

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2023.24155

不同土壤强化处理对连作太子参生长发育的影响及其效果评价

陈 婷^{1,**} 焦艳阳^{1,**} 周鑫焯¹ 吴林坤¹ 张重义² 林 煜¹ 林 生^{1,*}
林文雄^{1,*}

¹ 福建农林大学生命科学学院 / 福建省农业生态过程与安全监控重点实验室, 福建福州 350002; ² 福建农林大学农学院 / 福建省高校作物生理与分子生态重点实验室, 福建福州 350002

摘 要: 药用植物连作障碍问题威胁着集约化中药农业的源头产品供给与质量安全, 因此, 探索强化修复连作易病土壤的生态修复具有重要的生态经济意义。以块根入药的太子参在集约化种植过程中表现出严重的连作障碍。本研究在两茬太子参之间设置留种、休耕、淹水和稻参轮作 4 种处理方式, 动态检测不同处理后太子参的光合和抗逆生理以及物质转运差异, 并从土壤生态环境的角度评价不同处理对缓解太子参连作障碍的作用以及探索其机制。研究结果显示, 相较于休耕处理, 稻参轮作处理后的土壤 pH 降低趋势减缓, 有机质含量显著增加, 太子参根际有益微生物和根际土壤中氮循环基因的丰度均显著增加, 而病原微生物却显著减少; 太子参叶片光合速率显著提升, 干物质运转过程改善; 太子参产量、多糖和总皂苷含量分别显著提升 19.5%、22.9%和 5.8%。改进的灰色 T 型关联分析表明, 土壤 pH、有机质含量、特异微生物、氮循环基因丰度以及太子参叶片光合速率和抗氧化酶系统均与产量高度关联(关联度绝对值大于 0.6), 且太子参块根膨大中期及之前的生育状态和土壤环境的改善对产量形成起到更重要的作用。因此, 苗期、膨大前期及中期是消减太子参连作障碍的关键时期。本研究结果还表明, 稻参轮作处理下, 前作水稻分泌物和残体降解物进入土壤生态系统, 加速特异微生物区系重构, 缓解土壤酸化以及改善营养封存, 降低太子参逆境胁迫强度, 从而在生长发育前期就改善了连作太子参的能量和营养代谢, 并优化了物质转运, 最终改善其产量和品质。该结果为药用植物连作障碍的生态修复, 构建生态可持续栽培关键技术体系提供理论依据。

关键词: 生态集约化; 连作障碍; 太子参; 轮作; 灰色关联分析

Effects of different soil intensification treatments on growth and development of *Radix pseudostellariae* in continuous cropping system

CHEN Ting^{1,**}, JIAO Yan-Yang^{1,**}, ZHOU Xin-Ye¹, WU Lin-Kun¹, ZHANG Zhong-Yi², LIN Yu¹, LIN Sheng^{1,*}, and LIN Wen-Xiong^{1,*}

¹ College of Life Sciences, Fujian Agriculture and Forestry University / Fujian Provincial Key Laboratory of Agroecological Processing and Safety Monitoring, Fuzhou 350002, Fujian, China; ² College of Agronomy, Fujian Agriculture and Forestry University / Fujian Provincial High Education Key Laboratory of Crop Physiology and Molecular Ecology, Fuzhou 350002, Fujian, China

Abstract: Continuous monoculture problems of medicinal plants are threatening the supply and quality safety of the source products in intensive traditional Chinese medicine agricultural practice. Therefore, it is of great ecological and economic significance to intensively explore the ecological restoration of conducive-disease soil. *Radix pseudostellariae* is a tuberous Chinese medicine

本研究由国家重点研发计划项目(2017YFE0121800), 国家自然科学基金项目(U1205021, 81573530)和福建农林大学校科技创新专项基金项目(CXZX2020037A)资助。

This study was supported by the National Key Research and Development Program of China (2017YFE0121800), the National Natural Science Foundation of China (U1205021, 81573530), and the Science and Technology Innovation Special Fund of Fujian Agriculture and Forestry University (CXZX2020037A).

* 通信作者(Corresponding authors): 林文雄, E-mail: wenxiong181@163.com; 林生, E-mail: lsjk1958@163.com

** 同等贡献(Contributed equally to this work)

第一作者联系方式: 陈婷, E-mail: iamchenting@126.com; 焦艳阳, E-mail: daniel2zhu@163.com

Received (收稿日期): 2022-07-03; Accepted (接受日期): 2023-02-10; Published online (网络出版日期): 2023-02-21.

URL: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20230220.1425.006.html>

This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

that suffers from serious continuous cropping impediments under intensive cultivation. In this study, to evaluate the effects of different treatments on alleviating the continuous cropping obstacle of *R. pseudostellariae* and uncover the mechanism from the perspective of soil micro-ecological environment, four different soil intensification treatments including tuber reserved, fallow, flooding and rice rotation were set between two crops of *R. pseudostellariae*, and dynamically detected the changes of photosynthesis, stress-resistance physiology, and dry matter translocation. The results showed that, compared with fallow treatment, rice rotation treatment significantly slowed down the downtrend of soil pH, and the organic matter content in soil. The abundance of beneficial microorganisms and nitrogen cycling genes in the rhizosphere of *R. pseudostellariae* was increased while the pathogenic microorganisms decreased when rotated with rice in comparison with the fallow regime. This in turn led to significantly increased net photosynthetic rate and improved process of dry matter translocation of *R. pseudostellariae* under rice rotation treatment, indicating that the yield of *R. pseudostellariae* and the contents of polysaccharides and total saponins were significantly increased by 19.5%, 22.9%, and 5.8%, respectively. The improved grey T's correlation degree analysis showed that soil pH, soil organic matter content, the abundance of specific microorganisms, the abundance of nitrogen cycling genes, the photosynthetic rate and antioxidant enzyme system in leaves of *R. pseudostellariae* were highly correlated with the yield of tuberous roots (Absolute correlation degree >0.6). In addition, the physiological parameters of *R. pseudostellariae* reflecting the growth status and the improvement of soil environment in middle and pre-phases of tuberous root greatly contributed to high-yielding formation of the medicinal plants when rotated with rice crop. Therefore, the seedling stage, early and middle tuberous root expansion stages of *R. pseudostellariae* were critical to alleviate the continuous cropping obstacles of *R. pseudostellariae*. This study also suggested that rice exudates and its residual bio-degradants entering soil ecosystem were conducive to accelerating the reconstruction of specific microflora, alleviating soil acidification, and improving nutrition sequestration after rice rotation treatment, thus resulting in the decreased environmental stress intensity, improved energy and nutrition metabolism, and optimized dry matter allocation in the growth and development prophase, consequently improved yield and quality of the medicinal plants. These results provided a theoretical basis for the ecological remediation of continuous cropping obstacles and the construction of the pivotal technology system in ecological sustainable cultivation practice.

Keywords: ecological intensification; continuous cropping obstacles; *Radix pseudostellariae*; rice rotation; grey correlation analysis

当今世界气候变化、环境恶化与人口增长等问题给现代农业带来了新的挑战。农产品日益增长的需求进一步增加了作物生产压力,同时还要求农业活动对环境的负面影响降到最低^[1]。提高现有耕地的可持续生产力是以最小环境影响来满足未来全球作物需求的关键^[2]。然而,多种蔬菜和药材等经济作物在单一集约化栽培过程中显现的连作障碍或再植病害问题严重影响了耕地的生产力,对区域食物安全 and 环境造成威胁^[3-5]。药用植物太子参(*Radix pseudostellariae*)是石竹科孩儿参属多年生草本植物,其块根具有较高的药用价值,是中国传统名贵药材^[6-7]。然而,中药材是一种特殊的产品,其道地性要求决定了种植这类植物必须在特定的区域内进行。因此在现代中药农业实践中,药农常采用集约化的药用植物栽培技术,即在特定区域内长期连续在同一地块上种植同种药用植物以提高土地产出率,但因此造成连作障碍或再植病害问题非常严重,给中药材的源头安全生产和高质量药材供给带来严重挑战^[5]。因此,深入研究药用植物连作障碍形成机制及其消减技术已成为国内外同行研究的热点^[8-9]。前人研究认为,连作障碍主要是由于连作植物特定根系分泌物在土壤中累积而改变土壤的理化性质,进而引起根际微生物区系发生定向演变,使土传病原

菌增加,有益菌减少,土壤微生态失衡,最终导致连作植物的生长发育受阻,病害严重发生,产量和品质下降所致的^[5,10-11]。对太子参连作障碍的研究结果也证实,连作太子参根系分泌物导致根际微生物群落结构失衡,特别是随着太子参连作年限的增加,根际土壤镰刀菌属(*Fusarium*)和踝节菌属(*Talaromyces*)病原真菌丰度增加,而青霉菌属(*Penicillium*)、伯克氏菌属(*Burkholderia*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)和链霉菌属(*Streptomyces*)等有益菌群丰度下降,最终导致土传病害严重发生,作物减产降质^[12-13]。然而,药农们起初由于对其认识不足,误认为是营养不足和病害发生的原因,导致滥用肥料农药,结果却不尽人意,还带来了严重的环境问题,并影响药材产量与品质^[14-15]。可见,不科学的土地集约化利用必然会引发一系列生态问题,使土壤生态系统服务功能下降^[1,16]。近年来,土壤健康研究与利用已成为国内外同行关注的焦点^[17-19]。因此,基于前人对药用植物连作障碍形成机理研究成果的认识,探索修复连作导致土壤机能退化的原理与技术被视为是一条行之有效的环境友好型技术路径,并取得很好的防控效果^[20-21]。已有研究表明,施用含有对土传病原菌呈高效拮抗作用的有益菌肥,能有效防控作物连作障碍的发生发展,但是效果难以持久,这可能

与长期连作导致的土壤微生态环境失衡得不到修复, 加入的有益拮抗菌难以长期存活有关。此外, 有研究结果认为, 作物连作障碍的发生是连作导致土壤酸化(soil acidization)、营养封存(nutrient sequestration)和土传病害(soil-borne incidence)的综合作用的结果^[20-21], 因此, 采用单一处理方法难以持久奏效。近年来, 耕地的生态集约化(又称生态强化)或可持续集约化利用成为土壤健康利用的重要方式, 该技术强调生态资源的可持续利用, 即在不影响环境前提下, 提高资源利用率和土地生产力, 因而成为现代农业发展方向^[16]。合理的作物间套种在提高耕地的生产力和肥力, 提升作物多样性以及提高粮食生产的稳定性和弹性等方面具有不可替代的优势^[22-23]。该技术的重要生态强化路径是以增加地上部作物多样性和土地当量值为目标^[24], 试图通过构建复合作物群体的根系分泌物, 以有效提高根际土壤微生物多样性, 实现土壤健康和高产优质产品的目的。因此, 相关学者把该耕作技术视为生态强化技术之一^[25-26]。已有研究表明, 通过不同耕作技术对作物连作土壤进行迭代处理也可以达到加速强化作物地下部土壤微生态环境的修复, 增加土壤微生物多样性, 提高土壤生态系统服务价值, 安全环保地实现特种高值作物(包括药用植物)优质高产的目的^[20]。太子参是福建省的道地中药材, 连作障碍问题严重影响该药材的产业生态化和生态产业化的进程。为强化修复和提升连作太子参的土壤生态环境质量, 本研究通过对两茬太子参间隔期土壤生态强化处理, 并以周年连作种植太子参, 即种植太子参原位留种地上再种太子参的连作土壤和头茬土壤作为对照, 从太子参的生理生化特性及根际土壤微生物等微生态环境变化的角度评价其处理效果, 并通过灰色关联分析, 探索缓解太子参连作障碍的根际生态学机制及其技术关键, 以期为太子参生态可持续栽培提供技术支撑。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验地点位于福建省宁德大坪村(27.32°N, 119.71°E), 平均海拔 800 m, 年均降雨量 2000 mm, 气候属于亚热带湿润气候, 土壤以红壤为主, 试验地点的土壤总氮含量为 1.164 g kg^{-1} , 总磷含量为 0.437 g kg^{-1} , 总钾含量为 0.866 g kg^{-1} 。试验采用的太子参品种为栽培种“柘参 2 号”, 用种量为公顷 450

kg 种参, 每公顷施用 3750 kg 有机肥(建瓯市绿明生物科技有限公司, 氮含量 3%, 磷含量 6%, 钾含量 3%)作为底肥。本试验在两茬太子参之间设置不同处理方式, 包括留种、休耕、淹水后落干和轮作水稻处理, 详见表 1 和图 1, 其中轮作水稻处理中的水稻品种为野香优莉丝, 常规种植密度和田间管理。本试验将太子参的生育期划分为 4 个时期: 苗期(SS, 2 月下旬至 3 月下旬)、块根膨大前期(EE, 4 月上旬至 4 月下旬)、块根膨大中期(ME, 5 月上旬至 6 月上旬)、块根膨大后期(LE, 6 月中旬至 7 月上旬), 同时, 各处理前和太子参种植前分别记为 BT 和 BP。本试验采用完全随机设计, 每处理设置 3 个小区, 每个小区面积为 $2 \text{ m} \times 10 \text{ m}$ 。在太子参各生育期中段采样并记录太子参生长发育状况, 分析品质以及根际土壤理化性质, 并在连作障碍关键影响期太子参膨大中期, 测定根际土壤中特异有益及有害微生物含量以及氮循环相关基因含量^[27]。

1.2 干物质积累与产量测定

每个小区内采用随机取样法选取 3 块 $17.0 \text{ cm} \times 9.5 \text{ cm}$ 的样方, 自 4 月 8 日开始, 每隔 15 d 取样 1 次, 并在收获时再取 1 次, 共计 5 次。将太子参植株分为叶、茎、种参、侧根、须根 5 个部分, 称其鲜重, 另取足量各部分鲜品, 置于 100°C 烘箱中烘干至恒重, 得到干重^[28]。随机在每个处理小区划分 3 个 $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$ 区域, 收获期将地下块根取出洗净晾干, 测得理论产量。

1.3 多糖及总皂苷含量测定

采用硫酸-蒽酮法^[29]测定太子参多糖含量, 香草醛-冰醋酸法^[30]测定太子参总皂苷含量。

1.4 根际土壤微生物丰度及氮循环相关功能基因丰度测定

所有的土样均随机取自同年同季不同处理的块根根际(下同)。在膨大中期将太子参连根挖出, 迅速将块根上的大块泥土抖落, 后用刷子将块根周围的泥土刷下收集, 立即液氮冻存, 返回实验室保存于 -80°C 超低温冰箱。以 BioFast Soil Genomic DNA Extraction Kit (BioFlux 公司, 中国杭州)提取太子参根际土壤微生物基因组总 DNA。采用 qRT-PCR 技术测定不同处理下太子参膨大中期根际土壤中特异病原菌和有益促生菌的绝对丰度数量。病原微生物包括: 马铃薯皮斑病菌(*Polyscytalum Algarvense*)、菠萝泛菌(*Pantoea ananatis*)、尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*); 有益促生菌包括: 梅奇酵母属

(*Metschnikowia*)、灰腐质霉(*Humicola grisea*)、伯克氏菌属(*Burkholderia*)、哈茨木霉(*Trichoderma harzianum*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)。种水平的微生物均为已验证的太子参特异有害或有益微生物^[12,31-32],属水平微生物为常见的植物根际促生菌。参考 Wu 等^[33],采用 qRT-PCR 方法测定固氮酶基因(*nifH*)、氨氧化古菌(ammonia-oxidizing archaea)特异基因 *AOA*、氨氧化细菌(ammonia-oxidizing bacteria)特异基因 *AOB*、硝酸盐还原酶(nitrate reductase)基因 *narG*、亚硝酸盐还原酶(nitrite reductase)基因 *nirK*、*nirS* 及氧化亚氮还原酶(nitrous oxide reductase)基因 *nosZ*在太子参根际土壤中的绝对含量,引物序列见表 2。

1.5 土壤理化性质测定

利用 PHS-3C 酸度计测定土壤浸提液 pH 值;采用 Smartchem 450 全自动化学分析仪检测土壤中全氮、全磷含量;通过碱解扩散法测定水解性氮含量;采用 0.5 mol L⁻¹ NaHCO₃ 浸提-钼锑抗显色法测定速效磷含量;采用 NH₄OAC-火焰光度计法测定全钾及速效钾含量。采用重铬酸钾容量法测定土壤有机质

含量^[34]。

1.6 太子参光合指标及叶片抗氧化酶活性测定

在太子参生长发育 4 个时期的中间时段,于晴朗天气的 09:00—11:30,各耕作栽培模式均随机挑选 10 株植株,采用 Li-6400 光合测定仪测定倒数第 2 片全开叶的净光合速率。分别采用愈创木酚法、紫外吸收法、氮蓝四唑光化还原法和 TBA 法测定太子参生长发育不同时期倒数第 3 叶的过氧化物酶(peroxidase, POD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)、超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)的活性及丙二醛(malonic dialdehyde, MDA)含量^[35]。

1.7 数据处理

利用 SPSS 22.0 软件以及 Microsoft Excel 2010 软件进行数据统计分析。不同处理间采用单因素方差分析(one-way ANOVA),组间多重比较采用 Duncan's 新复极差法,显著水平为 $P < 0.05$ 。利用 TBtools 绘制微生物丰度及氮循环基因热图^[36]。文中采用改进的灰色 T 型关联系数代表各时期不同生理生化指标与太子参产量的关联度^[37],计算方程为:

$$\zeta(k) = \begin{cases} \frac{\text{sgn}(z_1(t_k) \cdot z_2(t_k))}{1 + \frac{1}{2} \|z_1(t_k) - z_2(t_k)\|} + \frac{1}{2} \left(1 - \frac{\min(|z_1(t_k)|, |z_2(t_k)|)}{\max(|z_1(t_k)|, |z_2(t_k)|)} \right), & z_1(t_k), z_2(t_k) \text{不同时为0;} \\ 1, & z_1(t_k), z_2(t_k) \text{同时为0。} \end{cases}$$

式中, $\zeta(k)$ 为第 1 序列和第 2 序列在时点 t_{k-1} 到点 t_k 的灰色关联系数, $z_i(t_k)$ 表示序列 X_i 在各个时段的增量绝对值的平均值,详细公式含义请见参考文献[38]。

本研究中将产量序列作为参考母序列,不同时期各项指标作为子序列,每个指标与产量的关联度为该指标中所有关联系数的平均值。

表 1 各处理组合的详细信息

Table 1 Detail information of each treatment

处理 Treatment	缩写 Abbreviation	处理描述 Description for treatments
正茬太子参 Newly plant <i>Radix pseudostellariae</i>	NP	休闲新地第一次种植太子参,作为对照处理。 Plant <i>Radix pseudostellariae</i> in new farmland as control.
原地留种 Remain tuberous roots in soil as storage	RP-S	前茬太子参成熟块根作为种参留存于田地中,该地块来年用于再植太子参,即相当于三季连作处理。 Tuberous roots of former crop <i>Radix pseudostellariae</i> are left in soil and planted in the next crop.
休耕 Keep soil fallow	RP-F	前茬太子参种植收获后该田块作休闲处理,下季再种太子参。 Keep soil fallow between two crops of <i>Radix pseudostellariae</i> .
淹水 Submerge soil in water	RP-WF	前作太子参收获后田块作淹水处理,下一季排水至落干后再种太子参种。 Submerge soil in water between two crop of <i>Radix pseudostellariae</i> , then dry it before next crop.
稻参轮作 Rotate with rice	RP-R	前作太子参收获后轮作水稻,水稻收获后再种植太子参。 Plant rice between two crops of <i>Radix pseudostellariae</i> .

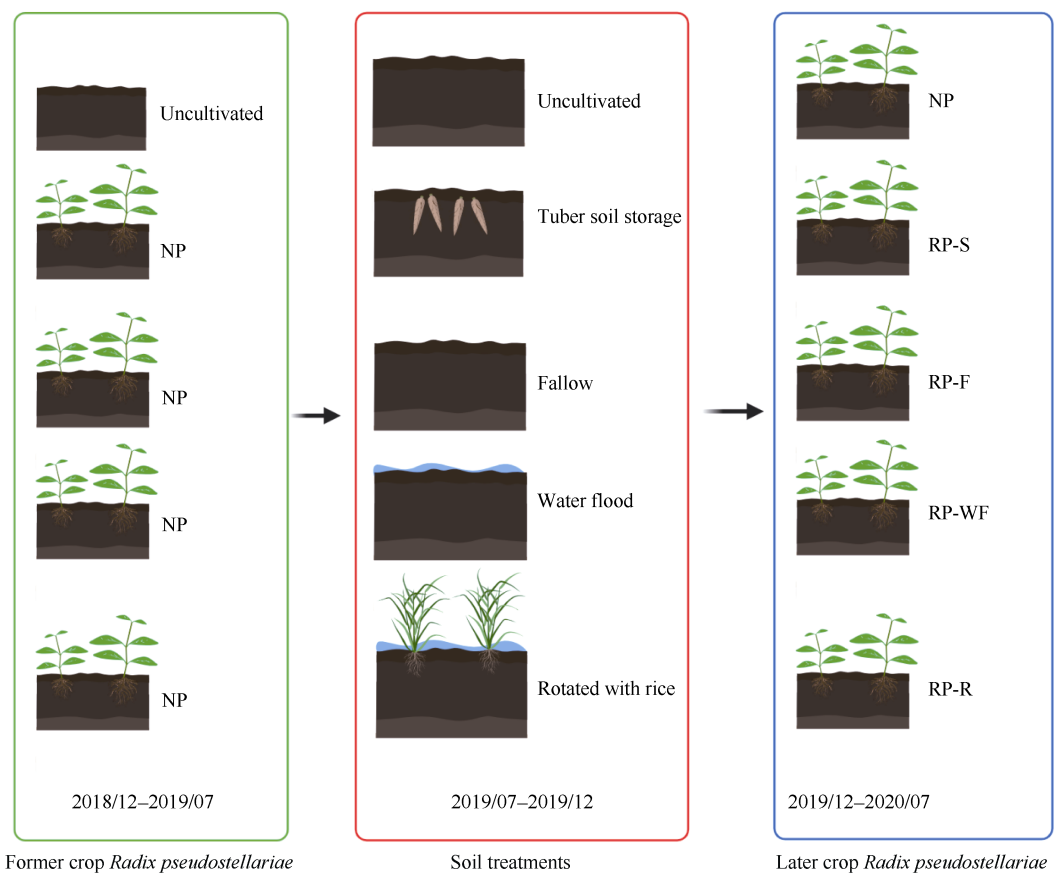


图 1 2019–2020 年度太子参土壤处理示意图

Fig. 1 Schematic diagram of soil treatment of *Radix pseudostellariae* in 2019 and 2020

NP: 正茬太子参; RP-S: 留种; RP-F: 休耕; RP-WF: 淹水; RP-R: 参稻轮作。

NP: the newly planting *Radix pseudostellariae*; RP-S: the stands for remaining *Radix pseudostellariae* tuberous roots in situ soil as storage; RP-F: the keeping soil fallow after harvesting *Radix pseudostellariae*; RP-WF: the submerging soil in water after harvesting *Radix pseudostellariae*; RP-R: *Radix pseudostellariae* rotated with rice.

表 2 根际土中有益和有害菌及土壤氮循环基因 qPCR 特异引物序列

Table 2 qPCR primer sequences for specific beneficial and harmful microorganisms in rhizosphere soil and genes associated with nitrogen cycle

项目 Item	引物 Primer	序列 Sequences (5'–3')
马铃薯皮斑病菌 <i>Polyscytalum algarvense</i>	POL-F	GCTGCGTTCTTCATCGATG
	POL-R	ACATACCTGTTGCCTCGGC
尖孢镰刀菌 <i>Fusarium oxysporum</i>	ITS1-F	CTTGGTCAATTAGAGGAAGTAA
	AFP308R	CGAATTAACGCGAGTCCCAA
菠萝泛菌 <i>Pantoea ananatis</i>	PANT-F	GAGGTCGCTTCTCTTGTATGC
	PANT-R	GCTCGTGTTGTGAAATGTTGG
梅奇酵母属 <i>Metschnikowia</i>	MET-F	TAACAAGGTTTCCGTAGGTGA
	MET-R	ATTCGCTGCGTTCTTCATC
灰腐质霉 <i>Humicola grisea</i>	HUM-F	CGATGCCAGAACCAAGAGA
	HUM-R	CCAAACCATTGTGAACATACCT
哈茨木霉 <i>Trichoderma harzianum</i>	ITS1 S	TACAACCTCCCAAACCAATGTGA
	ITS1 R	CCGTTGTTGAAAGTTTGTATTCA
伯克氏菌属 <i>Burkholderia</i>	Burk3	CTGCGAAAGCCGGAT
	Burk R	TGCCATACTCTAGCYGCG

(续表 2)

项目 Item	引物 Primer	序列 Sequences (5'-3')
假单胞菌属 <i>Pseudomonas</i>	Ps-for	GGTCTGAGAGGATGATCAGT
芽孢杆菌属 <i>Bacillus</i>	Bac F	GGGAAACCGGGGCTAATACCGGAT
	R1378	CGGTGTGTACAAGGCCCGGGAACG
AOA	19F	ATGGTCTGGCTWAGACG
	CrenamoA616r48x	GCCATCCABCKRTANGTCCA
AOB	amoA-1F	CCCCTCKGSAAAGCCTTCTTC
	amoA-2R	AAAGGYGGWATCGGYAARTCCACCAC
nifH	nifH-F	AAAGGYGGWATCGGYAARTCCACCAC
	nifH-R	TTGTTSGCSGCRATATSGCCATCAT
narG	narG1960m2F	TAYGTSGGGCAGGARAAACTG
	narG2050m2R	CGTAGAAGAAGCTGGTGCTGTT
nirK	nirK876	ATYGGCGGVCAYGGCGA
	nirK1040	GCCTCGATCAGRTTRTGTT
nirS	nirSCd3aFm	AACGYSAAGGARACSGG
	nirSR3cdm	GASTTCGGRTGSGTCTTSAYGAA
nosZ	nosZ2F	CGCRACGGCAASAAGGTSMSSTG
	nosZ2R	CAKRTGCAKSGCRTGGCAGAA

2 结果与分析

2.1 不同处理下太子参的产量与质量

由表 3 可知, 头茬太子参种植后对土壤进行不同处理能够显著影响重茬太子参产量。第 1 年试验中(2019 年至 2020 年), 重茬太子参产量相较于正茬下降显著, 留种土壤再种太子参产量显著下降了 73.75% ($P<0.05$, 下同)。休耕、淹水及稻参轮作后的太子参产量也显著低于正茬新种植太子参, 但相较于休耕和淹水处理, 稻参轮作后的太子参产量分别显著提高 19.5%和 27.8%。第 2 年连续处理后(2020 年至 2021 年), 各处理后太子参产量相较前 1 年均不同程度

的降低, 留种处理后的太子参近乎绝产。第 2 年内不同处理比较结果显示, 稻参轮作后的太子参产量相较于留种和休耕处理分别显著提升 217%和 55%, 与淹水处理后的产量无显著差异, 但数值略大。

太子参药用品质是衡量其价值的重要指标, 其中总皂苷和多糖含量是太子参重要品质指标之一。从表 3 可以看出, 留种地再种植的太子参总皂苷及多糖含量均显著低于正茬。稻参轮作后的太子参总皂苷含量相对留种和休耕处理分别显著提高 21.1%和 5.8%; 相较于留种、休耕和淹水处理, 稻参轮作处理后的太子参多糖含量分别显著提高 31.3%、22.9%和 8.1%, 并达到正茬太子参水平。

表 3 不同处理对太子参产量及品质的影响

Table 3 Effects of different treatments on yield and quality of *Radix pseudostellariae*

处理 Treatment	2020 年产量 Yield of the first year (kg hm ⁻²)	2021 年产量 Yield of the second year (kg hm ⁻²)	多糖含量 Content of polysaccharide (mg g ⁻¹)	总皂苷含量 Content of total saponin (mg g ⁻¹)
NP	3850.69±83.37 a	3771.84±32.92 a	15.15±0.65 a	0.86±0.02 a
RP-S	1010.81±144.40 d	600.64±19.20 c	10.78±0.16 d	0.72±0.02 d
RP-F	2069.74±166.74 c	1230.38±42.56 b	11.53±0.28 d	0.82±0.02 bc
RP-WF	2214.14±83.37 c	1798.67±71.10 a	13.10±0.01 c	0.83±0.01 ab
RP-R	2644.99±79.296 b	1906.13±34.00 a	14.16±0.24 b	0.87±0.01 a

处理同图 1。不同小写字母表示不同处理相同年份内在 $P<0.05$ 水平差异显著。

Treatments are the same as those given in Fig. 1. Different lowercase letters indicate significant differences in the same year between different treatments at $P<0.05$.

2.2 不同处理下太子参干物质积累与分配差异

由图 2 可以看出,就干物质积累与分配而言,在块根膨大中期之前,干物质分配及其比例以地上部叶片和茎秆为主(图 2-a, b),膨大之后则干物质分配及其比例则以根系,特别是块根为主(图 2-c, d)。具体而言,总体上,在块根膨大之前,干物质积累

及其分配比例以叶片为主,茎秆为辅,并在块根膨大后期(LE)达最大(图 2-a),其中以对照 NP 叶片干物质积累量最高,而留种处理最低,差异达显著水平。相较于 NP 处理,水旱处理(包括 RP-WF 和 RP-R)比旱旱处理,如留种和休耕处理(RP-S 和 RP-F)效果更好,干物质总积累量较高,特别是稻参轮作处理

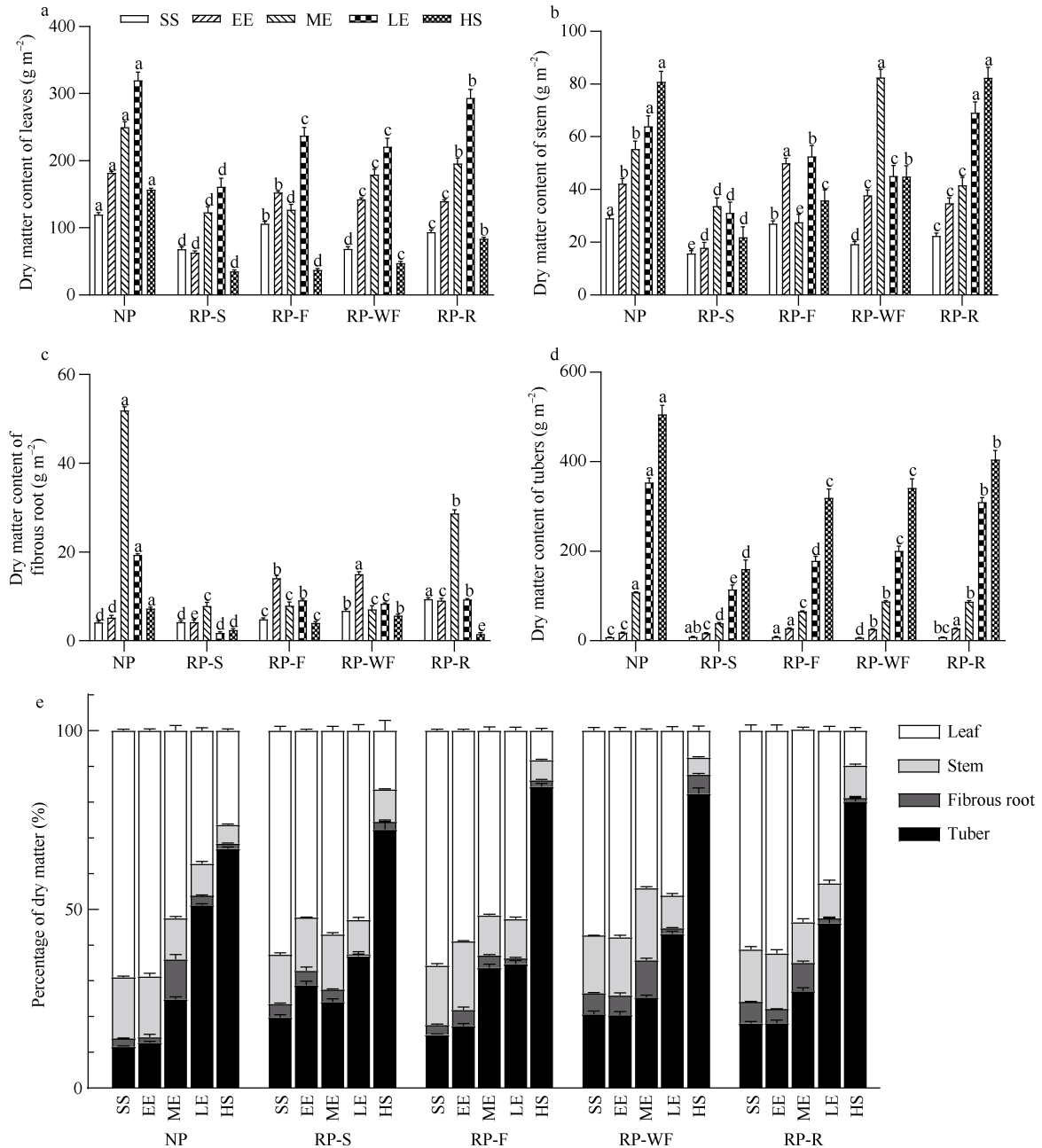


图 2 各处理后太子参不同生育期各器官干物质的积累量变化及其分配比例

Fig. 2 Dry matter content accumulations and distribution ratio of different organs of *Radix pseudostellariae* at different growth stages under different treatments

处理同图 1。SS: 苗期; EE: 块根膨大前期; ME: 块根膨大中期; LE: 块根膨大后期; HS: 收获期。不同小写字母表示同一时期不同处理的同一组织干物质含量在 $P < 0.05$ 水平差异显著。

Treatments are the same as those given in Fig. 1. SS: seedling stage; EE: the early expanding stage of tuber roots; ME: the middle expanding stage of tuber roots; LE: the late expanding stage of tuber; HS: the harvesting stage. Different lowercase letters indicate significant differences at $P < 0.05$ in the same stage and same plant tissue between different treatments.

效果最好, 其叶片干物质质量居第二, 淹水处理(RP-WF)效果居第三, 差异显著。进入膨大后期, 干物质积累与分配以地下部为主, 其中 NP 的块根产量最大, 稻参轮作处理第二, 淹水处理第三, 留种处理最低, 休耕处理效果不佳, 其块根干物质积累量与留种处理差异显著, 居倒数第二, 这与测产趋势表现一致(图 2-d 和表 3)。

2.3 不同处理下太子参叶片光合作用和逆境生理的差异响应

不同生育期的叶片光合速率是太子参光合生理

的重要指标之一。由表 4 可以看出, 正茬太子参叶片的光合速率均显著高于其他处理下的重茬太子参, 而留种后重茬太子参的光合速率均为最低。相较于留种处理, 休耕、淹水及稻参轮作均显著提高了重茬太子参的光合速率。而相较于休耕和淹水处理, 稻参轮作处理显著提升了重茬太子参的叶片光合速率。同时, 不同时期叶片 MDA 含量及抗氧化酶活性显示了太子参抗逆生理状态。由图 3-a 可知, 太子参叶片 MDA 含量在膨大中期以前呈现上升趋势, 而在膨大后期正茬及稻参轮作模式均上升而其他处理

表 4 不同处理下太子参各生育期太子参叶片光合速率

Table 4 Photosynthetic rate of *Radix pseudostellariae* leaves at different growth stages under different treatments

处理 Treatment	叶片净光合速率 Leaf net photosynthetic rate ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)		
	块根膨大前期 EE	块根膨大中期 ME	块根膨大后期 LE
NP	11.5 $\pm$ 0.2 a	10.9 $\pm$ 0.1 a	9.2 $\pm$ 0.1 a
RP-S	7.5 $\pm$ 0.1 d	6.2 $\pm$ 0.1 e	4.1 $\pm$ 0.2 e
RP-F	8.4 $\pm$ 0.4 c	8.7 $\pm$ 0.1 d	5.9 $\pm$ 0.2 d
RP-WF	8.4 $\pm$ 0.1 c	9.1 $\pm$ 0.1 c	6.8 $\pm$ 0.1 c
RP-R	9.6 $\pm$ 0.3 b	9.7 $\pm$ 0.1 b	7.0 $\pm$ 0.1 b

处理同图 1。不同小写字母表示同一时期内不同处理比较在 $P < 0.05$ 水平差异显著。

Treatments are the same as those given in Fig. 1. EE: the early expanding stage of tuber roots; ME: the middle expanding stage of tuber roots; LE: the late expanding stage of tuber. Different lowercase letters indicate significant differences between different treatments at $P < 0.05$ in the same period.

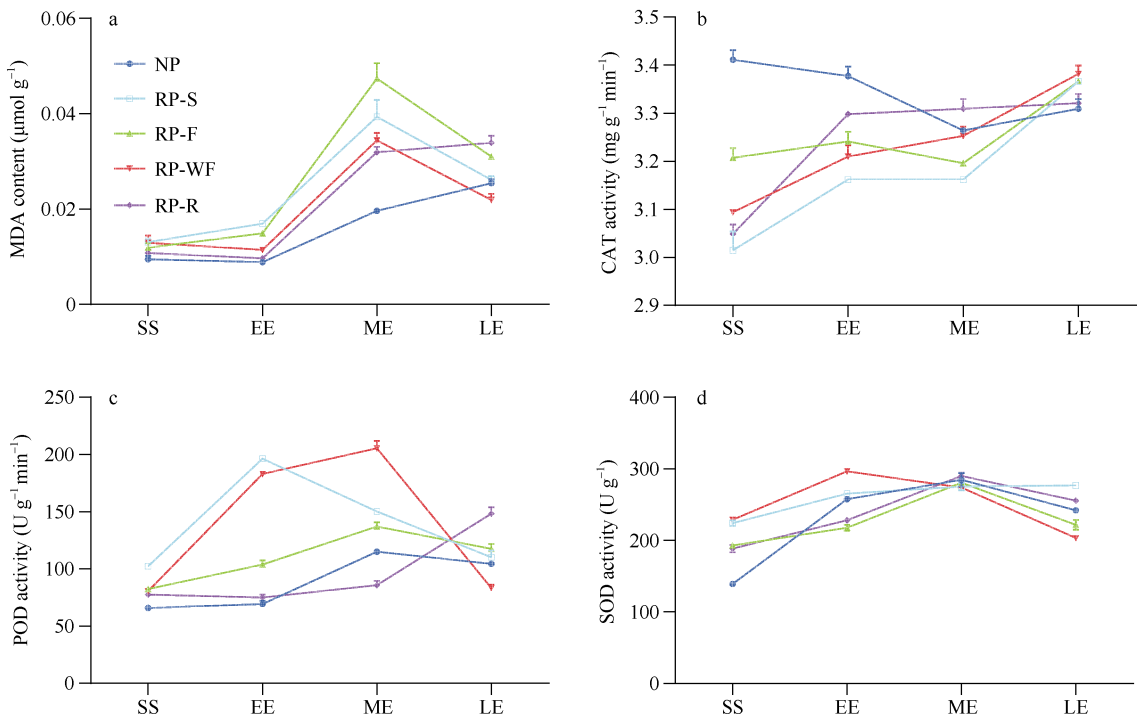


图 3 不同处理下连作太子参抗氧化酶活性

Fig. 3 Antioxidant enzyme activities of continuously monocultured *Radix pseudostellariae* in under different treatments

处理同图 1。SS: 苗期; EE: 块根膨大前期; ME: 块根膨大中期; LE: 块根膨大后期; HS: 收获期。

Treatments are the same as those given in Fig. 1. SS: the seedling stage; EE: the early expanding stage of tuber roots; ME: the middle expanding stage of tuber roots; LE: the late expanding stage of tuber; HS: the harvesting stage.

下降。同时膨大中期及以前, 正茬太子参的叶片 MDA 含量均小于其他模式, 其中稻参轮作模式下 MDA 含量与正茬最为接近。而图 3-b 显示了各处理太子参叶片 CAT 酶活性的动态变化。在苗期及膨大前期, 正茬太子参的 CAT 酶活性均高于其他处理后的重茬太子参, 而在膨大后期, 正茬 CAT 酶活性又降到相对最低。留种后土壤种植的太子参叶片 CAT 酶活性在膨大中期以前均为最低, 而在膨大后期明显上升, 稻参轮作模式下的重茬太子参叶片 CAT 活性在膨大前期及中期均高于留种、休耕和淹水处理, 在膨大后期也降至相对较低水平, 与正茬健康太子参水平接近。图 3-c 显示了 POD 活性的动态变化, 其中正茬及稻参轮作处理下, 太子参叶片 POD 活性呈缓慢上升的趋势, 而留种、休耕及淹水处理则呈现先大幅上升后下降的趋势。值得注意的是, 正茬太子参全生育期叶片 POD 活性均较低, 而连作障碍最显著的留种处理太子参 POD 活性较高, 而稻参轮作模式下的太子参叶片 POD 活性在全生育期也处于相对较低的水平(和正茬相似)。图 3-d 展示了 SOD 酶活性在不同处理下的动态变化, 总体上均呈现先上升后下降的趋势, 且不同处理之间差异不明显。

2.4 不同处理下太子参土壤关键理化性质差异

本研究测定了不同处理下太子参土壤 pH 及氮磷钾含量以明确土壤理化性质的动态变化规律。由图 4 可知, 不同生育时段, 正茬太子参土壤的 pH 值呈现持续下降趋势, 淹水和稻参轮作处理均显著提高了种植前和种植后(BT 至 BP)重茬土壤的 pH 值, 其中稻参轮作处理的效果最为明显, 而留种及休耕处理均未能提高土壤 pH 值。进入太子参生育期以后, 稻参轮作处理后的土壤 pH 下降速率慢于其他处理, 总体 pH 变化曲线也接近于正茬。而留种处理下的 pH 值下降幅度最大, 最终的土壤酸化程度也最高。

相较正茬, 重茬太子参各时期土壤中的氮磷钾

含量均有显著上升, 其中速效磷、速效钾、总磷和总钾尤为显著(图 5)。正茬、淹水及稻参轮作处理后的土壤有机质均显著高于留种及休耕处理, 其中稻参轮作处理后的土壤有机质含量也显著高于正茬(图 6)。

2.5 不同处理下太子参根际土壤特异微生物特性

对膨大中期太子参根际土壤中的特异有益菌和致病菌进行了定量分析。由图 7 可知, 与对照 NP 比较, 留种处理后, 太子参根际致病菌尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)和菠萝泛菌(*Pantoea ananatis*)数量显著增加, 同时留种及休耕处理后根际有益微生物数量显著减少, 其中包括梅奇酵母属(*Metschnikowia*)、伯克氏菌属(*Burkholderia*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)和哈茨木霉(*Trichoderma harzianum*)。而相较于留种处理, 稻参轮作下根际土中的有益菌(如: 梅奇酵母属、伯克氏菌属、假单胞菌属和芽孢杆菌属)的数量均显著

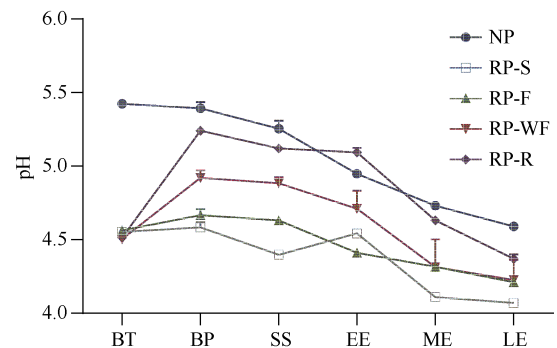
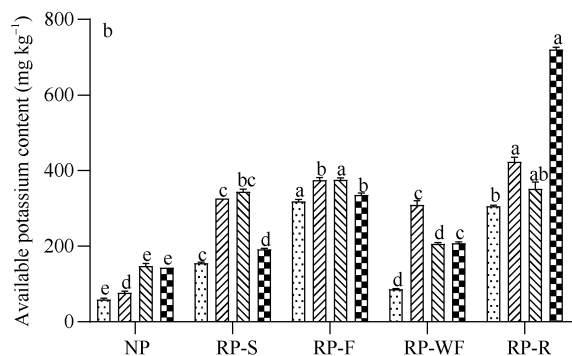
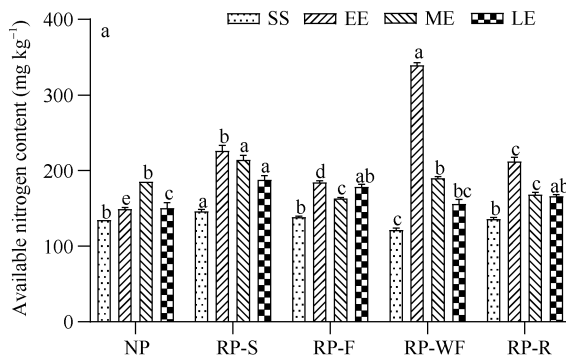


图 4 不同处理下太子参土壤 pH 值

Fig. 4 Soil pH value of *Radix pseudostellariae* under different treatments

BT: 处理前; BP: 第二茬种植前; SS: 苗期; EE: 块根膨大前期; ME: 块根膨大中期; LE: 块根膨大后期。处理同图 1。

BT: before treatment; BP: before the planting of second crop; SS: the seedling stage; EE: the early expanding stage of tuber roots; ME: the middle expanding stage of tuber roots; LE: the late expanding stage of tuber. Treatments are the same as those given in Fig. 1.



(图 5)

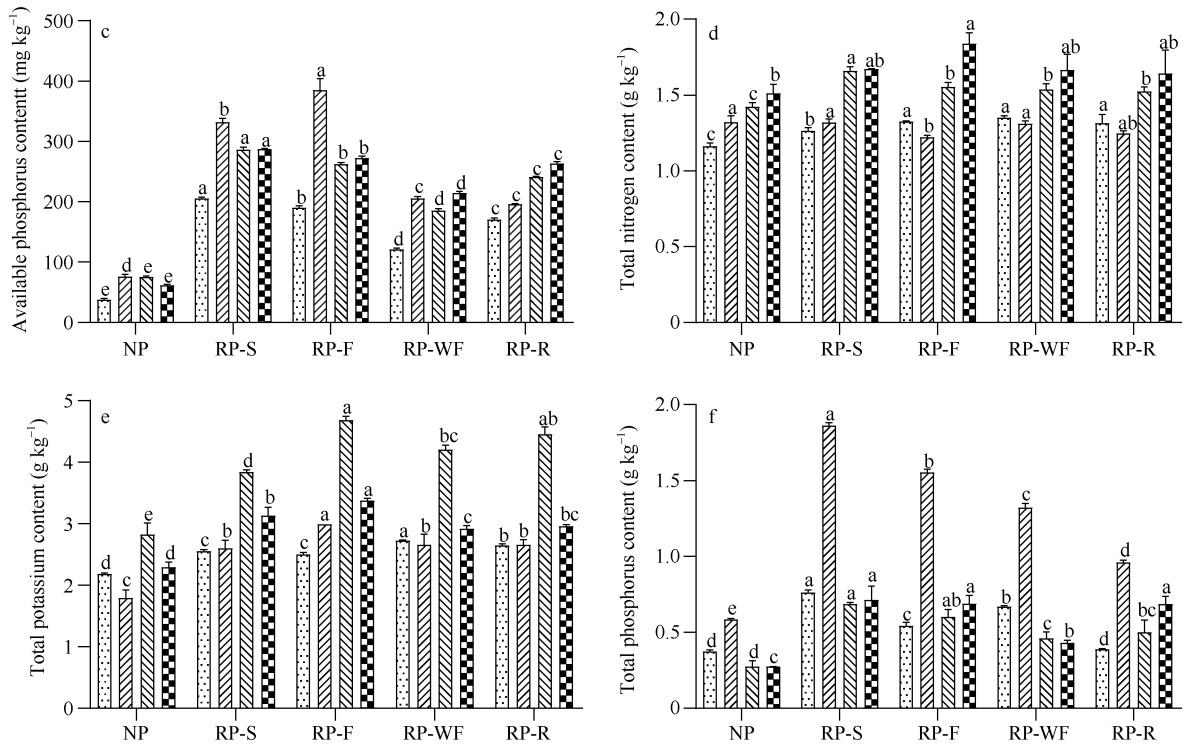


图 5 不同处理下太子参土壤氮磷钾含量

Fig. 5 Soil nitrogen, phosphorus, and potassium contents of *Radix pseudostellariae* under different treatments

SS: 苗期; EE: 块根膨大前期; ME: 块根膨大中期; LE: 块根膨大后期。处理同图 1。不同小写字母表示同一时期内不同处理间在 $P < 0.05$ 水平差异显著。

SS: the seedling stage; EE: the early expanding stage of tuber roots; ME: the middle expanding stage of tuber roots; LE: the late expanding stage of tuber. Treatments are the same as those given in Fig. 1. Different lowercase letters indicate significant differences between different treatments at the same stage at $P < 0.05$.

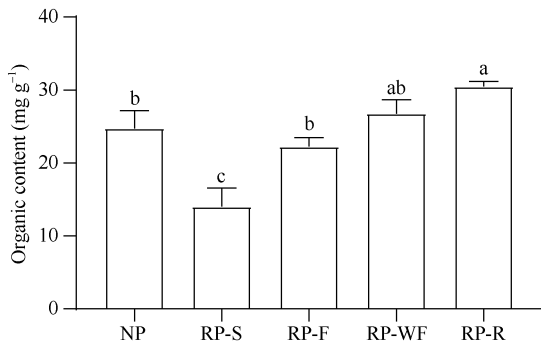


图 6 不同处理下太子参土壤有机质含量

Fig. 6 Soil organic matter content of *Radix pseudostellariae* under different treatments

处理同图 1。不同小写字母表示不同处理在 $P < 0.05$ 水平差异显著。Treatments are the same as those given in Fig. 1. Different lowercase letters indicate significant differences between different treatments at $P < 0.05$.

增加, 3 种致病菌数量也均显著下降, 其中尖孢镰刀菌和马铃薯皮斑病菌的绝对含量已与正茬无异。总体来看, 留种地(即连作土壤)的病原菌含量显著增加, 有益菌含量显著减少, 而淹水和稻参轮作能够缓解这一趋势, 其中稻参轮作处理下太子参根际有

益及有害微生物含量与正茬最为接近。

2.6 不同处理下太子参根际土壤氮循环相关基因的表达丰度

本研究通过 qRT-PCR 对太子参膨大中期土壤中氮循环相关基因的丰度进行了相对定量分析, 其中包括固氮酶基因(*nifH*)、氨氧化古菌(AOA)、氨氧化细菌(AOB)、硝酸还原酶基因(*narG*)、亚硝酸还原酶基因(*nirK*, *nirS*)以及氧化亚氮还原酶基因(*nosZ*)。由图 8 可知, 相较于正茬, 留种处理和休耕处理后的重茬太子参根际土中 *nosZ*、*nirS*、*narG* 和 *nirK* 基因丰度均显著降低, 而淹水处理以及稻参轮作能够显著增加 *nifH*、*nosZ* 和 *nirS* 的基因丰度。另外, 相较于淹水处理, 稻参轮作更全面地提高了土壤氮循环相关基因的丰度, 如 *nirK* 和 AOB 基因。

2.7 太子参产量表现与相关因子的灰色关联度分析

本研究将太子参的生长发育和各时期的生理生化指标以及土壤环境指标看成一个灰色系统, 采用改进的灰色 T 型关联系数的平均值表征各指标与太

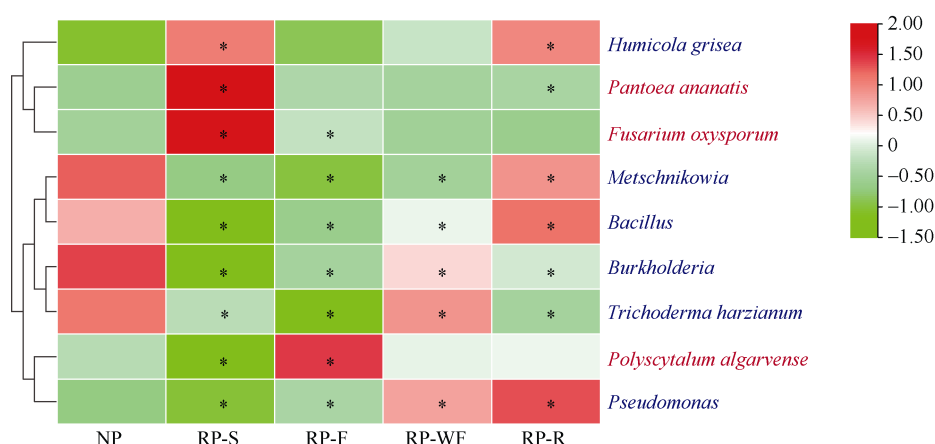


图 7 不同处理下太子参根际土壤关键微生物丰度热图

Fig. 7 Heat map of the abundance of key microorganisms in the rhizosphere soil of *Radix pseudostellariae* under different treatments 处理同图 1。数据按行进行 z-score 标准化处理, *表示与正茬相比差异显著。

Treatments are the same as those given in Fig. 1. The data were standardized by row with z-score method. * represents significant differences at $P < 0.05$ compared with NP.

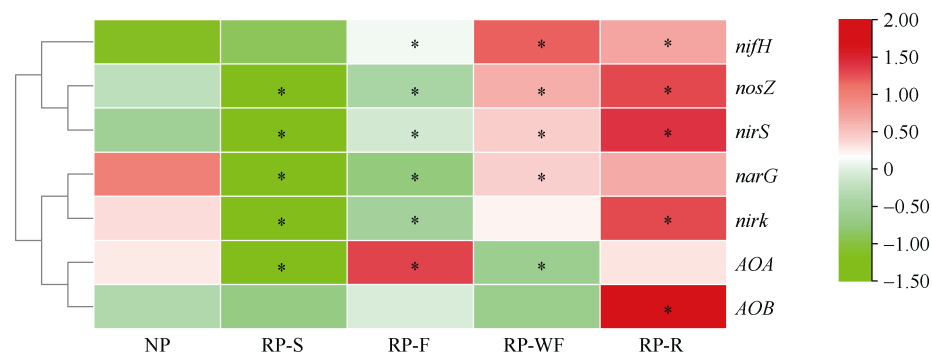


图 8 不同处理下太子参根际土壤氮循环相关基因丰度差异热图

Fig. 8 Heat map of differences in the abundance of genes related to nitrogen cycling in rhizosphere soil of *Radix pseudostellariae* under different treatments

处理同图 1。数据按行进行 z-score 标准化处理, *表示与正茬相比差异显著。

Treatments are the same as those given in Fig. 1. The data were standardized by row with z-score method. * represents significant differences at $P < 0.05$ compared with NP.

子参产量的关联度, 得到的关联度范围在-1 至 1 之间, 越接近 1 表示该指标的曲线变化与太子参产量的曲线变化越一致, 越接近-1 则表示该指标与产量的负关联越强。将关联度的绝对值大于 0.4 的所有项映射到时期-指标矩阵中, 并基于关联度构建灰色关联气泡图(缺失值用 0 代替), 得到图 9。由图 9 可以看出, 叶片光合作用速率、土壤 pH 值、种植前土壤有机质含量、4 种氮循环相关基因(*narG*、*nirK*、*nosZ*、*nirS*)和 2 种有益菌(*Pseudomonas*、*Bacillus*)与太子参产量的正关联度较高, 而苗期 POD 活性、膨大中期总氮含量、膨大前期总 P 含量、膨大后期叶片干物质比例以及致病菌尖孢镰刀菌密度与太子参产量的负关联度较高。频数直方图则体现了太子参不同时期以及微生物和氮循环相关基因在太子参

产量形成过程中的重要性, 不难看出, 苗期、膨大前期、膨大中期的频数相对较高。另外, 考虑到微生物(MO)和氮循环相关基因(Gene)的测定项目数相对较少, 可以推断土壤微生物和氮循环相关基因对于太子参产量也有重要影响。

3 讨论

基于我们对以往研究的认识, 认为药用植物连作障碍的发生是一个复杂的根际微生态环境恶化的综合反映^[39]。因此强化修复退化的土壤环境是消减植物连作障碍的技术关键。本研究通过不同的土壤耕作措施, 探索其对连作导致恶化土壤微环境的修复效果, 加深了对药用植物连作障碍形成机制的理解与认识, 为探索行之有效的消减技术提供理论与实践依据。

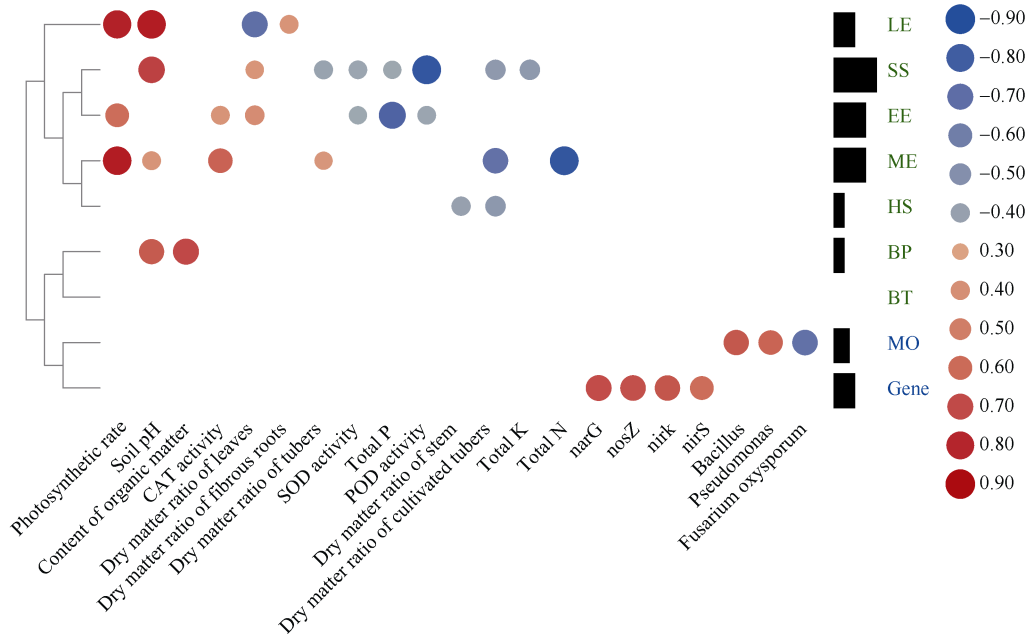


图 9 灰色关联度分析结果

Fig. 9 Grey correlation degree analysis

BT: 处理前; BP: 第二茬种植前; SS: 苗期; EE: 块根膨大前期; ME: 块根膨大中期; LE: 块根膨大后期; HS: 收获期; MO: 微生物相关基因; Gene: 氮循环相关基因。

BT: before treatment; BP: before the planting of second crop; SS: the seedling stage; EE: the early expanding stage of tuber roots; ME: the middle expanding stage of tuber roots; LE: the late expanding stage of tuber; HS: the harvesting stage; MO: the microorganism-related genes; Gene: nitrogen cycling-related genes.

本研究结果发现, 无论是何种土壤处理, 再植太子参后随其生育进程, 根际土壤的 pH 值趋之降低, 其中留种处理(RP-S)后再植太子参的土壤 pH 最低, 新植土壤(对照, NP) pH 最高(图 3)。所谓留种处理, 即在太子参成熟后块根不采收, 原位留存于土壤里, 作为下茬的种参用。因此种参收获后, 在这一土壤上再种太子参, 实际上相当于连作太子参处理, 可见连作会加剧土壤的酸化过程^[33,40-41], 本研究还发现, 相较于 NP 对照, 留种处理(即连作处理)使太子参土壤氮磷钾素的含量增加, 这再次证明了太子参连作障碍的根本原因不是肥力不足, 而是营养封存所致^[40]。进一步分析结果表明, 留种处理还会导致太子参根际土壤的专一性土传病原菌, 尖孢镰刀菌 (*Fusarium oxysporum*) 和 菠 萝 泛 菌 (*Pantoea ananatis*) 数量显著增加; 同时, 包括梅奇酵母属 (*Metschnikowia*)、伯克氏菌属 (*Burkholderia*)、假单胞菌属 (*Pseudomonas*)、芽孢杆菌属 (*Bacillus*) 和哈茨木霉 (*Trichoderma harzianum*) 在内的根际有益微生物数量显著减少。而相较于留种处理, 稻参轮作下根际土壤中的有益菌(如: 梅奇酵母属、伯克氏菌属、假单胞菌属和芽孢杆菌属)的数量均显著增加, 上述 3 种致病菌数量也均显著下降, 其中尖孢镰刀菌和

马铃薯皮斑病菌的绝对含量已与正茬无明显差异(图 6), 其他处理变化趋势与根际土壤的 pH 变化趋势一致。Wu 等研究认为, 太子参土壤酸度与其土壤病原菌群呈正相关, 而与土壤有益菌群正负相关, 连作导致土壤 pH 值降低有利于病原真菌尖孢镰刀菌增殖, 与有益菌伯克氏菌属 (*Burkholderia*) 等关系则相反^[13,42]。本研究还发现, 连作导致根际土壤氮循环相关基因的表达丰度明显下降。相较于正茬, 留种处理后的重茬太子参根际土中反硝化微生物功能基因 *nosZ*、*nirS*、*narG* 和 *nirK* 丰度均显著降低, 使土壤中氮素的反硝化反应增强, 有机质含量下降, 最终导致产生土壤的营养封存现象(图 4 和图 5), 因而使重茬太子参(留种地再植太子参)光合速率显著下降, 植株抗逆能力降低, 具体表现在太子参块根膨大中期的关键时段, 植株的保护酶活性, 特别是 SOD 和 CAT 活性明显降低, 膜质过氧化含量(MDA)显著增高, 最终导致减产降质, 使其块根活性成分多糖和总皂苷含量明显减少(图 4)。可见, 作物连作障碍的发生是根际微生态恶化的最终反应。因此必须强化对连作根际环境的生态修复, 方可有效消减连作障碍的影响。

本研究通过不同耕作措施对太子参连作土壤的

强化处理, 结果表明, 采用不同耕作措施进行根际调控能产生不同的修复效果。相较于对照(NP)或留种处理(即连作处理), 淹水和稻参轮作处理均显著提高了太子参种植前和种植后(BT 至 BP)重茬土壤的 pH 值, 其中稻参轮作处理的效果最为明显, 而留种及休耕处理均未能提高土壤 pH 值(图 3), 因而根际土壤微生物生态调控效果不佳(图 4 和图 5), 严重影响太子参的光合生理和抗逆能力, 进而影响其生长发育, 最终导致产量与质量下降。可见, 连作土壤的水旱交替处理能有效改善土壤的 pH 值。进一步分析发现, 相较于对照, 只有稻参轮作能够显著增加 *nifH*、*nosZ*、*nirS*、*nirK* 和 *AOB* 的基因丰度(图 7), 其中 *AOB* 为氨氧化(硝化)细菌基因, *nifH* 为固氮基因, 其余 3 个为反硝化微生物功能基因^[43-45]。因而土壤的硝化和反硝化反应相对顺利, 加上水稻收获秸秆残体还田, 有机质含量提升, 营养吸收与光合速率得到修复, 产量与质量有效改善。值得一提的是, 相较于淹水处理, 稻参轮作更全面地提高了土壤氮循环相关基因的丰度。如与对照相比, 淹水处理并不提升 *nirK* 和 *AOB* 的基因表达丰度, 但稻参轮作处理则明显提升这 2 个基因的表达丰度(图 7), 进而影响土壤氮素等营养循环及其有效性。可见, 水稻根系分泌物等可能参与土壤微生物 *nirK* 和 *AOB* 的基因表达, 这一结果与前人研究报道相类似^[46-48], 因而使土壤的硝化反应增强, 有机质含量提高, 再植太子参的光合和抗逆能力提高, 进而消减了连作对土壤带来的不利影响, 研究结果深化了前人对连作障碍的认识^[40-41, 46, 49]。可见, 合适的土壤生态强化可以有效修复各种生物与非生物因子的生态关系, 进而消减连作对根际土壤健康的不良影响。

本研究认为, 连作障碍是多因素在长时间跨度内多方面地阻碍植物生长发育的结果。太子参的产量和品质的形成过程是由其整个生境内的所有因素共同决定的, 而这些因素之间相互联系, 形成一个灰色系统^[50]。本研究通过构建各时期生理及生境指标与不同处理下太子参产量变化的关联度, 认为叶片光合作用、土壤 pH、土壤有机质含量、土壤氮循环基因丰度以及根际特异有益菌数量的上升对太子参产量的形成起到积极作用, 而苗期 POD 活性、块根膨大中期总氮含量、膨大前期总磷含量以及尖孢镰刀菌数量则相反。可见, 块根膨大中期及以前的指标与太子参产量有着更多、更紧密的关联, 说明太子参生育期前期对后期产量形成有着决定性作

用。对相关性较高的测量指标进行评估发现, 太子参产量与土壤环境紧密关联。其中, 太子参生育前期是相对更重要的时期, 一定程度上决定了整个生长发育进程。该时期中, 土壤酸化的缓解、根际微生物群落的重构以及土壤氮循环的改善, 能够减轻太子参受到的逆境胁迫强度, 从而恢复太子参能量吸收及物质转运生理功能, 最终体现出产量及品质的恢复, 结果从侧面上再次证明土壤环境的多层次改善是连作下太子参产量恢复主要因素。

4 结论

本文研究了不同技术迭代处理连作土壤对于缓解太子参连作障碍的作用效果及其机制, 发现水旱交替处理是强化修复太子参连作障碍土壤的有效方式, 其中稻参轮作模式能更有效地缓解重茬太子参的土壤酸化问题, 改善土壤营养循环, 加速重构根际微生物群落结构, 进而恢复失衡的土壤微生物生态结构, 减轻连作逆境胁迫, 改善连作太子参的光合速率和物质转运功能, 最终体现在产量和品质的提升上。灰色关联度分析提示, 作物连作障碍发生与否是植物-微生物-土壤相互作用的结果, 连作环境下太子参块根膨大中期及其之前, 其生长发育状态是决定产量高低和品质好坏的关键时期, 这为适时调控消减连作障碍提供了依据。

References

- [1] Bommarco R, Kleijn D, Potts S G. Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. *Trends Ecol Evol*, 2013, 28: 230-238.
- [2] Tilman D, Balzer C, Hill J, Befort B. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 20260-20264.
- [3] 吴凤芝, 赵凤艳, 刘元英. 设施蔬菜连作障碍原因综合分析与防治措施. *东北农业大学学报*, 2000, 31: 241-247.
Wu F Z, Zhao F Y, Liu Y Y. On the reasons of continuous cropping obstacles in vegetable facility gardening. *J Northeast Agric Univ*, 2000, 31: 241-247 (in Chinese with English abstract).
- [4] 喻景权, 杜尧舜. 蔬菜设施栽培可持续发展中的连作障碍问题. *沈阳农业大学学报*, 2000, 31: 124-126.
Yu J Q, Du Y S. Soil-sickness problem in the sustainable development for the protected production of vegetables. *J Shenyang Agric Univ*, 2000, 31: 124-126 (in Chinese with English abstract).
- [5] 张重义, 林文雄. 药用植物的化感自毒作用与连作障碍. *中国生态农业学报*, 2009, 17: 189-196.
Zhang Z Y, Lin W X. Continuous cropping obstacle and allelopathic autotoxicity of medicinal plants. *Chin J Eco-Agric*, 2009, 17: 189-196 (in Chinese with English abstract).
- [6] Yang Q, Cai X X, Huang M C, Wang S Y. A specific peptide with

- immunomodulatory activity from *Pseudostellaria heterophylla* and the action mechanism. *J Funct Foods*, 2020, 68: 103887.
- [7] Ng T B, Liu F, Wang H X. The antioxidant effects of aqueous and organic extracts of *Panax quinquefolium*, *Panax notoginseng*, *Codonopsis pilosula*, *Pseudostellaria heterophylla* and *Glehnia littoralis*. *J Ethnopharmacol*, 2004, 93: 285–288.
 - [8] Wu H M, Lin M H, Christopher R, Qin X J, Zhang S K, Chen J, Wu L K, Zhao Y L, Lin S, Lin W X. Plant-mediated rhizospheric interactions in intraspecific intercropping alleviate the replanting disease of *Radix pseudostellariae*. *Plant Soil*, 2020, 454: 411–430.
 - [9] 吴林坤, 林向民, 林文雄. 根系分泌物介导下植物-土壤-微生物互作关系研究进展与展望. *植物生态学报*, 2014, 38: 298–310. Wu L K, Lin X M, Lin W X. Advances and perspective in research on plant-soil-microbe interactions mediated by root exudates. *Chin J Plant Ecol*, 2014, 38: 298–310 (in Chinese with English abstract).
 - [10] Mazzola M, Manici L M. Apple replant disease: role of microbial ecology in cause and control. *Annu Rev Phytopathol*, 2012, 50: 45–65.
 - [11] Huang L F, Song L X, Xia X J, Mao W H, Shi K, Zhou Y H, Yu J Q. Plant-soil feedbacks and soil sickness: from mechanisms to application in agriculture. *J Chem Ecol*, 2013, 39: 232–242.
 - [12] Chen J, Wu L K, Xiao Z G, Wu Y H, Wu H M, Qin X J, Wang J Y, Wei X Y, Khan M U, Lin S, Lin W X. Assessment of the diversity of *Pseudomonas* spp. and *Fusarium* spp. in *Radix pseudostellariae* rhizosphere under monoculture by combining DGGE and quantitative PCR. *Front Microbiol*, 2017, 8: 1748.
 - [13] Wu H M, Qin X J, Wang J Y, Wu L K, Chen J, Fan J K, Zheng L, Tantai H P, Arafat Y, Lin W W, Luo X M, Lin S, Lin W X. Rhizosphere responses to environmental conditions in *Radix pseudostellariae* under continuous monoculture regimes. *Agric Ecosyst Environ*, 2019, 270: 19–31.
 - [14] Chen T, Lin S, Wu L K, Lin W X, Sampietro D. Soil sickness: current status and future perspectives. *Allelopathy J*, 2015, 36: 167–196.
 - [15] 吴红森, 林文雄. 药用植物连作障碍研究评述和发展透视. *中国生态农业学报*, 2020, 28: 775–793. Wu H M, Lin W X. A commentary and development perspective on the consecutive monoculture problems of medicinal plants. *Chin J Eco-Agric*, 2020, 28: 775–793 (in Chinese with English abstract).
 - [16] Dore T, Makowski D, Malezieux E, Munier N, Tchamitchian M, Tittmonell P. Facing up to the paradigm of ecological intensification in agronomy: revisiting methods, concepts and knowledge. *Eur J Agron*, 2011, 34: 197–210.
 - [17] Kleijn D, Bommarco R, Fijen T P, Garibaldi L A, Potts S G, Putten W H. Ecological intensification: bridging the gap between science and practice. *Trends Ecol Evol*, 2019, 34: 154–166.
 - [18] Garnett T, Appleby M C, Balmford A, Benton T G, Bloomer P, Burlingame B, Dawkins M, Dolan L, Fraser D, Herrero M, Hoffmann I, Smith P, Thornton P K, Toulmin C, Vermeulen S J, Godfray H. Sustainable intensification in agriculture: premises and policies. *Science*, 2013, 341: 33–34.
 - [19] Prasad S, Malav L C, Choudhary J, Kannojiya S, Kundu M, Kumar S, Yadav A N. Soil microbiomes for healthy nutrient recycling. In: Yadav A N, Singh J, Singh C, Yadav N, eds. *Current Trends in Microbial Biotechnology for Sustainable Agriculture. Environmental and Microbial Biotechnology*. Singapore: Springer, 2021. pp 1–21.
 - [20] 陈军, 黄珊瑜, 刘冰, 吴林坤, 林文雄. 不同菌肥处理对太子参根际微生物群落的影响. *福建农业学报*, 2015, 30: 1171–1177. Chen J, Huang S Y, Liu B, Wu L K, Lin W X. Effects of microbial fertilizers on microbial community structure in *Radix pseudostellariae* rhizosphere. *Fujian J Agric Sci*, 2015, 30: 1171–1177 (in Chinese with English abstract).
 - [21] Wu H M, Wu H M, Jiao Y Y, Zhang Z Y, Rensing C, Lin W X. The combination of biochar and PGPBs stimulates the differentiation in rhizosphere soil microbiome and metabolites to suppress soil-borne pathogens under consecutive monoculture regimes. *GCB Bioenergy*, 2022, 14: 84–103.
 - [22] Li X F, Wang Z G, Bao X G, Sun J H, Yang S C, Wang P, Wang C B, Wu J P, Liu X R, Tian X L, Wang Y, Li J P, Li J, Wang Y, Xia H Y, Mei P P, Wang X F, Zhao J H, Yu R P, Zhang W P, Che Z X, Gui L G, Callaway R, Tilman D, Li L. Long-term increased grain yield and soil fertility from intercropping. *Nat Sustain*, 2021, 4: 943–950.
 - [23] Renard D, Tilman D. National food production stabilized by crop diversity. *Nature*, 2019, 571: 257–260.
 - [24] 李隆. 间套作强化农田生态系统服务功能的研究进展与应用展望. *中国生态农业学报*, 2016, 24: 403–415. Li L. Intercropping enhances agroecosystem services and functioning: current knowledge and perspectives. *Chin J Eco-Agric*, 2016, 24: 403–415 (in Chinese with English abstract).
 - [25] Franke A C, Van den Brand G J, Vanlauwe B, Giller K E. Sustainable intensification through rotations with grain legumes in Sub-Saharan Africa: a review. *Agric Ecosyst Environ*, 2018, 261: 172–185.
 - [26] Degani E, Leigh S G, Barber H M, Jones H, Lukac M, Sutton P, Potts S. Crop rotations in a climate change scenario: short-term effects of crop diversity on resilience and ecosystem service provision under drought. *Agric Ecosyst Environ*, 2019, 285: 106625.
 - [27] 刘帮艳. 不同有机质含量的壤土环境对两种太子参生长、产量与品质的影响. 贵州大学硕士学位论文, 贵州贵阳, 2018. Liu B Y. Effects of Different Organic Matter Content of the Soil Environment on the Growth, Yield and Quality of Two Kinds of *Radix pseudostellariae*. MS Thesis of Guizhou University, Guiyang, Guizhou, China, 2018 (in Chinese with English abstract).
 - [28] 王晓强, 许跃奇, 何晓冰, 阎海涛, 常栋, 张凯, 毛娟. 不同烤烟品种干物质积累及养分吸收特征. *贵州农业科学*, 2022, 50(8): 8–14. Wang X Q, Xu Y Q, He X B, Yan H T, Chang D, Zhang K, Mao J. Characteristics of dry matter accumulation and nutrient absorption of different flue-cured tobacco varieties. *Guizhou Agric Sci*, 2022, 50(8): 8–14 (in Chinese with English abstract).
 - [29] 郭晓蕾, 朱思潮, 翟旭峰, 王怀豫, 宝丽. 硫酸蒽酮法与硫酸苯酚法测定灵芝多糖含量比较. *中华中医药学刊*, 2010, 28: 2000–2002. Guo X L, Zhu S C, Zhai X F, Wang H Y, Bao L. Comparison of methods in determination of polysaccharide in *Ganoderma lucidum*. *Chin Arch Trad Chin Med*, 2010, 28: 2000–2002 (in Chinese with English abstract).
 - [30] 许茜, 王红芳, 周小羽. 太子参皂苷提取工艺优选. *中草药*,

- 2001, 32(9): 34–35.
- Xu Q, Wang H F, Zhou X Y. Optimization of extraction technology of *Radix pseudostellariae* saponins. *Chin Trad Herb Drugs*, 2001, 32(9): 34–35 (in Chinese with English abstract).
- [31] 位小丫, 林煜, 陈婷, 陶子曦, 赵涵予, 林生, 林文雄. 田间条件下植物促生细菌缓解太子参连作障碍的效果评价. *生态学杂志*, 2018, 37: 399–408.
- Wei X Y, Lin Y, Chen T, Tao Z X, Zhao H Y, Lin S, Lin W X. Effects of plant growth-promoting rhizobacteria on alleviating consecutive monoculture problem of *Pseudostellaria heterophylla* under field conditions. *Chin J Ecol*, 2018, 37: 399–408 (in Chinese with English abstract).
- [32] Coutinho T, Stephanus-N V. *Pantoea ananatis*: an unconventional plant pathogen. *Mol Plant Pathol*, 2009, 10: 325–335.
- [33] Wu H M, Wu L K, Wang J Y, Zhu Q, Lin S, Xu J H, Zheng C L, Chen J, Qin X J, Fang C X, Zhang Z Z, Azeem S, Lin W X. Mixed phenolic acids mediated proliferation of pathogens *Talaromyces helicus* and *Kosakonia sacchari* in continuously monocultured *Radix pseudostellariae* rhizosphere soil. *Front Microbiol*, 2016, 7: 335.
- [34] 中国科学院南京土壤研究所. 土壤理化分析. 上海: 上海科学技术出版社, 1978. pp 62–136.
- Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences. Analysis of Soil Physico-chemical Properties. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 1978. pp 62–136 (in Chinese).
- [35] 郑世英, 商学芳, 王景平. 可见分光光度法测定盐胁迫下玉米幼苗抗氧化酶活性及丙二醛含量. *生物技术通报*, 2010, (7): 106–109.
- Zheng S Y, Shang X F, Wang J P. Determination of antioxidant enzyme activity and contents of MDA in maize seedlings under salt stress with visible spectrophotometry. *Biotechnol Bull*, 2010, (7): 106–109 (in Chinese with English abstract).
- [36] Chen C J, Chen H, Zhang Y, Thomas H R, Frank M H, He Y H, Xia R. TBtools: an integrative toolkit developed for interactive analyses of big biological data. *Mol Plant*, 2020, 13: 1194–1202.
- [37] 唐五湘. T 型关联度及其计算方法. *数理统计与管理*, 1995, 14(1): 34–37.
- Tang W X. The concept and the computation method of T's correlation degree. *Appl Statist Manag*, 1995, 14(1): 34–37 (in Chinese).
- [38] David K. Grey system and grey relational model. *ACM SIGICE Bull*, 1994, 20: 2–9.
- [39] Zhou X G, Wu F. Dynamics of the diversity of fungal and Fusarium communities during continuous cropping of cucumber in the greenhouse. *FEMS Microbiol Ecol*, 2012, 80: 469–478.
- [40] 吴林坤, 吴红森, 朱铨, 陈军, 王娟英, 吴艳红, 林生, 林文雄. 不同改良措施对太子参根际土壤酚酸含量及特异菌群的影响. *应用生态学报*, 2016, 27: 3623–3630.
- Wu L K, Wu H M, Zhu Q, Chen J, Wang J Y, Wu Y H, Lin S, Lin W X. Effects of different amendments on contents of phenolic acids and specific microbes in rhizosphere of *Pseudostellaria heterophylla*. *J Appl Ecol*, 2016, 27: 3623–3630 (in Chinese with English abstract).
- [41] 吴红森. 连作太子参根际环境灾变的机理及其防控策略研究. 福建农林大学博士学位论文, 福建福州, 2018. pp 10–14.
- Wu H M. The Ecological Mechanism of Rhizosphere Environment Succession Mediated by the Monoculture of *Radix Pseudostellariae* and Its Regulation. PhD Dissertation of Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou, Fujian, 2018. pp 10–14 (in Chinese with English abstract).
- [42] Wu H M, Wu L K, Zhu Q, Wang J Y, Qin X X, Xu J H, Kong L F, Chen J, Lin S, Khan M, Amjad H, Lin W X. The role of organic acids on microbial deterioration in the *Radix pseudostellariae* rhizosphere under continuous monoculture regimes. *Sci Rep*, 2017, 7: 3497.
- [43] Hu J L, Jin V L, Konkel J, Schaeffer S, Schneider L, Debruyne J. Soil health management enhances microbial nitrogen cycling capacity and activity. *Mosphere*, 2021, 6: 1220–1237.
- [44] 陆皎云, 张鹤山, 田宏, 熊军波, 刘洋. 氮沉降影响草地生态系统土壤氮循环过程的研究进展. *草业学报*, 2022, 31(6): 221–234.
- Lu J Y, Zhang H S, Tian H, Xiong J B, Liu Y. Research progress on effects of nitrogen deposition on soil nitrogen cycling in grassland ecosystems. *Acta Pratac Sin*, 2022, 31(6): 221–234 (in Chinese with English abstract).
- [45] 郭俊杰, 朱晨, 刘文波, 王建中, 凌宁, 郭世伟. 不同施肥模式对土壤氮循环功能微生物的影响. *植物营养与肥料学报*, 2021, 27: 751–759.
- Guo J J, Zhu C, Liu W B, Wang J Z, Ling N, Guo S W. Effects of different fertilization managements on functional microorganisms involved in nitrogen cycle. *J Plant Nutr Fert*, 2021, 27: 751–759 (in Chinese with English abstract).
- [46] Fang C X, Li Y Z, Li C X, Li B L, Ren Y J, Zheng H P, Zeng X M, Shen L H, Lin W X. Identification and comparative analysis of micro RNAs in barnyardgrass (*Echinochloa crus-galli*) in response to rice allelopathy. *Plant Cell Environ*, 2015, 38: 1368–1381.
- [47] Henry S, Stephanie T, Hallet S, Bru D, Dambreville D, Chêneby D, Bizouard F, Germon C, Philippot L. Disentangling the rhizosphere effect on nitrate reducers and denitrifiers: insight into the role of root exudates. *Environ Microbiol*, 2008, 10: 3082–3092.
- [48] Coskun D, Britto D, Shi W M, Kronzucker H. How plant root exudates shape the nitrogen cycle. *Trends Plant Sci*, 2017, 22: 661–673.
- [49] Lin S, Huangpu J J, Chen T, Wu L K, Zhang Z Y, Lin W X. Effects of different cropping patterns on the physiology and quality of *Pseudostellaria heterophylla*. *Int J Agric Biol*, 2014, 16: 981.
- [50] Deng J L. Introduction to grey system theory. *J Grey Syst*, 1989, 1: 1–24.