

草莓根系分泌物和腐解物化感作用研究进展

齐永志^{1,3,*}, 孙雅如^{1,*}, 王 冰¹, 郭邯菲¹, 马 可¹, 甄文超^{2,3,**}

(¹河北农业大学植物保护学院, 河北保定 071001; ²河北农业大学农学院, 河北保定 071001; ³河北省作物生长调控重点实验室, 河北保定 071001)

摘 要: 草莓 (*Fragaria ananassa* Duch.) 根系分泌物和腐解物的化感作用可导致草莓生长发育不良、果实产量与品质下降、土壤微生态环境失衡和根部病害加重等, 是导致草莓连作障碍发生的重要原因之一。对草莓根系分泌物和腐解物中化感物质种类、提取检测方法、化感作用机制及其缓解措施等的研究进展进行综述, 探讨了目前研究中存在的不足及未来方向, 以期为连作障碍综合防控技术体系的创制提供理论参考。

关键词: 草莓; 化感物质; 化感作用; 连作障碍

中图分类号: S 668.1

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2021) 04-0778-13

Research Progress on Allelopathy of Root Exudates and Decompositions of Strawberry

QI Yongzhi^{1,3,*}, SUN Yaru^{1,*}, WANG Bing¹, GUO Hanfei¹, MA Ke¹, and ZHEN Wenchao^{2,3,**}

(¹College of Plant Protection, Hebei Agricultural University, Baoding, Hebei 071001, China; ²College of Agronomy, Hebei Agricultural University, Baoding, Hebei 071001, China; ³Key Laboratory of Regulation and Control of Crop Growth of Hebei, Baoding, Hebei 071001, China)

Abstract: The allelopathy caused by root exudates and decompositions of strawberry (*Fragaria ananassa* Duch.), always leading to the strawberry unhealthy growth and development, the decrease of yield and quality, the imbalance of soil micro-ecology and the aggravation of root diseases, and is one of the important reasons for the occurrence of continuous cropping obstacles. In order to provide theoretical reference for the creation of comprehensive control technology system of continuous cropping obstacles of strawberry, the research progress of allelochemicals in strawberry root exudates and decomposed substances, extraction and detection methods, allelopathy mechanism and its mitigation measures were reviewed, and the shortcomings and future directions in the current research were discussed.

Keywords: strawberry; allelochemicals; allelopathy; continuous cropping obstacle

据中国国家统计局 (2019) 统计, 2018 年中国草莓栽培面积达 12.0 万 hm^2 , 年产量突破 306.0 万 t, 种植面积和总产量均居世界第一。由于耕地数量限制及生产中广泛采用设施栽培, 草莓产区连作现象普遍, 连作障碍严重制约了草莓生产的可持续发展 (ARRIS, 1990; Cao & Wang, 2007)。

收稿日期: 2020 - 06 - 24; **修回日期:** 2020 - 11 - 07

基金项目: 河北农业大学师生协同创新项目 (SSXT201702); 河北农业大学植物保护学院创新创业项目 (ZHB201902)

* 共同第一作者

** 通信作者 Author for correspondence (E-mail: wenchao@hebau.edu.cn)

草莓连作障碍发生原因复杂多样, 但土壤微生态失衡是其发生的根本原因 (甄文超, 2003)。

化感作用 (Allelopathy) 是指植物释放到环境中的化学物质对自身或其他有机体 (包括植物、微生物和动物受体) 的生长发育产生有利或不利的的作用, 其产生的化学物质称为化感物质 (Rice, 1984)。目前围绕植物根系分泌物或腐解物的化感作用研究已成为揭示连作障碍发生机理的研究热点 (阎飞 等, 2000; 孔垂华和胡飞, 2002; Villagrasa et al., 2006)。植物主要通过根系分泌、残茬腐解、茎叶挥发或淋溶等途径, 向环境中释放化感物质进而影响其周围有机体的生长发育 (Singh et al., 1999; 孔垂华和胡飞, 2002; 李寿田 等, 2002; 徐墨航 等, 2019)。据报道, 大豆 (韩丽梅 等, 2005)、豌豆 (喻景权和松井佳久, 1999)、南瓜 (李明 等, 2005)、黄瓜 (Zhang et al., 2010)、水稻 (王大力 等, 2000)、棉花 (Wang et al., 1999) 等植物根系分泌物、腐解物的化感作用均可加重连作障碍的发生, 且不同植物的化感作用强弱差异显著。

结合近年来草莓根系分泌物和腐解物化感作用相关研究, 综述了草莓根系分泌物和腐解物种类、提取检测方法、化感作用机制及其缓解措施等方面的研究进展, 旨在为丰富草莓连作障碍发生机理和制定绿色高效防控技术体系提供理论依据, 也为其他植物连作障碍相关研究提供参考。

1 草莓根系分泌物和腐解物中化感物质种类

植物通过根系分泌或腐解释放多种化学物质, 主要包括酸、醇、醛、酮、酯、生物碱、嘌呤和核苷酸等, 但其中仅个别物质具有化感作用 (Putnam & Duke, 1978; Gross & Parthier, 1994; Seigler, 1996; Dakora & Phillips, 2002)。已有研究表明, 草莓根系分泌物和腐解物中主要包含酚酸和氨基酸两类化感物质 (甄文超, 2003; Cao & Wang, 2007; 赵绪生 等, 2012)。

1.1 酚酸类化感物质

甄文超等 (2004c) 研究发现, 草莓根系分泌物水提液和醇提液中均能检测到对羟基苯甲酸, 浓度分别为 0.0031 和 $0.0032 \text{ mg} \cdot \text{mL}^{-1}$; 根系腐解物水提液中含有对羟基苯甲酸、邻苯二甲酸、苯甲酸、4-羟基-3-甲氧基苯甲酸 (香草酸) 和 3,5-二甲氧基-4-羟基苯甲酸 (紫丁香酸、丁香酸), 而根系腐解物醇提液中除含上述酚酸外, 还有 3-甲氧基-4-羟基肉桂酸 (阿魏酸)。在草莓根系腐解物水提液和醇提液中, 邻苯二甲酸含量分别高达 0.0566 和 $0.0399 \text{ mg} \cdot \text{mL}^{-1}$ (甄文超 等, 2004c)。田给林 (2015) 从水培草莓根系分泌物水提液中检测到 3,5-二甲氧基-4-羟基苯甲酸、3-(4-羟基苯基)-2 丙烯酸 (对羟基肉桂酸、对香豆酸)、3,4-二羟基肉桂酸 (咖啡酸)、3-甲氧基-4-羟基肉桂酸、对羟基苯甲酸和 3-苯基-2-丙烯酸 (肉桂酸); 其中, 3-(4-羟基苯基)-2 丙烯酸和 3-甲氧基-4-羟基肉桂酸相对含量最高, 分别达 16.52 和 $32.71 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ 。不同浓度钾处理草莓后, 根系分泌物乙醇提取液中均可测定出 3-甲氧基-4-羟基肉桂酸、3-(4-羟基苯基)-2 丙烯酸和 3,5-二甲氧基-4-羟基苯甲酸, 且各处理 3-甲氧基-4-羟基肉桂酸浓度均超过 $0.3 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ (范腾飞 等, 2013)。赵绪生等 (2012) 研究发现, 草莓 ‘吐德拉’ ‘全明星’ 和 ‘丰香’ 根系分泌物中的对羟基苯甲酸含量均高于苯甲酸, 且不耐连作障碍的品种 ‘全明星’ 根系分泌物中对羟基苯甲酸含量最高。

李贺勤等 (2014) 从不同连作草莓年限土壤中检测到 3-甲氧基-4-羟基肉桂酸、对羟基苯甲酸、3-(4-羟基苯基)-2 丙烯酸和 3-苯基-2-丙烯酸; 其中, 连作 11 年的土壤中对羟基苯甲酸相对含量最高, 达 $55.94 \mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$, 肉桂酸的含量最低, 仅为 $2.03 \mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 。草莓根际土壤中对羟基苯甲酸含量随着连作年限增加而明显提高, 如连作 9 年的土壤比连作 2

年的土壤增加 264.1% (马燕会, 2012); 连作 11 年的土壤中 4 种化感物质总量比连作 2 年增加 348.7% (李贺勤 等, 2014)。上述报道中, 草莓根系分泌物中化感物质的种类及含量差异较大, 究其原因可能是由于供试草莓品种、提取时间、提取溶剂及检测方法不同。Tian 等(2019)从草莓根际土壤样品提取物中鉴定出 3,4,5 - 三羟基苯甲酸 (没食子酸)、3,4 - 二羟基苯甲酸 (原儿茶酸)、1 - 羟基六氢没食子酸 (绿原酸)、对羟基苯甲酸、3,4 - 二羟基肉桂酸、3,5 - 二甲氧基 - 4 - 羟基苯甲酸、3 - 甲氧基 - 4 - 羟基苯甲醛 (香兰素、香草醛)、3 - (4 - 羟基苯基) - 2 丙烯酸、3 - 甲氧基 - 4 - 羟基肉桂酸和反 - 3 - 苯丙烯酸 (反式肉桂酸)。

1.2 氨基酸类化感物质

甄文超等 (2004c) 在草莓根系腐解物中检测到丝氨酸 (Ser)、天冬氨酸 (Asp)、谷氨酸 (Glu)、苏氨酸 (Thr)、脯氨酸 (Pro) 和精氨酸 (Arg), 精氨酸相对含量最高, 为 $7.845 \mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$; 脯氨酸相对含量最低, 仅为 $0.643 \mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$; 在根系分泌物中检测到丝氨酸、天冬氨酸和谷氨酸, 谷氨酸相对含量最高, 为 $0.136 \mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 。在草莓 ‘吐德拉’、‘丰香’ 和 ‘全明星’ 根系分泌物中分别检测出 5 种 [Asp、Ser、缬氨酸 (Val)、Glu 和 Pro]、3 种 (Asp、Ser 和 Val) 和 5 种 (Ser、Val、Thr、Glu 和 Arg) 氨基酸, 抗枯萎病品种 ‘吐德拉’ 根系分泌物中天冬氨酸含量最高, 谷氨酸次之; 感枯萎病品种 ‘丰香’ 和 ‘全明星’ 中均是丝氨酸含量最高 (马燕会 等, 2012)。

1.3 其他化感物质

Kitazawa 等 (2005) 检测到草莓根系分泌物中含有 2 - 羟基丙酸 (乳酸)、丁二酸 (琥珀酸)、己二酸、苯甲酸和对羟基苯甲酸等化感物质; 其中乳酸相对含量最高, 丁二酸其次, 对羟基苯甲酸含量最低。此外, 草莓根系腐解物水提液中糖分含量是醇提液的 1.49 倍, 分泌物中糖分含量是醇提液的 1.89 倍 (甄文超, 2003)。除酚酸类物质外, 草莓根系分泌物中萜类物质相对含量也较高; 其中的 3,7 - 二甲基 - 2,6 - 辛二烯 - 1 - 醇 (香叶醇)、 β - 雄刈萱草醇 (香茅醇)、7 - 甲基 - 3 - 亚甲基 - 1,6 - 辛二烯 (月桂烯) 及其三者混合物均可显著抑制草莓植株的生长发育 (李维华, 2018)。

2 草莓根系分泌物和腐解物中化感物质的提取与检测

2.1 酚酸类

甄文超等 (2004c) 分别用蒸馏水和 95%乙醇提取了草莓根系腐解物和分泌物中的化感物质: 首先收集已培养草莓组培苗的蛭石, 然后按 1:1 体积比混合, 振荡提取 24 h, 经离心后浓缩, 最后用高效液相色谱 (HPLC) 测定。赵绪生等 (2012) 和范腾飞等 (2013) 使用的方法与甄文超等 (2004c) 相同。田给林 (2015) 采用溶液培养法收集水培草莓根系分泌物: 根系经自来水和蒸馏水清洗后, 置于含蒸馏水的三角瓶中光照培养 6 h; 滴浓磷酸后培养液过滤, 再冷冻至干后待测; 草莓根际土经 NaOH 处理后, 振荡提取 30 min、离心后再用盐酸酸化, 离心得上清液; 在 280 nm 波长下用 HPLC 法测定。马燕会等 (2012) 采用装有 XAD-4 吸附树脂的连续根系分泌物收集系统 (CRETS) 收集草莓根系分泌物, 经蒸馏水振荡提取后, 依次离心、浓缩, 再用 HPLC 法测定。

Kitazawa 等 (2005) 先用甲醇和 NaOH 等体积混合液提取已吸附水培草莓根系分泌物的活性炭, 提取液浓缩后再用 HCl 处理, 乙酸乙酯萃取浓缩, 经气相色谱法-质谱联用仪 (GC/MS) 分离鉴定。李贺勤等 (2014) 参考田给林 (2015) 的方法处理草莓根围土壤后, 再用乙酸乙酯萃取上清液; 萃

取液浓缩后在 254 nm 波长下用液—质联用仪 (Agilent 1100 LC/MSD Trap VL) 分析。

2.2 氨基酸类

甄文超等 (2004c) 收集了草莓根系分泌物 (用等体积 95%乙醇或蒸馏水提取培养草莓 60 d 的蛭石) 和腐解物 (粉碎草莓根系后加等质量蒸馏水, 再接种微生物腐解 30 d, 用等体积 95%乙醇或蒸馏水提取), 离心、浓缩后, 采用柱前衍生高效液相色谱法 (ACCQ · Tag 法) 在 248 nm 波长下检测到精氨酸等 9 种氨基酸。马燕会等 (2012) 采用装有 XAD-4 吸附树脂的连续根系分泌物收集系统 (CRETS) 收集草莓根系分泌物后, 用 HPLC 法分别在 338 nm 和 262 nm 波长下测定了化感物质胁迫下不同抗枯萎病草莓品种根系分泌物中氨基酸种类的差异, 发现对羟基苯甲酸可降低对尖孢镰刀菌“抑制型”氨基酸如天冬氨酸含量, 提高“促进型”氨基酸种类和含量。

2.3 其他

Kitazawa 等 (2005) 用甲醇和 NaOH 等体积混合液提取活性炭吸附的水培草莓根系分泌物, 提取液浓缩后再用 HCl 处理, 乙酸乙酯萃取浓缩液后用气相色谱—质谱联用仪 GC/MS 分离鉴定出 2-羟基丙酸、丁二酸、己二酸等化感物质。Tian 等 (2019) 用 NaOH 溶液处理新鲜土样后得上清液, 再经浓 HCl 酸化后离心, 280 nm 条件下, HPLC 鉴定出反-3-苯丙烯酸、3-甲氧基-4-羟基苯甲醛, 3-(4-羟基苯基)-2 丙烯酸等化感物质。

3 草莓根系分泌物和腐解物的化感作用

3.1 对草莓自身的化感作用

诸多研究表明, 化感作用强度与化感物质种类及含量密切相关, 低浓度化感物质易表现出促进作用, 而高浓度则表现为促进、抑制或无作用等形式 (Rose et al., 1983; Suzuki et al., 1987; 王璞和赵秀琴, 2001)。

Kitazawa 等 (2005) 研究发现, 水培草莓根系分泌物对草莓生长具有明显抑制作用, $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 乳酸、苯甲酸、琥珀酸、己二酸和对羟基苯甲酸均可抑制‘丰香’草莓植株干、鲜质量, 且抑制作用均随化感物质浓度的提高而增强; 其中苯甲酸对植株鲜质量、芽数、根干质量和最长根长的抑制作用最强。 $1.0 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 对羟基苯甲酸、苯甲酸和阿魏酸对草莓组培苗根系生长、茎与叶生长均表现抑制作用, 化感物质浓度越高抑制作用越强; 其中根系伸长和茎叶鲜质量对上述 3 种化感物质的敏感性均较强 (甄文超 等, 2004a)。在含有草莓根系分泌物或苯甲酸的培养液中, 草莓根系、茎叶等生长均受到明显抑制 (Asao et al., 2008; Asaduzzaman et al., 2012)。范腾飞等 (2013) 的研究表明, 缺钾条件下含有 4%根系分泌物培养基对草莓根系生长的抑制作用, 明显强于含有 1%和 2%根系分泌物处理, 茎叶鲜质量和侧根数亦均少于后两种处理。齐永志等 (2008) 的研究发现, 不同草莓品种根系分泌物成分的差异会显著影响其对枯萎病或连作障碍的抗性。与对羟基苯甲酸或尖孢镰刀菌草莓专化型 (*Fusarium oxysporum* Schl. f. sp. *fragariae*) 单因子分别处理相比, 两因子协同处理对草莓根系、茎粗、叶片等生长发育指标的抑制作用更显著 (齐永志, 2008)。

化感物质可直接或间接影响植株根系膜系统 (Baziramakenga et al., 1995; Dayan et al., 1999)、根系保护酶活性 (林文雄 等, 2001; Ahrabi et al., 2011)、叶片光合作用 (Qian et al., 2009; Hussain & Reigoso, 2011; Uddin et al., 2012) 等, 进而加剧膜脂过氧化程度, 增强细胞内养分外渗, 降低

植株抗逆(病)性,抑制植株生长发育。

代丽等(2006)研究发现,10%的草莓根系分泌物和2.5%的根系腐解物水提液均能显著降低‘全明星’草莓根系活力和超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase)活性。与单独接种尖孢镰刀菌处理相比,化感物质对羟基苯甲酸胁迫后再接种尖孢镰刀菌处理草莓的根系质膜 H^+ -ATP酶和液泡膜 H^+ -ATP酶活性分别降低50.4%和60.1%,根系超氧化物歧化酶、过氧化物歧化酶(Peroxidase)、多酚氧化酶(Polyphenol oxidase)和过氧化氢酶(Catalase)活性降低15%~56%;两因子协同处理后,叶片叶绿素总量(叶绿素a+b)、净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)均显著降低,降幅在12.4%~45.3%之间(齐永志,2008);此外,对羟基苯甲酸通过影响原初荧光(F_0)、最大荧光(F_m)和非环式光合电子传递效率(Φ_{PSII})等进一步加重叶片PSII反应中心的破坏程度,抑制光合作用(齐永志,2008; Zhao et al., 2009; 齐永志和甄文超,2016)。

化感物质不仅影响草莓植株生长发育和防御体系酶活性,还会增加根系中丙二醛(Malondialdehyde)含量和细胞膜脂透性,进而导致根部抗病性降低(甄文超等,2004a;高志华等,2008)。对羟基苯甲酸可加速草莓根系褐变、老化,易引发草莓根部病害重发(齐永志,2008)。王宁(2013)研究发现,与清水对照相比,对羟基苯甲酸处理后,‘丰香’和‘吐德拉’草莓根系表皮细胞受损程度均明显加重;显著加重了尖孢镰刀菌草莓专化型对2种草莓根系皮层、表皮、中柱薄壁细胞和导管壁结构的破坏程度,导管侵染率分别高达22.5%和15.8%。齐永志等(2015)的研究亦证明对羟基苯甲酸和尖孢镰刀菌草莓专化型协同处理可加快尖孢镰刀菌菌丝在草莓根系中的侵染速率,且不耐连作障碍的品种‘丰香’被侵染更快、枯萎病病情指数更高。

3.2 对根际微生物的化感作用

化感物质可通过影响植株根际微生物活性进而抑制植株的生长发育或减弱其抗病(逆)性(Blum, 1998; Kong et al., 2008; Chen et al., 2011)。草莓根系腐解物对尖孢镰刀菌(*F. oxysporum*)、立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)和大丽轮枝菌(*Verticillium dahliae*)菌丝生长均表现促进作用,促进率分别为21.0%、13.6%和19.4%,致使根部病情指数增幅分别高达67.0%、60.0%和72.2%;根系分泌物对上述3种病原菌菌丝生长的促进率分别为10.6%、9.7%和23.6%,病情指数增幅分别高达110.0%、82.9%和101.6%(甄文超,2003)。代丽等(2006)的研究证明,草莓根系分泌物和腐解物的醇提液对尖孢镰刀菌和大丽轮枝菌孢子萌发的促进率为7.93%~22.4%,其水提液对孢子萌发的促进率为1.48%~24.9%;促进率均随草莓根系分泌物和腐解物浓度的提高而增强。

草莓根系分泌3,7-二甲基-2,6-辛二烯-1-醇(香叶醇)、 β -雄刈萱草醇(香茅醇)、7-甲基-3-亚甲基-1,6-辛二烯(月桂烯)等萜类物质能显著抑制线虫种群数量,且香叶醇及混合物(香叶醇、香茅醇和月桂烯)浓度为300 mg·kg⁻¹时抑制作用最强,抑制率均在48%以上(李维华,2018)。香叶醇、月桂烯和混合物(香叶醇、香茅醇和月桂烯)可促进真菌的增殖,最佳促进浓度分别为150、150和100 mg·kg⁻¹(李维华,2018)。0.2和0.4 mmol·L⁻¹对羟基苯甲酸处理后,草莓培养基质中尖孢镰刀菌数量分别提高76.7%和104.6%,枯萎病病情指数增幅分别为60.6%和36.5%(齐永志等,2016)。Tian等(2019)研究发现,高浓度3-甲氧基-4-羟基肉桂酸可显著提高尖孢镰刀菌孢子萌发率和促进菌落生长;外源添加25.0 μ g·g⁻¹3-甲氧基-4-羟基肉桂酸协同接种尖孢镰刀菌孢子悬浮液,40 d后草莓枯萎病病情指数提高37.0%。

据报道,草莓根系分泌物和腐解物中Ser、Thr、Pro和Arg均可显著促进尖孢镰刀菌和立枯丝核菌的菌丝生长,而Glu和Asp对上述2种病原菌和大丽轮枝菌的菌丝生长均表现抑制作用;Ser、Pro和Arg均可促进大丽轮枝菌和尖孢镰刀菌的孢子萌发(甄文超等,2004b)。马燕会等(2012)

研究证明, 对羟基苯甲酸降低了‘吐德拉’草莓根系分泌物中对尖孢镰刀菌“抑制型”氨基酸含量 (Asp 和 Glu 分别降低 5.9%和 23.6%), 但提高了‘全明星’草莓根系分泌物中“促进型”氨基酸 (Ser、Arg 和 Thr 增幅分别增加 52.9%、36.4%和 140.6%) 含量; 对羟基苯甲酸胁迫下, 17 个草莓品种枯萎病发病程度均呈加重趋势, 病情指数提高 1.88 ~ 24.44; 其中, ‘红玫瑰’和 ‘丰香’草莓病情指数分别增加 77%和 69%。

4 草莓根系分泌物和腐解物化感作用的缓解措施

4.1 利用化感物质降解菌

齐永志等 (2008) 从连作土壤中筛选出不动杆菌属 (*Acinetobacter*) B3512, 2 °C 培养 48 h, 化感物质对羟基苯甲酸的降解率达 95.7%, 72 h 达 90.0%。解灵军等 (2009) 在培养基质中接种解酚菌, 能显著提升草莓组培苗根系活力, 降低根系细胞膜渗透性, 进而提高植株根长、株高和干质量等生长指标。扈金丽 (2011) 以姜黄、玉米秸秆粉和麦麸等为基质, 创制了解酚菌—烟酸芽孢杆菌 (*Bacillus niacini*) 的室内发酵工艺, 并初步研发出 1 种复合微生态调控剂, 田间应用可达到降低根际土壤中对羟基苯甲酸含量、抑制尖孢镰刀菌增殖和防控土传病害的多重效果。

毛宁等 (2010b) 利用草莓水培试验证明, 培养液中接种 4 株链霉菌属 (淡紫褐链霉菌 251 号和 252 号、链霉菌 40 号和 49 号) 链霉菌 7 d 后, 对羟基苯甲酸降解率分别为 98.2%、98.7%、98.5% 和 97.6%; 盆栽试验表明, 上述 4 株链霉菌对草莓根系土壤中对羟基苯甲酸的降解率和枯萎病的平均防效均在 51%以上。在施用对草莓具有促生作用放线菌菌 (Act11 和 Act12) 150 d 后, 苯甲酸和对羟基苯甲酸的降解量分别为 700 ~ 888、747 ~ 867 和 94 ~ 218、117 ~ 118 mg · kg⁻¹, 降解率分别为 76.0%和 52.1% (毛宁 等, 2010a)。

杜霞霞 (2009) 研究发现, 黑曲霉 (*Aspergillus niger*)、黄曲霉 (*Aspergillus flavus*) 和青霉 (*Penicillium*) 均可降解对羟基苯甲酸; 其中, 接种 2.2×10^9 CFU · mL⁻¹ 黑曲霉 7 d 后, 不同浓度 (原始浓度分别为 4 g · L⁻¹、6 g · mL⁻¹ 和 8 g · mL⁻¹) 溶液中对羟基苯甲酸降解率均在 99.5%以上, 该菌株降解能力最强; 黄曲霉降解率在 15.5% ~ 92.7%之间, 青霉降解率最低。土壤修复剂 (主要包含昆虫体和昆虫代谢物) 能显著降低草莓连作土壤中对羟基苯甲酸、阿魏酸、对香豆酸等酚酸类物质的含量 (Li et al., 2012)。

4.2 利用电降解

Toshiki 等 (2008) 报道, 电压 10 V、电流 2.0 A 处理能显著降低营养液中苯甲酸的浓度, 缓解苯甲酸对草莓生长的抑制作用, 提高草莓产量。Asaduzzaman 等 (2012) 报道, 每隔 4 周电降解处理 1 次水培系统中未更新的营养液 (2 h), 能显著减弱营养液的自毒作用, 提高草莓营养生长速率; 该处理草莓果实产量恢复率 99%, 明显高于更新营养液的处理 (恢复率为 71%)。Talukder 等 (2019) 发现, 交流电降解未更新营养液, 对草莓根系分泌物化感作用的缓解效果较强, 果实产量与更新营养液处理 (225.9 g · plant⁻¹) 无显著差异, 但显著高于未更新的营养液处理 (仅为 114.0 g · plant⁻¹); 植株生长和果实品质也有类似的趋势。

4.3 利用氨基酸

喷施谷氨酸和采用二极管混合光 (红光: 蓝光 = 8:2, 567 μmol · m⁻² · s⁻¹) 照射协同处理可显

著提高草莓植株生长量、果实产量和果实中抗坏血酸的含量,增加叶、冠、根中钙和铁含量;单独喷施谷氨酸亦可在一定程度上提高草莓单株果实数及产量(Talukder et al., 2018)。Mondal 等(2013)研究发现,叶面喷施 2 mL 200 mg · L⁻¹ Ala、Cys、Glu 等 10 余种氨基酸均能降低水培营养液的自毒作用,提高草莓植株的生长量和产量;其中,喷施羟脯氨酸(Hyp)和 Glu 的果实产量均比喷水对照高约 50%。

4.4 利用抗性种质

马燕会(2012)利用含有对羟基苯甲酸的 MS 培养基筛选出 TZ-125 等 10 株对其抗性较强的草莓不定芽;盆栽试验进一步证实在对羟基苯甲酸胁迫下 DA-133 和 TZ-125 草莓不定芽株高、叶片数和根长明显优于其他 8 株。甄文超等(2013)分别以尖孢镰刀菌(*F. oxysporum*)毒素和对羟基苯甲酸为选择压力,利用组织培养法分步诱变获得 3 株抗连作障碍较强的草莓新种质——DS21、DS06 和 DS11;以对羟基苯甲酸和尖孢镰刀菌草莓专化型毒素混合液为选择压力,结合组织培养筛选出 2 个耐连作障碍突变体新品种‘连达’和‘连童’,其室内耐化感物质能力和田间耐连作障碍能力均显著高于各自亲本‘达赛莱克特’和‘童子一号’(齐永志 等, 2017a, 2017b)。

4.5 利用生长素类似物

Kitazawa 等(2007)证明,叶面施用二氯苯氧乙酸(2,4-D)和 1-萘乙酸(NAA)等生长素类似物避免了水培草莓自毒作用引起的生物量的减少,其中 5.4 μmol · L⁻¹ NAA 在缓解草莓自毒作用和提高产量方面均最优。营养液中添加活性炭(AC)培养的草莓营养生长和生殖生长均优于无活性炭的(Kitazawa et al., 2005)。

4.6 利用蚯蚓

施用蚯蚓及蚯蚓粪能降低连作土壤酚酸的含量,减轻草莓连作障碍中的对羟基苯甲酸等酚酸类物质的化感效应,提高土壤脲酶等的活性(田给林 等, 2015);在盆栽条件下,威廉腔蚓和赤子爱胜蚓可使草莓枯萎病病情指数由 50.9 分别降至 11.8 和 27.7,土壤中对香豆酸降解量分别提高 22.24 和 40.17 μg · g⁻¹ (Bi et al., 2018)。

5 展望

目前,草莓根系腐解物和分泌物化感作用的研究成果颇为丰硕,主要集中在化感物质鉴定、化感潜力评价与化感作用缓解 3 个方面,但涉及化感作用的分子机制很少。另外,诸多试验对草莓根系腐解物和分泌物化感作用的探索主要是室内盆栽或水培模拟,而该类研究很可能不能科学地反映化感作用在田间或设施栽培环境中的表现。因此,建议在扩大化感物种类、分子生物学机制、化感物质协同作用及其与根际微生物相互作用、化感作用缓解技术等 4 方面进行深入探讨。

5.1 扩大化感物质种类的研究范围

目前诸多研究认为草莓根系产生的化感物质主要为酚酸和氨基酸(甄文超, 2003; Cao & Wang, 2007; 齐永志, 2008; 刘奇志 等, 2013)。随着现代分析仪器的发展和检测水平的提高,一些相对浓度低、化感作用强、转化成新物质快的关键性化感物质将不断被挖掘。根系分泌物和腐解物(特别是设施栽培条件下草莓根际土壤、培养基质)中的其他物质种类及其化感作用需要进一步探索。

5.2 揭示化感作用分子生物学机制

目前已开展了化感物质对植物生物量、光合作用、生理生化等指标的分子作用机制研究。安炎黄等(2019)和赵启安等(2020)研究发现,冬凌草甲素(Oridonin)能提高野生型拟南芥幼苗磷脂酶Dα1(PLDα1)和D-/L-半胱氨酸脱巯基酶(D-/L-Cdes)的活性及其基因表达。对伞花素(Cymene)处理蚕豆后,叶片核酮糖羧化酶基因(Rbcs-3C)和光系统II CP47蛋白基因(PsbB)均明显下调;α萜品烯(α-terpinene)处理后,PsbB也明显下调(阿的鲁骥等,2018)。亚油酸(Linoleic acid)对蛋白核小球藻化感作用的靶标基因是光合作用和氨基酸代谢等相关的基因(徐佳慧,2019)。而有关化感物质对草莓化感作用的分子机制还未见报道,需要加强研究。

5.3 探明化感物质协同作用及其与根际微生物相互作用

目前对草莓根系分泌物化感作用的研究多集中在单一化感物质方面,多种化感物质对根系生理生化、组织结构和生长发育等指标的协同作用研究极少(齐永志,2008;Zhao et al.,2009)。另外,化感物质对羟基苯甲酸胁迫可提高草莓根际土壤中尖孢镰刀菌的数量,使微生物群体由“细菌型”向“真菌型”转变(甄文超,2003;马燕会等,2012)。而多种化感物质对微生物的协同作用,及其胁迫处理对靶标真菌、细菌相对含量或根际微生态系统物种多样性的影响亦需要重点研究。

5.4 推进化感作用缓解技术的示范应用

利用抗性品种、解酚菌或添加剂、电降解、生长素类物质、氨基酸和补光等措施均可有效缓解草莓根系分泌物和腐解物的化感作用。然而,上述研究成果基本是在试验室或温室模拟条件下完成的。鉴于室内模拟环境与田间或设施栽培环境的差异,该类缓解技术在田间或设施栽培条件下的应用效果亟需验证。综合构建化感作用缓解技术模式或集成缓解技术体系并示范推广应用,不仅可以减少农药的施用量,有效防控土传病害,增强植株抗性,还能助力其他生防、绿色产业的发展。

References

- Ade Lu-ji, Zhou Jian, Li Jie, Ma Dan-wei. 2018. Effect of Allelochemical Stress from *Chenopodium ambrosioides* L. on chloroplast ultrastructure and photosynthetic keygene expression in leaves of *Vicia faba* seedlings. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 31 (12): 2527 - 2532. (in Chinese)
- 阿的鲁骥, 周 健, 李 洁, 马丹炜. 2018. 土荆芥化感胁迫下蚕豆叶绿体超微结构和光合关键基因表达的变化. 西南农业学报, 31 (12): 2527 - 2532.
- Ahrabi F, Enteshari S, Moradshahi A. 2011. Allelopathic potential of para-hydroxybenzoic acid and coumarin on canola: Talaieh cultivar. Journal of Medicinal Plant Research, 5 (20): 5104 - 5109.
- An Yan-huang, Zhao Qi-an, Chen Lu, Zhao Min, Zhang Li-huan, Yang Ning. 2019. Phospholipase is involved in the allelopathy of diterpenoid oridonin to *Arabidopsis thaliana*. Chinese Journal of Ecology, 38 (4): 995 - 1003. (in Chinese)
- 安炎黄, 赵启安, 陈 璐, 赵 敏, 张莉环, 杨 宁. 2019. 磷脂酶参与二萜类化合物冬凌草甲素冬凌草甲素(Oridonin)对拟南芥的化感作用. 生态学杂志, 38 (4): 995 - 1003.
- ARRIS D C. 1990. Control of *Verticillium* wilt and other soil-borne diseases of strawberry in Britain by chemical soil disinfestation. Journal of Horticultural Science, 65 (3): 401 - 408.
- Asaduzzaman M, Kobayashi Y, Isogami K, Tokura M, Tokumasa K, Asao T. 2012. Growth and yield recovery in strawberry plants under autotoxicity through electrodegradation. European Journal of Horticultural Science, 77 (2): 58 - 67.
- Asao T, Kitazawa H, Ban T, Pramanik H R. 2008. Electrodegradation of root exudates to mitigate autotoxicity in hydroponically grown strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) plants. International Urology & Nephrology, 43 (7): 2034 - 2038.

- Baziramakenga R, Leroux G D, Simard R R. 1995. Effects of benzoic and cinnamic acids on membrane permeability of soybean roots. *Journal of Chemical Ecology*, 21 (1): 1271 – 1285.
- Bi Y M, Tian G L, Wang C, Zhang Y, Wang D N, Zhang F F, Zhang L S, Sun Z J. 2018. Differential effects of two earthworm species on Fusarium wilt of strawberry. *Applied Soil Ecology*, 126: 174 – 181.
- Blum U. 1998. Effects of microbial utilization of phenolic acids and their phenolic acid breakdown products on allelopathic interactions. *Journal of Chemical Ecology*, 24 (4): 685 – 708.
- Cao K Q, Wang S T. 2007. Autotoxicity and soil sickness of strawberry (*Fragaria × ananassa*). *Allelopathy Journal*, 20 (1): 103 – 114.
- Chen S L, Zhou B L, Lin S S, Li X, Xi H J, Yin L Y, Ye X L. 2011. Allelopathic effects of cinnamic acid and vanillin on soil microbes, soil enzymes activities and growth of grafted eggplants. *Allelopathy Journal*, 28 (1): 29 – 40.
- China National Bureau of statistics. 2019. China Statistical Yearbook. Beijing: China Statistics Press. (in Chinese)
- 中国国家统计局. 2019. 中国统计年鉴. 北京: 中国统计出版社.
- Dai Li, Zhao Hong-mei, Zhen Wen-chao. 2006. Allelopathy in strawberry replantation disease. *Science and Technology Guide*, 24 (6): 52 – 54. (in Chinese)
- 代 丽, 赵红梅, 甄文超. 2006. 草莓再植病害中的化感作用研究. *科技导报*, 24 (6): 52 – 54.
- Dayan F E, Watson S B, Galindo J C G, Hernández A, Dou J, McChesney J D, Duke S O. 1999. Phytotoxicity of quassinoids: physiological responses and structural requirements. *Pesticide Biochemistry & Physiology*, 65 (1): 15 – 24.
- Dakora F D, Phillips D A. 2002. Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments. *Plant and Soil*, 245 (1): 35 – 47.
- Du Xiao-xia. 2009. Screening of degradation strains on strawberry phenolic acids autotoxins and their control disease promotion growth to strawberry [M. D. Dissertation]. Yangling: Northwest A & F University. (in Chinese)
- 杜霞霞. 2009. 草莓酚酸类自毒物质降解菌筛选及对草莓防病促生作用研究 [硕士论文]. 杨凌: 西北农林科技大学.
- Fan Teng-fei, Cao Zeng-qiang, Bi Yan-meng, Tian Gei-lin, Zhang Lu-sheng. 2013. Influence of K-deficiency stress on plant growth of strawberry and soil-borne disease under continuous cultivation. *Acta Horticulturae Sinica*, 40 (4): 633 – 640. (in Chinese)
- 范腾飞, 曹增强, 毕艳孟, 田给林, 张潞生. 2013. 缺钾胁迫对连作草莓生长和土传病害的影响. *园艺学报*, 40 (4): 633 – 640.
- Gao Zhi-hua, Zhang Xue-ying, Ge Hui-bo, Zheng Li-jin. 2008. Modeling the obstacle effects of strawberry root exudates. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 14 (1): 189 – 193. (in Chinese).
- 高志华, 张学英, 葛会波, 郑丽锦. 2008. 草莓根系分泌物障碍效应的模拟研究. *植物营养与肥料学报*, 14 (1): 189 – 193.
- Gross D, Parthier B. 1994. Novel natural substances acting in plant growth regulation. *Journal of Plant Growth Regulation*, 13 (2): 93 – 114.
- Han Li-mei, Ju Hui-yan, Yang Zhen-ming. 2005. Allelopathy of root exudates from two genotypes soybeans on root rot pathogenic fungi. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 16 (1): 137 – 141. (in Chinese)
- 韩丽梅, 鞠会艳, 杨振明. 2005. 两种基因型大豆根分泌物对大豆根腐病菌的化感作用. *应用生态学报*, 16 (1): 137 – 141.
- Hu Jin-li. 2011. Study on the effect of soil microecological regulation on Strawberry continuous cropping obstacle [M. D. Dissertation]. Baoding: Hebei Agricultural University. (in Chinese)
- 扈金丽. 2011. 土壤微生态调控对草莓连作障碍治效果研究 [硕士论文]. 保定: 河北农业大学.
- Hussain M I, Reigosa M J. 2011. Allelochemical stress inhibits growth, leaf water relations, PSII photochemistry, non-photochemical fluorescence quenching, and heat energy dissipation in three C-3 perennial species. *Journal of Experimental Botany*, 62 (13): 4533 – 4545.
- Kitazawa H, Asao T, Ban T. 2007. 2, 4-D and NAA supplementation mitigates autotoxicity of strawberry in hydroponics. *Journal of Applied Horticulture*, 9 (1): 26 – 30.
- Kitazawa H, Asao T, Ban T, Pramanik M H R, Hosoki T. 2005. Autotoxicity of root exudates from strawberry in hydroponic culture. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 80 (6): 677 – 680.
- Kong Chui-hua, Hu Fei. 2002. Allelopathy of plants and its application. Beijing: China Agriculture Press. (in Chinese)
- 孔垂华, 胡 飞. 2002. 植物的化感作用及其应用. 北京: 中国农业出版社.
- Kong C H, Wang P, Zhao H, Xu X H, Zhu Y D. 2008. Impact of allelochemical exuded from allelopathic rice on soil microbial community. *Soil Biology and Biochemistry*, 40 (7): 1862 – 1869.

- Li H Q, Liu Q Z, Xie F. 2012. Effects of soil amendment on phenolic acids content and enzyme activities in rhizosphere soil of continuous cropping strawberry. Organizing Committee of International Strawberry Symposium. Book of Abstracts VII International Strawberry Symposium ISHS. Beijing: China Agriculture Press: 79.
- Li He-qin, Liu Qi-zhi, Zhang Lin-lin, Wang Yu-ling, Zhang Hang, Bai Peng-hua, Luan Xiao-bing. 2014. Accumulation of phenolic acids in the monocultured strawberry soils and their effect on soil nematodes. Chinese Journal of Ecology, 33 (1): 169 - 175. (in Chinese).
- 李贺勤, 刘奇志, 张林林, 王玉玲, 张 航, 白鹏华, 栾小兵. 2014. 草莓连作土壤酚酸类物质积累对土壤线虫的影响. 生态学杂志, 33 (1): 169 - 175.
- Li Ming, Ma Yong-qing, Shui Jun-feng. 2005. Allelopathic effects of cultured *Cucurbita moschata* root exudates. Chinese Journal of Applied Ecology, 16 (4): 744 - 749. (in Chinese)
- 李 明, 马永清, 税军峰. 2005. 南瓜组培根根系分泌物的化感效应研究. 应用生态学报, 16 (4): 744 - 749.
- Li Shou-tian, Zhou Jian-min, Wang Huo-yan, Chen Xiao-qin. 2002. Research surveys of allelopathy in plants. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 10 (4): 68 - 70. (in Chinese)
- 李寿田, 周健民, 王火焰, 陈小琴. 2002. 植物化感作用研究概况. 中国生态农业学报, 10 (4): 68 - 70.
- Li Wei-hua. 2018. Entomopathogenic nematode and microbe community variation in strawberry continuous cropping soil and the soil amendment effects [Ph. D. Dissertation] . Beijing: China Agricultural University. (in Chinese)
- 李维华. 2018. 草莓重茬土壤中昆虫病原线虫和微生物群落变化及在修复重茬土壤中的作用 [博士论文] . 北京: 中国农业大学.
- Lin Wen-xiong, He Hua-qin, Guo Yu-chun, Liang Yi-yuan, Chen Fang-yu. 2001. Rice allelopathy and its physiobiochemical characteristics. Chinese Journal of applied ecology, 12 (6): 871 - 875. (in Chinese)
- 林文雄, 何华勤, 郭玉春, 梁义元, 陈芳育. 2001. 水稻化感作用及其生理生化特性的研究. 生态学报, 12 (6): 871 - 875.
- Liu Qi-zhi, Li He-qin, Li Xing-yue, Liu Yan-bin, Bai Chun-qi, Bai Peng-hua. 2013. Research progress of continuous cropping obstacle allelopathy and autotoxicity of strawberry. China Fruits, (3): 76 - 79. (in Chinese)
- 刘奇志, 李贺勤, 李星月, 刘艳斌, 白春启, 白鹏华. 2013. 草莓连作障碍——化感自毒作用研究进展. 中国果树, (3): 76 - 79.
- Ma Yan-hui. 2012. Screening of resistant mutants to continuous cropping obstacles in strawberry and resistance evaluations of their regeneration plants [M. D. Dissertation] . Baoding: Hebei Agricultural University. (in Chinese)
- 马燕会. 2012. 草莓抗连作障碍突变体的筛选及其再生植株抗性评价 [硕士论文] . 保定: 河北农业大学.
- Ma Yan-hui, Qi Yong-zhi, Zhao Xu-sheng, Zhen Wen-chao. 2012. Wilt disease resistance of different strawberry cultivars under root autotoxins stress. Journal of Agricultural University of Hebei, 35 (2): 97 - 101. (in Chinese)
- 马燕会, 齐永志, 赵绪生, 甄文超. 2012. 自毒物质胁迫下不同草莓品种枯萎病抗性变化的研究. 河北农业大学学报, 35 (2): 97 - 101.
- Mao Ning, Xue Quan-hong, Tang Ming. 2010a. Biodegradation of benzoic acid and p-hydroxybenzoic acid in the strawberry planting soil by two strains of actinomyces. Journal of Northwest A & F University, 38 (5): 143 - 148. (in Chinese)
- 毛 宁, 薛泉宏, 唐 明. 2010a. 2 株放线菌对土壤中苯甲酸和对羟基苯甲酸的降解作用. 西北农林科技大学学报, 38 (5): 143 - 148.
- Mao Ning, Xue Quan-hong, Tang ming, Wang Ling-na, Zhao Juan, Duan Chun-mei. 2010b. Degradation of p-hydroxybenzoic acid by actinomyces and its effects on strawberry growth. Journal of Agricultural Science and Technology, 12 (5): 103 - 108. (in Chinese)
- 毛 宁, 薛泉宏, 唐 明, 王玲娜, 赵 娟, 段春梅. 2010b. 放线菌对对羟基苯甲酸的降解作用及草莓生长的影响. 中国农业科技导报, 12 (5): 103 - 108.
- Mondal F M, Asaduzzaman M, Kobayashi Y, Ban T, Asao T. 2013. Recovery from autotoxicity in strawberry by supplementation of amino acids. Scientia Horticulturae, 164 (17): 137 - 144.
- Putnam A R, Duke W B. 1978. Allelopathy in agroecosystems. Annual Reviews Phytopathology, 16 (1): 431 - 451.
- Qi Yong-zhi. 2008. Study on synergistic effect of root allelochemical and pathogen in the replant disease of strawberry [M. D. Dissertation] . Baoding: Hebei Agricultural University. (in Chinese)
- 齐永志. 2008. 根系化感物质与病原菌在草莓连作障碍中的协同作用研究 [硕士论文] . 保定: 河北农业大学.
- Qi Yong-zhi, Jia Wei, Su Yuan, Liu Xue-jing, Wang Ning, Ma Yan-hui, Zhen Wen-chao. 2017a. A new strawberry cultivar 'Lianda' . Acta Horticulturae Sinica, 44 (6): 1217 - 1218. (in Chinese)

- 齐永志, 贾薇, 苏媛, 刘雪静, 王宁, 马燕会, 甄文超. 2017a. 草莓新品种‘连达’. 园艺学报, 44 (6): 1217 – 1218.
- Qi Yong-zhi, Jin Jing-jing, Chang Na, Zhang Xue-jiao, Yin Bao-zhong, Zhen Wen-chao. 2016. Improvement effect of 4-hydroxybenzoic acid on occurrence of wilt disease of strawberry. *China Plant Protection*, 36 (9): 5 – 10. (in Chinese)
- 齐永志, 金京京, 常娜, 张雪娇, 尹宝重, 甄文超. 2016. 对羟基苯甲酸对草莓枯萎病发生的助长作用. 中国植保导刊, 36 (9): 5 – 10.
- Qi Yong-zhi, Su Yuan, Jia Wei, Wang Ning, Liu Xue-jing, Ma Yan-hui, Zhen Wen-chao. 2017b. A new strawberry cultivar ‘Liantong’. *Acta Horticulturae Sinica*, 44 (7): 1419 – 1420. (in Chinese)
- 齐永志, 苏媛, 贾薇, 王宁, 刘雪静, 马燕会, 甄文超. 2017b. 草莓新品种‘连童’. 园艺学报, 44 (7): 1419 – 1420.
- Qi Yong-zhi, Su Yuan, Wang Ning, Zhen Wen-chao. 2015. Observation on histological structure of strawberry roots after inoculating *Fusarium oxysporum* f. sp. *fragariae* under 4-hydroxybenzoic acid stress. *Acta Horticulturae Sinica*, 42 (10): 1909 – 1918. (in Chinese)
- 齐永志, 苏媛, 王宁, 甄文超. 2015. 对羟基苯甲酸胁迫下尖孢镰刀菌侵染草莓根系的组织结构观察. 园艺学报, 42 (10): 1909 – 1918. (in Chinese)
- Qi Yong-zhi, Zhen Wen-chao. 2016. Impacts of 4-hydroxybenzoic acid on characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence of different strawberry cultivars, 43 (6): 1157 – 1166. (in Chinese)
- 齐永志, 甄文超. 2016. 对羟基苯甲酸胁迫对不同草莓品种光合作用及叶绿素荧光特性的影响. 园艺学报, 43 (6): 1157 – 1166.
- Qi Yong-zhi, Zhen Wen-chao, Dai Li, Liu Xue-jing. 2008. Study on growth and root diseases of different strawberry cultivars from continuous cropping. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 24 (6): 374 – 378. (in Chinese)
- 齐永志, 甄文超, 代丽, 刘雪静. 2008. 连作条件下不同品种草莓生长发育和根部病害发生状况的研究. 中国农学通报, 24 (6): 374 – 378.
- Qian H F, Xu X Y, Chen W, Chen W, Jiang H, Jin Y X, Liu W P, Fu Z G. 2009. Allelochemical stress causes oxidative damage and inhibition of photosynthesis in *Chlorella vulgaris*. *Chemosphere*, 75 (3): 368 – 375.
- Rose S L, Perry D A, Schoeneberger M M. 1983. Allelopathic effects of litter on the growth and colonization of mycorrhizal fungi. *Journal of Chemical Ecology*, 9 (8): 1153 – 1162.
- Seigler D S. 1996. Chemistry and mechanisms of allelopathic interactions. *Agronomy Journal*, 88 (6): 876 – 885.
- Rice L E. 1984. Allelopathy. New York: Academic Press.
- Singh H P, Batish D R, Kohli R. 1999. Autotoxicity: concept, organisms, and ecological significance. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 18 (6): 757 – 772.
- Suzuki K, Shimizu T, Kawabata J, Mizutani J. 1987. New 3,5,4-trihydroxystibene resveratrol oligomers from *Carex fedia* Nees var. *miyabei* (Franchet) T. Koyama (Cyperaceae). *Journal of the Agricultural Chemical Society of Japan*, 51 (4): 1003 – 1008.
- Talukder R M, Asaduzzaman M, Tanaka H, Asao T. 2019. Electro-degradation of culture solution improves growth, yield and quality of strawberry plants grown in closed hydroponics. *Scientia Horticulturae*, 243 (3): 243 – 251.
- Talukder R M, Asaduzzaman M, Tanaka H, Asao T. 2018. Light-emitting diodes and exogenous amino acids application improve growth and yield of strawberry plants cultivated in recycled hydroponics. *Scientia Horticulturae*, 239 (15): 93 – 103.
- Tian Geilin. 2015. Allelopathic effect and biological regulation of phenolic acids in the continuous cropping strawberry soil [Ph. D. Dissertation]. Beijing: China Agriculture University.
- 田给林. 2015. 连作草莓土壤酚酸类物质的化感作用及其生物调控研究 [博士论文]. 北京: 中国农业大学.
- Tian Gei-lin, Yan Ting-ting, Bi Yan-meng, Sun Zhen-jun, Zhang Lu-sheng. 2015. Effects of continuous cropping soil sterilization and applying of different fertilizer on phenolic acids in rhizosphere soil of the strawberry plants and soil enzyme activities. *Acta Horticulturae Sinica*, 42 (10): 2039 – 2048. (in Chinese)
- 田给林, 严婷婷, 毕艳孟, 孙振钧, 张璐生. 2015. 草莓连作土壤灭菌与施用有机肥对根际土壤酚酸及土壤酶活性的影响. 园艺学报, 42 (10): 2039 – 2048.
- Tian G L, Bi Y M, Cheng J D, Zhang F F, Zhou T H, Sun Z J, Zhang L S. 2019. High concentration of ferulic acid in rhizosphere soil accounts for the occurrence of *Fusarium* wilt during the seedling stages of strawberry plants. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 108: 104135.
- Toshiki A, Hiroaki K, Takuya B, Pramanik H R. 2008. Electrodegradation of root exudates to mitigate autotoxicity in hydroponically grown

- strawberry (*Fragaria* × *ananassa* Duch.) plants. International Urology & Nephrology, 43 (7): 2034 – 2038.
- Uddin M R, Park K W, Han S M, Pyon J Y. 2012. Effects of sorgoleone allelochemical on chlorophyll fluorescence and growth inhibition in weeds. Allelopathy Journal, 30 (1): 61 – 70.
- Villagrasa M, Guillamón M, Labandeira A, Taberner A, Eljarrat E, Barceló D. 2006. Benzoxazinoid allelochemicals in wheat: distribution among foliage, roots and seeds. Journal of Agricultural & Food Chemistry, 54 (4): 1009 – 1015.
- Wang B, Dale M, Kochman J K, Obst N R. 1999. Effects of plant residue, soil characteristics, cotton cultivars and other crops on *Fusarium* wilt of cotton in Australia. Australian Journal of Experimental Agriculture, 39 (2): 203 – 209.
- Wang Pu, Zhao Xiu-qin. 2001. Effect of Allelochemicals on cotton seed germination and seedling growth. Journal of China Agricultural University, 6 (3): 26 – 31. (in Chinese)
- 王 璞, 赵秀琴. 2001. 几种化感物质对棉花种子萌发及幼苗生长的影响. 中国农业大学学报, 6 (3): 26 – 31.
- Wang Da-li, Ma Rui-xia, Liu Xiu-fen. 2000. A preliminary study on the allelopathic activity of rice germplasm. Scientia Agricultura Sinica, 33 (3): 94 – 96. (in Chinese)
- 王大力, 马瑞霞, 刘秀芬. 2000. 水稻化感抗草种质资源的初步研究. 中国农业科学, 33 (3): 94 – 96.
- Wang Ning. 2013. Study on histopathology of strawberry roots infected by *Fusarium oxysporum* f. sp. *fragariae* under autotoxin stress [M. D. Dissertation]. Baoding: Hebei Agricultural University. (in Chinese)
- 王 宁. 2013. 自毒物质胁迫下枯萎病菌侵染草莓根系的组织病理学研究 [硕士论文]. 保定: 河北农业大学.
- Xie Ling-jun, Yin Bao-zhong, Gao Feng, Qi Yong-zhi, Liu Xue-jing, Zhen Wen-chao. 2009. Screening of the degradation bacterium to strawberry root auto-toxic chemical and the effect of its degradation. Journal of Agricultural University of Hebei, 32 (4): 76 – 87. (in Chinese)
- 解灵军, 尹宝重, 高峰, 齐永志, 刘雪静, 甄文超. 2009. 草莓根系自毒物质降解菌的筛选及降解效果研究. 河北农业大学学报, 32 (4): 76 – 87.
- Xu Jia-hui. 2019. Effects of allelochemicals linoleic acid on the physiology and gene expression of *Chlorella* [M. D. Dissertation]. Hangzhou: Zhejiang University of Technology. (in Chinese)
- 徐佳慧. 2019. 化感物质亚油酸对小球藻生理及基因表达的影响 [硕士论文]. 杭州: 浙江工业大学.
- Xu Mohang, Zhang Bingwei, Lou Hu, Liu Xue, Xu Qijiang. 2019. Allelopathic effect of intercropping with multiplier onion and garlic on the garlic flowering. Acta Horticulturae Sinica, 46 (3): 464 – 472. (in Chinese)
- 徐墨航, 张冰伟, 娄 虎, 刘 学, 徐启江. 2019. 分蘖洋葱与大蒜间作对大蒜开花的化感作用. 园艺学报, 46 (3): 464 – 472.
- Yan Fei, Yang Zhen-ming, Han Li-mei. 2000. Review on research methods for alelopathy and allelochemicals in plants. Acta Ecologica Sinica, 20 (4): 692 – 696. (in Chinese)
- 阎 飞 杨振明, 韩丽梅. 2000. 植物化感作用 (Allelopathy) 及其作用物的研究方法. 生态学报, 20 (4): 692 – 696.
- Yu Jing-quan, Matsui Yoshihisa. 1999. Autointoxication of root exudates in *Pisum sativus*. Acta Horticulturae Sinica, 26 (3): 175 – 179. (in Chinese)
- 喻景权, 松井佳久. 1999. 豌豆根系分泌物自毒作用的研究. 园艺学报, 26 (3): 175 – 179.
- Zhang Y, Gu M, Shi K, Zhou Y H, Yu J Q. 2010. Effects of aqueous root extracts and hydrophobic root exudates of cucumber (*Cucumis sativus* L.) on nuclei DNA content and expression of cell cycle-related genes in cucumber radicles. Plant and Soil, 327 (1 – 2): 455 – 463.
- Zhao Qi-an, Liu Bo, Zhang Yue, Liu Qin, Zhang Li-huan, Liu Rui-fang, Yang Ning. 2020. Phospholipase Dα1 and hydrogen sulfide were involved in the allelopathy of oridonin to *Arabidopsis thaliana*. Chinese Journal of Applied Ecology, 31 (3): 959 – 968. (in Chinese)
- 赵启安, 刘 博, 张 玥, 刘 琴, 张莉环, 刘瑞芳, 杨 宁. 2020. 磷脂酶 Dα1 与 H₂S 参与冬凌草甲素对拟南芥的化感作用. 应用生态学报, 31 (3): 959 – 968.
- Zhao X S, Zhen W C, Qi Y Z, Liu X J, Yin B Z. 2009. Coordinated effects of root autotoxic substances and *Fusarium oxysporum* Schl. f. sp. *fragariae* on the growth and replant disease of strawberry. Frontiers of Agriculture in China, 3 (1): 34 – 39.
- Zhao Xu-sheng, Qi Yong-zhi, Zhen Wen-chao. 2012. Allelochemicals and allelopathy of the root exudates of different resistant strawberry cultivars to replant disease. Journal of Agricultural University of Hebei, 35 (3): 100 – 105. (in Chinese)
- 赵绪生, 齐永志, 甄文超. 2012. 不同抗连作障碍品种草莓根系分泌物化感物质差异分析及其化感效应. 河北农业大学学报, 35 (3): 100 – 105.

- Zhen Wen-chao. 2003. Study on the mechanism and control of replant diseases on strawberry (*Fragaria ananassa* Duch.) [Ph. D. Dissertation] . Baoding: Hebei Agricultural University. (in Chinese)
- 甄文超. 2003. 草莓再植病害发生机理及控制措施的研究 [博士学位论文] . 保定: 河北农业大学.
- Zhen Wen-chao, Cao Ke-qiang, Dai Li, Zhang Xue-ying. 2004a. Simulation of autotoxicity of strawberry root exudates under continuous cropping. *Acta Phytocologica Sinica*, 28 (6): 828 - 832. (in Chinese)
- 甄文超, 曹克强, 代 丽, 张学英. 2004a. 连作草莓根系分泌物自毒作用的模拟研究. *植物生态学报*, 28 (6): 828 - 832.
- Zhen Wen-chao, Liu Xue-jing, Qi Yong-zhi, Ma Yan-hui, Dai Li. 2013. A screening method of strawberry mutants resistant to continuous cropping disorder, China, ZL2012100216863, 2013-03-24. (in Chinese)
- 甄文超, 刘雪静, 齐永志, 马燕会, 代 丽. 2013. 一种草莓抗连作障碍突变体的筛选方法. 中国, ZL2012100216863, 2013-03-24.
- Zhen Wen-chao, Wang Xiao-yan, Cao Ke-qiang, Jin Zeng-jun. 2004b. Study on determination and allelopathy of amino acids in strawberry root exudates and decomposing products. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 27 (2): 76 - 80. (in Chinese)
- 甄文超, 王晓燕, 曹克强, 靳增军. 2004b. 草莓根系分泌物和腐解物中氨基酸的检测及其化感作用研究. *河北农业大学学报*, 27 (2): 76 - 80.
- Zhen Wen-chao, Wang Xiao-yan, Kong Jui-ying, Cao Ke-qiang. 2004c. Determination of phenolic acids in root exudates and decomposing products of strawberry and their allelopathy. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 27 (4): 74 - 78. (in Chinese)
- 甄文超, 王晓燕, 孔俊英, 曹克强. 2004c. 草莓根系分泌物和腐解物中的酚酸类物质及其化感作用. *河北农业大学学报*, 27 (4): 74 - 78.