椒根系中的 qRT-PCR 结果与转录组测序中 FPKM 的变化趋势一致，但因二者检测准确度不同，因此差异表达倍数存在一定的差异。

3　讨论与结论

生物碱作为植物的重要次生代谢产物，不仅是天然药物的重要来源，同时在植物自身应对逆境胁迫过程中也发挥着重要作用[27-28]。在不同逆境胁迫下植物自身的生物碱含量变化研究方面，轻度干旱或适时水分胁迫均有利于生物碱合成[29]，如黄檗幼苗在轻度干旱或适时水分胁迫条件下小檗碱、药根碱、*N*-乙酰黑麦草碱和*N*-甲酰黑麦草碱等成分含量均显著增加，解除胁迫后含量回落，说明其响应具有可逆性和动态调节特征；一定浓度的盐胁迫可促进植物生物碱的合成[30]，在 50 mmol·L^{-1} NaCl 处理下，长春花中文多灵、长春碱、长春新碱等重要生物碱成分含量显著提高，表明适度盐胁迫虽抑制生长，却能激发重要生物碱药用成分的积累。因此，适度的逆境胁迫有利于多种生物碱合成，以抵御不良的环境侵害。目前，有关辣椒连作障碍机制的研究主要集中在有机酸等分泌量较大的化合物[18-19]，而关于逆境胁迫中，辣椒根系生物碱具体成分及其合成酶基因变化相关方面的研究未见报道。笔者以顺境（复合基质）盆栽辣椒为对照，首次比较逆境土壤胁迫下（连作及不合理轮作 2 种），辣椒根系生物碱具体成分及其合成酶基因表达量的变化，结果表明，辣椒根系中的异喹啉类，吲哚类，托烷、哌啶和吡啶类这三大类共 108 种生物碱中，含量差异显著的生物碱总体在逆境下含量较高，与前人研究报道逆境胁迫能提高植物根系生物碱含量的结果一致。当然，由于生物碱种类较多，除（*S*）-衡州乌药碱、罂粟壳碱、7'-*O*-*D*-甲基头孢氨苄、（-）-8-去甲基海边全能花定碱、裸盖菇素、颈花脒和 5 -氨基戊醛等大多生物碱在逆境下含量较高外，也存在去甲贝拉定、去乙酰异胡薄荷苷、17-*O*-乙酰精胺和蛇根精等 4 种生物碱含量正好相反，相关研究还有待进一步深入。

生物碱的生物合成受复杂的调控网络控制，包括信号分子调控、转录调控及环境响应等。植物生物碱生物合成途径主要包括 MVA 代谢途径（甲羟戊酸途径）和 MEP 代谢途径（2-甲基-*D*-赤藻糖醇 4-磷酸途径）2 个重要过程，期间涉及大量合成酶基因[9,31]。笔者通过转录组分析，共检测到 62 个与生物碱合成有关的酶基因（包括大量家族基因），其中在顺境和逆境条件下差异表达显著的基因有 18 个。由于生物碱合成代谢路径长，同时涉及大量中间产物以及不同末端产物，因此，这些生物碱合成相关酶基因可能存在正向或负向调控。

综上所述，辣椒根系中共含有 108 种生物碱，其中在 3 种介质栽培下含量差异显著的有 11 种，且有 7 种在 2 种逆境栽培下含量普遍较高。在辣椒根系中存在 62 个与生物碱合成有关的酶基因，其中在 3 种介质栽培下差异表达显著的基因有 18 个，在逆境栽培下表达量较高的有网状番荔枝碱 7-*O*-甲基转移酶基因等 7 个。本研究结果为进一步研究辣椒连作障碍中根系生物碱合成代谢相关机制提供了理论依据。

参考文献：

[1] YAMADA Y，SATO F. Transcription factors in alkaloid engineering[J]. Biomolecules. 2021，11（11）：1719.

[2] KE S Y，XU T T，MIN Y，et al. Marine alkaloid pityriacitrin and its analogues：discovery，structures，synthetic methods and biological properties[J]. Mini Reviews in Medicinal Chemistry. 2021，21（2）：233-244.

[3] ISHIKAWA H. Bioinspired total synthesis of polycyclic natural products[J]. Chemical and Pharmaceutical Bulletin，2025，73（2）：67-77.

[4] LIU S，GU H，LIANG K，et al. Skeleton synthesis of a plant-derived radioprotective alkaloid born to produce a novel fused heterocycle[J]. Molecules，2023，28（9）：3829.

[5] BORIONIJ L，CAVALLARO V，MURRAY A P，et al. Design，synthesis and evaluation of cholinesterase hybrid inhibitors using a natural steroidal alkaloid as precursor[J]. Bioorganic Chemistry，2021，111：104893.

[6] PÉREZ-MESA P A，RODA F. Alkaloid evolution in the *Solanaceae*[J]. Current Opinion in Plant Biology，2025，85：102727.

[7] ZU Y G，TANG Z H，YU J H，et al. Camptothecin and 10-hydroxycamptothecin accumulate differentially under specific developmental control in *Camptotheca acuminata*[J]. Acta Botanica Sinica，2003，45（4）：494-499.

[8] 胡焱. 镉胁迫下紫茉莉生物碱对萝卜和莴苣的化感效应[D]. 昆明：昆明理工大学，2022.

[9] WEI W J，CHEN X H，GUO T，et al. A review on classification and biological activities of alkaloids from the genus *Zanthoxylum* species[J]. Mini Reviews in Medicinal Chemistry，2021，21（3）：336-361.

[10] 梁露.青钱柳化学成分分析及其生物碱调节糖脂代谢的机制研究[D].南昌:南昌大学,2024.

[11] WADA K.Chemistry and biological activity of diterpenoid alkaloids[J]. Studies in Natural Products Chemistry, 2025, 38: 191-223.

[12] 周芳,高玉葆.内生真菌-禾草共生体内生物碱的种类及其生理生态作用[J].应用与环境生物学报,2003,9(6):669-673.

[13] 杨二兰.马齿苋中儿茶酚型四氢异喹啉类生物碱的合成及其抗哮喘和抗炎活性研究[D].济南:山东大学,2020.

[14] 曾皓.吡咯烷唑嗪结构蕊木生物碱的合成研究[D].广西桂林:广西师范大学,2025.

[15] 张少平,李洲,鞠玉栋,等.鲜食辣椒采后品质劣变伴随膜脂过氧化反应研究进展[J].园艺学报,2024,51(12):2945-2961.

[16] 陈芬,余高,王谢丰,等.土壤真菌群落结构对辣椒长期连作的响应特征[J].环境科学,2024,45(1):543-554.

[17] 张福建,陈昱,杨磊,等.施用生物质炭和生石灰对连作辣椒生长的影响[J].核农学报,2019,33(6): 1240-1247.

[18] ZHANG M, LIU Y L, GU X F, et al. Green manure rotation combined with biochar application improves yield and economic stability of continuous cropping of peppers in southwest China[J]. Plants, 2024, 13(23): 3387.

[19] 赵梓鉴.放线菌肥对拱棚辣椒连作障碍的调控效应[D].陕西杨凌:西北农林科技大学,2024.

[20] ZHANG B, HU F, CAI X, et al. Integrative analysis of the metabolome and transcriptome of a cultivated pepper and its wild progenitor chiltepin (*Capsicum annuum* L. var. *glabriusculum*) revealed the loss of pungency during capsicum domestication[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 12: 783496.

[21] LIU Y H, LV J H, LIU Z B, et al. Integrative analysis of metabolome and transcriptome reveals the mechanism of color formation in pepper fruit (*Capsicum annuum* L.)[J]. Food Chemisty, 2020, 306: 125629.

[22] WEI M Y, WEN J Q, REN Y J, et al. Metabolic pathways and molecular regulatory mechanisms of fruit color change during greening stage of peppers (*Capsicum annuum* L.)[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2025, 26(10): 4508.

[23] ZHANG J, LIANG L, XIE Y, et al. Transcriptome and metabolome analyses reveal molecular responses of two pepper (*Capsicum annuum* L.) cultivars to cold stress[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 819630.

[24] HUANG C, LIU Y L, LU J, et al. Integrated physiological, transcriptomics, and metabolite analysis reveal photosynthetic toxicity related to the bisphenol A stress response mechanism in pepper (*Capsicum annuum* L.)[J]. Environmental Pollution, 2025, 381: 126530.

[25] WANG J, LV J H, LIU Z B, et al. Integration of transcriptomics and metabolomics for pepper (*Capsicum annuum* L.) in response to heat stress[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(20): 5042.

[26] 张少平,李洲,赖正锋,等.3种介质盆栽辣椒根系黄酮类化合物及其合成酶基因影响研究[J/OL].热带亚热带植物学报,1-9 [2026-03-06]. https://link.cnki.net/urlid/44.1374.Q.20251208.0830.002.

[27] HUAN D Q, HOP N Q, SON N T. Oxymatrine: A current overview of its health benefits[J]. Fitoterapia, 2023, 168: 105565.

[28] DE NIJS M, CREWS C, DORGELO F, et al. Emerging issues on tropane alkaloid contamination of food in Europe[J]. Toxins, 2023, 15(2): 98.

[29] JIANG Y J, CHENG Y H, ZHU H Q, et al. Palmatine, an isoquinoline alkaloid from *Phellodendron amurense* Rupr., ameliorated gouty inflammation by inhibiting pyroptosis *via* NLRP3 inflammasome[J]. Journal of Ethnopharmacology, 2025, 340: 119231.

[30] LIANG X J, WANG Y J, LI Y K, et al. Widely-targeted metabolic profiling in *Lycium barbarum* fruits under salt-alkaline stress uncovers mechanism of salinity tolerance[J]. Molecules, 2022, 27(5): 1564.

[31] BHAMBHANI S, KONDHARE K R, GIRI A P. Diversity in chemical structures and biological properties of plant alkaloids[J]. Molecules, 2021, 26(11): 3374.