

甘肃省中部沿黄灌区连作对马铃薯植株 生理生态特性的影响*

沈宝云^{1,2} 刘星^{3,4} 王蒂^{1,2,3**} 孟品品^{3,4} 张俊莲^{1,2,3**} 邱慧珍^{1,3,4}

(1. 甘肃农业大学农学院 兰州 730070; 2. 甘肃省作物遗传改良与种质创新重点实验室 兰州 730070;
3. 甘肃省干旱生境作物学重点实验室 兰州 730070; 4. 甘肃农业大学资源与环境学院 兰州 730070)

摘要 甘肃省中部沿黄灌区是西北地区乃至全国重要的加工型马铃薯生产基地,然而突出的连作障碍已经严重影响到当地马铃薯种植业的可持续发展。为此,本研究于2010年在地处该区的白银市景泰县进行田间试验,以当地主栽的加工型马铃薯品种“大西洋”为试验材料,以轮作地块作为对照,选取相邻的连作1~5 a马铃薯种植地块,研究连作对马铃薯植株的生物效应,试图从植株的生理生态特性入手探明马铃薯连作障碍的原因。结果表明,与轮作地块(即不连作)相比,连作1 a和2 a马铃薯块茎产量无显著变化,但自连作3 a开始出现显著下降,降低44%~56%,表现出明显的连作障碍,从产量上看,两年应是当地马铃薯连作的最佳终止时间。从产量构成分析,单薯重量下降是导致连作马铃薯产量下降的重要原因。马铃薯植株根、茎、叶和块茎的生物量随着连作年限的延长而下降,而根冠比相反。植株光合生理受连作影响显著, P_n 、 G_s 和 T_r 随连作年限的延长显著下降, C_i 则表现上升趋势。叶绿体荧光特征则表现为 F_0 随连作年限的延长而逐渐下降, F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和 qP 逐渐上升。植株叶片SOD、POD和CAT活性表现出随着连作年限延长先上升后下降的特征。与不连作相比,连作1 a和2 a马铃薯叶片的MDA含量无显著变化,但连作3~5 a增加4~6倍。随连作年限延长,植株根系活力、总吸收面积和活跃吸收面积显著下降,根系形态包括总根长、表面积和根尖数则逐渐增加,而根直径和根体积无变化。结果表明,马铃薯连作障碍的产生除了与光合生理有关的一系列生理生化过程和形态学的改变有关外,还可能与马铃薯植株体内的激素代谢水平有关,这些因素在整体上导致了马铃薯库源关系的失衡。

关键词 马铃薯连作 产量 生物量 光合生理 细胞保护酶系统 根系形态与生理
中图分类号: S532 **文献标识码:** A **文章编号:** 1671-3990(2013)06-0689-11

Effects of continuous cropping on potato eco-physiological characteristics in the Yellow River irrigation area of the central Gansu Province

SHEN Bao-Yun^{1,2}, LIU Xing^{3,4}, WANG Di^{1,2,3}, MENG Pin-Pin^{3,4}, ZHANG Jun-Lian^{1,2,3}, QIU Hui-Zhen^{1,3,4}

(1. College of Agronomy, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; 2. Gansu Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Enhancement, Lanzhou 730070, China; 3. Gansu Provincial Key Lab of Aridland Crop Science, Lanzhou 730070, China; 4. College of Resources and Environmental Sciences, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China)

Abstract The Yellow River irrigation area in the central Gansu Province is one of the main potato growing regions in Northwest China. Potato is often grown continuously in a monocropping system by farmers and planting enterprises in Gansu to maximize consecutive payoffs. This practice has resulted in severe declines in tuber yield and quality. To address this problem, a field experiment was conducted in 2010 to study the effects of continuous potato monocropping (CPM) on eco-physiological characteristics of potato plant using the “Atlantic” potato variety in Jingtai County of Baiyin City. In the experiment, five treatments

* 公益性行业(农业)科研专项(200803031, 201103004)、国家科技支撑计划项目(2012BAD06B03)、国家马铃薯产业技术体系项目(CARS-10-P18)和甘肃省科技重大专项(1102NKDA025)资助

** 通讯作者: 王蒂(1955—), 男, 博士, 教授, 主要研究方向为作物遗传育种和栽培生理, E-mail: wangd@gsau.edu.cn; 张俊莲(1961—), 女, 博士, 教授, 主要研究方向为作物遗传育种, E-mail: zhangjunlian99@yahoo.com.cn

沈宝云(1965—), 男, 博士研究生, 主要从事马铃薯遗传育种和栽培生理研究。E-mail: 289068071@qq.com

收稿日期: 2012-11-27 接受日期: 2013-03-04

of continuous monocropping potato for 1~5 years were set, and named L1, L2, L3, L4 and L5, respectively. In addition, rotation treatment, in which maize was planted in 2008 and 2009, potato in 2010, was used as the control (L0). There was no statistical difference in tuber yield among L0, L1 and L2. However, significant declines in tuber yield occurred in L3, L4 and L5; decreasing by 44%~56% compared with L0. This proved that after continuing for two years, CPM significantly reduced tuber yield. For potato yield component, correlation analysis indicated that average fresh-weight of individual tuber was the leading cause of decline in tuber yield under CPM system. Dry matter contents of different potato organs gradually decreased with longer CPM duration. However, potato root-to-shoot ratio was the reverse. CPM significantly affected photosynthetic physiology of potato plants. While P_n , G_s and T_r significantly decreased with increasing CPM duration, C_i increased. CPM also significantly affected chlorophyll fluorescence parameters in potato leaf. F_v/F_m , Φ_{PSII} and qP gradually increased with increasing CPM duration, whereas F_0 gradually declined. There was a declining trend in the activities of SOD, POD and CAT in potato leaf after an initial increase with increasing CPM duration. There was no significant difference in potato leaf MDA content in L1 and L2 compared with that in L0. However, potato leaf MDA content increased about 4~6 folds respectively in L3, L4 and L5. The activity of potato root system, total root absorption area and root active absorption area all significantly declined with increasing CPM duration. Root morphological parameters including total root length, surface area and tip number gradually increased with increasing CPM duration, but were statistically not different in root diameter and volume among the six treatments. The results confirmed that CPM significantly affected not only the distribution of dry matter in potato plants, but also the changes in morphology and photosynthesis associated with physiologic processes of potato; causing tuber yield decline. Besides, the metabolism and regulation of endogenous hormones within potato plants were probably connected with the decline in tuber yield. This resulted in sink-source imbalance in potato plants.

Key words Continuous potato monocropping, Yield, Biomass, Photosynthetic physiology, Cell protectase system, Morphologic and physiological characteristics of root system

(Received Nov. 27, 2012; accepted Mar. 4, 2013)

世界马铃薯(*Solanum tuberosum*)种植面积 2009 年达到 0.187 亿 hm^2 , 总产量为 3.3 亿 t, 是仅次于玉米、小麦和水稻的全球第 4 大粮食作物, 其总产量和产值均占粮食作物的 13%左右^[1-2]。目前, 我国是全世界最大的马铃薯生产国, 马铃薯产业已成为促进我国农村经济发展和保证国家粮食供应安全的一个重要支柱产业^[2-3]。就国内而言, 甘肃省是马铃薯主要栽培区域之一, 自 2003 年以来, 甘肃省马铃薯种植面积稳居全国第二, 总产量稳居全国第一^[3]。中部沿黄灌区是甘肃加工型马铃薯的主要生产基地, 该地区马铃薯种植主要呈现规模化、机械化和集约化的特点, 经营销售模式以订单农业为主, 随着近年来农产品价格的不断走高和马铃薯消费逐步向高附加值产品转变, 当地农垦企业在满足旺盛订单需求的同时也造成了作物结构相对单一、倒茬困难和马铃薯的多年连作^[4]。因此, 探明当地马铃薯种植的连作障碍机理, 缓解和克服由此带来的产量和种植效益下降等问题已成为该地区马铃薯生产过程中首要解决的任务。

连续种植某一种作物, 即使在正常的栽培管理条件下, 也会出现生长发育不良、严重病虫害、产量和品质下降等连作障碍现象^[5], 这对于马铃薯等茄科作物而言表现尤为明显。因此, 研究连作障碍的形成机制及其克服与消除技术已成为国内外研究的热点。目前, 大量研究均从连作土壤的理化和生物学性质、致病菌的产生与病虫害作用机制、植物

化感与自毒作用, 甚至土壤基因组学等不同角度试图对上述问题进行理解和阐释。同时对连作条件下作物的形态发育和生理生态特征也有部分报道。吴正锋等^[6]研究证明, 连作影响花生干物质的积累, 同时改变干物质的分配, 减少对磷和钾等养分的吸收, 植株根冠比增加, 而叶面积、光合速率和叶绿素含量则显著下降。张重义等^[7]对地黄的研究则表明, 连作引起植株细胞膜质过氧化作用, 使膜的正常结构和功能受到损伤, 同时对植株叶片叶肉细胞的电镜观察显示, 连作条件下地黄光合细胞叶绿体基粒片层排列出现紊乱, 这共同造成连作地黄光合能力降低, 生长受阻, 从而表现出明显的障碍效应。进一步研究显示^[8], 由于连作造成的自由基增多, 引起植株内保护酶 POD、SOD、CAT 活性增强, MDA 含量升高, 且伴随着连作年限的增加, 这种影响作用更强。而其他学者^[9-13]在作物连作的相关研究中也得出类似结论。但迄今为止, 连作障碍的相关研究主要集中在棉花、烟草、大豆、小麦等大田作物和黄瓜、草莓等设施园艺作物及中药材上, 在马铃薯上则鲜见报道, 特别是其对连作的生理生态响应还缺乏系统性研究。因此, 本研究在甘肃省中部沿黄灌区进行马铃薯连作障碍机理的定位试验, 率先从植株本身入手, 试图探明连作马铃薯生长发育和形态学及生理特性方面的变化规律, 旨在揭示马铃薯连作障碍的可能原因, 为该地区马铃薯生产的可持续发展提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

大田试验于 2010 年在位于甘肃省中部沿黄灌区的白银市景泰县条山农场进行, 当地有充足的水源和良好的农业灌溉条件。地理坐标为 103°33′~104°43′E, 36°43′~37°38′N, 海拔 1 274~3 321 m。属温带大陆干旱气候, 年平均气温为 9.1 °C, 无霜期 141 d 左右。年平均降水量为 185.6 mm, 年平均蒸发量为 1 722.8 mm。年平均日照时数 2 713 h, 全县光热资源丰富, 日照百分率 62%, 太阳年平均辐射量 $6.20 \times 10^5 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2}$, 年 $\geq 0 \text{ } ^\circ\text{C}$ 的活动积温 3 614.8 °C, $\geq 10 \text{ } ^\circ\text{C}$ 有效积温 3 038 °C, 是我国除青藏高原外光热资源最丰富的地区之一。供试土壤为灰钙土, 质地为砂壤。

1.2 试验设计与方法

在试验区内选择连作 0 年(轮作地块, 即未连作, 前茬为玉米, 用 L0 表示)、1 年(L1)、2 年(L2)、3 年(L3)、4 年(L4)和 5 年(L5)的马铃薯种植地块进行田间试验, 所选地块相邻, 且均匀、平坦、整齐, 具有当地代表性。各地块的详细描述和土壤农化性质见表 1 和表 2。当地农场马铃薯均为集约化和商业化生产, 根据订单客户的标准和要求, 统一种植模式和施肥量, 采用宽垄双行覆膜种植, 播种前 1 天切种薯, 并用高锰酸钾浸泡消毒, 垄宽 1.35 m, 行距 70 cm, 株距 17 cm, 种植密度 5 605 株·667m⁻²。氮肥

用量为 210 kg(N)·hm⁻², N : P₂O₅ : K₂O 比例为 1.4 : 1.0 : 2.0, 化肥分别用复合肥(N-P₂O₅-K₂O=15-15-15)、尿素(N 含量为 46%)和硫酸钾(K₂O 含量为 51%)。播种和施肥均为机械化一次性完成, 而后人工覆膜。不施用有机肥, 无追肥, 其余栽培、灌溉和田间管理措施均按农场习惯方法统一进行, 各处理地块一致。2010 年 4 月 25 日播种, 8 月 25 日收获。供试材料为当地主栽的加工型马铃薯品种“大西洋”(由条山农场提供)。

1.3 样品采集与分析

2010 年起垄前采集土壤基础土样, 测定土样的基础农化性状。马铃薯块茎膨大期(7 月 30 日)采集植株样品。采用样方取样方法, 在每个连作地块随机划取 3 个样方, 代表 3 次重复, 每个采样方内包含健壮程度和长势一致的无病害马铃薯植株 15 株。使用铁锹在尽量不破坏根系的前提下将植株整株挖出, 将每株马铃薯植株主茎上顶枝的倒 3 和倒 4 叶迅速摘下擦净放入冰盒中用于测定叶片酶活性; 用剪刀将根系剪下, 轻轻抖落土壤后同样置入冰盒中用于测定根系活力; 植株剩余部分放入网袋中与冰盒一齐带回实验室。所有生理指标测定在采样后 3 d 内完成。马铃薯成熟收获, 在各个地块分别划取 3 个 5.4 m×10 m 的样方, 进行实测计产, 同时调查农艺性状, 采集植株整株样品, 将植株样品分根、茎、叶和块茎 4 部分在 105 °C 下杀青 30 min, 之后 80 °C 烘干, 称量干物质。

表 1 供试地块详细描述

Table 1 Detailed description of the plots used in this study

处理 Treatment	连作年限 Years for continuous potato monocropping (a)	面积 Size (m×m)	种植顺序 Planting sequence
L0	0 (CK)	125×36	2008—2009 年连续两个生长季种植玉米, 2010 年种植马铃薯 Planting maize in 2008 and 2009, and subsequently planting potato in 2010
L1	1	40×37	2009—2010 年种植马铃薯 Monocropping potato in 2009 and 2010, previous crop was maize
L2	2	53×42	2008—2010 年种植马铃薯 Monocropping potato from 2008 to 2010, previous crop was maize
L3	3	37×60	2007—2010 年种植马铃薯 Monocropping potato from 2007 to 2010, previous crop was maize
L4	4	48×40	2006—2010 年种植马铃薯 Monocropping potato from 2006 to 2010, previous crop was maize
L5	5	52×40	2005—2010 年种植马铃薯 Monocropping potato from 2005 to 2010, previous crop was maize

表 2 供试地块耕层土壤农化性质

Table 2 0~20 cm topsoil agro-chemical properties before sowing of 2010 potato growing season in this study

处理 Treatment	有机质 Organic matter (g·kg ⁻¹)	全氮 Total N (g·kg ⁻¹)	碱解氮 Alkaline-extractable N (mg·kg ⁻¹)	速效磷 Olsen-extractable P (mg·kg ⁻¹)	速效钾 NH ₄ OAc-extractable K (mg·kg ⁻¹)	pH
L0	8.76±0.27	0.43±0.05	43.91±2.75	4.26±0.13	125.00±8.23	8.67±0.08
L1	10.93±0.39	0.55±0.06	72.35±2.43	2.83±0.08	201.00±10.15	8.45±0.10
L2	10.51±0.28	0.52±0.04	52.19±1.08	4.21±0.10	160.00±8.76	8.73±0.05
L3	13.48±0.45	0.62±0.03	103.66±3.15	9.72±0.33	254.00±6.54	7.57±0.07
L4	9.39±0.13	0.56±0.03	107.80±3.08	16.64±0.28	229.00±9.07	8.57±0.08
L5	8.45±0.23	0.59±0.04	78.83±1.43	19.89±0.39	184.00±7.54	8.58±0.07

表中数据为 10 个样点的平均值±标准差。pH 在水土比 5 : 1 条件下测定。Data in this table were means±standard deviation (n=10). Soil pH was determined in the ratio of 5 : 1 (water : soil).

1.4 测定方法

在室内将根系用水缓慢冲洗干净, 尽量不伤及毛根。根系形态(总根长、根表面积、根直径、根体积和根尖数)测定使用加拿大产 Win RHIZO™ 2009 根系扫描与分析系统; 采用氮蓝四唑(NBT)光还原法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性; 采用硫代巴比妥酸(TBA)显色法测定丙二醛(MDA)含量; 过氧化物酶(POD)活性测定采用愈创木酚氧化法; 过氧化氢酶(CAT)活性测定采用钼酸铵法; 根系活力测定采用氯化三苯基四氮唑(TTC)法; 根系吸收面积测定采用甲烯蓝吸附法^[7-10]。

1.5 植株叶片光合参数和荧光参数测定

在马铃薯块茎膨大期(7月30—31日)测定植株叶片光合参数和荧光参数, 测定部位为植株主茎顶枝倒3和倒4叶。每个地块测30株, 10株为1个重复。光合参数在当日上午9:00—11:00测定, 荧光参数在第2d同样时段测定。利用Li-6400光合仪进行光合参数的测定。测量净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和胞间 CO_2 浓度(C_i)。测定时光强控制在 $800 \mu mol(CO_2) \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 温度控制在 $(25 \pm 1)^\circ C$, 参比室 CO_2 浓度为 $(380 \pm 10) \mu mol \cdot L^{-1}$, 相对湿度为60%~70%。用FMS2型脉冲调制式荧光仪测定光适应下的荧光参数初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、可变荧光(F_v)、PSII潜在活性(F_v/F_0)和最大光化学速率(F_v/F_m), 以及暗适应下的光化学猝灭系数(qP)、非光化学猝灭系数(qN)、PSII量子效率(Φ_{PSII})和电子传递速率(ETR), 荧光仪的调试和测定方法及测定后荧光参数的计算参照王利等^[14]和王菲等^[15]的方法。

1.6 数据处理

用SPSS 19.0数据处理软件对试验数据进行统计分析, 不同连作地块之间数据的多重比较采用Duncan新复极差方法完成; 图表绘制在Microsoft Excel 2007软件上进行。

2 结果与分析

2.1 连作对马铃薯块茎产量和植株田间农艺性状的影响

同L0相比, L1和L2的块茎产量差异均不显著, 但从L3开始, 块茎产量出现显著下降, L3、L4和L5的降幅分别为45%、56%和56%(表3)。同时, 马铃薯植株田间生长受连作影响显著, 主要表现在株高上, 随连作年限延长, 株高显著下降, 而植株茎围不同连作年限地块间则无显著差异。单株薯块数、单株结薯重量和单薯重量是表征马铃薯块茎产量的重要因素, 从表3可以看出, 单株结薯数量随着连作年限延长无明显变化规律; 而单株结薯重量和平均单薯重量均呈随连作年限延长而整体下降的趋势。统计分析表明, 各处理马铃薯产量同单株结薯重量($R^2=0.9436$, $P=0.0012$, $n=6$)和平均单薯重量($R^2=0.8536$, $P=0.0085$, $n=6$)具有极显著线性关系, 这表明单株结薯重量和平均单薯重量的下降是导致连作马铃薯产量下降的直接原因; 另外, 单株结薯重量与平均单薯重量之间也存在显著的线性关系($R^2=0.8208$, $P=0.0128$, $n=6$), 而与单株结薯数量之间则并无显著线性关系, 这表明马铃薯单株块茎产量的形成更依赖于单薯重量的增加而非结薯数量, 马铃薯结薯数量可能更多地受基因型控制。单薯重量的下降应是L3、L4和L5块茎产量大幅降低的主要原因。综合马铃薯产量和田间性状认为, 连作2年可能是在当地生态环境和栽培及品种条件下马铃薯连作的阈值年限, 对于马铃薯种植企业而言, 在满足生产需求和兼顾经济效益的同时, 连作2年后是马铃薯连作过程的最佳终止时间。

2.2 连作对马铃薯植株生物量的影响

连作显著降低了马铃薯植株的单株生产力(表4)。同L0相比, 随着连作年限的延长, 植株的整株生物量逐渐降低, 至L5下降51%; L0、L1和L2间

表3 不同连作年限下马铃薯块茎产量和植株农艺性状的比较

Table 3 Comparison on tuber yield and field agronomic characteristics of potato plants under different years of continuous monocropping

处理 Treatment	产量 Tuber yield ($kg \cdot hm^{-2}$)	株高 Plant height (cm)	茎围 Stem diameter (mm)	单株结薯数 Tuber number per plant	单株结薯重量 Tuber weight per plant (kg)	单薯重量 Weight per tuber (kg)
L0	38 051±5 063a	51.81±5.66ab	10.03±0.07a	3.73±0.42ab	0.64±0.10a	0.19±0.05ab
L1	36 092±884a	51.13±5.08ab	10.08±0.06a	2.73±0.64b	0.63±0.03a	0.21±0.02a
L2	37 641±3 255a	55.21±3.71a	10.04±0.08a	3.40±0.53ab	0.56±0.17a	0.19±0.07ab
L3	20 774±6 527b	45.03±1.87b	10.02±0.05a	3.23±0.35ab	0.39±0.03b	0.12±0.01bc
L4	16 655±502b	35.21±4.79c	10.01±0.06a	2.73±0.76b	0.31±0.07b	0.14±0.06abc
L5	16 576±344b	35.38±3.45c	10.06±0.06a	3.93±0.47a	0.36±0.05b	0.10±0.01c

数据为3次重复的平均值±标准差。同列数据中不同小写字母表示5%水平差异显著($P<0.05$), 下同。Data in this table are means±standard deviation ($n=3$). Different lowercase letters in the same column mean significant difference at 0.05 level. The same below.

表4 不同连作年限对马铃薯植株生物量的影响
Table 4 Effects of continuous monocropping years on plant biomass of potato

处理 Treatment	整株 Whole plant (g·plant ⁻¹)	根 Root (g·plant ⁻¹)	茎 Stem (g·plant ⁻¹)	叶 Leaf (g·plant ⁻¹)	块茎 Tuber (g·plant ⁻¹)	根冠比 Ratio of root to shoot	收获指数 Harvest index
L0	251.50±32.34a	3.37±0.11a	15.55±2.51a	31.26±7.25a	201.32±22.70a	0.073 9b	0.801 7a
L1	226.97±44.41ab	2.98±0.27ab	14.05±2.10ab	27.90±5.53a	182.05±36.98ab	0.071 9b	0.801 3a
L2	226.37±56.15ab	2.65±0.57bc	11.01±2.09bc	28.92±3.42a	183.80±54.88ab	0.066 8b	0.804 5a
L3	173.89±17.77bc	2.38±0.28c	13.63±1.03ab	19.35±2.62b	138.49±14.92bc	0.074 3b	0.796 1a
L4	136.34±12.20c	2.23±0.02c	11.28±0.91bc	13.35±3.40b	109.48±8.52c	0.092 1b	0.803 6a
L5	123.52±1.42c	2.77±0.15bc	9.77±1.67c	13.32±2.95b	97.65±3.64c	0.120 5a	0.790 4a

整株生物量无显著差异,但从L3开始则出现显著下降,这与块茎产量的变化一致。马铃薯植株根、茎、叶和块茎的生物量也表现出随着连作年限的延长而整体下降的趋势,特别是块茎生物量,L5较L0下降51%。长期连作(L5)也显著影响了马铃薯的生物量分配,这从根冠比的变化可以看出,同L0相比,L5的根冠比增加63%。马铃薯植株地上部生物量在连作条件下降低的速度相对快于根系是造成根冠比增加的直接原因。而在收获指数上,6个处理块间无显著变化。

2.3 连作对马铃薯植株叶片光合参数和叶绿素荧光参数的影响

块茎膨大期是马铃薯产量形成的关键时期,块茎膨大期植株干物质积累量占马铃薯整个生育期总积累量的60%以上^[16-19]。本研究测定了不同马铃薯连作年限地块植株在块茎膨大期的叶片光合参数和叶绿素荧光参数,如表5所示。结果表明,连作对马铃薯植株的光合生理和叶绿素荧光特征影响显著。

随着连作年限的延长,植株叶片净光合速率明显下降。L0、L1和L2相互之间叶片净光合速率差异不显著;从L3开始,该值出现显著下降,L5叶片净光合速率较L0下降46%,这一变化规律同块茎产量和整株生物量变化相吻合。气孔导度和蒸腾速率随着连作年限的延长呈现显著下降的趋势,而胞间CO₂浓度变化趋势则相反。光合作用的强弱受多种因素影响,如G_s、T_r、C_i和酶活性等,而这些因素又与外在环境或生物及非生物胁迫关系密切^[20]。Farquhar等^[21]的经典研究认为,如果胁迫使G_s减小而叶肉细胞仍在活跃地进行光合作用,C_i应明显下降,气孔限制值L_s升高,这种情况是典型的气孔限制所致;反之,如果叶肉细胞本身光合能力显著下降,使其利用CO₂的能力降低,从而C_i升高,G_s和L_s下降,则为典型的非气孔限制所致。基于这一论断,推测本试验中连作植株P_n的显著下降可能由非气孔限制导致,即光合细胞和外界环境的气体交换并不是导致P_n降低的直接原因。

叶绿素荧光参数是一组用于描述植物光合作用

机理和光合生理状况的变量或常数值,反映了植物“内在性”的特点,被视为是研究植物光合作用与环境关系的内在探针^[22]。通过植物光合过程中荧光特性的探测可以了解植物的生长、病害及受胁迫等生理状态^[22-23]。初始荧光F₀是PS II反应中心处于完全开放时的荧光产量。由表5可知,随着连作年限的延长,马铃薯植株叶片F₀逐渐升高,但L0、L1和L2相互差异不显著,而L3、L4和L5与L0差异均达到显著水平。PS II最大光化学效率F_v/F_m值常用于度量植物叶片PS II原初光能转换效率和PS II潜在的光化学活性,反映PS II利用光能的能力,也作为光抑制的重要指标。同L0相比,L1和L2的F_v/F_m值无明显变化,表明短期马铃薯连作不会造成光合系统PS II利用光能的变化;但L3、L4和L5的F_v/F_m值与L0相比出现显著下降,降幅达到13%~17%,这表明长期连作会降低PS II对光能利用和转化的能力。PS II量子效率Φ_{PSII}反映了PS II反应中心在部分关闭情况下的实际光能捕获效率,与碳同化反应的强度密切相关,PS II的降低将影响ATP、NADPH等同化力的形成。从表5可以看出,Φ_{PSII}值与F_v/F_m值有相似变化规律,表明连作也同时降低了植株叶片光合系统PS II对光能的捕获效率,使得光合系统对CO₂的同化量减少,这可能也是胞间CO₂浓度在长时间连作条件下升高的重要原因,并且在长期连作情况下这种对光能捕获和转换利用的抑制效应更加显著。光化学猝灭系数qP反映了PS II反应中心的开放比例,是对原初电子受体Q_A氧化态的一种度量,反映光合电子链的电子传递速率,qP较高则说明光合电子传递的速率较快。同Φ_{PSII}与F_v/F_m值类似,短期连作条件下qP值保持稳定,而从连作3a(L3)开始马铃薯植株叶片qP值出现显著下降,同L0相比,L3、L4和L5的植株叶片qP值分别下降12%、22%和29%,这表明马铃薯连作3年及以上会严重降低Q_A对由H₂O光解所释放的电子的接受和传递,这直接影响了光合电子链的电子传递效率。

表 5 连作对块茎膨大期马铃薯植株叶片光合参数和叶绿素荧光参数的影响

Table 5 Effects of continuous monocropping on photosynthesis parameters and chlorophyll fluorescence parameters within leaves of potato in tuber expansion period

处理 Treatment	净光合速率 P_n	气孔导度 G_s	胞间 CO_2 浓度 C_i	蒸腾速率 T_r	初始荧光 F_0	PS II 最大光化学 效率 F_v/F_m	PS II 量子效率 Φ_{PSII}	光化学猝灭系数 qP
L0	14.78±1.21a	0.48±0.03a	67.00±22.58c	9.52±0.38a	0.536±0.01b	0.966±0.01a	0.581±0.02a	0.715±0.01a
L1	14.59±0.92a	0.50±0.04a	87.00±10.72bc	9.93±0.42a	0.537±0.01b	0.965±0.01a	0.585±0.01a	0.712±0.01a
L2	14.40±1.08a	0.46±0.05a	92.00±12.62bc	10.00±0.37a	0.552±0.02ab	0.967±0.01a	0.486±0.02ab	0.713±0.01a
L3	11.23±2.60b	0.42±0.03ab	123.54±27.37b	7.13±0.53b	0.560±0.01a	0.833±0.02b	0.417±0.02b	0.625±0.04b
L4	9.68±2.47b	0.38±0.03b	188.05±7.15a	4.62±0.61c	0.577±0.04a	0.796±0.01c	0.353±0.02c	0.552±0.05c
L5	7.92±1.81b	0.39±0.02b	196.61±9.43a	3.84±0.88c	0.579±0.03a	0.795±0.02c	0.349±0.02c	0.503±0.03d

荧光结果证明,在马铃薯植株长时间连作条件下,叶片光合系统 PS II 反应中心对光能的转化和利用效率显著下降,同时光合电子链正常的电子传递也受到抑制,这应是植株 P_n 显著下降的重要原因。

2.4 连作对马铃薯植株叶片抗氧化系统的影响

为适应外界生物或非生物胁迫,高等植物已演化出一套适应机制和应对策略,而启动体内抗氧化系统是植物应对胁迫的重要生化机制^[24]。早前的研究^[8,25]已经表明,连作能够导致马铃薯植株叶肉细胞活性氧自由基含量的剧烈增加。本研究在马铃薯块茎膨大期对不同连作年限下植株叶片 3 种主要保护酶的活性进行了测定,如表 6 所示。同 L0 相比,L1 和 L2 的叶片 SOD 活性均有显著增加,其增幅分别为 20%和 39%,表明连作已经诱导了 SOD 活性的上升,而这种诱导机制可能直接来源于叶片细胞环境氧分压的提高,即活性氧自由基产生速率的加快和活性氧含量的增加;但 L3、L4 和 L5 的植株叶片 SOD 活性与 L0 相比却显著下降,降幅分别为 34%、58%和 57%,推测这可能是因为随着马铃薯连作年限的延长,外在胁迫逐渐加剧,使得植株体内正常氧代谢受到严重干扰,细胞叶绿体和线粒体大量产生的活性氧自由基加强了活性氧的代谢,破坏了 SOD 细胞保护系统。POD 和 CAT 活性在不同连作年限下的变化趋势与 SOD 相同。这表明在短期连作的情况下马铃薯植株保护酶活性上升能够保证正常的细胞结构不受伤害,但长时间的连作会导致细胞保护酶系统遭到破坏,丧失对活性氧的清除能力。

活性氧破坏细胞正常结构和功能的重要体现就是其能够通过自由基链式反应使质膜脂过氧化,改变质膜的结构和流动性甚至导致膜降解,MDA 是膜脂过氧化作用的主要产物之一,其含量可表示细胞膜系统结构和功能受害的程度^[26]。从表 6 可以看出,较 L0 相比,L1 和 L2 的叶片 MDA 含量并无显著变化,这是因为细胞抗氧化系统在轻度连作情况下仍然保持正常运作,保护酶能够将活性氧自由基有效清除;但是 L3、L4 和 L5 的叶片 MDA 含量较 L0 相比出现高达 4~6 倍的增加,表明此时保护酶系统的破坏使得活性氧自由基大量攻击细胞质膜系统,细胞的正常功能受到极大削弱。叶绿体是高等植物体内氧自由基产生的主要部位之一^[24],试验结果表明,长时间连作已经破坏叶绿体膜脂稳定性和正常功能,影响叶肉细胞光合作用进程。

2.5 连作对马铃薯根系形态和生理活性的影响

根系是植物对水分和土壤养分元素的吸收器官,也是氨基酸和激素等重要代谢物质的合成部位,根系形态和生理活性能够对信号物质或外界胁迫进行快速响应,并通过反馈调节直接影响地上部的生长和营养状况及产量水平。本研究在马铃薯块茎膨大期对植株根系的形态和生理参数进行了相应测定,如表 7 所示。可以看出在根系形态方面,植株根系的总根长、根表面积和根尖数受马铃薯连作影响显著,3 个指标随连作年限的延长均表现出逐渐增加的趋势;而根直径和根体积在马铃薯连作条件下与 L0 相比均无显著变化。分析认为,这种根系的形态学

表 6 连作对块茎膨大期马铃薯植株叶片抗氧化系统的影响

Table 6 Effects of continuous monocropping on antioxidant system within potato leaves in tuber expansion period

处理 Treatment	超氧化物歧化酶活性 SOD activity [$U \cdot g^{-1}(FW) \cdot h^{-1}$]	过氧化物酶活性 POD activity [$\mu g \cdot g^{-1}(FW) \cdot min^{-1}$]	过氧化氢酶活性 CAT activity [$U \cdot g^{-1}(FW) \cdot min^{-1}$]	丙二醛含量 MDA content [$\mu mol \cdot g^{-1}(FW)$]
L0	114.32±12.58c	246.58±22.58b	40.18±3.78a	2.49±0.24c
L1	137.36±10.14b	272.50±37.34ab	37.23±3.03a	2.99±0.19c
L2	159.21±9.86a	344.33±21.83a	39.67±4.00a	3.21±0.27c
L3	74.62±20.71d	210.50±24.37c	14.00±3.00b	10.06±0.39b
L4	47.59±10.50e	159.17±17.18d	11.79±2.87b	11.23±0.50ab
L5	48.64±9.12e	165.34±15.41d	10.78±3.13b	12.46±0.81a

表 7 连作对块茎膨大期马铃薯植株根系形态和生理活性的影响
Table 7 Effects of continuous monocropping on morphological and physiological parameters of potato roots in tuber expansion period

处理 Treatment	根系形态 Root morphology					根系生理指标 Physiological parameter		
	总根长 Total length (cm)	表面积 Surface area (cm ²)	直径 Diameter (mm)	体积 Volume (cm ³)	根尖数 Tips number	总吸收面积 Total absorbing area (m ²)	活跃吸收面积 Active absorbing area (m ²)	根系活力 Root activity [$\mu\text{g}(\text{TTC})\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})\cdot\text{h}^{-1}$]
L0	388.50±55.81b	160.76±31.46b	1.35±0.10a	5.41±1.39a	1 904±268b	3.21±0.20a	2.05±0.10a	354.23±13.57a
L1	465.83±38.21ab	174.62±13.02ab	1.20±0.16a	5.31±1.12a	2 185±389ab	3.34±0.15a	1.98±0.10a	346.76±20.36a
L2	464.00±45.49ab	182.65±8.66ab	1.31±0.12a	5.90±0.76a	2 235±141ab	3.11±0.23ab	1.05±0.13b	343.24±17.94a
L3	466.62±50.12ab	189.96±2.95ab	1.25±0.09a	6.08±0.19a	2 322±415ab	1.56±0.04b	0.87±0.17bc	163.97±22.77b
L4	477.50±64.50ab	192.02±14.94ab	1.31±0.10a	6.30±0.33a	2 316±306ab	1.03±0.05c	0.54±0.05c	117.46±9.87c
L5	541.38±40.75a	203.54±12.01a	1.23±0.03a	6.22±0.41a	2 507±198a	1.04±0.02c	0.50±0.04c	118.07±7.13c

变化应是植株对连作环境胁迫的主动适应性反应。土壤中的化学有效态养分只有到达根系表面才能被作物所吸收,成为实际的有效养分。由于长期连作降低了马铃薯植株叶片的蒸腾速率使得土壤中养分元素向根表面的迁移丧失直接动力,故而植株通过调整根系形态来扩大与养分的直接接触范围。

根系活力是反映植物根系活性及对水分和养分元素吸收能力的重要指标。从表 7 可以看出,同 L0 相比, L1 和 L2 的马铃薯植株根系活力无显著变化,表明短时间连作并不能对马铃薯植株根系活性造成显著影响,根系对水分和养分元素的吸收不会受到限制;但从 L3 开始,根系活力出现显著下降,与 L0 相比, L3、L4 和 L5 的植株根系活力分别下降 54%、67%和 67%,表明长期连作能够导致马铃薯植株根系的活性发生严重下降,这会极大地抑制地上部植株的正常生长发育和代谢物质的合成。表 7 的结果同时也显示,马铃薯植株根系的总吸收面积和活跃吸收面积随着连作年限延长表现出逐渐下降趋势,而这可能也是导致根形态发生变化的重要原因。根系对水分和养分离子的吸收主要发生在特定部位(根毛区),而连作马铃薯植株根系吸收面积的下降刺激了根系主动形成更多的侧根和根毛,缩短养分迁移到根表的距离,进而带动植株根系总根长、表面积和根尖数的增加。

2.6 马铃薯生长及生理生态指标的相关性

表 8 的相关分析结果证明,马铃薯块茎生物量与植株根冠比、根体积、根尖数和根表面积分别有着显著或极显著的负相关关系,也表明连作能够影响马铃薯植株生育后期同化产物在不同器官间的分配,更多地同化产物被用来支持根系形态的变化而非在块茎部位的积累。

3 讨论与结论

3.1 连作对马铃薯植株生长发育的影响

田间试验的结果表明,同不连作地块相比,连

作 1 a 和 2 a 地块的马铃薯植株生理生态特性并未受到明显影响,然而连作 3~5 a 地块的块茎产量和植株田间性状及不同器官的生物量均出现显著下降,植株生产力受到严重抑制,表现出明显的连作障碍。此结果显示在甘肃省中部沿黄灌区加工型马铃薯的种植中,连作 2 年是其连作的阈值年限,这将会对企业合理的安排种植计划提供实际依据。根冠比的改变是高等植物应对缺素、干旱、高温和病虫害等外界生物或非生物胁迫的一种最基本的策略。本试验中,长期马铃薯连作(L5)导致植株根冠比显著增加。王晶英等^[27]对连作大豆的研究认为,连作大豆根系病虫害加重,磷、钾等元素亏缺,水分胁迫较重,内源生长素(IAA)、赤霉素(GA₃)、玉米素核苷(ZR₅)、脱落酸(ABA)的含量及比例变化导致冠部降低幅度大于根系,最终使根冠比增大,这与本研究的结果类似。早前的研究对连作条件下马铃薯的根系形态变化尚无报道,本研究结果表明,较不连作植株相比,连作马铃薯植株根系的总根长、表面积和根尖数均显著增加。大量的研究表明^[28-32],土壤连作后会造酸化加剧,土壤结构破坏严重,表现为容重增大,通气孔隙比例相对降低,含盐量逐渐增加,有次生盐渍化倾向,氮、磷、钾比例失调甚至根际亏缺,同时土壤酶活性也显著下降,土壤微生物多样性也出现失衡。尤孟阳等^[33]认为,作物连作导致土壤有机碳氮组分在空间上的重新分配,改变了土壤碳氮的赋存特征。土壤是根系生长的直接环境,连作条件下这种根系形态的变化是土壤物理、化学及生物学性状变化共同造成的结果。但需要强调的是,马铃薯植株通过调整自身地上部和根系的干物质分配以及根系形态变化而主动应对长期连作土壤环境的这种策略是以消耗碳骨架为代价的,而这种自身干物质的“无效消耗”减少了同化产物向块茎中的运输和积累量,可能是造成连作条件下马铃薯块茎产量严重下降的重要原因之一。

表 8 马铃薯生长及生理指标的相关性

Table 8 Correlation analysis among growth and physiological parameters of potato

相关分析 Correlation analysis	TY	PH	SD	TNP	TWT	TWP	BWP	RB	SB	LB	TB	RS	HI	TRL	RSA	RD	RV	TN	TRA	RAA	ARS	
TY	1																					
PH	0.950**	1																				
SD	0.344	0.246	1																			
TNP	0.016	0.001	0.061	1																		
TWT	0.924**	0.829*	0.328	-0.327	1																	
TWP	0.971**	0.895*	0.469	0.052	0.894*	1																
BWP	0.973**	0.952**	0.212	-0.009	0.891*	0.956**	1															
RB	0.700	0.536	0.490	0.446	0.554	0.816*	0.690	1														
SB	0.561	0.559	-0.320	-0.150	0.548	0.647	0.721	0.565	1													
LB	0.987**	0.966**	0.269	0.049	0.884*	0.966**	0.995**	0.706	0.658	1												
TB	0.976**	0.956**	0.208	-0.017	0.896*	0.954**	0.999**	0.678	0.707	0.995**	1											
HI	0.583	0.534	-0.267	-0.553	0.760	0.441	0.579	0.021	0.305	0.545	0.594	1										
RS	-0.748	-0.856*	0.113	0.394	-0.758	-0.660	-0.824*	-0.176	-0.651	-0.792	-0.830*	-0.731	1									
TRL	-0.691	-0.662	0.303	0.062	-0.662	-0.669	-0.814*	-0.522	-0.849*	-0.761	-0.810	-0.630	0.748	1								
RSA	-0.854**	-0.768	-0.058	0.068	-0.838*	-0.874*	-0.924**	-0.728	-0.854*	-0.889*	-0.919**	-0.599	0.726	0.931**	1							
RD	0.256	0.201	-0.697	0.224	0.201	0.126	0.306	0.135	0.179	0.281	0.313	0.549	-0.272	-0.639	-0.430	1						
RV	-0.861*	-0.763	-0.511	0.081	-0.847*	-0.949**	-0.880*	-0.822*	-0.773	-0.869*	-0.872*	-0.356	0.595	0.659	0.879*	0.022	1					
TN	0.784	-0.695	0.099	0.012	-0.760	-0.790	-0.870*	-0.689	-0.835*	-0.829*	-0.865*	-0.608	0.682	0.969**	0.983**	-0.572	0.785	1				
TRA	0.992**	0.943**	0.412	-0.051	0.937	0.983**	0.970**	0.701	0.598	0.980**	0.971**	0.557	-0.755	-0.668	-0.853**	0.154	-0.903*	-0.767	1			
RAA	0.847*	0.749	0.390	-0.080	0.835*	0.931**	0.891**	0.820*	0.842*	0.869*	0.882*	0.396	-0.622	-0.751	-0.930**	0.084	-0.990**	-0.857*	0.883*	1		
ARS	0.998	0.943**	0.379	-0.010	0.933**	0.980**	0.972**	0.711	0.579	0.984**	0.975**	0.571	-0.744	-0.682	-0.858*	0.214	-0.885*	-0.782	0.997**	0.868*	1	

*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; $n=6$. TY: 块茎产量 tuber yield; PH: 株高 plant height; SD: 茎围 stem diameter; TNP: 单株结薯数 tuber numbers per plant; TWT: 单薯重量 weight per tuber; TWP: 单株结薯重量 tuber weight per plant; RB: 根生物量 root biomass; SB: 茎生物量 stem biomass; LB: 叶生物量 leaf biomass; TB: 块茎生物量 tuber biomass; BWP: 整株生物量 biomass of the whole plant; HI: 收获指数 harvest index; RS: 根冠比 ratio of root to shoot; TRL: 总根长 total root length; RSA: 根表面积 root surface area; RD: 根直径 root diameter; RV: 根体积 root volume; TN: 根尖数 tips number; TRA: 根系总吸收面积 total root absorbing area; RAA: 根系活跃吸收面积 root active absorbing area; ARS: 根系活力 activity of root system.

3.2 连作对马铃薯植株生理特征的影响

从连作 3 a 开始, 马铃薯植株的根系活力显著下降, 根系对水分和养分元素的吸收受到严重抑制, 而这也导致根部对氨基酸、蛋白质、生物碱和激素等部分重要代谢物质的合成能力下降, 进而对地上部植株的生产产生负反馈作用。另外值得注意的是, 由于根系活性下降可能带来的激素类化合物合成量的减少也会直接影响到块茎的膨大过程以及干物质向块茎中的分配和填充, 制约了马铃薯块茎产量的形成。Wang 等^[34]对甘薯的研究也已证明, ABA、ZR 和 DHZR 在块茎形成和膨大过程中起到重要作用, 块茎中 ABA、ZR 和 DHZR 的浓度与块茎生物量分别有显著或极显著的关系。分析产量构成要素, 本试验中单薯重量的显著下降是造成块茎产量下降的主要原因, 表明连作抑制马铃薯块茎膨大和干物质填充, 这可能与植株整体特别是根系的激素类物质代谢有关。在田间取样过程中, 也发现随着连作年限延长, 马铃薯地下茎长度逐渐缩短且发育不良, 间接证明马铃薯植株内源激素代谢可能受到连作的影响, 特别是在根系部分。但目前有关连作条件下马铃薯或其他作物的激素代谢和分配研究尚无系统性报道。

植株净光合速率的下降使得产量形成基础受到制约, 随着连作年限延长即胁迫环境的加剧, 光合作用所形成的碳骨架有可能为植株自身的形态学改变所大量消耗, 不足以形成干物质在马铃薯块茎中有效积累, 这可能是造成单薯重量显著下降的重要原因。根据 Farquhar 等^[21]的观点, 并结合田间试验数据综合分析, 本研究中叶片净光合速率下降是由非气孔限制因素所导致, 其直接原因可能是在重度胁迫条件下, 叶片细胞保护酶系统受到破坏, 光合磷酸化过程中产生的活性氧自由基不能被有效清除, 活性氧代谢加强, 导致 PS II 光反应系统中正常的电子传递通路受到影响, 光合作用受阻, 这可以从 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和 qP 值的显著下降体现出来。同时 MDA 含量结果也表明, 随着连作程度加重, 活性氧自由基对质膜系统自由基链式攻击加强, 叶片细胞的正常功能特别是叶绿体膜的结构和功能受到严重破坏。

3.3 从植株生理生态特性角度分析马铃薯连作障碍的机制

库-源关系在调节作物干物质生产和产量形成过程中有重要指导意义, 这对于马铃薯等以地下茎为收获器官的作物显得尤为重要。源是作物形成产量的基础, 本试验中在马铃薯产量形成的关键生育

时期——块茎膨大期, 植株从连作 3 a 开始就表现出光合源能力的显著下降, 直接造成了连作植株的生长受限, 同时源能力不足对干物质向地下块茎(库)的运输和填充产生较大抑制作用。因此本研究认为: ①长期连作条件下叶片细胞活性氧代谢的增强破坏了细胞保护酶系统对自由基的正常清除能力, 叶绿体膜受氧自由基攻击后使其正常结构和功能遭受抑制, 光合磷酸化过程中电子传递链受到破坏, PS II 光反应中心功能紊乱所导致的植株净光合能力显著降低是马铃薯连作障碍的主要原因之一。但这种连作胁迫条件下导致植株叶片细胞活性氧代谢加强, 进而通过破坏保护酶系统抑制光合电子传递链和 PS II 光反应中心功能的深层次生理和分子机制仍有待进一步研究。②长时间连作条件下, 马铃薯植株根系的生理活力和吸收面积的显著下降将直接导致其对根-土界面养分物质和水分的吸收能力降低, 同时可能也会减少根尖部位对激素类等重要代谢物质的合成, 进而影响块茎膨大和干物质填充, 这共同影响了块茎产量的形成和地上部植株的正常生长和发育, 是导致连作障碍产生的又一重要原因。但是有关马铃薯块茎产量形成和激素类物质代谢之间的关系同样需要进一步研究和证实。

参考文献

- [1] 谢从华. 马铃薯产业的现状与发展[J]. 华中农业大学学报: 社会科学版, 2012(1): 1-4
Xie C H. Potato industry: Status and development[J]. Journal of Huazhong Agricultural University: Social Sciences Edition, 2012(1): 1-4
- [2] Wang B, Ma Y L, Zhang Z B, et al. Potato viruses in China[J]. Crop Protection, 2011, 30(9): 1117-1123
- [3] 李福, 岳云. 甘肃省马铃薯产业集群发展思路[J]. 作物杂志, 2011(4): 11-15
Li F, Yue Y. Development strategy of potato industrial cluster in Gansu Province[J]. Crops, 2011(4): 11-15
- [4] 沈宝云, 余斌, 王文, 等. 腐植酸铵、有机肥、微生物肥配施在克服甘肃干旱地区马铃薯连作障碍上的应用研究[J]. 中国土壤与肥料, 2011(2): 68-70
Shen B Y, Yu B, Wang W, et al. Study on the application of humic ammonia, organic fertilizer, microbial fertilizer to eliminate continuous cropping obstacles of potato in the arid regions of Gansu[J]. Soils and Fertilizers Sciences in China, 2011(2): 68-70
- [5] 凌宁, 王秋君, 杨兴明, 等. 根际施用微生物有机肥防治连作西瓜枯萎病研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2009, 15(5): 1136-1141
Ling N, Wang Q J, Yang X M, et al. Control of *Fusarium wilt* of watermelon by nursery application of bio-organic fertilizer[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2009, 15(5): 1136-1141

- [6] 吴正锋, 成波, 王才斌, 等. 连作对花生幼苗生理特性及荚果产量的影响[J]. 花生学报, 2006, 35(1): 29-33
Wu Z F, Cheng B, Wang C B, et al. Effect of continuous cropping on peanut seedling physiological characteristics and pod yield[J]. Journal of Peanut Science, 2006, 35(1): 29-33
- [7] 张重义, 尹文佳, 李娟, 等. 地黄连作的生理生态特性[J]. 植物生态学报, 2010, 34(5): 547-554
Zhang Z Y, Yin W J, Li J, et al. Physio-ecological properties of continuous cropping *Rehmannia glutinosa*[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(5): 547-554
- [8] 张重义, 李改玲, 牛苗苗, 等. 连作地黄的生理生态响应与品质评价[J]. 中国中药杂志, 2011, 36(9): 1133-1136
Zhang Z Y, Li G L, Niu M M, et al. Responses of physiological ecology and quality evaluation of *Rehmannia glutinosa* in continuous cropping[J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2011, 36(9): 1133-1136
- [9] 张新慧, 张恩和, 王惠珍, 等. 连作对当归生长的障碍效应及机制研究[J]. 中国中药杂志, 2010, 35(10): 1231-1234
Zhang X H, Zhang E H, Wang H Z, et al. Effects of continuous cropping obstacle on growth of *Angelica sinensis* and its mechanism[J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2010, 35(10): 1231-1234
- [10] 尉辉, 张自坤, 刘素慧, 等. 连作对大蒜生长及生理生化指标的影响[J]. 中国农学通报, 2010, 26(19): 239-242
Wei H, Zhang Z K, Liu S H, et al. Effects of continuous cropping on *Garlic* growth and physiological and biochemical indexes[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2010, 26(19): 239-242
- [11] 王惠珍, 张新慧, 李应东, 等. 连作栽培对当归光合参数日变化的影响[J]. 中国生态农业学报, 2011, 19(1): 120-123
Wang H Z, Zhang X H, Li Y D, et al. Effect of continuous cropping on *Angelica sinensis* diurnal photosynthetic dynamics[J]. Chinese Journal of Eco-Agricultural, 2011, 19(1): 120-123
- [12] 王惠珍, 张新慧, 李应东, 等. 轮作与连作当归光合特性和挥发油的比较[J]. 草业学报, 2011, 20(1): 69-74
Wang H Z, Zhang X H, Li Y D, et al. Comparison of photosynthetic characteristic and the essential oils in crop rotation and continuous cropping of *Angelica sinensis*[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2011, 20(1): 69-74
- [13] 黄玉茜, 韩立思, 韩晓日, 等. 辽宁风沙土区连作年限对花生光合特性和产量的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 2011, 42(4): 438-442
Huang Y Q, Han L S, Han X R, et al. Effects of continuous cropping on yields and photosynthetic characteristics of *peanuts* in sandy soil region of Liaoning[J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2011, 42(4): 438-442
- [14] 王利, 杨洪强, 范伟国, 等. 平邑甜茶叶片光合速率及叶绿素荧光参数对氯化镉处理的响应[J]. 中国农业科学, 2010, 43(15): 3176-3183
Wang L, Yang H Q, Fan W G, et al. Effect of CdCl₂ treatment on photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence parameters in *malus hupehensis* leaves[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2010, 43(15): 3176-3183
- [15] 王菲, 曹翠玲. 磷水平对不同磷效率小麦叶绿素荧光参数的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2010, 16(3): 758-762
Wang F, Cao C L. Effects of phosphorus levels on chlorophyll fluorescence parameters of wheat (*Triticum aestivum* L.) with different phosphorus efficiencies[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2010, 16(3): 758-762
- [16] 黄冲平, 王爱华, 胡秉民. 马铃薯生育期和干物质积累的动态模拟研究[J]. 生物数学学报, 2003, 18(3): 314-320
Huang C P, Wang A H, Hu B M. Study on the simulation of potato phenology development and dry-matter accumulation[J]. Journal of Biomathematics, 2003, 18(3): 314-320
- [17] 杨进荣, 王成社, 李景琦, 等. 马铃薯干物质积累及分配规律研究[J]. 西北农业学报, 2004, 13(3): 118-120
Yang J R, Wang C S, Li J Q, et al. Accumulation and distribution of dry matter in potato[J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2004, 13(3): 118-120
- [18] 王爱华, 张文芳, 黄冲平. 马铃薯干物质分配与器官建成的动态模拟研究[J]. 生物数学学报, 2005, 20(3): 356-362
Wang A H, Zhang W F, Huang C P. Study on the simulation of potato dry-matter distribution and its apparatuses formation[J]. Journal of Biomathematics, 2005, 20(3): 356-362
- [19] 谭雪莲, 吕军锋, 郭天文, 等. 旱地地膜覆盖和施肥对马铃薯干物质累积和土壤水分含量的影响[J]. 灌溉排水学报, 2011, 30(2): 104-106
Tan X L, Lv J F, Guo T W, et al. Effects of plastic film mulching and fertilization on potato dry matter accumulation and soil water content in dryland[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2011, 30(2): 104-106
- [20] 高慧娟, 陈年来, 黄海霞, 等. 甜瓜光合特性对土壤水分条件的响应[J]. 甘肃农业大学学报, 2010, 45(5): 72-78
Gao H J, Chen N L, Huang H X, et al. Photosynthetic response of melon leaf under soil water deficiency[J]. Journal of Gansu Agricultural University, 2010, 45(5): 72-78
- [21] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33(1): 317-345
- [22] 刘明霞, 陈年来, 李喜娥, 等. 诱导剂处理及白粉菌接种对甜瓜叶片叶绿素荧光参数的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2012, 26(4): 150-154
Liu M X, Chen N L, Li X E, et al. Effects of inducer spraying and *Sphaerotheca fuliginea* inoculation on chlorophyll fluorescence parameters of melon leaves[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2012, 26(4): 150-154
- [23] 冯伟, 李晓, 王永华, 等. 小麦叶绿素荧光参数叶位差异及其与植株氮含量的关系[J]. 作物学报, 2012, 38(4): 657-664
Feng W, Li X, Wang Y H, et al. Difference of chlorophyll fluorescence parameters in leaves at different positions and its relationship with nitrogen content in winter wheat plant[J]. Acta Agronomica Sinica, 2012, 38(4): 657-664
- [24] 孙小妹, 张涛, 陈年来, 等. 土壤水分和氮素对春小麦叶片抗氧化系统的影响[J]. 干旱区研究, 2011, 28(2): 205-214
Sun X M, Zhang T, Chen N L, et al. Study on antioxygenic system in leaves of three spring wheat cultivars with different drought-resistant capabilities under different soil moisture content and nitrogen levels[J]. Arid Zone Research, 2011, 28(2): 205-214

- [25] 裴国平, 王蒂, 张俊莲, 等. 连作马铃薯对抗性酶及生物学特性变化的研究[J]. 湖南农业科学, 2010(11): 34-37
Pei G P, Wang D, Zhang J L, et al. The changes of resistant enzymes and biological characters in continuous cropping potato[J]. Hunan Agricultural Sciences, 2010(11): 34-37
- [26] 张会慧, 金微微, 毛卫佳, 等. 水杨酸对干旱下烤烟幼苗膜质和叶绿素荧光特性的影响[J]. 中国沙漠, 2012, 32(1): 117-121
Zhang H H, Jin W W, Mao W J, et al. Effects of exogenous salicylic acid on cell membrane and chlorophyll fluorescence characteristics in leaves of tobacco seedlings under drought stress[J]. Journal of Desert Research, 2012, 32(1): 117-121
- [27] 王晶英, 郑桂萍, 张红燕, 等. 连作大豆根冠比增大原因的研究[J]. 大豆科学, 1997, 16(2): 136-142
Wang J Y, Zheng G P, Zhang H Y, et al. Study on the reason of root shoot ratio increasing of soybean on continuous cropping[J]. Soybean Science, 1997, 16(2): 136-142
- [28] 马海燕, 徐瑾, 郑成淑, 等. 非洲菊连作对土壤理化性状与生物性状的影响[J]. 中国农业科学, 2011, 44(18): 3733-3740
Ma H Y, Xu J, Zheng C S, et al. Effects of continuous cropping system on the soil physical-chemical properties and biological properties of *gerbera jamesonii*[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2011, 44(18): 3733-3740
- [29] 刘建国, 张伟, 李彦斌, 等. 新疆绿洲棉花长期连作对土壤理化性状与土壤酶活性的影响[J]. 中国农业科学, 2009, 42(2): 725-733
Liu J G, Zhang W, Li Y B, et al. Effects of long-term continuous cropping system of cotton on soil physical-chemical properties and activities of soil enzyme in oasis in xinjiang[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2009, 42(2): 725-733
- [30] 吕卫光, 余廷园, 诸海涛, 等. 黄瓜连作对土壤理化性状及生物活性的影响研究[J]. 中国生态农业学报, 2006, 14(2): 119-121
Lv W G, Yu T Y, Zhu H T, et al. Effects of cucumber continuous cropping on the soil physi-chemical characters and biological activities[J]. Chinese Journal of Eco-Agricultural, 2006, 14(2): 119-121
- [31] 张瑞明, 朱建华, 高善民, 等. 沪郊设施菜地连作土壤盐分积累及离子组成变化的研究[J]. 上海农业学报, 2011, 27(4): 76-79
Zhang R M, Zhu J H, Gao S M, et al. Salt accumulation and ionic composition change of soil in continuous vegetable growing under structure in Shanghai suburbs[J]. Acta Agriculturae Shanghai, 2011, 27(4): 76-79
- [32] 贡璐, 张海峰, 吕光辉, 等. 塔里木河上游典型绿洲不同连作年限棉田土壤质量评价[J]. 生态学报, 2011, 31(14): 4136-4143
Gong L, Zhang H F, Lv G H, et al. Soil quality assessment of continuous cropping cotton fields for different years in a typical oasis in the upper reaches of the Tarim River[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(14): 4136-4143
- [33] 尤孟阳, 韩晓增, 李海波, 等. 作物连作与自然恢复下黑土密度组分碳、氮分布特征[J]. 中国生态农业学报, 2011, 19(6): 1301-1306
You M Y, Han X Z, Li H B, et al. Characteristics of soil organic carbon and nitrogen distributed in different density fractions of mollisols under long-term continuous cropping and natural restoration[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2011, 19(6): 1301-1306
- [34] Wang Q M, Zhang L M, Guan Y A, et al. Endogenous hormone concentration in developing tuberous roots of different sweet potato genotypes[J]. Agricultural Sciences in China, 2006, 5(12): 919-927