

DOI:10.7524/AJE.1673-5897.20180808002

李敏, 张丽叶, 张艳江, 等. 酚酸类自毒物质微生物降解转化研究进展[J]. 生态毒理学报, 2019, 14(3): 72-78

Li M, Zhang L Y, Zhang Y J, et al. Review on the microbial biodegradation and metabolism of autotoxic phenolic acids [J]. Asian Journal of Ecotoxicology, 2019, 14(3): 72-78 (in Chinese)

酚酸类自毒物质微生物降解转化研究进展

李敏^{1,2}, 张丽叶¹, 张艳江¹, 朱娟娟^{1,2}, 马海军^{1,2,*}

1. 北方民族大学生物科学与工程学院, 银川 750021

2. 宁夏葡萄与葡萄酒技术创新中心, 银川 750021

收稿日期: 2018-08-08 录用日期: 2018-11-05

摘要: 自毒作用是一种发生在种内的生长抑制作用, 尤其是植物残体与病原微生物的代谢产物对植物有致毒作用, 并连同植物根系分泌的自毒物质一起影响植株代谢, 最后导致自毒作用的发生。酚酸类化合物是多种农作物根系土壤中常见的自毒物质, 由其导致的自毒作用日益制约现代农业增产增收。利用微生物降解自毒物质成为防治自毒作用的研究热点之一。然而, 要达到实践应用的目标, 阐明微生物降解转化酚酸类物质的规律与机制是重要前提。本文总结了近年来微生物降解酚酸类化合物的已有研究成果, 发现目前已积累了多种具有降解效能的微生物资源; 在微生物的作用下, 酚酸类化合物常发生脱羧、氧化和羟基化等生化反应, 进而转变成小分子含苯环有机化合物或者彻底矿化, 不同微生物对酚酸类物质的代谢转化程度差异较大。在此基础上, 本文分析提出该领域研究还需进一步挖掘新型具有高效降解性能的微生物资源、阐明微生物降解转化酚酸类化合物的选择性和环境安全性等基础科学问题。

关键词: 酚酸; 微生物; 降解; 机理

文章编号: 1673-5897(2019)3-072-07 中图分类号: X171.5 文献标识码: A

Review on the Microbial Biodegradation and Metabolism of Autotoxic Phenolic Acids

Li Min^{1,2}, Zhang Liye¹, Zhang Yanjiang¹, Zhu Juanjuan^{1,2}, Ma Haijun^{1,2,*}

1. College of Biological Science and Engineering, Beifang University of Nationalities, Yinchuan 750021, China

2. Ningxia Grape & Wine Innovation Center, Yinchuan 750021, China

Received 8 August 2018 accepted 5 November 2018

Abstract: Autotoxicity refers to the phenomenon of plant growth inhibition caused by the chemicals from plant residues, metabolites of pathogenic microorganisms, and root exudates. The most common autotoxic compounds are phenolic acids. The autotoxicity is one of the major factors restricting the development of modern agriculture. Therefore, bio-degradation of autotoxins through the action of microorganisms is a hot topic in recent years. However, in order to achieve the goal of practical application, it is necessary to clarify the mechanism and regularity of microbial transformation of phenolic acids. This paper summarized many previous studies and found that there have been lots of microorganisms that possessed the ability of degrading the phenolic acids, in which case, biochemical

基金项目: 宁夏自然科学基金项目(NZ17091); 北方民族大学中央高校基本科研业务费专项资金资助(2017SKKY01, 2016SKKY01)

作者简介: 李敏(1987-), 女, 博士, 研究方向为有机化合物的生物降解转化, E-mail: bkdimin@126.com

* 通讯作者(Corresponding author), E-mail: mahaijun04ren@126.com

reactions such as decarboxylation, oxidation and hydroxylation occurred during the process of degradation. As a result of degradation, phenolic acids were converted into small molecules containing benzene ring or completely mineralized. The degree of metabolic transformation of phenolic acids could be totally different caused by different microorganisms. On this basis, new microbial strains capable of degradation of phenolic acids should be further exploited, and the issues such as degradation selectivity and environmental risks should also be expounded in the future.

Keywords: phenolic acid; microorganisms; degradation; mechanism

在有限土地资源上专一化和规模化的耕种,导致农田土壤连作障碍问题日趋严重,成为制约现代农业可持续发展的主要障碍之一。连作障碍是作物与土壤综合作用的结果,其中植物自毒作用被认为是导致连作障碍的重要诱因之一^[1-3]。对多种植物根系土壤进行分析发现,阿魏酸、对香豆酸和苯甲酸等酚酸类物质是其根系分泌的主要化感自毒物质^[4-5]。相比增施有机肥、嫁接等措施,向土壤中添加有益微生物降解作物根系自毒物质,能更加彻底有效地防治由该类物质导致的连作障碍和土壤污染。然而,有机化合物微生物降解过程的环境健康效应具有一定的不确定性,例如三氯乙烯经微生物降解后生成毒性更强的一氯乙烯。因此,阐明微生物降解转化酚酸类化合物的规律与机制,是应用微生物防治酚酸类自毒物质导致的连作障碍的重要前提。根据近年来的文献报道,笔者重点介绍了已有微生物降解转化酚酸类物质的科研成果,并综合分析了本领域需进一步揭示的基础科学问题。

1 酚酸类物质的化感自毒作用 (Allelopathic autotoxicity of phenolic acids)

化感作用(allelopathy)由德国科学家 Molish 于 1937 年首次提出,1984 年 Rice 将其定义为植物(或微生物)向周围环境释放化学物质,进而影响邻近植物(或微生物)生长发育的化学生态学现象^[6-6],是植物、微生物和土壤三者极其复杂的相互作用结果。自毒作用(autotoxicity)是植物化感作用的一种主要类型,指植株向环境中释放化学物质,连同植物残体与病原微生物的代谢产物一起对同种植物产生直接或间接的毒害作用。

酚酸类化合物以带有活性羧基的苯环为分子骨架,苯环上多种取代基类型和取代位点构成了分子结构和性质的多样性。酚酸类物质的自然来源主要是在植物体内通过莽草酸途径合成^[7],因此普遍存在于高等植物组织中。近年的研究表明,酚酸类物质具有较强的化感活性,是引起植物化感自毒作用的主要因素之一^[8-11]。

自然条件下,根系分泌、花粉传播和残体的腐败降解是植物体内酚酸类物质进入周围环境的主要途径^[5,12-13]。当环境中酚酸类物质的浓度积累到一定量时,即产生显著的化感作用,主要表现在以下几个方面:(1)对植物种子萌发及生长发育产生毒害作用。酚酸类物质主要通过改变蛋白质和核酸的合成^[14]、细胞膜的通透性能^[14-15]、酶的含量与活性^[7]、光合作用^[16-17]等,对植物的生理代谢产生负面影响。在植物整个生命周期中,种子萌发及幼苗生长阶段对化感物质最为敏感。例如,对羟基苯甲酸、香草酸、香豆酸、苯甲酸和香豆素是花生连作土壤中的主要酚酸类物质,在根系土壤中累积达到一定浓度后均可对花生种子的发芽和幼苗的生长产生抑制作用^[18];2 mmol·L⁻¹肉桂酸能显著抑制黄瓜种子的萌发率,降低幼苗生长的鲜重、根尖数、根表面积、胚根和胚轴长等指标^[19]。(2)对土壤理化性质和微生物群落结构产生影响。随着酚酸类物质在植物根际的不断累积,土壤中氮、磷和钾等有效养分逐渐失衡,微生物的种群分布、多样性和生物量等发生劣变^[20-22]。以人工杨树林为例,伴随土壤中苯甲酸、对羟基苯甲酸、肉桂酸和香草酸的累积,根际细菌数量明显减少,而真菌数量增多^[23]。对我国南方红壤花生种植区土壤进行分析研究发现,酚酸类物质的累积可导致土壤偏酸,土壤从细菌型逐渐向真菌型过渡的同时,病原真菌富集,而蔗糖酶、脲酶和磷酸酶等土壤酶活性则随着连作年限的增加而降低,进而造成土壤微生物区系失衡、地力衰竭,病虫害加剧^[24]。

从上述研究可以看出,随着连作年限的增加,酚酸类自毒物质在土壤中蓄积,导致作物品质下降、产量降低、病虫害频发等现象,对农业生产实践产生严重负面影响,亟待研究解决。

2 微生物对酚酸类物质的降解研究现状 (Research status of biodegradation of phenolic acids by microorganisms)

在自毒作用导致的作物连作障碍治理领域,接种有益微生物分解连作土壤中累积的化感自毒物

质,有利于农田生态系统的保护和农业的可持续发展,有望成为一项经济有效的措施^[20]。近年来,研究者们已从自然环境、作物内生菌和肠道微生物中分离、筛选获得多种酚酸类物质降解菌,并对其降解特性、转化机理等做了一定程度的研究。

2.1 微生物菌种的分离筛选以及对酚酸类物质的降解效能研究

众多研究采用以酚酸类物质作为唯一碳源的培养基,筛选得到了多种可降解酚酸类化合物的菌株,此方面的成果尤以国内学者研究报道居多。

目前,已分离鉴定的微生物包括假单胞菌(*Pseudomonas* sp.)^[25]、粘红酵母菌(*Rhodotorula glutinis*)^[25]、葡萄球菌(*Staphylococcus* sp.)^[26]、不动杆菌(*Acinetobacter* sp.)^[27]、曲霉菌(*Aspergillus* sp.)^[28]、黄孢原毛平革菌(*Phanerochaete chrysosporium*)^[29]、拟茎点霉菌(*Phomopsis liquidambari*)^[30]、微小杆菌(*Exiguobacterium* sp.)^[31]、固氮菌(*Azotobacter* sp.)^[20]、青蓝链霉菌(*Streptomyces caeruleus*)^[32]等。它们对酚酸类物质的最大降解浓度多在 $250\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 以下^[33-34],少数微生物可耐受 $1\ 000\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 的酚酸^[25]。

就降解转化效率而言,已筛选获得的菌株在实验室摇瓶降解条件下,对酚酸类化合物均表现出较高的降解效能。例如,培养48 h后,拟茎点霉菌对 $250\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 肉桂酸的降解率达100%,同时菌体的生物量显著增大^[33]。葡萄球菌属细菌在液体培养基内经72 h培养后,对 $100\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 阿魏酸的降解率可达99.97%^[26],微小杆菌培养96 h后对肉桂酸的降解率可达99%以上^[31]。然而,考虑到土壤中蓄积的酚酸类物质是连作障碍的潜在诱因,因此,土壤介质中微生物对酚酸类物质的转化行为更值得关注和研究。Zhang等^[25]从竹林、稻田等土壤中分离获得假单胞菌和粘红酵母菌,分别研究了在实验室摇瓶条件和实际土壤介质中的降解效率,发现在实验室液体培养基内经48 h培养后上述菌株对 $1\ 000\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 对香豆酸的降解率可达70%以上,而在土壤介质中达到70%~80%降解率所需的降解周期则延长到30 d,且土壤介质的pH、温度和共存金属离子等条件对微生物的生长和降解性能影响显著,例如粘红酵母菌无法在高于 $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的环境中生长,假单胞菌无法在 Co^{2+} 污染的土壤中共存。总体而言,目前微生物降解转化酚酸的研究,多在实验室模拟体系中进行,而相关实际土壤介质中的降解转化研究成果十分匮乏,需要进一步填补。

就降解底物多样性而言,目前所筛选分离的菌株往往可同时降解数种酚酸类物质。以对香豆酸为唯一碳源的培养基筛选得到的菌株,可同时有效降解阿魏酸、对羟基苯甲酸和对羟基苯甲醛^[25]。微小杆菌可对香草酸、阿魏酸和苯甲酸等近10种酚酸类物质进行有效降解^[31]。从化学分子结构角度分析,酚酸类物质苯环母核上的取代基多为羧基、羟基和甲氧基,结构上表现出的共性为微生物降解酚酸的底物多样性奠定了基础。自然界一种作物的根系土壤中,往往是几种乃至十几种酚酸类物质共存^[9-10],因此具有较高降解底物多样性的菌株,其潜在应用价值也相应提高。目前,微生物对单个酚酸的生物降解行为研究比较透彻,但对混合酚酸的生物降解行为的研究还未见报道。对比微小杆菌对单个酚酸的降解效能,发现对香豆酸、阿魏酸经6 h降解即可达到100%去除率,而同样条件下肉桂酸经96 h降解才可达相同降解效果^[31],即同一种微生物对酚酸类化合物的降解效能差异显著。微生物对酚酸类化合物降解的选择性还有待揭示。

2.2 微生物对酚酸类物质的降解转化机理研究

酚酸类化合物在微生物的降解作用下,分子结构中苯环上的取代基较易发生降解转化,这类反应往往导致大分子的酚酸降解转化为小分子酚酸或其他含苯环类小分子有机化合物。以肉桂酸及其衍生物为例,降解主要发生在苯环1号位丙烯酸基团,而苯环母核则在降解过程中未被破坏。丙烯酸基团在细菌作用下的代谢路径如图1所示。采用少动鞘氨醇单胞菌(*Sphingomonas paucimobilis*)降解阿魏酸,发现其分子结构中丙烯酸基团在多种酶的综合作用下,有2种代谢路径,一种是在阿魏酰基辅酶A合成酶(feruloyl CoA synthetase enzyme, FerA)作用下羧基被活化,后经双键加成、脱乙酰辅酶A等多个生化反应历程,最终转化为醛基(图1反应①~③);另一种直接在脱羧酶的作用下丙烯酸基团发生脱羧反应(图1反应④)^[35-36]。拟茎点霉菌降解肉桂酸的过程中,检测到苯乙烯、苯乙酮、苯甲酸、对羟基苯甲酸和原儿茶酸等重要中间降解产物,揭示了丙烯酸基团的另一种降解转化路径(图1反应④、⑥~⑦)^[30];利用固氮菌降解转化对香豆酸时,检测到对羟基苯甲酸和3,4-二羟基苯甲酸2个中间产物^[20],利用青蓝链霉菌降解转化对香豆酸时,检测到对羟基苯甲酸为主要中间产物^[32],这均支持了这一降解转化路径。

对于酚酸类化合物结构中的苯环,在微生物降解转化过程中能否开环裂解十分关键。微生物代谢降解苯酚已有大量文献报道,且表现出相似的代谢途径:微生物在其生理代谢过程中,首先将苯酚羟基化形成邻苯二酚,再经过邻位裂解或间位裂解将苯环开环^[37-38],降解为低碳化合物或者二氧化碳和水。此外, Jones 等^[39]报道烟曲霉菌(*Aspergillus fumigatus*)在以苯酚为唯一碳源和能源的培养基中生长时,除检测到邻苯二酚外,还发现中间产物对苯二酚;在进一步代谢过程中,前者发生环内裂解生成 β -酮己二酸,而后者羟基化生成1,2,4-三羟基苯后,发生邻位裂解生成己烯二酸。目前,少数研究报道显示,以苯甲酸及其衍生物为底物时,微生物也能将其分子结构中的苯环裂解^[30,40]。苯甲酸及其类似酚酸的主要降解路径如图2所示。例如,固氮菌 *A. chroococum*、*A. vinelandii* 和 *A. beijerinckii* 可利用苯甲酸及对羟基苯甲酸类化合物作为碳源和能源生长,前者

转化为邻苯二酚后发生间位裂解,而后者转化为3,4-二羟基苯甲酸后,经 β -酮己二酸途径代谢^[40]。广泛存在于草本植物和木本植物中的内生真菌拟茎点霉菌在液体培养条件下可对 $600\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 的4-羟基苯甲酸进行有效降解,48 h内降解率可达94%以上;对其降解过程进行跟踪发现,经羟基化、脱羧等步骤,4-羟基苯甲酸转为邻苯二酚,再进一步发生邻位裂解生成己二烯二酸,从而汇入三羧酸循环^[30]。考虑到多种苯酚类衍生物具有潜在的生物及环境健康风险,因此跟踪酚酸类物质微生物降解过程中苯环的归趋,对于研究整个降解过程机制及环境安全风险都至关重要。

微生物特性是影响其对外源物质降解能力的重要因素之一^[41-42]。已有研究结果显示,酚酸类化合物微生物代谢转化常涉及到脱羧、氧化和羟基化等过程,但不同微生物对酚酸类物质的代谢转化程度存在较大差异。

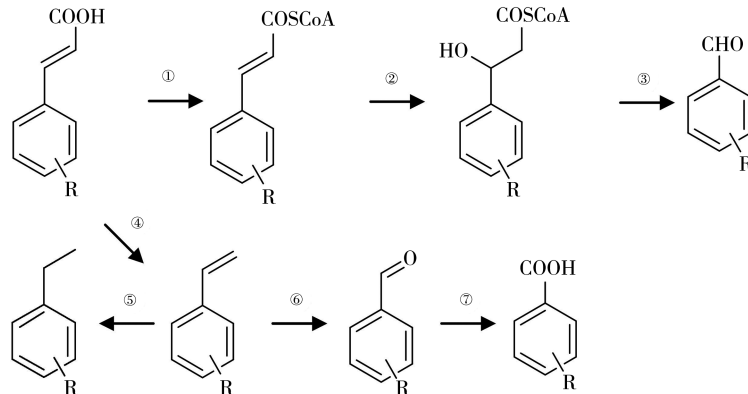


图1 肉桂酸类化合物苯烯酸基团的代谢路径

Fig. 1 Metabolic pathways of acrylic acid groups in cinnamic acids and its analogues

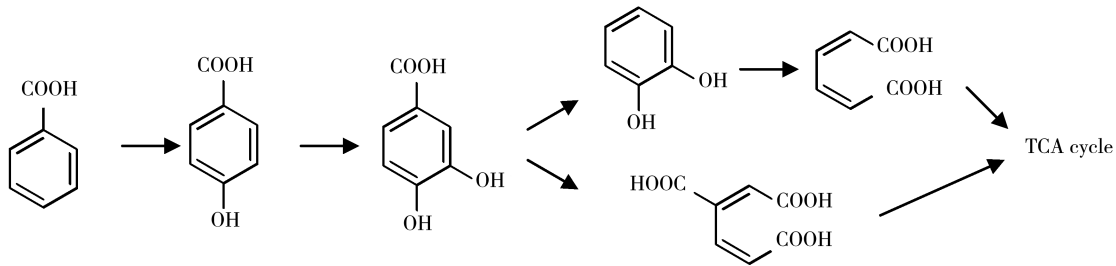


图2 苯甲酸类酚酸苯环代谢路径

注:TCA表示三羧酸。

Fig. 2 Metabolic pathways of benzene ring in benzoic acid and its analogues

Note: TCA stands for tricarboxylic acid.

3 本领域需进一步阐明的基础科学问题 (Science issues that need to be further clarified in the field)

通过微生物手段解决土壤中累积的酚酸类自毒物质,对防治由其导致的连作障碍、保护农业生态环境具有重要意义。然而要达到这一目标,还需开展大量研究工作。在基础理论研究领域,以下问题需重点关注。

(1)已有研究显示,部分微生物对酚酸类化合物具有一定的降解效能,而降解速率和转化程度存在显著差别。筛选高效降解酚酸类化合物的新型菌株,阐明其中的降解转化效能和规律,仍是今后本领域需继续加强开展的工作内容。

(2)目前已有的报道多集中在某种微生物对单一或少数几个酚酸类化合物的降解转化研究,而在实际环境中,一种作物根系往往共存几种乃至十余种酚酸类物质,特别是对于结构中包含苯环的有机化合物,其生物降解由于苯环上取代基数量、位置和种类多样而变得更加复杂,例如,氨基、甲氧基、硝基和砒基等的存在可显著抑制其生物降解,而羟基、羧基则起到促进作用^[43]。对于以苯环为母核结构、取代基类型和取代位点多样的酚酸类物质,微生物对其代谢转化的选择性、代谢转化难易程度与其分子结构之间的关系目前尚未见报道。微生物对该类化合物降解转化效能与化合物分子结构特征之间的内在关联有待揭示。

(3)在理想情况下,微生物降解转化有机物的最终产物是无机离子、二氧化碳和水等,但实际降解过程往往是分多个步骤完成的,生成众多中间产物的同时,很难达到彻底矿化去除的效果。因此追踪识别中间降解产物并了解其归趋,对于揭示降解转化机理和评价降解过程的生物安全性十分必要。酚酸类化合物结构中均包含苯环,部分微生物可将苯环裂解开环彻底矿化,而部分微生物只能对大分子酚酸类化合物进行简单转化,苯环结构仍旧存在于多种中间降解产物或最终降解产物中。由于众多苯环衍生物不论对植物自身还是周围环境均存在潜在的安全威胁,因此在微生物降解转化酚酸类化合物的过程中,苯环的归趋是评估整个降解过程是否安全、是否彻底的一个重要因素。现有研究报道,多采用LC-MS等分析手段,定性识别部分主要降解转化产物,一定程度上揭示出苯环的归趋。然而,仅定性定量筛查出具有潜在环境风险的降解产物,尚不能够完整反映降解体系整体的安全性,降解产物混合物

中各组分叠加、协同或抑制等综合生物效应尚未明确。目前对降解转化过程中的环境生物安全性研究较少,亟待填补。

通讯作者简介:马海军(1972-),男,植物生理学博士,副教授,主要研究方向为植物衰老和采后生理无损检测,发表学术论文20余篇。

参考文献 (References):

- [1] Utkhede R S. Soil sickness, replant problem or replant disease and its integrated control [J]. *Allelopathy Journal*, 2006, 18(1): 23-38
- [2] Bennett A J, Bending G D, Chandler D, et al. Meeting the demand for crop production: The challenge of yield decline in crops grown in short rotations [J]. *Biological Reviews*, 2012, 87(1): 52-71
- [3] 王晓辉. 西瓜自毒物质阿魏酸降解放线菌筛选及其降解效果研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2011: 4-5
Wang X H. Screening of ferulic acid degrading actinomycetes and their degradation effect [D]. Yangling: Northwest Agriculture and Forestry University, 2011: 4-5 (in Chinese)
- [4] 孙小霞, 王海斌, 何海斌, 等. 田间旱育条件下不同化感潜力水稻根际土壤酚酸类和萜类物质分析[J]. *中国生态农业学报*, 2014, 22(7): 806-812
Sun X X, Wang H B, He H B, et al. Analysis of phenolic acids and terpenoids in rhizosphere soils of different allelopathic rice varieties under dry field conditions [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2014, 22(7): 806-812 (in Chinese)
- [5] Rice E L. *Allelopathy*. 2nd ed. [M]. Orlando: Academic Press, 1984: 1-2
- [6] 王建花, 陈婷, 林文雄. 植物化感作用类型及其在农业中的应用[J]. *中国生态农业学报*, 2013, 21(10): 1173-1183
Wang J H, Chen T, Lin W X. Plant allelopathy types and their application in agriculture [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2013, 21(10): 1173-1183 (in Chinese)
- [7] Li Z H, Wang Q, Ruan X, et al. Phenolics and plant allelopathy [J]. *Molecules*, 2010, 15(12): 8933-8952
- [8] Blum U. Plant-Plant Allelopathic Interactions II: Laboratory Bioassays for Watersoluble Compounds with an Emphasis on Phenolic Acids [M]. Berlin: Springer Netherlands, 2014: 237-272
- [9] 田给林. 连作草莓土壤酚酸类物质的化感作用及其生物调控研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2015: 5-6
Tian G L. Allelopathic effect and biological regulation of

- phenolic acids in the continuous cropping strawberry soil [D]. Beijing: China Agriculture University, 2015: 5-6 (in Chinese)
- [10] Jose C M, Torres L M B, Shirasuna R T, et al. Phytotoxic effects of phenolic acids from *Merostachys riedeliana*, a native and overabundant Brazilian bamboo [J]. *Chemoecology*, 2016, 26(6): 235-246
- [11] 李贺敏, 张红瑞, 沈玉聪, 等. 酚酸类物质对白菜幼苗和生理特性的影响[J]. *河南农业大学学报*, 2017, 51(5): 626-633
Li H M, Zhang H R, Shen Y C, et al. Effects of phenolic acids on growth and physiological characteristics of cabbage seedlings [J]. *Journal of Henan Agricultural University*, 2017, 51(5): 626-633 (in Chinese)
- [12] Chomel M, Fernandez C, Bousquet-Mélou A, et al. Secondary metabolites of *Pinus halepensis* alter decomposer organisms and litter decomposition during afforestation of abandoned agricultural zones [J]. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 411-424
- [13] 谢星光, 陈晏, 卜元卿, 等. 酚酸类物质的化感作用研究进展[J]. *生态学报*, 2014, 34(22): 6417-6428
Xie X G, Chen Y, Bu Y Q, et al. A review of allelopathic researches on phenolic acids [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(22): 6417-6428 (in Chinese)
- [14] Baziramakenga R, Leroux G D, Simard R R. Effects of benzoic and cinnamic acids on membrane permeability of soybean roots [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1995, 21(9): 1271-1285
- [15] Blum U, Gerig T M. Relationships between phenolic acid concentrations, transpiration, water utilization, leaf area expansion, and uptake of phenolic acids: Nutrient culture studies [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2005, 31(8): 1907-1932
- [16] Yang C M, Chang I F, Lin S J, et al. Effects of three allelopathic phenolics on chlorophyll accumulation of rice (*Oryza sativa*) seedlings: II. Stimulation of consumption-orientation [J]. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 2004, 45(2): 119-125
- [17] Zhou Y H, Yu J Q. Allelochemicals and Photosynthesis. *Allelopathy: A Physiological Process with Ecological Implications Allelopathy* [M]. Berlin: Springer Netherlands, 2006: 127-139
- [18] Li P D, Wang X X, Li Y L, et al. The contents of phenolic acids in continuous cropping peanut and their allelopathy [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(8): 2128-2134
- [19] 孙秀. 黄爪根际土壤肉桂酸降解菌株的筛选及其功能特性研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2014: 37-47
Sun X. Screening and functional characterization of cinnamic acid-degrading strains from cucumber rhizosphere soil [D]. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2014: 37-47 (in Chinese)
- [20] Gauri S S, Mandal S M, Dey S, et al. Biotransformation of *p*-coumaric acid and 2,4-dichlorophenoxy acetic acid by *Azotobacter* sp. strain SSB81 [J]. *Bioresource Technology*, 2012, 126(4): 350-353
- [21] 王延平, 王华田, 许坛, 等. 酚酸对杨树人工林土壤养分有效性及酶活性的影响[J]. *应用生态学报*, 2013, 24(3): 667-674
Wang Y P, Wang H T, Xu T, et al. Effects of exogenous phenolic acid on soil nutrient availability and enzyme activities in a poplar plantation [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, 24(3): 667-674 (in Chinese)
- [22] 刘苹, 赵海军, 李庆凯, 等. 三种酚酸类化感物质对花生根际土壤微生物及产量的影响[J]. *中国油料作物学报*, 2018, 40(1): 101-109
Li P, Zhao H J, Li Q K, et al. Effects of three phenolic acid allelochemicals on rhizosphere soil microbes and pod yield of peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2018, 40(1): 101-109 (in Chinese)
- [23] Wang Y, Li C, Wang Q, et al. Environmental behaviors of phenolic acids dominated their rhizodeposition in boreal poplar plantation forest soils [J]. *Journal of Soils & Sediments*, 2016, 16(7): 1858-1870
- [24] 王兴祥, 张桃林, 戴传超. 连作花生土壤障碍原因及消除技术研究进展[J]. *土壤*, 2010, 42(4): 505-512
Wang X X, Zhang T L, Dai C C. Advance in mechanism and countermeasures of peanut succession monocropping obstacles [J]. *Soils*, 2010, 42(4): 505-512 (in Chinese)
- [25] Zhang Z Y, Pan L P, Li H H. Isolation, identification and characterization of soil microbes which degrade phenolic allelochemicals [J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2010, 108(5): 1839-1849
- [26] 谢越, 马忠友, 孔维芳, 等. 1株阿魏酸降解菌的筛选与降解特征研究[J]. *土木建筑与环境工程*, 2014, 36(6): 106-111
Xie Y, Ma Z Y, Kong W F, et al. Ferulic acid degradation bacterium AWS4B screening and its degradation characteristics [J]. *Journal of Civil, Architectural & Environmental Engineering*, 2014, 36(6): 106-111 (in Chinese)
- [27] Vasudevan N, Mahadevan A. Utilization of complex phenolic compounds by *Acinetobacter* sp. [J]. *Applied Microbiology & Biotechnology*, 1992, 37(3): 404-407
- [28] Baqueiropeña I, Rodríguezserrano G, Gonzálezzamora E, et al. Biotransformation of ferulic acid to 4-vinylguaiacol by a wild and a diploid strain of *Aspergillus niger* [J]. *Bioresource Technology*, 2010, 101(12): 4721-4724

- [29] 陈红歌, 杜国营, 胡元森, 等. 黄孢原毛平革菌(*Phanerochaete chrysosporium*)对3种酚酸物质的降解作用[J]. 安全与环境学报, 2006, 6(5): 8-10
Chen H G, Du G Y, Hu Y S, et al. On degradation of three phenolic acids by *Phanerochaete chrysosporium* [J]. Journal of Safety and Environment, 2006, 6(5): 8-10 (in Chinese)
- [30] Chen Y, Peng Y, Dai C C, et al. Biodegradation of 4-hydroxybenzoic acid by *Phomopsis liquidambari* [J]. Applied Soil Ecology, 2011, 51(1): 102-110
- [31] 马元元, 陈向向, 李敏, 等. 微小杆菌(*Exiguobacterium* sp.)对肉桂酸降解行为[J]. 微生物学通报, 2017, 44(9): 2079-2088
Ma Y Y, Chen X X, Li M, et al. Degradation of cinnamic acid by *Exiguobacterium* sp. strain [J]. Microbiology China, 2017, 44(9): 2079-2088 (in Chinese)
- [32] Sachan A, Ghosh S, Sen S K, et al. Co-production of caffeic acid and *p*-hydroxybenzoic acid from *p*-coumaric acid by *Streptomyces caeruleus*, MTCC 6638 [J]. Applied Microbiology & Biotechnology, 2006, 71(5): 720-727
- [33] Xie X G, Dai C C. Biodegradation of a model allelochemical cinnamic acid by a novel endophytic fungus *Phomopsis liquidambari* [J]. International Biodeterioration & Biodegradation, 2015, 104: 498-507
- [34] Said S, Neves F M, Griffiths A J F. Cinnamic acid inhibits the growth of the fungus *Neurospora crassa*, but is eliminated as acetophenone [J]. International Biodeterioration & Biodegradation, 2004, 54(1): 1-6
- [35] Bugg T D H, Winfield C J. Enzymatic cleavage of aromatic rings: Mechanistic aspects of the catechol dioxygenases and later enzymes of bacterial oxidative cleavage pathways [J]. Natural Product Reports, 1998, 15(15): 513-530
- [36] Bugg T D, Ahmad M, Hardiman E M, et al. Pathways for degradation of lignin in bacteria and fungi [J]. Natural Product Reports, 2011, 28(12): 1883-1896
- [37] Bayly R C, Wigmore G J. Metabolism of phenol and cresols by mutants of *Pseudomonas putida* [J]. Journal of Bacteriology, 1973, 113(3): 1112-1120
- [38] Krastanov A, Alexieva Z, Yemendzhiev H. Microbial degradation of phenol and phenolic derivatives [J]. Engineering in Life Sciences, 2013, 13(1): 76-87
- [39] Jones K H, Trudgill P W, Hopper D J. Evidence of two pathways for the metabolism of phenol by *Aspergillus fumigatus* [J]. Archives of Microbiology, 1995, 163(3): 176-181
- [40] Hardisson C, Sala-Trepal J M, Stanier R Y. Pathways for the oxidation of aromatic compounds by *Azotobacter* [J]. Journal of General Microbiology, 1969, 59(1): 1-11
- [41] Watanabe K, Yamamoto S, Hino S, et al. Population dynamics of phenol-degrading bacteria in activated sludge determined by *gyrB*-targeted quantitative PCR [J]. Applied & Environmental Microbiology, 1998, 64(4): 1203-1209
- [42] Topalova Y, Ribarova I, Kozuharov D, et al. Structural/functional changes in activated sludge in PCP- and ONP-biodegradation technologies [J]. Biotechnology & Biotechnological Equipment, 2007, 21(1): 28-33
- [43] Alexander M, Lustigman B K. Effect of chemical structure on microbial degradation of substituted benzenes [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 1966, 14(4): 410-413

