土 壤 学 报
Acta Pedologica Sinica

**DOI: 10.11766/trxb202510200504** **CSTR: 32215.14.trxb202510200504**

宋琦, 刘晓菲, 董刚强, 陆玉芳, 卢伟伟, 闵炬, 施卫明. 生物硝化抑制剂对有机杭白菊产量和品质的影响及增效机制[J]. 土壤学报, 2026,

SONG Qi, LIU Xiaofei, DONG Gangqiang, LU Yufang, LU Weiwei, MIN Ju, SHI Weiming.The Influence of Biological Nitrification Inhibitors on the Yield and Quality of Organic *Chrysanthemum morifolium* Ramat cv. 'Hangbaiju' and Its Synergistic Mechanism[J]. Acta Pedologica Sinica, 2026,

# 生物硝化抑制剂对有机杭白菊产量和品质的影响及增效机制*

**宋 琦[1, 2]，刘晓菲[3]，董刚强[3†]，陆玉芳[2]，卢伟伟[1]，闵 炬[2†]，施卫明[2]**

（1. 南京林业大学生态与环境学院， 南京 210037； 2. 土壤与农业可持续发展全国重点实验室（中国科学院南京土壤研究所），南京 211135；3. 安利（中国）植物研发中心， 江苏无锡 214115）

**摘 要：**生物硝化抑制剂（BNIs）与化肥氮配施可减少氮损失并提高氮肥利用率（NUE），其与有机类氮肥配施的研究尚缺乏，增产增效效果及机制不明确。以有机杭白菊为对象，开展田间试验，设置不施（-N）和施用鱼蛋白有机水溶肥（N），以及 N+50 g·kg$^{-1}$ 甲基 3，4-羟苯基丙酸（MHPP）和 N+50 g·kg$^{-1}$ 丁香酸（SA）4 个处理，研究 BNIs 与有机类氮肥配施对杭白菊产量、品质影响及增效机制。结果表明：N+SA 处理产量最高，达 6 154 kg·hm$^{-2}$，与 N 处理相比，增产 40.2%（$P < 0.05$），总黄酮提高 9.1%（$P < 0.05$），NUE 提升 75.0%（$P < 0.05$）；相比 N 处理，N+MHPP 有增产和提高 NUE 的趋势。N+SA 使总根长显著增加了 147.7%，根鲜物质量提高 127%；促根作用显著优于 N+MHPP。主成分分析表明，杭白菊产量、NUE 均与根长、根表面积、根体积高度正相关。推测配施 SA 可能通过优化杭白菊根系构型增强氮捕获，并可能兼具生长促进活性，实现增产–增效–提质协同。研究首次证实 BNIs 在有机水溶肥体系中增产、增效、提质的显著潜力，为有机药用作物绿色高效施肥提供新路径。

**关键词：**有机种植；鱼蛋白水溶肥；丁香酸（SA）；甲基 3，4-羟苯基丙酸（MHPP）；氮肥利用率；根系形态

**中图分类号：**S143.1 **文献标志码：**A

# The Influence of Biological Nitrification Inhibitors on the Yield and Quality of Organic *Chrysanthemum morifolium* Ramat cv. 'Hangbaiju' and Its Synergistic Mechanism

SONG Qi[1, 2], LIU Xiaofei[3], DONG Gangqiang[3†], LU Yufang[2], LU Weiwei[1], MIN Ju[2†], SHI Weiming[2]

*新型环境友好型液体有机肥的研究与开发企业研发项目(Am20230457BC) 资助 Supported by the Research and Development Project of New Environmentally Friendly Liquid Organic Fertilizer Enterprises, China (No. Am20230457BC)

†通讯作者 Corresponding author，E-mail：tony.dong@Amway.com；jmin@issas.ac.cn

作者简介：宋 琦(2001— )，女，内蒙古赤峰人，硕士，从事植物营养与环境效应研究。E–mail: 2481879848@qq.com

收稿日期：2025-10-20；收到修改稿日期：2026-01-20；网络首发日期（www.cnki.net）：

(1. *College of Ecology and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing* 210037, *China*; 2. *State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing* 211135, *China*; 3. *Amway* (*China*) *Botanical R&D Center*, *Wuxi*, *Jiangsu* 214115, *China*)

**Abstract:** 【Objective】The combined application of biological nitrification inhibitors (BNIs) with chemical nitrogen (N) fertilizers reduces N loss and enhances nitrogen use efficiency (NUE). However, research on their combined use with organic N fertilizers remains limited, and their yield-enhancing effects and underlying mechanisms remain unclear. 【Method】This study employed organic *Chrysanthemum morifolium* Ramat cv. 'Hangbaiju' in field trials, establishing four treatments: no nitrogen application (-N), fish protein organic water-soluble fertilizer (N), N+50 g·kg$^{-1}$ methyl 3-(4-hydroxyphenyl) propionate (MHPP), and N+50 g·kg$^{-1}$ salicylic acid (SA). The research investigated the effects of combining BNIs with organic N fertilizers on chrysanthemum yield, quality, and the underlying synergistic mechanisms. 【Result】 Results indicated that the N+SA treatment yielded the highest harvest at 6 154 kg·hm$^{-2}$, achieving a 40.2% increase in yield ($P < 0.05$), a 9.1% rise in total flavonoids ($P < 0.05$), and a 75.0% improvement in NUE ($P < 0.05$) compared to the N treatment. Compared with the N treatment, N+MHPP showed a trend of increasing yield and enhancing NUE. N+SA significantly increased total root length by 147.7% and fresh root biomass by 127%, with root-promoting effects significantly superior to N+MHPP. Principal component analysis indicated positive correlations between *Chrysanthemum morifolium* Ramat cv. 'Hangbaiju' yield and NUE with root length, root surface area, and root volume. It is speculated that the application of SA may achieve synergistic effects of "increased yield, enhanced efficiency, and improved quality" by optimizing the root architecture of *Chrysanthemum morifolium* Ramat cv. 'Hangbaiju', enhancing nitrogen uptake, and potentially exhibiting growth-promoting activity.【Conclusion】This study confirms the significant potential of BNIs in boosting yield, efficiency, and quality within organic water-soluble fertilizer systems, providing a new pathway for green and efficient fertilization of organic medicinal crops.

**Key words:** Organic cultivation; Fish protein water-soluble fertilizer; Salicylic acid (SA); Methyl 3-(4-hydroxyphenyl) propionate (MHPP); Nitrogen use efficiency; Root morphology

杭白菊（*Chrysanthemum morifolium* Ramat cv. 'Hangbaiju'）作为一种药食同源的药材，兼具药用、食用及茶用价值，截至 2023 年杭白菊种植面积达 1.3 万 hm$^2$，杭白菊制品市场规模超过 20 亿 yuan。杭白菊药用价值源于其丰富的黄酮类等生物活性成分，有机杭白菊在总黄酮含量、风味、香气、安全性和生态可持续性方面均优于常规种植杭白菊，尤其适用于高端茶饮、保健品和出口市场[1-2]。然而，有机种植全程依赖动植物源有机肥，其氮素释放缓慢且不易与作物需氮高峰同步，矿化产生的铵态氮易通过硝化作用大量淋溶损失，导致氮素利用效率（NUE）普遍偏低 ，限制了杭白菊产能的提升[3-4]。开发植物天然形成的硝化抑制功能以抑制土壤硝化作用，是提高氮素利用效率的一个重要方向[5]。应用硝化抑制剂调控土壤氮素转化过程是提升 NUE、实现作物增产增效的有效途径[6]。传统化学抑制剂在有机种植体系中应用受限[7]。生物硝化抑制剂（Biological nitrification inhibitors， BNIs）作为绿色、环境友好的氮肥增效剂，是有机农业中提升氮素利用效率的理想选择[8- 11]。BNIs 可通过抑制土壤中氨氧化微生物的活性，延缓铵态氮（$NH_4^+$-N）向硝态氮（$NO_3$-N）的转化，从而使氮素以 $NH_4^+$-N 形态保留于土壤中，减少氮素的淋溶损失[8-9]。常见的植物根系分泌的生物硝化抑制剂主要有甲基 3，4-羟苯基丙酸（MHPP）、阿魏酸甲酯、丁香酸（Syringic acid， SA）等[12]。MHPP 在不同类型土壤中均表现出对总硝化速率的抑制作用，尤其在酸性土壤中，抑制率可达 18.3%至 55.5%[13]。MHPP 能抑制氨单加氧酶（AMO）催化氧化过程[13]，田间和盆栽试验也证实，MHPP 的施用可降低土壤硝化速率，减少 $N_2O$ 排放，并提升作物氮肥利用效率[13- 16]。在小麦、水稻种植上，MHPP 单独或与其他抑制剂、

炭材料配施，均显著提高作物的氮素吸收、氮肥利用率和产量，增产幅度可达 7%~ 10%[13]。Lu 等[17]的研究表明，配施 SA 能够有效抑制土壤中氨氧化微生物的活性，降低硝化作用，减少氮素损失，从而增强作物对氮素的吸收和利用 。已有研究结果表明，BNIs 与尿素等化学氮肥配施可显著提高 NUE 并提高产量[8, 13]，但在有机种植体系下，BNIs 与有机水溶肥配施的研究鲜见报道，其对作物产量和品质的影响如何，尚不清楚。根系是植物吸收氮素的核心器官，发达的根系有助于作物高效地吸收养分，促进地上部生物量积累而实现增产[18-19]。BNIs 的添加对作物根系生长是否产生影响，也尚不明确。基于此，本研究选取 MHPP 和 SA 两种生物硝化抑制剂，通过田间试验和室内培养试验，探讨其对杭白菊产量、品质（总黄酮含量）、NUE 以及根系生长等的影响，明确 MHPP 和 SA 两种生物硝化抑制剂分别与有机水溶肥配施在杭白菊有机种植体系中的应用效果及影响机制，为有机药用作物绿色高效施肥提供科学支撑。

## 1 材料与方法

### 1.1 田间试验

**1.1.1** 试验地 田间小区试验于 2024 年 4 月至 11 月在江苏省无锡市新吴区安利（中国）植物研发中心农场（31° 7′ N，119° 33′ E）进行。试验区域属于亚热带湿润季风气候，年平均气温 17.9 ºC，年平均降水量 1 126 mm。试验区土壤类型为黄棕壤，土壤质地为粉质黏土，耕层（0~20 cm）土壤基础理化性质为 pH6.7，有机质 15.6 g·kg$^{-1}$，碱解氮 78.1 mg·kg$^{-1}$，有效磷 58.6 mg·kg$^{-1}$，速效钾 217 mg·kg$^{-1}$。

**1.1.2** 试验材料 供试植物为杭白菊（*Chrysanthemum morifolium* Ramat cv. ‘Hangbaiju’）。木薯渣有机肥：由连云港硕禾生物科技有限公司生产，N 25.9 g·kg$^{-1}$，$P_2O_5$ 29.1 g·kg$^{-1}$，$K_2O$ 13.5 g·kg$^{-1}$，含水量 372.4 g·kg$^{-1}$；鱼蛋白有机水溶肥料：由普利登农业科技（南京）有限公司提供，N 40 g·kg$^{-1}$，$P_2O_5$ 4.4 g·kg$^{-1}$，$K_2O$ 8.3 g·kg$^{-1}$。生物硝化抑制剂甲基 3，4-羟苯基丙酸（MHPP）和丁香酸（SA）购买于上海麦克林生化科技股份有限公司。

**1.1.3** 试验处理及管理 试验设置 4 个处理，分别为不施鱼蛋白有机水溶肥的氮对照（-N）、常规施氮（N）、常规施氮+MHPP（N+MHPP）和常规施氮+SA（N+SA）。MHPP 和 SA 按追施氮量的 50 g·kg$^{-1}$ [18]溶于鱼蛋白有机水溶肥后滴灌施肥。采用随机区组设计，各处理重复 3 次，共 12 个小区，小区面积为 10 m$^2$（2 m×5 m），区组间距 50 cm，四周设保护行。

各处理施氮量与 BNIs 用量见表 1。基肥于 4 月 11 日一次性撒施；4 月 18 日移栽，行距 50 cm、株距 30 cm，每小区 15 穴，一穴两株；6 月 16 日统一压条促分枝；7 月 16 日、7 月 22 日、7 月 30 日、8 月 14 日、8 月 22 日、8 月 26 日分六次施分枝肥，9 月 27 日、10 月 11 日、10 月 22 日分三次施蕾肥。整个杭白菊生育期内做好除虫、除草、灌水等常规统一管理工作，整个生育期灌水量为 20 mm。

**表 1 施氮量与生物硝化抑制剂（BNIs）用量**

**Table 1** Treatment of N application rate and dosage of biological nitrification inhibitors (BNIs)

| 处理 Treatment | 基肥 Base fertilizer | 分枝肥 Tillering fertilizer | | 蕾肥 Bud fertilizer | |
|---|---|---|---|---|---|
| | CORF / （kg·hm$^{-2}$） | FPOWF / （kg·hm$^{-2}$） | BNIs/ （kg·hm$^{-2}$） | FPOWF / （kg·hm$^{-2}$） | BNIs/ （kg·hm$^{-2}$） |
| -N | 75.00 | | | | |
| N | 75.00 | 44.10 | | 44.10 | |
| N+MHPP | 75.00 | 44.10 | 2.205 | 44.10 | 2.205 |
| N+SA | 75.00 | 44.10 | 2.205 | 44.10 | 2.205 |

注：-N，不施鱼蛋白有机水溶肥的氮对照；N，常规施氮；N+MHPP，常规施氮+甲基 3，4-羟苯基丙酸（MHPP）；N+SA，常规施氮+丁香酸（SA）。CORF 代表木薯渣有机肥，FPOWF 代表鱼蛋白有机水溶肥，有机肥的用量单位均以纯氮计。下同。Note: -N, nitrogen control without fish protein organic water-soluble fertilizer; N, conventional nitrogen application; N + MHPP, conventional nitrogen application + methyl 3-(4-hydroxyphenyl) propionate (MHPP); N + SA, conventional nitrogen application + salicylic acid (SA). CORF stands for cassava-residue organic fertilizer, and FPOWF stands for fish protein organic water-soluble fertilizer. The dosage units of organic fertilizers are all calculated based on pure nitrogen.

**1.1.4** 样品采集与指标测定 供试土壤的基础理化性质测定于试验前完成：采集 0~20 cm 耕层土样，经自然风干磨碎过筛后，依据常规实验室分析方法[20]，测定土壤 pH、有机质、碱解氮、有效磷和速效钾。

产量测定：杭白菊花序分 5 次采收，5 次花序分别称鲜物质量后相加，记为小区产量。

氮肥利用率分析：末次采花时选取 2 株长势一致植株，与前期 5 次采收的鲜花经 105 ℃杀青 30 min、55 ℃烘干至恒重后称量；后将样品粉碎过 0.25 mm 筛，$H_2SO_4$-$H_2O_2$消煮，连续流动分析仪（FjeIFLex K-360，BUCHi，瑞士）测定全氮含量。以不施鱼蛋白有机水溶肥（-N）为空白计算氮肥利用率：氮肥利用率（NUE）/%＝（施有机水溶氮肥的植株总吸氮量–不施有机水溶氮肥植株总吸氮量）／施氮量×100；其中，植株总吸氮量＝植株干物质量×植株含氮量＋∑（各次鲜花干物质量×对应鲜花含氮量）。

总黄酮测定：取 5 次花序混合样品，参考陈奕琳等[21]方法测定其总黄酮含量。

土壤硝态氮（$NO_3^-$-N）和铵态氮（$NH_4^+$-N）测定：杭白菊收获后，各处理小区采用五点混合采样法采集 0~20 cm 耕层土壤，混匀后以双波长紫外分光光度法、靛酚蓝比色法分别测定土壤硝态氮和铵态氮含量。

**1.2 根系生长观测**

为探讨 BNIs 处理的增产增效机制，开展了杭白菊根系生长室内培养试验。将杭白菊种子播种在培养基上进行观测。培养基基础营养液成分根据冯晓宇等[22]修改得到：10 mmol·L$^{-1}$ $KH_2PO_4$，5 mmol·L$^{-1}$ $NaNO_3$，2 mmol·L$^{-1}$ $MgSO_4$，1 mmol·L$^{-1}$ $CaCl_2$，50 μmol·L$^{-1}$ $H_3BO_3$，12 μmol·L$^{-1}$ $MnSO_4$，1 μmol·L$^{-1}$ $ZnCl_2$，1 μmol·L$^{-1}$ $CuSO_4$，0.2 μmol·L$^{-1}$ $Na_2MoO_4$，10 g·L$^{-1}$ 蔗糖、8 g·L$^{-1}$ 琼脂粉。共设 3 个处理：①N：基础营养液；② N+MHPP：基础营养液中（以氮总量计）添加 50 g·kg$^{-1}$MHPP；③ N+SA：基础营养液中（以氮总量计）添加 50 g·kg$^{-1}$SA。

每个处理 4 个生物学重复培养皿，每皿 10 粒种子，培养基 pH 均调至 5.6（1 mol·L$^{-1}$ NaOH/HCl）。杭白菊种子经 75% (*v*/*v*)乙醇和 1.5% (*v*/*v*)$KMnO_4$+0.1% (*v*/*v*)吐温-20 消毒，4 ℃避光保存 2 d 后播种于培养基（12 cm×12 cm）上， Parafilm 膜封口后垂直置于光照培养室中（光周期为 16 h/8 h，温度 (25±1) ℃，光照强度为 50 μmol·m$^{-2}$·s$^{-1}$）。8 d 后用 WinRhizo-LA1600 根系扫描仪（Regent Instruments Inc.， Quebec，加拿大）采集根系图像，WinRHIZO 软件分析总根长、根表面积和根体积；并称取根部鲜物质量。每 10 株为一个分析单位，设 3 次重复。

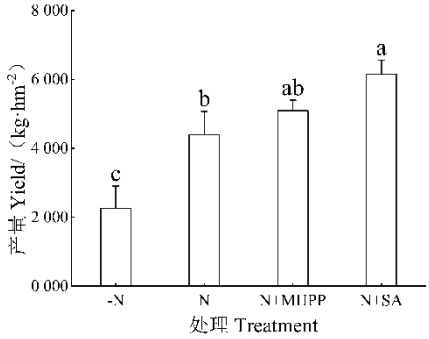
**1.3 数据统计与分析**

采用 Excel 2021、Origin 2025 进行处理与绘图，SPSS 25 软件进行统计分析，采用单因素方差分析（ANOVA）和邓肯法进行差异显著性检验（$P < 0.05$）。

# 2 结 果

## 2.1 不同 BNIs 配施对杭白菊产量和品质的影响

不同施肥处理显著影响杭白菊产量（图 1）。与对照相比，施氮处理均显著提高产量（$P < 0.05$），其中，N+SA 处理的增产效果最为显著，其产量可达 6 154 kg·hm$^{-2}$，相较于 N 处理，显著增产 1 763.3 kg·hm$^{-2}$，增幅达 40.2%（$P < 0.05$）；N+MHPP 处理较 N 处理产量增加了 705.1 kg·hm$^{-2}$，提高了 16.1%，N+SA 处理较 N+MHPP 处理增产 1 058.2 kg·hm$^{-2}$，增幅为 20.8%，后二者间均未达显著水平。




注：图中不同小写字母表示不同处理之间差异显著 ($P < 0.05$)，下同。Note: Different lowercase letters indicate significant differences among different fertilization treatments ($P < 0.05$). The same below.

图 1 氮肥配施生物硝化抑制剂对杭白菊产量的影响

Fig. 1 Effects of co-application of nitrogen with BNIs on the yield of *Chrysanthemum morifolium* Ramat cv. 'Hangbaiju'

为评估杭白菊产量的提升对品质的影响，本研究测定了其主要有效成分总黄酮含量（图 2）。结果表明，-N 处理的杭白菊总黄酮含量最高，达 90.9 mg·g$^{-1}$，显著高于各施氮处理（$P < 0.05$）。施氮处理总黄酮含量降幅为 10.5%~ 20.8%，各处理间总黄酮含量表现为：N+SA > N+MHPP > N；其中，N+SA 处理总黄酮含量较 N 处理显著提高 9.1%，与 N+MHPP 处理无显著差异；N+MHPP 处理与 N 处理差异不显著。

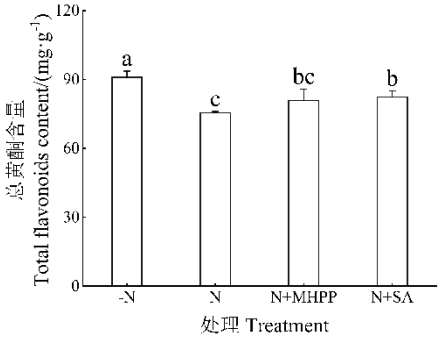



图 2 氮肥配施生物硝化抑制剂对杭白菊总黄酮含量的影响

Fig. 2 Effects of co-application of nitrogen with BNIs on the total flavonoid content of *Chrysanthemum morifolium* Ramat cv. 'Hangbaiju'

## 2.2 不同 BNIs 配施对杭白菊生物量和氮肥利用率的影响

杭白菊地上部茎叶与花干物质积累及其含氮量见表 2。与-N 处理相比，施氮处理均显著提高了茎叶和花的干物质量及含氮量（$P < 0.05$）。施氮处理间茎叶（837~ 872 mg·kg$^{-1}$）和花（1 072~1 121 mg·kg$^{-1}$）含氮量无显著差异，但干物质积累差异显著。其中，N+SA 处理茎叶干物质量和花干物质量分别显著提升了 40.9%和 45.9%（$P < 0.05$）；N+MHPP 处理的花干物质量较 N 处理有提升趋势，但未达显著水平。

表 2 杭白菊地上部生物量及含氮量

**Table 2** Biomass and nitrogen content in the upper part of *Chrysanthemum morifolium* Ramat cv. 'Hangbaiju'

| 处理 Treatment | 干物质量 Drymass /(kg·hm$^{-2}$) | | 含氮量 Nitrogen content /(mg·kg$^{-1}$) | |
|---|---|---|---|---|
| | 茎叶 Stem and leaf | 花 Flower | 茎叶 Stem and leaf | 花 Flower |
| -N | 1 204±130b | 371±130c | 539±20.1b | 827±82.4b |
| N | 1 861±359ab | 758±115b | 847±32.9a | 1 121±100a |
| N+MHPP | 1 866±545ab | 924±188ab | 872±28.8a | 1 090±16.1a |
| N+SA | 2 623±345a | 1 107±168a | 837±68.5a | 1 072±18.5a |

注：地上部茎叶干物质量取自末次采花后全小区植株烘干称量结果，花干物质量为 5 次采收烘干样品的总和。数值为均值±标准差（$n$=3），同列不同小写字母表示处理间差异显著($P < 0.05$)。Note: The dry mass of the aboveground stems and leaves was obtained from the results of drying and weighing all the plants in the plot after the last flower harvest. The dry mass of the flowers was the total of the five harvests of dried samples. The values are presented as mean ± standard deviation ($n$=3). Different lowercase letters in the same column indicate significant differences ($P < 0.05$) between treatments.

地上部总氮累积量直接决定氮肥利用率。如图 3 所示，以-N 处理为对照，各施肥处理的 NUE 变化趋势与生物量表现高度一致。N+SA 处理 NUE 最高，显著高于 N 处理（$P < 0.05$），较 N 处理显著提升 75.0%；N+MHPP 处理 NUE 与 N 处理差异不显著。表明配施 SA 可能是改善杭白菊氮素营养效率、提升杭白菊氮素吸收利用效率的有效途径。

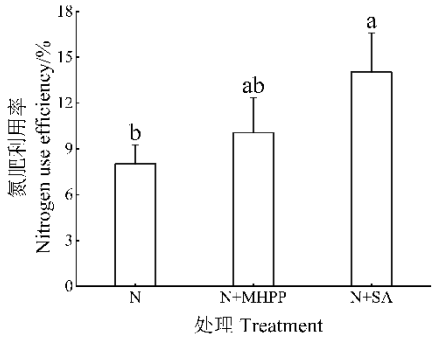



图 3 氮肥配施生物硝化抑制剂对杭白菊氮肥利用率的影响

Fig. 3 Effects of nitrogen fertilizer combined with the application of BNIs on the nitrogen use efficiency of *Chrysanthemum morifolium* Ramat cv. 'Hangbaiju'

## 2.3 不同 BNIs 配施对土壤硝态氮和铵态氮的影响

各处理对杭白菊收获后 0~ 20 cm 土层土壤 $NO_3^-$-N 和 $NH_4^+$-N 含量的影响如图 4 所示。N 处理 $NO_3^-$-N 含量最高，达 76.4 mg·kg$^{-1}$，配施 BNIs 的 N+SA 处理下 $NO_3^-$-N 含量显著降低 30.8%，N+MHPP 处理与 N 处理无显著差异。$NH_4^+$-N 含量变化呈现出相反趋势，配施 BNIs 处理均增加了 $NH_4^+$-N 含量，其中 N+MHPP 处理 $NH_4^+$-N 含量最高，且显著高于 N 和-N 处理。综合上述结果表明，SA 和 MHPP 有效抑制了土壤的硝化作用，减缓了 $NH_4^+$-N 向 $NO_3^-$-N 的转化。

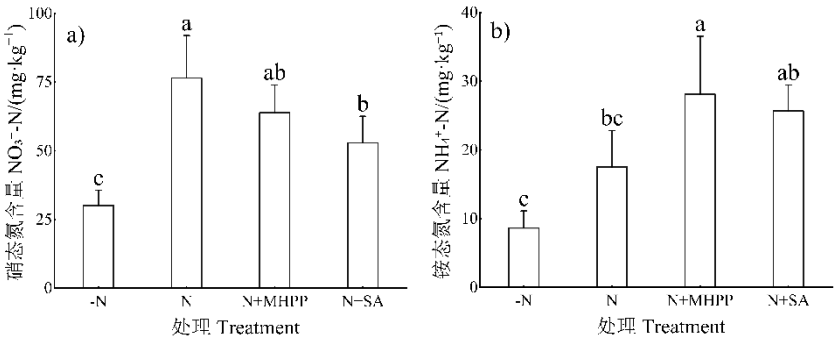



图 4 氮肥配施生物硝化抑制剂对土壤硝态氮和铵态氮的影响

Fig. 4 Effects of combined application of nitrogen fertilizer and BNIs on soil nitrate nitrogen and ammonium nitrogen

**2.4 不同 BNIs 配施对杭白菊根系的影响**

根系是植物吸收水分和养分的核心器官，根系形态可影响植株对氮素的获取能力。不同 BNIs 配施对杭白菊根系的影响见图 5a，与 N 处理相比，N+SA 处理显著增加了杭白菊的根长；如图 5b 所示，添加 MHPP 和 SA 两种 BNIs 使杭白菊的侧根数显著增加了 197.5%~217.7%（$P < 0.05$），这表明两种 BNIs 在杭白菊侧根发育方面具有显著的促进作用。不同 BNIs 对杭白菊根系鲜物质量的影响如图 5c 所示。添加两种 BNIs 均能显著增加杭白菊根系的鲜物质量。与 N 处理相比，N+SA 和 N+MHPP 处理下根系鲜物质量分别显著增加 127.0% 和 46.5%（$P < 0.05$）。且 N+SA 处理较 N+MHPP 处理根系鲜物质量显著增加了 55.1%（$P < 0.05$）。这说明，添加 SA 增加杭白菊根系鲜物质量的效果最显著。

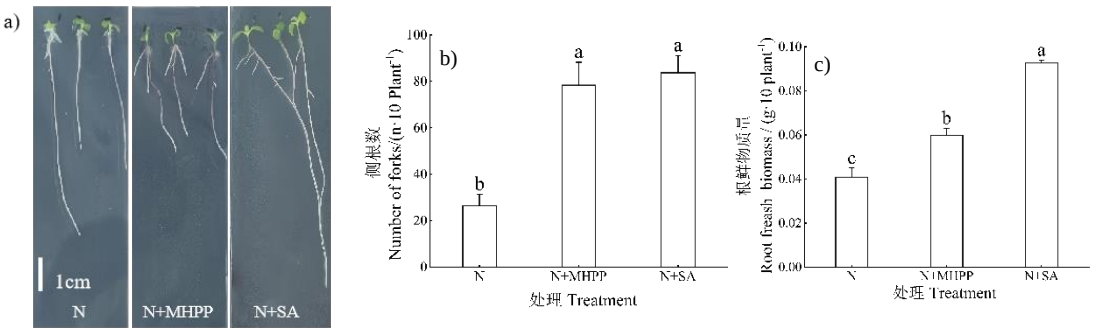



图 5 不同生物硝化抑制剂作用下杭白菊根系生长的变化（a. 根系形态，b. 侧根数，c. 根鲜物质量）

Fig. 5 Changes in the growth of *Chrysanthemum morifolium* Ramat cv. ‘Hangbaiju’ roots under the action of different BNIs (a. Root system morphology b.Number of forks c. Root fresh biomass)

通过 Win RHIZO 对杭白菊根系不同分级的总根长、根表面积和根体积进行了专项分析，结果（图 6）显示，相较于 N 处理，两种 BNIs 均显著提升了杭白菊根系的总根长、根表面积和根体积（$P < 0.05$）。对图 6a 分析结果表明， 0~ 0.5 mm 细根总根长最易受 BNIs 的影响：N+SA 处理较其他处理显著增加了 149.2%~ 151.7%，但 N+MHPP 处理与 N 处理间表现为差异不显著。如图 6b 所示， N+MHPP 处理下 0~ 1.5 mm 根表面积显著增加 56.0%（$P < 0.05$），N+SA 处理较 N+MHPP 处理显著提升了 0~ 0.5 mm（49.7%）和 1.0~ 4.5 mm（303.0%）根表面积。图 6c 结果显示，与 N 处理相比，N+MHPP 处理下 0~ 1.5 mm 根体积显著增加了 205.3%（$P < 0.05$），与 N+MHPP 处理相比，N+SA 处理下 1.5~ 4.5 mm 的根体积显著增加了 449.5%（$P < 0.05$）。综上所述，SA 显著促进了与养分高效吸收密切相关的细根（≤ 0.5 mm）和中等直径根的生长。

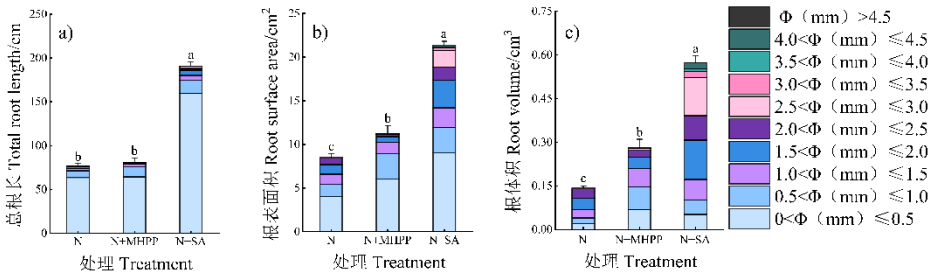
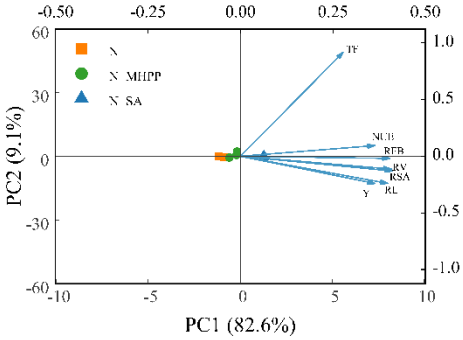



图 6 不同生物硝化抑制剂作用下的杭白菊根系总根长（a）、根表面积（b）、根体积（c）及不同根系直径分级的分布

Fig. 6 The distribution of the total root length (a), root surface area (b), root volume (c) and different root diameters of *Chrysanthemum morifolium* Ramat cv. ‘Hangbaiju’ roots under the action of different BNIs

**2.5 杭白菊根系形态对产量、品质和氮肥利用率的影响**

本研究对不同处理下产量、根系形态指标、氮肥利用率及总黄酮含量进行主成分分析（Principal components analysis，PCA）。如图 7 所示，PC1 和 PC2 解释值分别为 82.6%和 9.10%，累积解释了总信息量的 91.7%，能够充分解释各变量间的关系。从载荷向量关系可知，产量与总根长、根表面积、根体积、根系鲜物质量及 NUE 呈极显著的正相关。总黄酮含量与产量也表现为正相关，但相关性较弱。不同处理在主成分空间上差异明显， N 处理位于 PC1 负半轴，而施用 BNIs 的 N+MHPP 和 N+SA 处理均位于正半轴，其中 N+SA 处理在 PC1 正方向上与其他处理显著分离，且与产量、根系形态及 NUE 等增产指标向量高度一致。




注：TF 代表总黄酮，NUE 代表氮肥利用率，RFB 代表根系鲜物质量，RV 代表根体积，RSA 代表根表面积，RL 代表总根长，Y 代表产量。散点为试验处理，箭头为影响因素。夹角越小相关性越强（余弦值表征），箭头越长贡献越大。Note：TF stands for total flavonoids, NUE for nitrogen use efficiency, BFB for fresh root biomass, RV for root volume, RSA for root surface area, RL for total root length, and Y for yield. Scatter points are experimental treatments, and arrows are influencing factors. A smaller angle means stronger correlation (characterized by a cosine value), longer arrow means greater contribution.

图 7 杭白菊农艺性状与根系形态关系的主成分分析(PCA)

Fig. 7 Principal component analysis (PCA) of the relationship between agronomic traits and root morphology of *Chrysanthemum morifolium* Ramat cv. ‘Hangbaiju’

为明确不同分级根系形态指标（根长、表面积、体积）对杭白菊产量及 NUE 的贡献，本研究采用 PCA 法提取特征值大于 1 的主成分，其特征值、方差贡献率及累计方差贡献率见表 3。结果显示，3 个主成分累计方差贡献率达 96.03%，可反映绝大部分原始信息，达到了降维的目的，故选取前 3 个主成分开展后续分析。

**表 3 根系形态分级相关主成分的特征值与方差贡献**

**Table 3** Eigenvalues and variance contributions of principal components for root morphology classification

| 主成分 Principal component | 特征值 Eigenvalue | 方差贡献率 Variance contribution rate/% | 累计方差贡献率 Cumulative variance contribution rate/% |
|---|---|---|---|
| 1 | 19.31 | 66.57 | 66.57 |
| 2 | 4.92 | 16.98 | 83.55 |
| 3 | 3.62 | 12.48 | 96.03 |

前 3 个主成分的载荷矩阵见表 4。PC1 解释了数据总变异的主要部分，可视为反映植株整体生产能力的“综合生长轴”；产量（0.191）、NUE（0.185）及绝大多数分级根系指标（载荷值普遍大于 0.16）均在 PC1 上呈较高正载荷，表明根系总体生物量的增加是产量和 NUE 协同提升的基础。为了识别关键贡献根段，进一步分析载荷值发现，小于等于 0.5 mm 细根根长（0.225）及 2.5 < L ≤ 3.0 mm 根段的根长（0.225）、表面积（0.225）和体积（0.226）在 PC1 上载荷值最高。该结果明确指出，作为吸收养分和水分主体的极细根（≤ 0.5 mm）的长度，以及可能承担着输导和支撑功能的中等直径根（2.5~ 3.0 mm）的生长，是决定杭白菊产量和 NUE 的最关键的形态学特征。

PC2 则揭示了根系功能的差异化。产量在 PC2 上呈正载荷（0.160），而 NUE 的载荷

趋近于零（0.026），说明 PC2 主要反映了与 NUE 关系不大的产量影响因素。其中 0.5~ 1.0 mm 根表面积（0.274）和 3. 5~ 4.0 mm 根长（0.263）载荷最高，表明在排除了 NUE 的共性影响后，这两个特定区段的根系发育对产量的提升具有额外的促进作用。

综上所述，主成分分析清晰地揭示了杭白菊的产量和 NUE 主要由根系的整体规模决定，且小于等于 0.5 mm 吸收根和 2.5~ 3.0 mm 输导/结构根的贡献最为突出。

**表 4 主成分荷载矩阵**

**Table 4** Principal Component Load Matrix

| 变量 variate | PC1 | PC2 | PC3 |
|---|---|---|---|
| 产量 Yield | 0.191 | 0.160 | 0.033 |
| NUE | 0.188 | 0.026 | 0.097 |
| 0 < L ≤ 0.5 | 0.225 | -0.005 | -0.071 |
| 0.5 < L ≤ 1.0 | 0.191 | 0.209 | 0.128 |
| 1.0 < L ≤1.5 | 0.220 | 0.043 | 0.017 |
| 1.5 < L ≤ 2.0 | 0.213 | -0.136 | -0.089 |
| 2.0 < L ≤ 2.5 | 0.174 | 0.074 | -0.323 |
| 2.5 < L ≤ 3.0 | 0.225 | -0.004 | -0.068 |
| 3.0 < L ≤ 3.5 | 0.188 | -0.233 | 0.088 |
| 3.5 < L ≤ 4.0 | 0.166 | 0.263 | -0.164 |
| 4.0 < L ≤ 4.5 | 0.161 | -0.292 | 0.138 |
| L > 4.5 | 0 | 0 | 0 |
| 0 < RSA ≤ 0.5 | 0.217 | 0.056 | 0.135 |
| 0.5 < RSA ≤ 1.0 | 0.130 | 0.274 | 0.262 |
| 1.0 < RSA ≤ 1.5 | 0.215 | 0.017 | 0.015 |
| 1.5 < RSA ≤ 2.0 | 0.210 | -0.145 | -0.094 |
| 2.0 < RSA ≤ 2.5 | 0.177 | 0.075 | -0.310 |
| 2.5 < RSA ≤ 3.0 | 0.225 | -0.012 | -0.074 |
| 3.0 < RSA ≤ 3.5 | 0.189 | -0.229 | 0.096 |
| 3.5 < RSA ≤ 4.0 | 0.164 | 0.267 | -0.161 |
| 4.0 < RSA ≤ 4.5 | 0.161 | -0.292 | 0.138 |
| RSA > 4.5 | 0 | 0 | 0 |
| 0 < V ≤ 0.5 | 0.069 | 0.198 | 0.444 |
| 0.5 < V ≤ 1.0 | 0.031 | 0.286 | 0.394 |
| 1.0 < V ≤ 1.5 | 0.160 | 0.135 | 0.300 |
| 1.5 < V ≤ 2.0 | 0.218 | -0.108 | -0.005 |
| 2.0 < V ≤ 2.5 | 0.193 | 0.115 | -0.225 |
| 2.5 < V ≤ 3.0 | 0.226 | -0.009 | -0.063 |
| 3.0 < V ≤ 3.5 | 0.188 | -0.228 | 0.104 |
| 3.5 < V ≤ 4.0 | 0.156 | 0.283 | -0.136 |
| 4.0 < V ≤ 4.5 | 0.161 | -0.292 | 0.138 |
| V > 4.5 | 0 | 0 | 0 |

注：PC1、PC2、PC3 分别表示通过主成分分析提取的第一、第二、第三主成分；L 为总根长；RSA 为根表面积；V 为根体积。Note: PC1, PC2, and PC3 respectively represent the first, second, and third principal components extracted through principal component analysis.；L: total root length; RSA: root suiface area; V: root volume.

## 3 讨 论

基于田间试验结果表明，在施用鱼蛋白有机水溶肥时分别配施生物硝化抑制剂 SA 和 MHPP，氮肥利用率可提高 25.4%~ 75.0%，杭白菊增产 16.1%~ 40.2%（图 1，图 3）。已有的一些报道表明，BNIs 与化学氮肥配施可提高作物 NUE 和产量[13]。本研究结果表明，SA 和 MHPP 与有机氮肥配施也有增产增效的效果。前人研究发现，生物硝化抑制剂可抑制土壤氮硝化作用，有效减少 $NH_4^+$-N 向 $NO_3^-$-N 的转化，降低氮淋失与 $N_2O$ 排放，从而提高作物对氮素的回收率与产量[8-9-, 11,13]。本研究发现，BNIs 能有效抑制田间土壤的硝化，将氮素更多地保持在不易流失的铵态形式（图 4），这也可能是本研究中 NUE 增加的原因之一。

此外，本研究发现，与 N 处理相比，N+MHPP 和 N+SA 处理的茎叶与花干物质量分别提高了 170.2 kg·hm$^{-2}$ 和 1 109.1 kg·hm$^{-2}$（$P < 0.05$）（表 2）。地上部生物量的大量积累可

能与根系吸收能力增强有关。研究表明，根长、根表面积、根体积等根系形态优化是作物增产和 NUE 提升的关键影响因素。Ma 等[18]的研究发现，水稻根系分泌的生物硝化抑制剂 1，9-癸二醇能在一定浓度范围内（50~ 200 μmol·L$^{-1}$）显著促进拟南芥主根长度和侧根数量的增加。本研究对 BNIs 添加下杭白菊根系生长观测发现，与对照相比，添加 MHPP 和 SA 处理均能优化杭白菊根系形态指标（图 5，图 6），优化趋势与杭白菊增产的趋势一致。通过主成分分析发现，产量、NUE 与总根长、根表面积等根系指标间存在极显著的正相关性（图 7）。添加 BNIs 处理，在 PCA 图中与 N 处理显著分离，其与产量、根系形态、NUE 等积极指标的向量方向高度一致。Wei 等[23]的研究结果显示，在雨养和灌溉处理中，粮食产量与在茎伸长、开花和成熟阶段取样的底土根系生物量、根长、根系长度密度和根比面积呈正相关。本研究结果也表明，施用 BNIs（尤其是 SA）能显著改善杭白菊的根系形态（图 5，图 6），进而扩大根系吸收面积，增强养分和水分的吸收能力。更强的根系吸收能力保障了充足的氮素供应，这可能为地上部旺盛的营养生长和生殖生长提供了物质基础，并最终将 NUE 的提升体现为产量的显著增加。

本研究发现，N+SA 处理在 PCA 图中与 N 和 N+MHPP 处理显著分离（图 7）。SA 是 4-羟基-3，5-二甲氧基苯甲酸，属于酚酸类物质。一些研究表明，2-羟基苯甲酸，即水杨酸可作为信号分子调控植物的生长、发育和抗逆性，通过外源施用促进种子萌发、植株生长、光合作用和抗氧化酶活性[24]。此外，阿魏酸、对羟基苯甲酸等酚酸类物质在一定浓度下能够提升植物的生物量、叶绿素含量和促进根系发育，表现出类似植物激素的生理效应[25]。直径小于 0.5 mm 的极细根具有最大的比表面积，是植物根系中最主要的水分和养分的吸收器官[26]。极细根长度的增加与氮素吸收呈显著线性正相关[27-28]，这与本研究中 0~ 0.5 mm 根系对产量和 NUE 的高正载荷（0.225）完全吻合（表 4）。中等直径根 2.5~ 3.0 mm 在根系中扮演着高效“运输管道”和“结构骨架”的双重角色，既保障了水分和养分的高效输送，也为根系网络提供了物理支撑[29]。本研究直径为2.5~3.0 mm根系各指标对产量和NUE的载荷值较高，均大于 0.224（表 4）。这些特定区段的根系发育可能与储存功能或产生特定的植物激素有关，上述过程可增加作物的产量。本研究中，PC2 主要反映根表面积 SA（0.5 < SA ≤ 1.0 mm）和根长 L(3.5 < L ≤ 4.0 mm)与产量的正相关关系（图 7），这些根段的发育与产量提升密切相关，且在 PC2 上载荷最高（表 4）。有研究表明，3.5~ 4.0 mm 的粗根在块根作物中与碳水化合物储存密切相关，储存的碳水化合物可为后期产量形成提供能量[30]。基于以上分析，SA 可能发挥了硝化抑制和生长刺激的双重作用，促进了地上部生物量的积累，进而提高了杭白菊的氮肥利用率和产量。

本研究发现，与常规施氮（N）处理相比，配施 SA 能够缓解因施氮引起的杭白菊总黄酮含量的下降，且提质效果显著，配施 MHPP 虽有缓解的趋势但未达显著水平（图 2）。BNIs 通过抑制硝化作用提高了土壤 $NH_4^+/NO_3^-$比，较高的铵硝比可影响植物氮代谢和氮素吸收方式，进而影响碳氮分配和次级代谢产物的合成[31]。此外，根系对氮素吸收和碳、氮代谢有重要调控作用。有研究表明，根系对氮的吸收和同化能力直接影响植物体内碳、氮代谢平衡，进而调控氨基酸和黄酮等物质的积累[32]。研究也发现，SA 作为酚酸类物质，具有抗氧化和调节酶活性的能力，可在缓解胁迫、提升抗氧化水平上，间接促进黄酮等次生代谢产物的积累[33-34]。因此，BNIs 对杭白菊品质的提升可能是一个多途径协同作用的结果，可能通过调节土壤氮素形态优化了碳、氮分配，借助SA等特定物质激活了植物的内源抗氧化系统，有效缓解了高氮施用对杭白菊品质的抑制效应。综上所述，本研究为有机药用作物绿色高效施肥提供了新路径，由于研究为单一地点、一年度的田间试验结果，其结论的普适性有待于未来在不同区域开展多点、多年的试验来进一步验证。为深入探究不同 BNIs 对杭白菊根系形态的影响，并进一步阐明根系发育与作物产量、品质及氮肥利用效率间的内在联系，本研究设计了室内根系模拟培养试验。之所以采用此方法，主要是考虑到杭白

菊根系结构复杂，传统的田间原位取样法难以获取其完整根系。相比之下，室内模拟培养能确保根系的完整性，从而为准确评估不同 BNIs 处理对根系生长的调控效应提供了可靠的数据基础。此外，本研究对不同直径根系功能的划分主要基于形态学推论，未来应加强生理与分子层面的研究与验证，可采用转录组学等多组学方法，深入解析 SA 调控杭白菊根系构型、激素平衡与氮素转运的分子机制，还需深入评估 BNIs 在土壤中的降解动态，及其对土壤微生物群落产生的长期影响，为 BNIs 在可持续农业中的高效应用提供坚实的理论基础。

## 4 结 论

本研究通过田间试验，评价了有机杭白菊种植体系中，鱼蛋白有机水溶肥与 SA 和 MHPP 两种生物硝化抑制剂配施对杭白菊产量、氮肥利用率和品质的影响。研究表明，与施用鱼蛋白有机水溶肥相比，配施 SA 显著提升了杭白菊产量、NUE 和总黄酮含量。通过分析杭白菊根系形态发现，配施 MHPP 和 SA 均能显著增加根表面积、根体积和根鲜物质量；配施 SA 显著增加了总根长，且显著促进了直径小于等于 0.5 mm 细根和 2.5~3.0 mm 中根的生长，促根效果显著优于 MHPP。配施 SA 可能通过优化杭白菊根系构型，扩大吸收面积，强化水肥捕获能力，并可能凭借硝化抑制效应延长根际氮素滞留时间，与生长刺激信号协同作用，提高 NUE，促进地上部生物量积累，使产量显著提升。本研究拓展了生物硝化抑制剂新的应用场景，也为保障有机种植的高产优质提供了新途径。

### 参考文献（References）

[1] Lü L L, Yu J Y, Pan H Y, et al. Research progress on authenticity and pharmacological activities of *Chrysanthemum morifolium* Ramat Cv.'Hangbaiju'[J]. Chinese Journal of Modern Applied Pharmacy, 2024, 41(14): 2014-2022. [吕丽丽, 俞佳玉, 潘红烨, 等. 杭白菊的道地性和药理作用研究进展[J]. 中国现代应用药学, 2024, 41(14): 2014-2022.]

[2] Xie F, Zhang S T, Zhang Y Q, et al. Effects of different fertilization on quality of *Chrysanthemum morifolium*[J]. Yunnan Agriculture, 2025, 39(3): 85-87. [解芬, 张书婷, 张艳青, 等. 不同施肥对杭白菊品质的影响[J]. 云南农业, 2025, 39(3): 85-87.]

[3] Bhardwaj A K, Rajwar D, Yadav R K, et al. Nitrogen availability and use efficiency in wheat crop as influenced by the organic-input quality under major integrated nutrient management systems[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 634448.

[4] Dawson J C, Huggins D R, Jones S S. Characterizing nitrogen use efficiency in natural and agricultural ecosystems to improve the performance of cereal crops in low-input and organic agricultural systems[J]. Field Crops Research, 2008, 107(2): 89-101.

[5] Zhang Y, Zhang M C, Zhu Y Y, et al. The mechanism of biological nitrification inhibitor released by sorghum under different nitrogen sources[J]. Soils, 2012, 44(6): 982-986. [张莹, 张明超, 朱毅勇, 等. 高粱在不同氮源处理下分泌生物硝化抑制剂的差异[J]. 土壤, 2012, 44(6): 982-986.]

[6] Subbarao G V, Ito O, Sahrawat K L, et al. Scope and strategies for regulation of nitrification in agricultural systems—Challenges and opportunities[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2006, 25(4): 303-335.

[7] Woodward E E, Edwards T M, Givens C E, et al. Widespread use of the nitrification inhibitor nitrapyrin: Assessing benefits and costs to agriculture, ecosystems, and environmental health[J]. Environmental Science & Technology, 2021, 55(3): 1345-1353.

[8] Wang X, Bai J H, Xie T, et al. Effects of biological nitrification inhibitors on nitrogen use efficiency and greenhouse gas emissions in agricultural soils: A review[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2021, 220: 112338.

[9] Coskun D, Britto D T, Shi W M, et al. Nitrogen transformations in modern agriculture and the role of biological nitrification inhibition[J]. Nature Plants, 2017, 3: 17074.

[10] Sun L, Lu Y F, Yu F W, et al. Biological nitrification inhibition by rice root exudates and its relationship with nitrogen-use

efficiency[J]. The New Phytologist, 2016, 212(3): 646-656.

[11] Saud S, Wang D P, Fahad S. Improved nitrogen use efficiency and greenhouse gas emissions in agricultural soils as producers of biological nitrification inhibitors[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 854195.

[12] Lu Y F, Kronzucker H J, Yu M, et al. Nitrogen-loss and carbon-footprint reduction by plant-rhizosphere exudates[J]. Trends in Plant Science, 2024, 29(4): 469-481.

[13] Lan T, He X Q, Wang Q, et al. Synergistic effects of biological nitrification inhibitor, urease inhibitor, and biochar on $NH_3$ volatilization, N leaching, and nitrogen use efficiency in a calcareous soil–wheat system[J]. Applied Soil Ecology, 2022, 174: 104412.

[14] Zhang M M, Shen J P, He J Z, et al. Microbial mechanisms of nitrification inhibitors and their application[J]. Journal of Agro-Environment Science, 2014, 33(11): 2077-2083. [张苗苗, 沈菊培, 贺纪正, 等. 硝化抑制剂的微生物抑制机理及其应用[J]. 农业环境科学学报, 2014, 33(11): 2077-2083.]

[15] Yao Y L, Zeng K, Song Y Z. Biological nitrification inhibitor for reducing $N_2O$ and $NH_3$ emissions simultaneously under root zone fertilization in a Chinese rice field[J]. Environmental Pollution, 2020, 264: 114821.

[16] Zhang M C, Gao X, Chen G L, et al. Intercropping with BNI-sorghum benefits neighbouring maize productivity and mitigates soil nitrification and $N_2O$ emission[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2023, 352: 108510.

[17] Lu Y F, Hua Y, Lv N, et al. Syringic acid from rice roots inhibits soil nitrification and $N_2O$ emission under red and paddy soils but not a calcareous soil[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 1099689.

[18] Ma M K, Lu Y F, Di D W, et al. The nitrification inhibitor 1, 9-decanediol from rice roots promotes root growth in *Arabidopsis* through involvement of ABA and PIN2-mediated auxin signaling[J]. Journal of Plant Physiology, 2023, 280: 153891.

[19] Zhang H, Zhang J H, Yang J C. Improving nitrogen use efficiency of rice crop through an optimized root system and agronomic practices[J]. Crop and Environment, 2023, 2(4): 192-201.

[20] Lu R K. Analytical methods for soil and agro-chemistry[M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2000. [鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京：中国农业科技出版社, 2000.]

[21] Chen Y L, Cui M F， Ma C Y, et al. Comparison of fruit growth indicators, total phenols content and total flavonoids content of different apricot varieties at maturity stage[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2024, 52(15): 208-213. [陈奕琳, 崔梦凡, 马晨阳, 等. 不同杏品种成熟期果实生长指标、总酚含量及总黄酮含量的比较[J]. 江苏农业科学, 2024, 52(15): 208-213.]

[22] Feng X Y, Li G J, Dong G Q, et al. The effects of different concentrations of $NH_4^+$ and $K^+$ treatments on lateral root development of *Arabidopsis* Amos2 mutant[J]. Plant Physiology Journal, 2013, 49(5): 463-468. [冯晓宇, 李光杰, 董刚强, 等. 不同浓度 $NH_4^+$和 $K^+$处理对拟南芥突变体 amos2 侧根发育的影响[J]. 植物生理学报, 2013, 49(5): 463-468.]

[23] Wei X F, Guo S, Ma B L, et al. Wheat yield improvement is associated with altered root systems during cultivar replacement[J]. European Journal of Agronomy, 2024, 154: 127101.

[24] Arif Y, Sami F, Siddiqui H, et al. Salicylic acid in relation to other phytohormones in plant: A study towards physiology and signal transduction under challenging environment[J]. Environmental and Experimental Botany, 2020, 175: 104040.

[25] Sun N, Yang C, Qin X, et al. Effects of organic acid root exudates of *Malus hupehensis* Rehd. derived from soil and root leaching liquor from orchards with apple replant disease[J]. Plants, 2022, 11(21): 2968.

[26] [26] Tian D, Yan Z B, Fang J Y. Review on characteristics and main hypotheses of plant ecological stoichiometry[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2021, 45(7): 682-713.

[27] Li C Q, Li Y H, Yang J G, et al. Regulating root structure of potted lettuce to magnify absorption from APP and UAN fertilizers[J]. Frontiers in Plant Science, 2024, 15: 1407984.

[28] Makita N, Hirano Y, Mizoguchi T, et al. Very fine roots respond to soil depth: Biomass allocation, morphology, and physiology in a broad-leaved temperate forest[J]. Ecological Research, 2011, 26(1): 95-104.

[29] Kirfel K, Leuschner C, Hertel D, et al. Influence of root diameter and soil depth on the xylem anatomy of fine- to medium-sized roots of mature beech trees in the top- and subsoil[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1194.

[30] Singh V, Sergeeva L, Ligterink W, et al. Gibberellin promotes sweetpotato root vascular lignification and reduces storage-root

formation[J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 1320.

[31] Nardi P, Laanbroek H J, Nicol G W, et al. Biological nitrification inhibition in the rhizosphere: Determining interactions and impact on microbially mediated processes and potential applications[J]. FEMS Microbiology Reviews, 2020, 44(6): 874-908.

[32] Liu H, Gao X H, Fan W S, et al. Optimizing carbon and nitrogen metabolism in plants: From fundamental principles to practical applications[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2025, 67(6): 1447-1466.

[33] Somade O T, Oyinloye B E, Ajiboye B O, et al. Methyl cellosolve-induced hepatic oxidative stress: The modulatory effect of syringic acid on Nrf2-Keap1-Hmox1-NQO1 signaling pathway in rats[J]. Phytomedicine Plus, 2023, 3(2): 100434.

[34] Balci M, Arikan-Abdulveli B, Yildiztugay E, et al. Role of syringic acid in enhancing growth, photosynthesis, and antioxidant defense in lettuce exposed to arsenic stress[J]. Physiologia Plantarum, 2025, 177(1): e70051.

（责任编辑：陈荣府）