

酚酸化感作用对栝楼生理特性及根际微生态的影响

葛杰克¹, 叶雨蒙¹, 楼雪怡¹, 张如琪¹, 杨梓雯¹, 王玥怡¹,
黄绪¹, 金华¹, 杨颜裴¹, 艾金祥¹, 马梦文¹, 吴玉环^{2,3}, 刘鹏¹

(1. 浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江 金华 321004;

2. 杭州师范大学生命与环境科学学院, 杭州 310036; 3. 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016)

摘要: 酚酸类物质对植物产生明显化感作用, 威胁植物生长和加工产品质量。以栝楼(*Trichosanthes kirilowii* Maxim.) 为研究对象, 通过室内盆栽试验, 在土壤中添加 3 种不同浓度(0, 50, 100, 150, 200 mg/kg, 分别为 CK、T1、T2、T3、T4) 的对羟基苯甲酸(pHBA)、苯甲酸(BA)、肉桂酸(CA) 处理液, 研究酚酸对栝楼生理和土壤特性的影响, 阐明酚酸化感作用的强度和规律。结果表明: (1) T1 浓度 pHBA 能够促进栝楼根系伸长, 根鲜重增长率可达 19.25%; BA 影响栝楼生物量的积累, T4 浓度下可抑制鲜重和根鲜重至 CK 的 35.17% 和 58.38%; T4 浓度下 CA 对株高和根长的抑制效果最为明显, 最大降幅达到 66.19% 和 63.13%。(2) 高浓度 pHBA 能降低根系活力, 最大抑制率为 33.55%; BA 对根系活力的化感效应与浓度呈正相关, 最大抑制率为 47.41%。3 种酚酸对蒸腾速率的作用效果略有不同, 但高浓度下均表现为抑制作用。(3) pHBA 与 CA 提高 SOD、POD 活性, 下调 CAT 活性; BA 使 SOD、POD、CAT 活性都被抑制, 分别降低 47.42%, 59.07%, 45.43%; 3 种酚酸胁迫下栝楼膜脂过氧化程度都加剧, 但随胁迫时间延长, 其损伤得到缓解。(4) 酚酸胁迫打破土壤微生物结构平衡, 土壤中脲酶与蔗糖酶活性对其表现更为敏感, 并促使微生物结构从“细菌型”向“真菌型”转变。3 种酚酸相较之下, 苯甲酸对栝楼的化感效应程度最深, 对羟基苯甲酸次之, 肉桂酸最弱。降低土壤中酚酸含量有利于缓解栝楼种植过程的化感效应, 增强栝楼的生存能力, 进而提升栝楼产量与品质。

关键词: 化感作用; 栝楼; 酚酸; 根际微生态

中图分类号: S567.2

文献标识码: A

文章编号: 1009-2242(2023)03-0258-09

DOI: 10.13870/j.cnki.stbcxb.2023.03.033

Effects of Phenolic Acidification on Physiological Characteristics and Rhizosphere Microecology of *Trichosanthes kirilowii* Maxim.

GE Jieke¹, YE Yumeng¹, LOU Xueyi¹, ZHANG Ruqi¹, YANG Ziwen¹, WANG Yueyi¹,

HUANG Xu¹, JIN Hua¹, YANG Yanpei¹, AI Jinxiang¹, MA Mengwen¹, WU Yuhuan^{2,3}, LIU Peng¹

(1. College of Chemistry and Life Science, Zhejiang Normal University, Jinhua,

Zhejiang 321004; 2. College of Life and Environmental Science, Hangzhou Normal University,

Hangzhou 310036; 3. Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016)

Abstract: Phenolic acids can have a significant allelopathic effect on plants, threaten plant growth and processing product quality. *Trichosanthes kirilowii* Maxim. was used as the study object. Through the indoor pot experiment, five different concentrations (0, 50, 100, 150, 200 mg/kg, designated as CK, T1, T2, T3, T4) of p-Hydroxybenzoic acid (pHBA), Benzoic acid (BA), and Cinnamic acid (CA) treatment solutions were added to the soil to study their effects on the physiology and soil characteristics of *T. kirilowii*, and the intensity and law of the allelopathic effect of phenolic acid were elucidated. The results showed that: (1) pHBA at T1 concentration can promote the elongation of the root system of *T. kirilowii*, and the growth rate of root fresh weight can reach 19.25%; BA affects the biomass accumulation of *T. kirilowii*, and at T4 concentration, it can inhibit the fresh weight and root fresh weight to 35.17% and 58.38% of the

收稿日期: 2022-09-19

资助项目: 国家自然科学基金项目(41702181, 41571049, 41461010)

第一作者: 葛杰克(1998—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事植物逆境营养、植物生理生态研究。E-mail: gejieke@163.com

通信作者: 刘鹏(1965—), 男, 博士, 教授, 主要从事植物逆境生理、环境污染与保护、植物生理生态研究。E-mail: sky79@zjnu.cn

control group; under T4 concentration, CA have the most obvious inhibitory effect on plant height and root length, with the largest decrease of 66.19% and 63.13%. (2) Low concentration of pHBA could enhance root vigor, while high concentration inhibited it, the maximum inhibition rate was 33.55%; the allelopathic effect of BA on root vigor was positively correlated with the concentration, and the maximum inhibition rate was 47.41%. The effect of phenolic acid on transpiration rate and root vigor were slightly different, but the treatment of 150–200 mg/L showed obvious allelopathic inhibitory effect. (3) pHBA and CA improved SOD and POD activity and downregulated CAT activity; BA inhibited the activity of SOD, POD and CAT, which decreased by 47.42%, 59.07% and 45.43%, respectively. The degree of lipid peroxidation of the *T. kirilowii* membrane increased under all three phenolic acid stresses, but the damage was relieved as the stress time prolonged. (4) Phenolic acid stress significantly changed the soil microecology, and the activities of urease and invertase in the soil were more sensitive to it, and the microbial structure changed from “bacterial” to “fungal”. The same concentration of benzoic acid had the deepest allelopathic effect on *T. kirilowii* cultivation, followed by p-hydroxybenzoic acid and the weakest was cinnamic acid. Therefore, reduction of the phenolic acid content in the soil is conducive to alleviate the allelopathic effect of the *T. kirilowii*, enhance the viability of the *T. kirilowii*, and thus improve the yield and quality of the *T. kirilowii*.

Keywords: allelopathy; *Trichosanthes kirilowii* Maxim.; phenolic acids; rhizosphere microecology

作为陆地生态系统的重要组成部分,土壤在保护生物多样性、粮食种植、碳捕集、碳封存等过程具有重要作用。在植物生长过程中,将部分次生代谢物释放进入土壤中,改变其周围微生态环境,进而直接或间接改变植物生长的现象被称为化感作用,而受到抑制的植物与释放化感物质的植物属于同一种时,这种化感作用被称为自毒作用^[1]。次生代谢物的积累会改变土壤的物质构成,影响土壤微生物的结构组成,也对农作物生长发育过程产生阻碍,导致作物产量降低、品质下降^[2]。郭兰萍等^[3]试验发现,苍术(*Atractylodes lancea*, DC.)高浓度根茎提取液对其种子萌发率、胚根长及胚芽长有显著的抑制效果,推断苍术的连作障碍与根茎提取液的化感作用密切相关。Md等^[4]利用水培法探究草莓(*Fragaria ananassa* Duch)种植中的自毒现象,证实草莓再植病害发生的主要物质来源于根系分泌物,但由于其中成分复杂,机制多样,难以聚焦于单类化学物质阐述其对自毒作用的效果。李敏等^[5]以种子萌发为主要指标,证明土壤中存在的酚酸类物质是造成枸杞(*Lycium barbarum* Linn.)连作障碍的重要因素,只是酚酸类化感物质对植物及土壤健康的交互影响仍待研究。

栝楼(*Trichosanthes kirilowii* Maxim.)是一种常见的药用植物,在传统中医药材学探索上颇受重视,属于葫芦科(Cucurbitaceae),栝楼属(*Trichosanthes* Linn.),因其根部可制成中药“天花粉”而颇具药用价值与经济效益,在我国及东南亚地区都被作为经济作物广泛种植^[6]。然而,近年来栝楼产业受“连作障碍”影响颇深,如产量下降、果实品质变差、植株生长力变弱,而自毒作用就是造成前述现象的主要因

素^[7]。前期研究^[7]发现,茎叶浸提液和根系分泌物都会造成化感效应,影响栝楼抗氧化系统,降低其抗逆性,还会造成土壤肥力下降,其中,酚酸类化合物是造成该现象的主要物质。酚酸主要分为苯甲酸(benzoic acid, BA)与肉桂酸(cinnamic acid, CA)及各自的衍生化合物两大类。前人^[7]指出,酚酸化合物对植物主要作用在影响植物的萌发情况、土壤的理化性质、土壤速效养分以及植物相应酶活性来实现。对羟基苯甲酸(p-hydroxybenzoic acid, pHBA)是一种含2个羟基团的代表性酚酸,大量积累明显阻抑土壤中脲酶、脱氢酶、过氧化氢酶及FDA水解酶的活性;苯甲酸及其衍生物对草莓有较强的自毒作用,不仅破坏土壤微生物的稳态,还引起土壤养分失衡^[8]。同时,苯甲酸和肉桂酸的积累都阻碍人参(*Panax ginseng* C. A. Meyer)种子发芽并且影响其根和幼苗的生长,更进一步改变土壤微生物群落结构改变^[9]。然而,不同浓度的酚酸类化合物对栝楼生长生理、根系活力、土壤酶活性以及根系微生物群落结构造成的化感作用尚无报道。以栝楼为试材,探究不同浓度的pHBA、BA、CA对生长指标、抗氧化酶活性、根系活力、根际土壤酶活与微生物数量等指标的影响情况,以解释酚酸对栝楼生长发育及根际土壤的化感作用,为深入探索植物连作障碍的规律提供理论基础,同时为改善土壤环境来缓解酚酸对栝楼造成的化感效应提出合理建议。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本试验选自河北安国的栝楼种子,先随机挑选外

观相似的种子,表面消毒后使用超纯水冲洗 3 次,晾干破壳备用。从浙江师范大学植物园收集非连作土壤作为供试土壤(pH 为 6.24、有机质、全氮含量分别为 35.61, 2.81 g/kg, 有效磷、速效钾含量分别为 76.53, 180.36 mg/kg), 过 80 目筛除杂后自然风干使用。选用盆底放置滤纸的花盆作为基质容器, 以防土壤流失。pHBA、BA 和 CA(浓度均为分析纯)用纯水分别配制成 0(CK), 50(T1), 100(T2), 150(T3), 200(T4) mg/kg(定义 T1、T2 组为低浓度组, T3、T4 为高浓度组)共 5 个浓度梯度与干土混匀。

1.2 试验设计

催芽及盆栽试验于 2021 年 5—9 月进行。先取栝楼种子置于培养槽中, 每隔 1 天浇适量超纯水, 于培养箱中催芽(白天: 30 ℃, 90% RH, 光强 12 000 LX, 14 h; 黑夜: 26 ℃, 80% RH, 光强 0, 10 h), 待幼苗长至 8~12 cm 时, 随机移盆, 每盆 3 株, 每盆装 2 000 g 酚酸处理后的土壤, 同一浓度处理设 3 个平行, 共计 45 盆, 期间每天浇与处理浓度相同的酚酸稀释液以保持土壤湿润, 在处理 7, 14, 21 天时, 选取 3 cm 根系, 倒土洗净后, 测定相应生理指标; 试验最后 1 天时测定栝楼生长指标。

在移盆后第 10, 20 天, 用小锄头轻刨开土壤, 寻找栝楼根系中直径 < 2 mm 的细根, 用修枝剪小心剪取, 装于无菌袋中保存。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 栝楼生长指标测定 主根长度、株高(根茎基部到最高顶部的绝对距离)采用直尺(精度为 0.05 cm)测量; 鲜重采用电子天平(精度为 0.001 g)测量, 均先用纯水洗净根、茎、叶部分的泥土后, 用吸水纸轻轻吸去残余水分后测量。

1.3.2 栝楼生理指标测定 粗酶液的提取: 取各组栝楼根尖鲜样 0.50 g 于碎冰上研磨成匀浆后加入 1.5 mL 的 0.05 mmol/L PBS 缓冲液(pH = 7.6)混合, 4 ℃, 8 500 r/min 离心 20 min 后小心提取上清转移至试管中, 得粗酶液。

根系活力测定用 TTC 法进行测定; 超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氮蓝四唑光还原法; 过氧化氢酶(CAT)活性采用紫外分光法测定; 丙二醛(MDA)含量采用 TBA 法测定; 过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚法^[10]并略有改动: 在 50 mL 100 mmol/L PBS 缓冲液(pH = 6.0)中加入 28 μ L 愈创木酚至完全溶解, 加入 19 μ L 30% H₂O₂ 溶液制得反应液。在 3 mL 反应液中加入 1 mL 粗酶液或 PBS(对照), 立即用秒表记录反应时间, 每分钟记录 470 nm 处吸光度, 根据吸光度变化计算 POD 活性。

1.3.3 根际土壤酶活性与微生物数量测定 在超净工作台内轻轻抖落栝楼细根上附着的根系土, 再将根系样本转移至无菌 10 mmol/L PBS 缓冲液中, 室温下于摇床振荡 20 min(转速 120 r/min), 最后用无菌镊子挑出根系, 高速离心 20 min 后得根际土壤, -20 ℃保存, 进行后续土壤指标测定^[11]。

土壤过氧化氢酶活性采用高锰酸钾滴定法^[12]。蔗糖酶活性采用 3, 5-二硝基水杨酸法^[12]。土壤脲酶使用分光光度法^[12]并有改动。取土样 2.50 g 于试管, 加入 500 μ L 甲苯, 混匀静置 10 min 后加入 5 mL 10% 尿酸溶液和 10 mL 柠檬酸缓冲液(pH = 6.7), 振荡, 37 ℃放置 24 h。过滤后取 2 mL 滤液, 加入苯酚钠和 NaClO 溶液各 3 mL, 摇晃混匀 20 min 后于 578 nm 测定吸光度。

使用无菌水将根系土壤浸泡、振荡后按梯度稀释, 无菌条件下分别在 LB 培养基、PDA 培养基、高氏 1 号培养基进行涂布, 于 28 ℃下培养 72 h, 分别记录相应的细菌、真菌、放线菌菌落数。

1.3.4 叶片蒸腾速率的测定 使用 LI-6800 光合-荧光测量仪(LI-COR, 美国)测定栝楼从上到下数第 3, 5 片叶片的蒸腾速率, 每叶片测量 3 次, 记录读数。

1.4 统计分析方法

试验数据采用 Microsoft Excel 2021 和 SPSS 22.0 软件进行统计分析、单因素方差分析和 Duncan 法比较差异($\alpha = 0.05$)。化感效应指数计算: $RI = 1 - C/T$ ($T \geq C$) 或 $RI = T/C - 1$ ($T < C$), C 为对照, T 为处理组数值。当化感效应指数 $RI > 0$ 时, 表示促进作用; $RI < 0$ 时, 表示抑制作用; 绝对值大小表示作用强度。

2 结果与分析

2.1 pHBA、BA、CA 对栝楼生长的影响

由表 1 可知, 随着不同酚酸胁迫浓度的升高, 株高、根长、鲜重及根鲜重等形态学指标对酚酸种类及浓度的敏感程度不尽相同, 表明 3 种酚酸溶液对栝楼生长的作用方式和影响部位有所不同。pHBA 浓度在 50~100 mg/kg 时, 栝楼根鲜重少量增加, 达到 CK 的 119.25% ($p < 0.05$), 而对其他指标的抑制效果则与胁迫浓度呈正相关, 最大浓度 200 mg/kg 处理后, 株高、根长、鲜重、根鲜重均低于 CK 组 ($p < 0.05$), 分别减少 23.69%, 37.10%, 33.46% 和 28.33%。BA 对于栝楼生长的影响突出表现在鲜重和根鲜重方面, 最高下降至 CK 组的 35.17%, 58.38%。相同浓度的 BA 与 CA 处理对表中 4 个指标的化感作用结果相似, 200 mg/kg 的 CA 处理组对株高和根长的抑制作用强于 BA 处理组, 最大降幅达到 CK 的 66.19%, 63.13%。

表 1 pHBA、BA、CA 对栝楼生长的影响

酚酸	组别	株高		根长		鲜重		根鲜重	
		生长量	RI	生长量	RI	生长量	RI	生长量	RI
对羟基苯甲酸	CK	55.73±2.03a		17.44±0.35a		4.24±0.34a		0.349±0.037a	
	T1	50.27±2.86ab	-9.80E-02	15.27±0.92b	-1.24E-01	3.87±0.25ab	-8.69E-02	0.416±0.014a	1.61E-01
	T2	47.27±0.19bc	-1.52E-01	14.90±0.21b	-1.46E-01	3.58±0.05ab	-1.56E-01	0.414±0.006a	1.56E-01
	T3	44.83±1.30bc	-1.96E-01	14.83±0.81b	-1.50E-01	3.29±0.25bc	-2.24E-01	0.359±0.033a	2.62E-02
	T4	42.53±1.22c	-2.37E-01	10.97±0.58c	-3.71E-01	2.82±0.11c	-3.35E-01	0.250±0.015b	-2.83E-01
苯甲酸	CK	55.73±2.03a		17.44±0.35a		4.24±0.35a		0.349±0.037a	
	T1	38.87±1.97b	-3.03E-01	14.37±0.01bc	-1.76E-01	3.95±0.01a	-6.84E-02	0.305±0.025ab	-1.28E-01
	T2	30.40±2.32c	-4.55E-01	18.87±0.09a	7.58E-02	3.88±0.09a	-8.36E-02	0.274±0.027ab	-2.15E-01
	T3	32.80±1.04c	-4.11E-01	16.93±0.10ab	-2.92E-02	2.50±0.10b	-4.10E-01	0.218±0.026b	-3.77E-01
	T4	32.60±1.40c	-4.15E-01	12.47±0.07c	-2.85E-01	1.49±0.07c	-6.48E-01	0.204±0.026b	-4.16E-01
肉桂酸	CK	55.73±2.03a		17.44±0.35a		4.24±0.35a		0.349±0.037a	
	T1	37.97±0.35b	-3.19E-01	19.10±0.55a	8.69E-02	3.45±0.16b	-1.85E-01	0.334±0.006ab	-4.27E-02
	T2	33.60±0.87b	-3.97E-01	17.30±0.83a	-8.03E-03	3.15±0.16b	-2.56E-01	0.284±0.017ab	-1.86E-01
	T3	28.62±1.69c	-4.86E-01	8.80±0.58b	-4.95E-01	2.20±0.07c	-4.82E-01	0.258±0.023bc	-2.60E-01
	T4	21.63±1.82d	-6.12E-01	6.43±0.75c	-6.31E-01	1.80±0.16c	-5.76E-01	0.223±0.016c	-3.62E-01

注: 表内数据为平均值±标准误差; 同列数据中相同字母表示不同组别在 $p<0.05$ 水平上无显著差异。下同。

2.2 pHBA、BA、CA 对栝楼蒸腾速率的影响

植物机体能够依靠蒸腾作用来维持自身水分代谢平衡、体温及物质运输等生理功能。由表 2 可知, 不同酚酸对栝楼蒸腾速率(T_r)产生的作用有所不同。pHBA 影响下, 栝楼 T_r 趋势为先抑制后促进, 100 mg/kg 浓度处理时, T_r 达到最小值 $0.603\ 8\times 10^4\ \text{g}/(\text{cm}^2\cdot\text{min})$, 仅为 CK 的 22.39%; 对栝楼施加 BA 后, 其 T_r 与浓度的关系也表现为随浓度的升高先促进, 然后抑制。其中, T1、T2 组表现为促进效

果, 且浓度为 50 mg/kg 时促进效果最强, 其蒸腾速率为 CK 的 225.01% ($p<0.05$), T4 组则抑制效果最为突出, 其最大降幅为 60.45% ($p<0.05$); 而 CA 对栝楼蒸腾作用的影响均表现为抑制, 处理组 T_r 均低于对照组, 并且随着胁迫浓度的升高, 处理组 T_r 间差异不显著 ($p>0.05$), 其最低值出现在 50 mg/kg 浓度下, 为对照组的 18.92%。分析蒸腾速率 RI 指数可知, 3 种酚酸对栝楼蒸腾作用的化感抑制作用强度 $\text{CA}>\text{pHBA}>\text{BA}$ 。

表 2 pHBA、BA、CA 对栝楼蒸腾速率的影响

酚酸 组别	对羟基苯甲酸		苯甲酸		肉桂酸	
	蒸腾速率/ ($10^4\ \text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{min}^{-1}$)	RI	蒸腾速率/ ($10^4\ \text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{min}^{-1}$)	RI	蒸腾速率/ ($10^4\ \text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{min}^{-1}$)	RI
CK	2.6963±0.3348a		2.6963±0.3348c		2.6963±0.3348a	
T1	0.9162±0.0399bc	-0.6602	6.0669±0.3453a	1.2501	0.7995±0.0599b	-0.7035
T2	0.6038±0.0156c	-0.7761	4.2303±0.0558b	0.5690	0.5101±0.0379b	-0.8108
T3	0.6658±0.0319c	-0.7531	1.3475±0.1039d	-0.5002	0.6573±0.0982b	-0.7562
T4	1.2560±0.61131b	-0.5340	1.0662±0.0415d	-0.6045	0.9546±0.1017b	-0.6460

2.3 pHBA、BA、CA 对栝楼根尖抗氧化酶系统及膜脂过氧化程度的影响

由图 1 可知, 不同浓度 pHBA、BA 和 CA 处理组对栝楼抗氧化酶活性作用明显。不同浓度的 pHBA 均提高 SOD 活性。7 天时, pHBA 处理 T3 组 SOD 活性达到最高, 为 CK 组的 141.97% ($p<0.05$); 21 天时, SOD 活性与胁迫浓度变化呈正相关。BA 处理组 SOD 活性变化趋势与 pHBA 处理组不同, 高浓度组 ($\geq T3$) SOD 活性始终低于 CK; 21 天时, SOD 活性随胁迫浓度升高而降低, 表明在栝楼 SOD 水平上对 BA 和 pHBA 的响应不同。CA 处理组 SOD 活性

变化趋势与 BA 处理组相似, 21 天时各组活性受抑制程度加剧, 最大降幅为 28.48%。

栝楼根尖对 BA 敏感性较强, 处理组 POD 活性与所施酚酸浓度呈负相关, 且 POD 受抑情况随时间增加不断加剧, 在 21 天时抑制作用最强, 达到 CK 组的 59.07%, 表明酚酸能够通过抑制 POD 活性, 间接影响栝楼生命活动。CA 的 T2 组在 7 天时 POD 活性达到最大增加效果, 为 CK 组的 1.61 倍; 14 天时, T1 处理组 POD 被激活, 超过前 1 周期成为最高促进效果, 21 天除最高浓度组外, 各组酶活性较为平稳, 但数值上均较上一周期降低, 表明栝楼根系 POD 对

CA 响应后,较多 H_2O_2 被分解,毒害作用不断降低, 体内 POD 活性恢复正常水平。

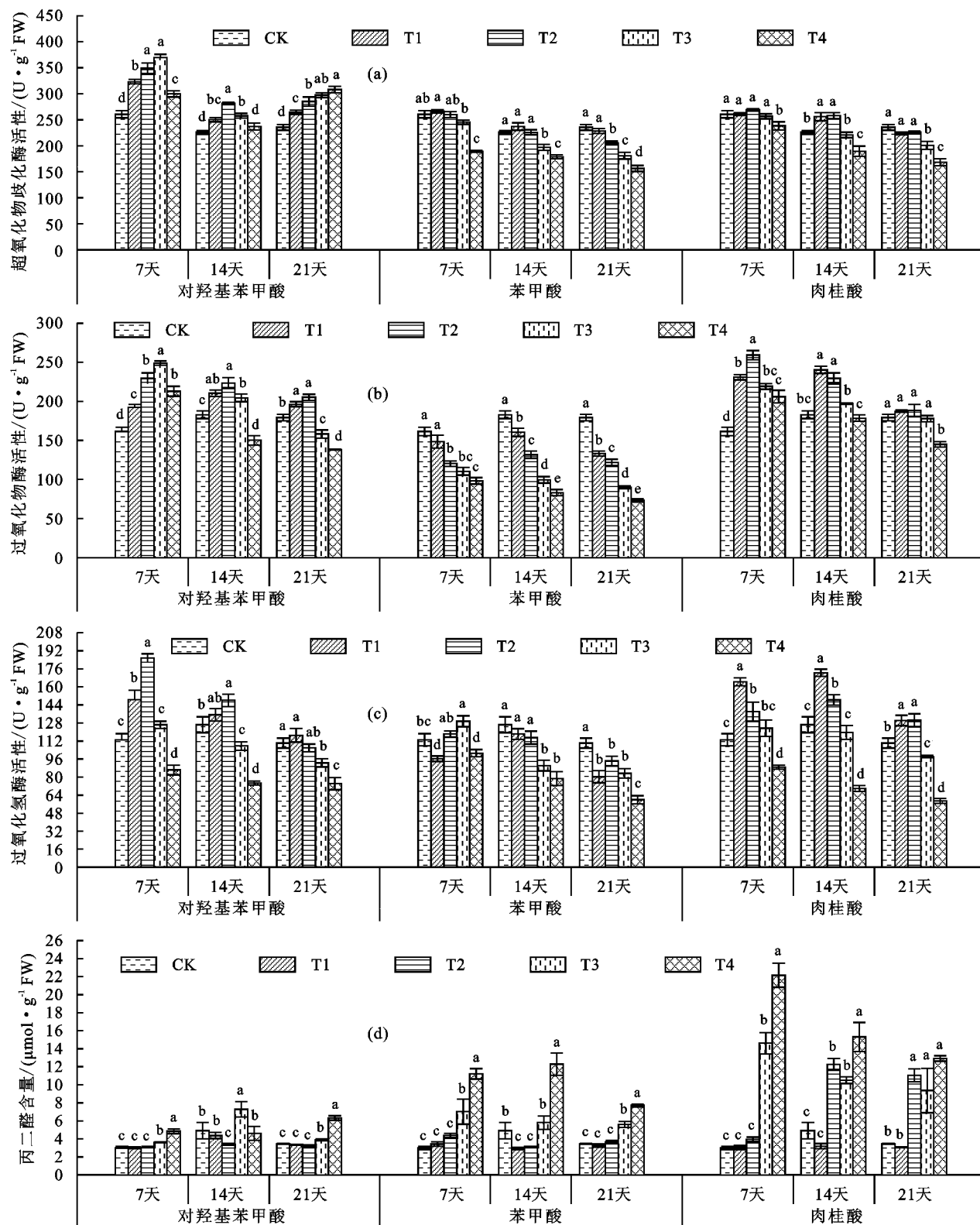


图 1 不同浓度的酚酸对不同时期栝楼根系抗氧化酶系统与膜脂过氧化程度的影响

CA 和 pHBA 在 T1、T2 时都能够提高 CAT 活性 ($p < 0.05$), BA 组则表现为抑制 CAT 活性。pHBA 胁迫处理后 CAT 活性的变化趋势与 POD 一致,也证实 CAT 与 POD 会协同作用来抵抗环境变化对植物体的伤害;而 T1 组根系 CAT 活性对 BA 的应答与其他组不太一致。此时,可能是低浓度 BA 未激活其活

性,处理后期各组活性均受到明显抑制效果;T1 和 T2 浓度下 CA 胁迫处理后栝楼 CAT 活性增强,解释了低浓度酚酸物质能够激活其相应酶活系统,到达 T3 浓度后开始表现抑制效果,栝楼体内酶活系统受到破坏。3 种酚酸使 CAT 活性最大降低为对照组的 67.40%, 54.40% 和 53.51% ($p < 0.05$), BA 和 CA 表

现出更强的阻抑效果。低浓度 pHBA 和 CA 通过诱导栝楼 SOD、POD、CAT 活性的提高来清除累积的活性氧,提升栝楼的生存能力。

丙二醛(MDA)含量的高低通常反映植物膜系统的氧化性损伤程度。由图 1 可知,酚酸胁迫处理后,栝楼根系 MDA 含量与胁迫浓度呈正相关。CK 在不同时期的 MDA 含量也有所波动,说明不同生长时期的植物为适应环境变化,体内丙二醛含量存在波动但保持动态平衡。3 种酚酸处理 14 天后,低浓度($\leq T2$)的胁迫物质未影响到膜系统的稳定,其 MDA 含量与 CK 保持平稳。不同处理下丙二醛积累量最大值分别出现 T3 浓度下的 pHBA 组(14 天)、T4 浓度 BA(14 天)组及 T4 浓度的 CA 组(7 天)。T3、T4 组 BA 和 CA 组 MDA 含量随着时间延长而降低,证实

抗氧化酶系统能有效消除化感物质胁迫栝楼产生的 ROS,栝楼机体的修复功能正在发挥作用。

2.4 pHBA、BA、CA 对栝楼根系活力的影响

植物根系具有多种重要的生理功能,其活力与植物体发育及物质吸收能力关系密切,不同浓度酚酸对栝楼根系活力的影响见表 3。低浓度 pHBA(T1、T2 组)可显著促进栝楼根系活力($p<0.05$),而高浓度(T3、T4 组)则表现为抑制效果,最大抑制率为 33.55%。BA 胁迫对栝楼根系活力的化感作用强度与其所施浓度呈正相关,最大降幅为对照组的 47.41%。高浓度 CA 处理后,栝楼根系活力显著低于 CK($p<0.05$),且作用强度与浓度呈正相关。此外,通过分析 RI 指数可知,3 种酚酸对栝楼根系活力的化感作用模式与程度都不同,相同胁迫浓度下 BA 最强。

表 3 pHBA、BA、CA 对栝楼根系活力的影响

酚酸组别	对羟基苯甲酸		苯甲酸		肉桂酸	
	根系活力/ ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)	RI	根系活力/ ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)	RI	根系活力/ ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)	RI
CK	94.13 $\pm$ 0.87b		94.130 $\pm$ 0.87a		94.13 $\pm$ 0.87a	
T1	103.70 $\pm$ 1.19a	0.1017	93.281 $\pm$ 0.467a	-0.0090	96.02 $\pm$ 0.93a	0.0201
T2	102.39 $\pm$ 1.38a	0.0877	86.650 $\pm$ 1.10b	-0.0794	94.86 $\pm$ 1.75a	0.0077
T3	89.09 $\pm$ 1.71c	-0.0535	72.770 $\pm$ 2.22c	-0.2269	79.16 $\pm$ 1.65b	-0.1590
T4	62.55 $\pm$ 1.24d	-0.3355	49.500 $\pm$ 1.48d	-0.4741	75.22 $\pm$ 0.68b	-0.2009

2.5 pHBA、BA、CA 对根际土壤微生物数量的影响

酚酸破坏根际土壤微生物群落结构。比较不同时期的土壤微生物数量(图 2)可知,pHBA 与 BA 均能够显著影响根际土壤微生物的组成且趋势相近。2 个时期土壤细菌数量都随 2 种酚酸施加的浓度上升而下降,且 pHBA 组更加显著($p<0.05$),最高处理浓度下 pHBA 与 BA 的细菌数量分别为 CK 的 23.86%与 37.63%,真菌数量则随 2 种物质浓度升高而增加显著($p<0.01$),与 CK 相比,最高增长率分别为 168.70%和 121.84%;CA 对细菌与真菌的影响并不强烈,最大变化率分别为 CK 的 38.88%和 40.06%。2 个时间段根际土壤中放线菌的数量变化均与细菌趋势相似,与 CK 相较,除 CA 的 T1 组,各处理组放线菌数量均显著降低($p<0.05$)。另外,最高浓度 BA 与 CA 对放线菌抑制效果为 39.69%和 35.12%,放线菌对 pHBA(抑制率为 54.17%)反应更为敏感。

2.6 pHBA、BA、CA 对根际土壤酶活性的影响

由表 4 可知,除 200 mg/L 的 BA 与 CA 处理使土壤中过氧化氢酶活性有小幅提升(9.72%,6.99%)外,其余处理组对土壤过氧化氢酶活性的变化并不明显,表明土壤酚酸代谢过程不会造成 H₂O₂的大量累积。根据栝楼移苗 10 天和 20 天的根际蔗糖酶活性可知,土壤中蔗糖酶活性符合以 T3 浓度为分界线,

低浓度促进、高浓度抑制的规律;且同浓度处理下蔗糖酶活性排序为 BA>pHBA>CA。与 CK 相比,第 20 天 pHBA、CA 组酶活的峰值均出现在 T1 组,分别提高 127.33%($p<0.05$),17.68%($p>0.05$);BA 组则出现在 T2 组,增幅为 107.07%。从土壤脲酶活性可知,高浓度(T3、T4)pHBA 与 BA 对 2 个时期的脲酶活性产生显著的抑制作用;CA 处理下变化趋势则与上述两者略有不同,4 种浓度的 CA 都没有对脲酶活性产生明显的阻抑效果($p>0.05$)。

2.7 土壤酶活性与微生物数量相关性分析

施加外源酚酸明显改变土壤微生物结构的平衡状态。通过对土壤根际酶活性与微生物数量进行相关性分析(表 5)可知,3 类土壤微生物活性彼此之间相关性极显著($p<0.01$)。其中,真菌数量与细菌数量、真菌数量与放线菌数量均表现出极显著负相关,相关系数分别为-0.931,-0.816;而放线菌数量与细菌数量之间则呈极显著正相关,相关系数为 0.836($p<0.01$)。同时,脲酶活性与细菌数量、放线菌数量之间也均呈极显著正相关($p<0.01$),其相关系数分别为 0.839,0.671,而与真菌数量表现出极显著负相关($p<0.01$),相关系数为-0.900;蔗糖酶活性与细菌、真菌数量、过氧化氢酶、脲酶活性均呈显著水平($p<0.05$);过氧化氢酶活性与除蔗糖酶活性外的其余指标相关性均不显著。

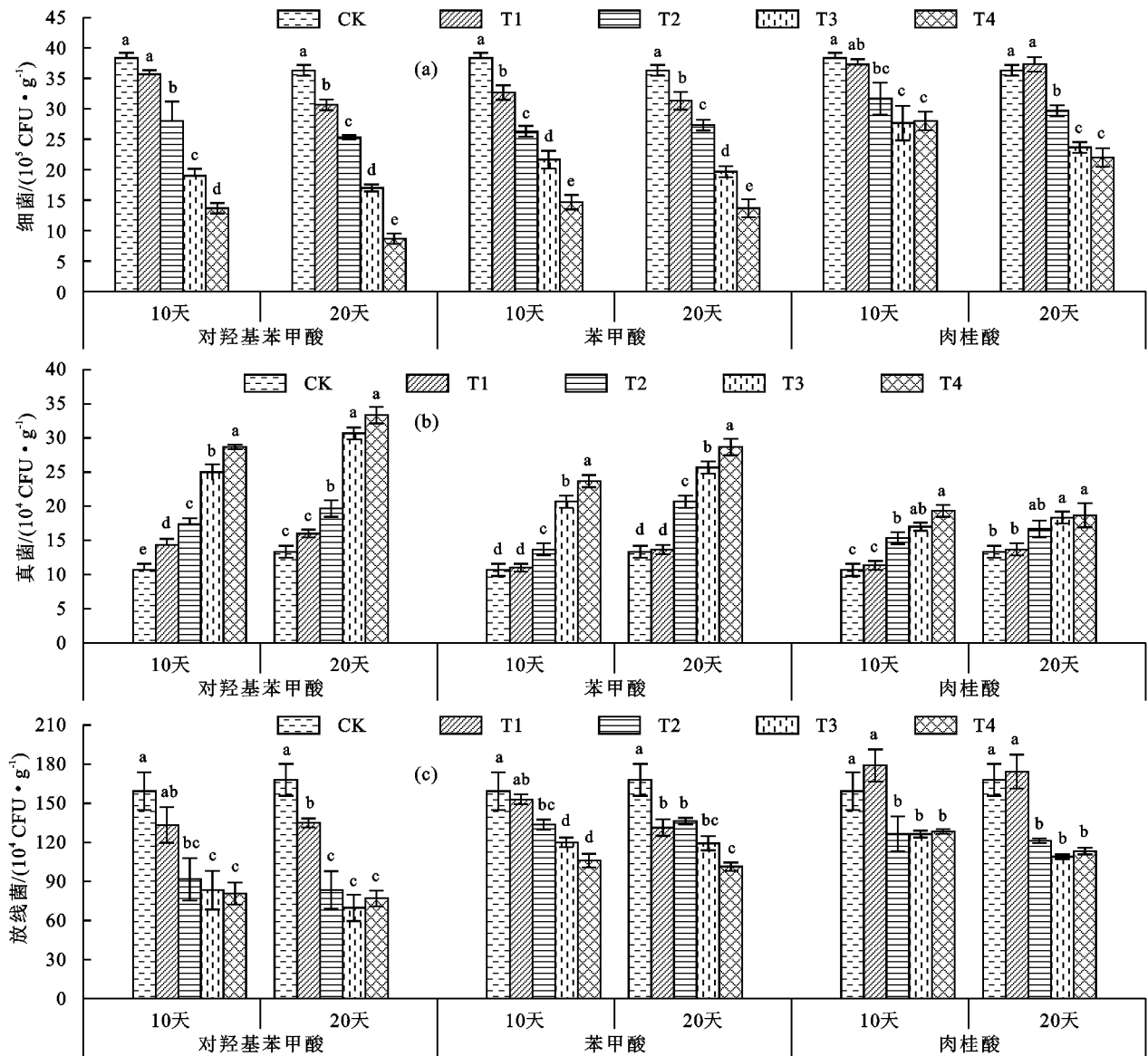


图 2 不同浓度酚酸对不同时期栝楼根际土壤微生物数量的影响

表 4 pHBA、BA、CA 对栝楼根际土壤酶活性的影响 单位: $\text{mg}/(\text{g} \cdot 24 \text{ h} \cdot \text{soil})$

酚酸	组别	蔗糖酶		脲酶		过氧化氢酶	
		10 天	20 天	10 天	20 天	10 天	20 天
对羟基苯甲酸	CK	$3.85 \pm 0.66\text{b}$	$3.11 \pm 1.24\text{c}$	$28.68 \pm 0.36\text{b}$	$26.11 \pm 0.89\text{ab}$	$6.58 \pm 0.08\text{a}$	$6.48 \pm 0.13\text{a}$
	T1	$6.15 \pm 1.17\text{a}$	$7.07 \pm 0.75\text{a}$	$31.15 \pm 0.52\text{a}$	$27.97 \pm 0.29\text{a}$	$6.41 \pm 0.26\text{a}$	$6.17 \pm 0.08\text{a}$
	T2	$6.25 \pm 0.71\text{a}$	$5.61 \pm 0.61\text{b}$	$28.29 \pm 0.5\text{b}$	$25.97 \pm 0.18\text{b}$	$6.24 \pm 0.16\text{a}$	$6.19 \pm 0.12\text{a}$
	T3	$3.47 \pm 0.53\text{bc}$	$3.68 \pm 0.25\text{c}$	$26.46 \pm 0.58\text{c}$	$23.17 \pm 0.12\text{c}$	$6.15 \pm 0.14\text{a}$	$6.20 \pm 0.17\text{a}$
	T4	$2.98 \pm 0.57\text{c}$	$2.26 \pm 0.24\text{d}$	$21.76 \pm 0.58\text{d}$	$19.01 \pm 1.61\text{d}$	$6.15 \pm 0.20\text{a}$	$6.31 \pm 0.06\text{a}$
苯甲酸	CK	$3.85 \pm 0.66\text{c}$	$3.11 \pm 1.24\text{bc}$	$28.68 \pm 0.36\text{b}$	$26.11 \pm 0.89\text{b}$	$6.58 \pm 0.08\text{a}$	$6.48 \pm 0.13\text{b}$
	T1	$7.78 \pm 0.32\text{b}$	$4.43 \pm 0.54\text{ab}$	$31.05 \pm 0.30\text{a}$	$29.98 \pm 0.21\text{a}$	$6.45 \pm 0.08\text{a}$	$6.41 \pm 0.10\text{b}$
	T2	$9.70 \pm 2.52\text{a}$	$6.44 \pm 0.75\text{a}$	$29.88 \pm 0.10\text{b}$	$25.76 \pm 0.44\text{bc}$	$6.56 \pm 0.16\text{a}$	$6.63 \pm 0.14\text{b}$
	T3	$4.02 \pm 0.71\text{c}$	$3.21 \pm 0.17\text{bc}$	$26.70 \pm 0.52\text{c}$	$23.31 \pm 0.48\text{c}$	$6.47 \pm 0.07\text{a}$	$6.33 \pm 0.07\text{b}$
	T4	$2.13 \pm 0.50\text{d}$	$1.57 \pm 0.28\text{c}$	$24.60 \pm 0.85\text{c}$	$22.37 \pm 0.65\text{c}$	$6.73 \pm 0.61\text{a}$	$7.11 \pm 0.13\text{a}$
肉桂酸	CK	$3.85 \pm 0.66\text{ab}$	$3.11 \pm 1.24\text{ab}$	$28.68 \pm 0.36\text{b}$	$26.11 \pm 0.89\text{c}$	$6.58 \pm 0.08\text{b}$	$6.48 \pm 0.13\text{a}$
	T1	$4.19 \pm 0.69\text{a}$	$3.66 \pm 0.30\text{a}$	$32.63 \pm 0.51\text{a}$	$30.47 \pm 0.65\text{a}$	$6.44 \pm 0.23\text{b}$	$6.57 \pm 0.45\text{a}$
	T2	$3.59 \pm 0.14\text{ab}$	$3.22 \pm 0.36\text{ab}$	$31.47 \pm 0.43\text{a}$	$29.07 \pm 0.23\text{a}$	$7.11 \pm 0.41\text{ab}$	$6.60 \pm 0.21\text{a}$
	T3	$2.75 \pm 0.37\text{ab}$	$2.48 \pm 0.19\text{ab}$	$28.83 \pm 0.18\text{b}$	$27.40 \pm 0.25\text{b}$	$7.80 \pm 0.29\text{a}$	$7.31 \pm 0.11\text{a}$
	T4	$2.47 \pm 0.18\text{b}$	$1.31 \pm 0.19\text{b}$	$26.30 \pm 0.54\text{b}$	$26.77 \pm 0.47\text{bc}$	$7.04 \pm 0.57\text{ab}$	$7.37 \pm 0.36\text{a}$

注:蔗糖酶活性以 1 g 干土 24 h 生成的葡萄糖质量表示;脲酶活性以 1 g 干土 24 h 生成的 $\text{NH}_3^- \text{N}$ 质量表示;过氧化氢酶活性以 1 g 干土 24 h 消耗 H_2O_2 的质量表示。

表 5 酚酸胁迫下栝楼根系土壤酶活性与微生物活性数量相关性分析

相关因子	细菌	真菌	放线菌	过氧化氢酶	脲酶	蔗糖酶
细菌						
真菌	-0.931**					
放线菌	0.836**	-0.816**				
过氧化氢酶	0.033	-0.147	0.150			
脲酶	0.839**	-0.900**	0.671**	0.128		
蔗糖酶	0.390*	-0.445*	0.240	-0.435*	0.457*	

注: * 表示相关性水平为 $p<0.05$; ** 表示相关性水平为 $p<0.01$ 。

3 讨论

土壤的吸附—解吸机制决定酚酸的潜在生物有效性,当土壤和酚酸接触时,土壤颗粒与酚酸发生物化反应或直接结合进入有机质,若要使酚酸对植物产生化感效应,则需其稳定存在于土壤,以致其在土壤中积累至较高水平^[13]。前人^[14]证明,土壤对 BA 的吸附能力随着浓度的提高而增强,而其与 pHBA 的吸附能力没有一致的关系。本试验中,酚酸对栝楼生长发育的作用方式与作用程度具有选择性,BA 对栝楼的主要作用部位在根部,其能抑制栝楼根系活力,降低根系对水分及有机养分的吸收利用,进而影响栝楼的生物量积累;CA 与 pHBA 化学性质相似,其作用部位都在栝楼叶片及导管,2 种酚酸处理显著降低叶片的蒸腾速率,使水分在导管中的集流运动水势梯度降低,叶片的蒸腾拉力减小,从而影响栝楼高度与根系长度,相比之下,CA 比 pHBA 对栝楼蒸腾速率造成的化感效应更强烈。与前人探究酚酸对花生(*Arachis hypogaea* Linn.)^[15]和人参^[9]的作用结果相似。同时,3 种酚酸对栝楼生长指标的化感作用影响基本上都是 以 100 mg/kg 的浓度为界,随着处理浓度的升高,对栝楼生长的抑制作用也随之增强。

植物体内的活性氧(ROS)平衡与生物体的生长发育状态关系密切,其平衡主要受 SOD、POD、CAT 抗氧化酶活性调控。抗氧化酶是植物在长期进化过程中演化出的自我防御体系,以保障逆境下植物的正常发育^[16]。酚酸胁迫能够减少植物根系细胞间的含硫基物质,降低与酚酸的螯合能力,严重时使得细胞膜内外渗透压平衡被打破,膜的结构完整性受损,导致根系吸收养分的能力下降,细胞内物质大量外渗^[7]。对草莓连作规律的研究^[4]证明,酚酸处理使草莓的抗氧化酶活性改变,打破 ROS 产生和清除之间的平衡,造成草莓机体损害。在本试验中,3 种酚酸对栝楼抗氧化系统的影响各有特点,一方面,pHBA 与 CA 能使 SOD、POD 的活性上调,促使 O_2^{2-} 转化为 H_2O_2 ,而 CAT 活性下降导致栝楼体内过量的 H_2O_2 无法被及时清除,加剧栝楼的膜脂过氧化程度,从

MDA 的数据上也能佐证该结论,与 Liu 等^[17]在云木香的化感作用中得出的结论一致;另一方面,酚酸的化学结构不同,对栝楼抗氧化系统造成的影响也不同,BA 对 SOD、POD、CAT 活性影响结果均表现为抑制,BA 虽然使抗氧化酶活性下调,MDA 含量上升,但是 MDA 含量表现出随着时间延长而降低的特点,与 Bu 等^[18]的结论一致,造成栝楼对两类酚酸有不同响应的原因是其自身化学结构的差异和作用部位的不同。

植物根系是对土壤养分变化最为敏感的部位,在启动胁迫响应过程中起重要作用,根系活力能够客观反映出土壤成分对植物根系吸收、合成物质能力的影响^[19]。前人^[20]报道沙葱幼苗的根系活力随着盐胁迫的加强而降低,与本试验中 pHBA 与 BA 的处理结果一致,随着酚酸浓度升高,栝楼根系活力显著下降;只是根系活力受 CA 胁迫变化并不明显,原因在于 CA 的主要作用部位在植物叶片及导管组织。同时,张永平^[21]利用 CA 处理黄瓜与黑籽南瓜 2 种葫芦科植物后发现,CA 并不能对黄瓜与黑籽南瓜的根系活力造成显著影响,也与本试验结果相同。植物的根系活力受化感物质种类的影响较大,栝楼根系对酚酸的应答有其自身的特点。通过对比分析可知,pHBA 与 BA 虽然能够增强植物的根系活力以提高植物体的抗逆性,但当土壤中的酚酸含量超过一定浓度时,使栝楼根尖组织受损,原因可能是酚酸破坏细胞膜导致电解质外渗,抑制生长素、细胞分裂素等激素的产生,还影响细胞的亚显微结构,进而使栝楼根尖细胞横径增加、长度减小、遗传功能异常,最终影响其生长发育。

土壤质量和植物健康都与根际微生物群落的组成和数量有关,越来越多的研究开始关注土壤微生物群落在连作与化感情况中的作用^[13]。真菌在土壤物质分解过程中起着关键作用,土壤真菌群落的组成受土壤理化性质和土壤养分状况的影响较大^[22]。本试验发现,酚酸类化感物质抑制细菌生长繁殖,却促进真菌数量进一步增多,且影响效果与所施浓度呈正向

关。酚酸处理的栝楼根际微生态均有明显地从“细菌型”转变为“真菌型”^[23],与李妮等^[24]通过分析连作状态下大蒜根际土壤微生物群落结构和功能得出的结论基本一致。许多化感自毒物质都会造成土壤酸化并促进土壤中病原菌的生长,其中大部分优势微生物为真菌类^[22],细菌的显著减少和病原菌的富集可能导致土壤有效氮和总硫含量降低,进而影响栝楼产量和营养物质含量降低。以往的报道^[25]中,土壤酶活性与土壤微生物量始终具有很强的正相关性。本试验中,土壤蔗糖酶、脲酶活性在低浓度酚酸作用下得到促进,在一定浓度后开始表现为抑制,与 Li 等^[26]对花生的连作效应研究结果一致,本试验与之不同的是,pHBA、BA 处理对过氧化氢酶活性并没有产生显著影响,仅 150 mg/kg 的 CA 对过氧化氢酶活性有略微提升,也证明酚酸对土壤酶活性的化感作用是有选择性的,脲酶与蔗糖酶对酚酸含量变化更为敏感。同时,栝楼的抗氧化酶活性、根际微生态与土壤中酚酸类物质的积累关系密切,根际土壤指标的相关性分析也指出,酚酸的化感效应是受土壤微生物群落及土壤酶活调控的。因此,建议合理搭配土壤中的营养元素、利用溴甲烷等消毒剂以及向土壤中添加生物炭等改良剂进行物理吸附来调控土壤中酚酸浓度,以缓解其对栝楼的化感作用。

4 结 论

3 种酚酸胁迫对栝楼生长指标的影响并不相同,pHBA 在 50 mg/kg 浓度下能够促进栝楼根系伸长,根鲜重增长率可达 19.25%;BA 对于栝楼的影响突出表现在鲜重和根鲜重方面,高浓度处理下可抑制至 CK 组的 35.17% 和 58.38%;CA 则显著降低栝楼地上部分生物量的积累能力。

土壤 CA 对植物蒸腾作用的抑制影响最为显著;pHBA 在 100 mg/kg 的浓度下对根系活力表现为增强,>100 mg/kg 则表现为抑制,最大抑制率为 33.55%。BA 与 CA 的化感抑制效果与施加浓度呈正相关,且同浓度下,BA 造成的化感效应更强烈。

酚酸破坏栝楼根系抗氧化酶系统的动态平衡,pHBA 与 CA 上调栝楼根尖的 SOD、POD 活性,抑制 CAT 活性;BA 使 SOD、POD、CAT 活性都被抑制,与 CK 相比,分别降低 47.42%,59.07%,45.43% ($p < 0.05$)。3 种酚酸胁迫均加剧膜脂过氧化程度,但随着处理时间的延长而得到缓解,栝楼对 3 种酚酸胁迫表现出一定的适应性,没有造成氧化性损伤。

土壤中酚酸含量改变破坏土壤微生态平衡,试验浓度下的酚酸对土壤过氧化氢酶的影响不显著 ($p > 0.05$);

而浓度超过 100 mg/L 的 BA 与 pHBA 显著抑制脲酶与蔗糖酶活性 ($p < 0.05$)。同时,3 种酚酸胁迫下都促使土壤微生物区系结构从“细菌型”向“真菌型”转变,进而增加栝楼感染病原菌的可能,其中,pHBA 与 BA 对微生物数量的作用趋势相近,CA 影响较弱。

参考文献:

- [1] Farooq M, Nawaz A, Nadeem F, et al. Brown manuring and sorghum allelopathy affects weeds, soil health, and paddy yield[J]. *Agronomy Journal*, 2022, 114 (5): 3040-3051.
- [2] Wang S, Zheng S W, Li X, et al. Relationship between accumulation of autotoxins and soil fertility factors under long-term continuous cropping of cucumber in solar greenhouse[J]. *The Journal of Applied Ecology*, 2022, 33 (3): 784-792.
- [3] 郭兰萍, 黄璐琦, 蒋有绪, 等. 苍术根茎及根际土水提物生物活性研究及化感物质的鉴定[J]. *生态学报*, 2006, 26 (2): 528-535.
- [4] Md A, Toshiki A. Autotoxicity in strawberry under recycled hydroponics and its mitigation methods[J]. *The Horticulture Journal*, 2020, 89 (2): 124-137.
- [5] 李敏, 闫兴富, 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.
- [6] Zhang H Q, Liu P, Duan J A, et al. Hierarchical extraction and simultaneous determination of flavones and triterpenes in different parts of *Trichosanthes kirilowii* Maxim. by ultra-high-performance liquid chromatography coupled with tandem mass spectrometry[J]. *Journal of Pharmaceutical and Biomedical Analysis*, 2019, 167 (37): 114-122.
- [7] 刘丹, 吴玉环, 沈洋, 等. 外源脱落酸对连作障碍下栝楼抗氧化酶系的影响[J]. *生态环境学报*, 2015, 24 (12): 1989-1994.
- [8] 鲁晓峰, 杜国栋, 邵静, 等. 草莓根系线粒体对外源酚酸胁迫的生理响应[J]. *中国农业科学*, 2021, 54 (5): 1029-1042.
- [9] 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.
- [10] 王学奎, 黄见良. 植物生理生化实验原理与技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2015.
- [11] 张英, 张常洪, 汪其同, 等. 氮沉降下西南山地针叶林根际和非根际土壤微生物养分限制特征差异[J]. *植物生态学报*, 2022, 46 (4): 473-483.
- [12] 耿玉清, 王冬梅. 土壤水解酶活性测定方法的研究进展[J]. *中国生态农业学报*, 2012, 20 (4): 387-394.
- [13] Alami M M, Xue J Q, Ma Y T, et al. Structure, function, diversity, and composition of fungal communities in rhizospheric soil of *Coptis chinensis* Franch under a successive cropping system[J]. *Plants*, 2020, 9 (2): 244-262.

(下转第 272 页)

- [9] 李兴强,孙兆军.水氮配置对地下渗灌枣树光合特性及产量的影响[J].中国土壤与肥料,2022(1):25-32.
- [10] 王吉伟,漆栋良.不同灌水施氮方式对玉米叶片生理特性和产量的影响[J].中国农学通报,2020,36(26):1-8.
- [11] 王振华,扁青永,李文昊,等.南疆沙区成龄红枣水肥一体化滴灌的水肥适宜用量[J].农业工程学报,2018,34(11):96-104.
- [12] Efremov G I, Dzhos E A, Ashikhmin A A, et al. Erratum to: Effect of the carotenoid content and activity of the carotene cis-trans isomerase CRTISO on tomato fruit color[J]. Russian Journal of Plant Physiology, 2022,69(5):e106.
- [13] 何振嘉,范王涛,杜宜春,等.涌泉根灌节水灌溉技术特点/应用及展望[J].农业工程学报,2020,36(8):287-298.
- [14] Gonzalez-Dugo V, Ruz C, Testi L, et al. The impact of deficit irrigation on transpiration and yield of mandarin and late oranges[J]. Irrigation Science, 2018,36(4):227-239.
- [15] Wei J Y, Liu G Y, Liu D B, et al. Influence of irrigation during the growth stage on yield and quality in mango (*Mangifera indica* L.)[J]. PLoS one, 2017,12(4):1-14.
- [16] 李中杰,费良军,郝琨,等.涌泉根灌下水氮耦合对陕北山地苹果光合特性/产量和水氮利用的影响[J].应用生态学报,2021,32(3):967-975.
- [17] 刘小刚,孙光照,彭有亮,等.水肥耦合对芒果光合特性和产量及水肥利用的影响[J].农业工程学报,2019,35(16):125-133.
- [18] 张鹏飞,张翼飞,王玉凤,等.膜下滴灌氮肥分期追施量对玉米氮效率及土壤氮素平衡的影响[J].植物营养与肥料学报,2018,24(4):915-926.
- [19] Liu Z X, Gao F, Liu Y, et al. Timing and splitting of nitrogen fertilizer supply to increase crop yield and efficiency of nitrogen utilization in a wheat-peanut relay intercropping system in China[J]. The Crop Journal, 2019,7(1):101-112.
- [20] Peng Y L, Fei L J, Liu X G, et al. Coupling of regulated deficit irrigation at maturity stage and moderate fertilization to improve soil quality, mango yield and water-fertilizer use efficiency[J]. Scientia Horticulturae, 2023,307:e111492.
- [21] 孙光照,刘小刚,彭有亮,等.微润管布设方式和施肥水平对蓝莓生长及光合特性的影响[J].生态学杂志,2019,38(2):604-611.
- [22] 李恩峰,谭煌,王嘉航,等.滴灌水肥条件对樱桃产量、品质和土壤理化性质的影响[J].农业机械学报,2017,48(7):236-246.
- (上接第 266 页)
- [14] Li W H, Liu Q Z. Changes in fungal community and diversity in strawberry rhizosphere soil after 12 years in the greenhouse [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2019,18(3):677-687.
- [15] Liu J G, Wang X X, Zhang T L, et al. Assessment of active bacteria metabolizing phenolic acids in the peanut (*Arachis hypogaea* L.) rhizosphere[J]. Microbiological Research, 2017,20(5):118-124.
- [16] Bu R F, Xiao X M, Liao W B, et al. Exogenous Si alleviation of autotoxicity in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seed germination is correlated with changes in carbohydrate metabolism [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2018,37(3):784-793.
- [17] Liu J K, Xie M, Li X Z, et al. Main allelochemicals from the rhizosphere soil of *Saussurea lappa* (Decne.) Sch. Bip. and their effects on plants' antioxidase systems[J]. Molecules, 2018,23(10):2506-2520.
- [18] Bu R F, Xie J M, Yu J H, et al. Autotoxicity in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings is alleviated by silicon through an increase in the activity of antioxidant enzymes and by mitigating lipid peroxidation[J]. Plant Biology, 2016,59(3):247-259.
- [19] 丁晓雪,赵成义,曾勇,等.地下水埋深和土壤质地对胡杨实生幼苗根系生长及构型的影响[J].水土保持学报,2021,35(5):235-241,248.
- [20] 赵映雪,张凤兰,郝丽珍,等.NaCl 胁迫对沙葱苗期根系特征及无机离子含量的影响[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2020,48(3):115-121.
- [21] 张永平.硝普钠对肉桂酸处理黄瓜和黑籽南瓜根生理特性的影响[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2019,47(2):97-102,111.
- [22] Gao Z Y, Han M K, Hu Y Y, et al. Effects of continuous cropping of sweet potato on the fungal community structure in rhizospheric soil[J]. Frontiers in Microbiology, 2019,10(2):2269-2280.
- [23] 李婧.连作障碍对栝楼生理活性的影响及其根际土壤环境的动态探究[D].浙江 金华:浙江师范大学,2018.
- [24] 李妮,宋付朋,杨岩,等.轮作年限对大蒜根际土壤微生物群落的影响[J].水土保持学报,2013,27(5):209-213,218.
- [25] Fall D, Bakhoun N, Nourou S S, et al. Rhizobial inoculation increases soil microbial functioning and gum arabic production of 13-year-old *Senegalia senegal* (L.) Britton, trees in the north part of Senegal[J]. Frontiers in Plant Science, 2016,7(7):1355-1364.
- [26] Li Q K, Liu P, Tang Z H, et al. Effects of two phenolic acids on root zone soil nutrients, soil enzyme activities and pod yield of peanut[J]. The Journal of Applied Ecology, 2016,27(4):1189-1195.