

植物-土壤反馈对刺五加幼苗抗氧化酶系统的影响

金司阳¹, 刘寒¹, 杨立学², 王谦博³, 郭盛磊¹, 王振月^{1*}

(1. 黑龙江中医药大学 药学院, 哈尔滨 150040; 2. 东北林业大学 林学院, 哈尔滨 150040;
3. 广东药科大学 附属第一医院, 广州 510080)

[摘要] 目的: 该文研究了植物土壤反馈对刺五加幼苗抗氧化酶系统的影响, 有利于阐述植物-土壤反馈对于刺五加幼苗生长中抗氧化酶系统的变化, 为揭示植物-土壤反馈的原因提供理论依据。方法: 通过温室盆栽试验, 分别对未种植过刺五加的土壤(1组), 连续3年种植刺五加的土壤(2组)和多年种植刺五加的土壤(3组)进行株高, 叶色值(SPAD), 抗氧化酶系统相关指标[蛋白质, 超氧化物歧化酶(SOD), 过氧化氢酶(CAT), 过氧化物酶(POD), 抗坏血酸过氧化物酶(APX), 丙二醛(MDA)]和产量、生长相关指标进行测定。结果: 未种植过刺五加的土壤(1组), 连续三年种植刺五加的土壤(2组)和多年种植刺五加的土壤(3组)在后续种植的刺五加幼苗的株高, 叶色值(SPAD), 生物量, 蛋白, SOD, CAT, POD, APX, MDA 有显著性差异, ACP 活性无显著性差异。其中未种植过刺五加的土壤(1组)的刺五加幼苗 MDA, CAT, POD 和 SOD 要高于种植过刺五加的土壤(2,3 组)的刺五加幼苗, 而蛋白和 APX 要低于种植过刺五加的土壤(2,3 组)的刺五加幼苗。结论: 植物和土壤在刺五加幼苗生长过程中呈现负反馈调节, 降低幼苗抗氧化酶活性。因此, 未种植过刺五加的土壤对刺五加幼苗的生长更有优势。研究结果为阐述植物-土壤反馈对刺五加生长的影响提供研究基础, 并为农田栽培刺五加技术标准提供理论依据和技术支持。

[关键词] 刺五加; 抗氧化酶; 植物-土壤反馈

[中图分类号] R284.2; R289; R22; R2-031 **[文献标识码]** A **[文章编号]** 1005-9903(2020)04-0162-05

[doi] 10.13422/j.cnki.syfjx.20200112

[网络出版地址] <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.3495.R.20190917.1656.003.html>

[网络出版时间] 2019-09-18 11:15

Effect of Plant and Soil Feedback on Antioxidant System of *Acanthopanax senticosus*

JIN Si-yang¹, LIU Han¹, YANG Li-xue², WANG Qian-bo³, GUO Sheng-lei¹, WANG Zhen-yue^{1*}

(1. School of Pharmacy, Heilongjiang University of Chinese Medicine, Harbin 150040, China;

2. School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China;

3. The First Affiliate Hospital of Guangdong Pharmaceutical University, Guangzhou 510080, China)

[Abstract] **Objective:** To study the effect of plant-soil feedback on the antioxidant enzyme system of *Acanthopanax senticosus* seedlings, in order to elucidate the changes of plant-soil feedback on the antioxidant enzyme system of *A. senticosus* seedlings, and provide theoretical basis for revealing the reasons of plant-soil feedback. **Method:** Through the greenhouse pot experiment, plant height, leaf color value (SPAD), antioxidant enzymes [protein, superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), peroxidase (POD), aseorbateperoxidase (APX), malondialdehyde (MDA)] and yield and growth related indexes of soil without *A. senticosus* (group 1), soil with *A. senticosus* (group 2) for three consecutive years and soil with *A. senticosus* (group 3) for many years were measured respectively. **Result:** There were significant differences in plant height, SPAD, protein, SOD, CAT, POD, APX and MDA between seedlings of *A. senticosus* planted for three consecutive years (group 1), two

[收稿日期] 20190302(005)

[基金项目] 国家重点研发计划项目(2016YFC0500303); 国家科技重大专项和重点研发项目省级项目(GX17C006); 黑龙江中医药大学研究生创新科研项目(2018年)

[第一作者] 金司阳, 在读博士, 从事中药资源研究, E-mail: jsy_0451@126.com

[通信作者] * 王振月, 教授, 从事中药资源开发与生物技术研究, E-mail: wangzhen_yue@163.com

successive years (group 2) and three successive years (group 3). The biomass, MDA, CAT, POD and SOD of *A. senticosus* seedlings in the soil without *A. senticosus* (group 1) were higher than those in the soil with *A. senticosus* (group 2 and 3), while the protein and APX were lower than those in the soil with *A. senticosus* (group 2 and 3). **Conclusion:** Plant and soil shows negative feedback regulation during the growth of *A. senticosus* seedlings, which reduced the activity of antioxidant enzymes. Therefore, the soil without planting *A. senticosus* has more advantages for the growth of *A. senticosus* seedlings. The results provide a basis for explaining the effect of plant-soil feedback on the growth of *A. senticosus*, and a theoretical basis and technical support for the technical standards of *A. senticosus* cultivation in farmland.

[Key words] *Acanthopanax senticosus*; antioxidant enzymes; plant-soil feedback

刺五加为五加科五加属多年生木本植物^[1]。据2015年版《中国药典》记载刺五加以干燥的根和根茎或茎为药用部位^[2]。具有益气健脾,补肾安神的功效^[2]。主要分布于黑龙江、吉林、辽宁的东部地区^[1]。种植刺五加是刺五加产业发展的基础,但在种植刺五加的过程中却出现了多年种植刺五加的土地影响刺五加正常生长的状况。

植物-土壤反馈是指植物改变根际土壤的生物和非生物特征,同时提高或降低植物生长,从而影响植物群落组成及植物间的相互作用^[3]。Kardol等^[4]研究显示植物-土壤反馈可以对植物个体产生巨大的变化。Dudenhofer等^[5]的研究显示植物-土壤反馈可改变植物的物质分布,甚至可对植物生长发育产生跨带效应,而不同植物生长阶段植物-土壤反馈差别巨大。Kulmatiski等^[6]发现对植物-土壤反馈的研究多以生物量、株高及种子萌发等指标进行衡量。近几年,植物-土壤反馈研究逐渐增加,但试验方法还不太成熟^[7],研究方法比较散乱,且目前对中草药在植物-土壤反馈方面的研究并不多,如YANG等^[8]采用在土壤中蒸煮后添加生物炭的方法解决了植物-土壤负反馈对三七种植过程中的严重影响,García-Parisi等^[9]从丛枝菌根角度探讨了丛枝菌根和内生真菌在同一草本种群植物-土壤反馈中的作用,周光姣等^[10]分析了亳白芍药材质量和其中无机元素含量与土壤无机元素含量的相关性。

植物中的活性氧(ROS)是植物有氧代谢的产物,是参与调控植物的生理反应及非生物胁迫反应一个重要的信号^[11]。植物通过抗氧化酶系统和抗氧化剂对ROS进行清除^[12]。超氧化物歧化酶(SOD),过氧化氢酶(CAT),过氧化物酶(POD),抗坏血酸过氧化物酶(APX)等是抗氧化酶系统中控制植物体内ROS积累的主要酶^[13-14]。目前,多数植物抗氧化系统的研究集中在环境胁迫下对植物生长的影响,如光、水分、温度等。例如李强等^[15]研究

了不同光质对茅苍术生长、抗氧化酶活性及挥发油含量的影响,万春阳等^[16]研究了氯化钠胁迫对甘草生长、生理及有效成分含量的影响。而影响植物抗氧化酶活性的因素众多,既有植物自身的因素,也包括各种各样的环境因子,如LIU等^[13]研究了土壤干旱对沙棘幼苗光合特性及抗氧化酶活性的影响。

综上,本课题组推测多年生植物对土壤的改变可能会对后续植物幼苗的抗氧化酶系统产生影响。因此,本研究利用刺五加盆栽试验初步模拟土壤对刺五加幼苗生长影响,系统比较分析植物-土壤反馈对刺五加幼苗抗氧化酶系统的影响,从而为加深理解植物-土壤反馈对刺五加生长的影响提供研究基础,并为农田栽培刺五加技术标准提供理论依据和技术支持。

1 材料

2018年5月初,在伊春红星林业局中心苗圃选取连续3年生长刺五加的地块、黑龙江中医药大学药园选取多年生长刺五加的地块和未种植过刺五加的地块分别收集表层土壤50 kg,去除表面的枯枝落叶和碎石,用于室内盆栽试验。

同时在伊春红星林业局中心苗圃选取长势一致的刺五加1年生幼苗带回黑龙江中医药大学药园温室进行移栽。样品经黑龙江中医药大学王振月教授鉴定为五加科刺五加*Acanthopanax senticosus*。

AE240型电子天平(德国梅特勒-托利多国际有限公司),Spectra Max M2型多功能酶标仪(美国Molecular Devices公司),Vortex 3000型漩涡振荡器(德国维根斯公司),FS-1型可调高速匀浆机(上海比朗公司),H1650型台式微量高速离心机(湘仪离心机仪器有限公司),SPAD-502Plus型叶绿素计(Konica Minolta公司),0~150 mm游标卡尺(无锡锡工量具公司)。

ACP测试盒(微量酶标)(批号20180816),SOD测定试剂盒(WST-1法)(批号20180815),CAT测

试盒(可见光法)(批号 20180815), POD 测试盒(测植物)(比色法)(批号 20180814), APX 活性测定试剂盒(分光光度法)(批号 20180817), 蛋白定量测试盒(BCA 法)(批号 20180815), MDA 测试盒(TBA 法)(批号 20170927), 均采购于南京建成生物工程研究所。

2 方法

2.1 试验设计 以收集的多年栽培刺五加的土壤和未栽培过刺五加的土壤为栽培基质, 分别去除表面的枯枝落叶和碎石后, 选取长势一致的刺五加 1 年生幼苗, 分别移栽到装有黑龙江中医药大学药园采集的未种植过刺五加的土壤(1 组), 伊春红星林业局中心苗圃采集的连续 3 年生长刺五加的土壤(2 组), 黑龙江中医药大学药园采集的多年生长刺五加的土壤(3 组), 共计 3 组, 每组 12 盆, 共计 36 盆。所有盆放置在黑龙江中医药大学温室中, 每周随机调换位置, 每周浇水一次, 温室栽培 4 个月后进行相关指标测定。

2018 年 5 月中旬和 8 月末, 测定刺五加株高和叶色值(SPAD)。2018 年 8 月末, 采集新鲜的刺五加叶片按照相应试剂盒操作说明对样品进行蛋白, ACP, SOD, CAT, POD, APX, MDA 测定。2018 年 9 月末, 幼苗全株收获, 用自来水冲净后, 用滤纸吸干表面水分,

测定植株鲜重和地径, 然后放入 35 °C 的烘箱中烘干, 测定植株干重, 计算干鲜比、根冠比和苗木质量指数 [苗木质量指数 = 苗木总干物质量/(苗高/地径 + 茎干物质量/根干物质量) × 100%]^[14]。

2.2 数据分析 采用蛋白质, ACP, SOD, CAT, POD, APX, MDA 酶活性值分别对刺五加幼苗的抗氧化酶系统变化进行描述, 同时用干鲜比, 根冠比, 株高, SPAD, 苗木质量指数对刺五加幼苗的生长进行描述。试验数据均采用 SPSS 20.0 统计软件进行统计分析, 通过单因素方差分析(One-way ANOVA)对数据进行分析。根据方差分析结果采用邓肯法(Duncan)对数据进行多重比较。

3 结果与分析

3.1 对刺五加幼苗生物量和生长的影响 不同组之间刺五加幼苗的生物量有显著性差异, 但叶的干重无显著性差异, 见表 1。多年生长刺五加的土壤对刺五加幼苗株高产生显著影响, 但多年生刺五加的土壤和 3 年生刺五加的土壤对刺五加幼苗株高没有显著影响。未种植过刺五加的土壤对提高刺五加幼苗的 SPAD 含量影响显著, 且随着刺五加生长年份的增加影响显著。不同组之间刺五加幼苗的干鲜比、根冠比、地径和苗木质量指数均有显著性差异。见表 2。

表 1 植物-土壤反馈对刺五加生物量的影响($\bar{x} \pm s, n=12$)Table 1 Effect of plant and soil feedback on biomass ($\bar{x} \pm s, n=12$)

组别	整株鲜重	根鲜重	茎鲜重	叶鲜重	整株干重	根干重	茎干重	叶干重	g
1	4.869 5 ± 1.175 7 ^b	3.471 4 ± 1.277 8 ^b	0.722 5 ± 0.233 4 ^b	0.675 5 ± 0.275 8 ^a	4.083 1 ± 0.783 9 ^b	2.886 5 ± 0.941 8 ^b	0.607 8 ± 0.176 9 ^b	0.588 7 ± 0.283 2 ^a	
2	1.741 3 ± 0.230 4 ^a	0.981 9 ± 0.230 2 ^a	0.123 5 ± 0.123 7 ^a	0.635 9 ± 0.135 0 ^a	1.651 7 ± 0.194 9 ^a	0.930 3 ± 0.205 1 ^a	0.115 8 ± 0.115 4 ^a	0.605 6 ± 0.134 4 ^a	
3	4.651 3 ± 0.625 5 ^b	3.094 0 ± 0.616 2 ^b	0.810 1 ± 0.083 8 ^b	0.847 2 ± 0.012 9 ^b	3.746 8 ± 0.701 5 ^b	2.712 3 ± 0.426 7 ^b	0.683 0 ± 0.075 3 ^b	0.718 0 ± 0.019 4 ^a	

注: 不同小写字母表示 $P < 0.05$ (表 2, 3 同)。

表 2 植物-土壤反馈对刺五加生长的影响($\bar{x} \pm s, n=12$)Table 2 Effect of plant and soil feedback on growth indexes($\bar{x} \pm s, n=12$)

组别	干鲜比	根冠比	株高/cm	SPAD	地径/mm	苗木质量指数/%
1	0.850 4 ± 0.056 7 ^a	2.633 4 ± 1.205 8 ^b	10.9 ± 0.5 ^b	36.6 ± 2.4 ^c	5.01 ± 0.32 ^b	1.725 3 ± 0.438 5 ^b
2	0.950 3 ± 0.014 0 ^b	1.296 8 ± 0.321 8 ^a	7.3 ± 0.5 ^a	34.1 ± 1.9 ^b	3.97 ± 0.60 ^a	0.842 6 ± 0.185 5 ^a
3	0.853 1 ± 0.019 2 ^a	1.890 5 ± 0.488 2 ^a	7.1 ± 0.6 ^a	25.7 ± 2.0 ^a	5.73 ± 0.73 ^c	2.538 0 ± 0.772 4 ^c

3.2 对刺五加抗氧化酶系统的影响 根据试验设计方案, 得到刺五加抗氧化酶系统中蛋白质, ACP, SOD, CAT, POD, APX, MDA 酶活性值, 见表 3。

3.2.1 对刺五加植株蛋白含量影响 不同土壤对刺五加幼苗中蛋白含量有显著性差异。从表 3 可以看出, 连续 3 年生长的刺五加的土壤中刺五加幼苗

蛋白质含量最高, 未种植过刺五加的土壤中刺五加幼苗蛋白质含量最低, 但多年生长刺五加的土壤和未种植过刺五加的土壤中刺五加幼苗的蛋白质含量无显著性差异。

3.2.2 对刺五加植株 MDA 含量的影响 MDA 反映了植物细胞受到自由基攻击的严重程度。不同土

表 3 植物-土壤反馈对刺五加抗氧化酶系统的影响 ($\bar{x} \pm s, n = 36$)Table 3 Effect of plant and soil feedback on antioxidant system ($\bar{x} \pm s, n = 36$)

分组	蛋白质/mg·g ⁻¹	MDA/nmol·g ⁻¹	CAT/U·g ⁻¹	ACP/U·g ⁻¹	APX/U·g ⁻¹	POD/U·g ⁻¹	SOD/U·g ⁻¹
1	3.010 ± 0.338 ^a	1.665 ± 0.232 ^b	39.742 ± 4.766 ^b	66.332 ± 38.986 ^a	0.040 ± 0.026 ^a	22.915 ± 0.900 ^b	401.308 ± 129.004 ^c
2	4.150 ± 0.634 ^b	1.331 ± 0.333 ^a	29.176 ± 3.041 ^a	56.887 ± 30.971 ^{ab}	0.084 ± 0.011 ^b	15.933 ± 2.728 ^a	245.686 ± 59.975 ^b
3	3.234 ± 0.839 ^a	1.486 ± 0.280 ^{ab}	38.853 ± 9.627 ^b	97.174 ± 49.927 ^b	0.111 ± 0.029 ^c	20.215 ± 9.280 ^{ab}	162.120 ± 75.582 ^a

壤对刺五加幼苗中 MDA 含量有显著性差异。从表 3 可以看出,未种植过刺五加土壤的刺五加幼苗 MDA 含量最高,连续 3 年生长刺五加的土壤中刺五加幼苗 MDA 含量最低,但多年生长刺五加的土壤中刺五加幼苗 MDA 含量和其他两组无显著性差异。

3.2.3 对刺五加植株 SOD 活性的影响 SOD 活性作为植物抗氧化酶系统防御的第一条线,反映了植物清除氧自由基的能力^[13]。不同土壤对刺五加幼苗中 SOD 活性有显著性差异。未种植过刺五加土壤的刺五加幼苗 SOD 活性最高,多年生长的刺五加土壤的刺五加幼苗 SOD 活性最低。

3.2.4 对刺五加植株 CAT 活性的影响 CAT 主要存在于过氧化体中,其活性与植物的代谢强度及抗寒、抗病能力有一定关系^[14]。不同土壤对刺五加幼苗中 CAT 活性有显著性差异。未种植过刺五加土壤的刺五加幼苗 CAT 活性最高,连续 3 年生长刺五加土壤的刺五加幼苗 CAT 活性最低。但多年生长刺五加的土壤和未种植过刺五加的土壤刺五加幼苗的 CAT 活性无显著性差异。

3.2.5 对刺五加植株 POD 活性的影响 POD 的活性能够反映植物对 H₂O₂ 等活性氧的清除能力^[15]。不同土壤对刺五加幼苗中 POD 活性有显著性差异。未种植过刺五加土壤的刺五加幼苗 POD 活性最高,连续 3 年生长刺五加土壤的刺五加幼苗 POD 活性最低。但多年生长刺五加的土壤的刺五加幼苗 POD 活性和其他两组无显著性差异。

3.2.6 对刺五加植株 APX 活性影响 APX 是植物清除 H₂O₂ 的关键酶^[16]。不同土壤对刺五加幼苗中 APX 活性有显著性差异。未种植过刺五加土壤的刺五加幼苗 APX 活性最低,多年生长的刺五加土壤的刺五加幼苗 APX 活性最高。

3.2.7 对刺五加植株 ACP 活性影响 不同土壤对刺五加幼苗中 ACP 活性无显著性差异。多年生长的刺五加土壤的刺五加幼苗 ACP 活性最高,连续 3 年生长刺五加土壤的刺五加幼苗 ACP 活性最低。

4 讨论

目前,判定植物-土壤反馈作用强度和方向主要

通过测定供试种生物量、株高及种子萌发等情况^[17]。而作物叶子中的叶绿素含量可作为作物自身整体状况的一个指标,一般而言作物越健康,其叶绿素含量越高。本实验结合实际情况采用了测定生物量、株高和 SPAD 的方法,结果表现为植物-土壤反馈体系中的负反馈作用,即生长过刺五加的土壤不利于刺五加幼苗的种植和生长。

未种植过刺五加的土壤的刺五加幼苗 MDA 含量,CAT 活力,POD 活力和 SOD 活力要高于种植过刺五加的土壤的刺五加幼苗,而蛋白质含量和 APX 活力要低于种植过刺五加的土壤的刺五加幼苗,但 ACP 活力则介于连续 3 年生长刺五加的土壤和多年生长刺五加的土壤的刺五加幼苗之间。连续 3 年种植刺五加的土壤的刺五加幼苗的蛋白质含量和 SOD 活力要高于多年种植刺五加的土壤的幼苗,但 MDA, ACP, CAT, APX, POD 活力要低于多年生长刺五加的土壤的幼苗。说明种植过刺五加的土壤在刺五加幼苗生长过程中导致植物体内产生大量活性氧、自由基,引发膜脂过氧化作用,损伤膜的正常结构和功能。从种植刺五加土壤的种植年份来看(0 年,3 年,多年),蛋白质呈现中间高两边低的趋势,MDA, CAT, POD 呈现“V 字型”,APX 呈现上升趋势,SOD 呈现下降趋势。这可能是由于抗氧化酶活力之间的平衡是超氧自由基和 H₂O₂ 的稳态水平的关键,SOD 能特异性的歧化为 H₂O₂ 和 O₂,然后由 APX, CAT, POD 清除 H₂O₂, APX, CAT 和 POD 属于不同的 H₂O₂ 清除酶类别^[12, 18-28]。

综上所述,本研究是在温室可控的条件下研究了植物-土壤反馈对刺五加幼苗抗氧化酶系统的影响,试验周期较短,只观察了 1 年生刺五加幼苗一个生长季的生长情况。由于植物生长受到多因素的调控,抗氧化酶系统只是对研究植物-土壤反馈试验方法的初探,在研究其抗氧化酶系统活性变化的同时还应考察其生物量、光合作用、有效成分含量变化、土壤微生物、丛枝菌根等,才能更加准确分析。本试验初步比较分析了植物-土壤反馈对刺五加幼苗抗氧化酶系统的影响,为加深理解植物-土壤反馈对刺

五加生长的影响提供研究基础，并为农田栽培刺五加技术标准提供理论依据和技术支持。

[参考文献]

- [1] 中国科学院《中国植物志》编辑委员会. 中国植物志: 第七卷 [M]. 北京: 科学出版社, 1978: 99.
- [2] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典:一部 [M]. 北京: 中国医药科技出版社, 2015: 206-207.
- [3] Ehrenfeld J G, Ravit B, Elgersma K. Feedback in the plant-soil system [J]. *Annu Rev Environ Resour*, 2005, 30(1): 75-115.
- [4] Kardol P, Bezemter T M, Van D P W H. Temporal variation in plant-soil feedback controls succession [J]. *Ecol Lett*, 2006, 9(9): 1080-1088.
- [5] Dudenhöffer J, Ebeling A, Klein A, et al. Beyond biomass: soil feedbacks are transient over plant life stages and alter fitness [J]. *J Ecol*, 2018, 106(1): 230-241.
- [6] Kulmatiski A, Beard K H, Stevens J R, et al. Plant-soil feedbacks: a meta-analytical review [J]. *Ecol Lett*, 2008, 11(9): 980-992.
- [7] Kulmatiski A, Kardol P. Getting plant-soil feedbacks out of the greenhouse: Experimental and conceptual approaches [J]. *Prog Bot*, 2008, 69: 449-472.
- [8] YANG M, YUAN Y, HUANG H C, et al. Steaming combined with biochar application eliminates negative plant-soil feedback for sanqi cultivation [J]. *Soil Till Res*, 2019, 2(6): 189-198.
- [9] García-Parisi P A, Omacini M. Arbuscular mycorrhizal fungi can shift plant-soil feedback of grass-endophyte symbiosis from negative to positive [J]. *Plant Soil*, 2017, 419(1/2): 13-23.
- [10] 周光姣, 王超群, 权春梅, 等. 毫白芍药材质量与土壤中主要无机元素相关性 [J]. 中国实验方剂学杂志, 2018, 24(18): 76-80.
- [11] Bailey-Serres J, Mittler R. The roles of reactive oxygen species in plant cells [J]. *Plant Physiol*, 2006, 141(2): 311-323.
- [12] Foyer C H, Descourvières, P, Kunert K J. Protection against oxygen radicals: an important defence mechanism studied in transgenic plants [J]. *Plant Cell Environ*, 2010, 17(5): 507-523.
- [13] LIU J W, ZHANG R H, ZHANG G C, et al. Effects of soil drought on photosynthetic traits and antioxidant enzyme activities in Hippophae Rhamnoides seedlings [J]. *J Forest Res*, 2017, 28(2): 255-263.
- [14] 杨阳, 施皓然, 及利, 等. 指数施肥对紫椴播种苗生长和根系形态的影响 [J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2019, 4(8): 1-8.
- [15] 李强, 姚霞, 孙楷, 等. 不同光质对茅苍术生长、抗氧化酶活性及挥发油含量的影响 [J]. 中国实验方剂学杂志, 2018, 24(10): 27-32.
- [16] 万春阳, 王丹, 侯俊玲, 等. 氯化钠胁迫对甘草生长、生理及有效成分含量的影响 [J]. 中国实验方剂学杂志, 2011, 17(18): 118-122.
- [17] 陈璐璐, 雷妮娅. 植物-土壤反馈作用对 2 种引进树种的菌根侵染率和生物量的影响 [J]. 浙江农林大学学报, 2018, 35(3): 422-430.
- [18] 杨舒贻, 陈晓阳, 惠文凯, 等. 逆境胁迫下植物抗氧化酶系统响应研究进展 [J]. 福建农林大学学报: 自然科学版, 2016, 45(5): 481-489.
- [19] 郑荣梁. 生物学自由基 [M]. 北京: 高等教育出版社, 1992: 53.
- [20] Cakmak I, Horst W J. Effect of aluminium on lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase and peroxidase activities in root tips of soybean (Glycine max) [J]. *Physiologia Plantarum*, 1991, 83(3): 463-468.
- [21] Prasad T K. Role of catalase in inducing chilling tolerance in pre-emergent maize seedlings [J]. *Plant Physiol*, 1997, 114(4): 1369-1376.
- [22] 任红菲, 梁尧, 姜晓莉, 等. 人参生长与生理特性对镉胁迫的响应 [J]. 中草药, 2016, 47(4): 661-665.
- [23] Sato Y, Murakami T, Funatsuki H, et al. Heat shock-mediated APX gene expression and protection against chilling injury in rice seedlings [J]. *J Experimental Botany*, 2001, 52(354): 145-151.
- [24] Harrison K A, Bardgett R D. Influence of plant species and soil conditions on plant-soil feedback in mixed grassland communities [J]. *J Ecol*, 2010, 98(2): 384-395.
- [25] 李璇, 岳红, 王升, 等. 影响植物抗氧化酶活性的因素及其研究热点和现状 [J]. 中国中药杂志, 2013, 38(7): 973-978.
- [26] Imahori Y, Takemura M, BAI J. Chilling-induced oxidative stress and antioxidant responses in mume (*Prunus mume*) fruit during low temperature storage [J]. *Postharvest Biol Tec*, 2008, 49(1): 54-60.
- [27] Cakmak I, Horst W J. Effect of aluminium on lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase, and peroxidase activities in root tips of soybean (Glycine max) [J]. *Physiol Plantarum*, 2010, 83(3): 463-468.
- [28] Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance [J]. *Trends Plant Sci*, 2002, 7(9): 405-410.

[责任编辑 顾雪竹]