

巨桉凋落叶分解初期对菊苣生长和光合特性的影响*

吴秀华¹ 李羿桥¹ 胡庭兴^{1**} 陈保军² 杨永贵² 陈洪¹ 胡红玲¹

(¹四川农业大学林学院/林业生态工程省级重点实验室, 四川雅安 625014; ²四川省洪雅县林场, 四川眉山 620365)

摘要 采用盆栽试验,于2010年3—5月在四川农业大学教学科研园区内研究了巨桉凋落叶分解初期对受体植物菊苣幼苗生长和光合特性的影响. 试验设置CK(0 g·pot⁻¹)、A₁(30 g·pot⁻¹)、A₂(60 g·pot⁻¹)和A₃(90 g·pot⁻¹)4个凋落叶施用水平,将各处理的凋落叶分别与12 kg土壤混合后装盆,播种菊苣,分别在播种30、45、60和75 d测定菊苣生长指标,待凋落叶量的最高处理组A₃植株第3片真叶完全展开后,测定菊苣叶片的光合生理指标. 结果表明:在各测定时间下,不同巨桉凋落叶施用水平的菊苣生物量积累和叶面积增长受到显著抑制;在凋落叶分解初期,菊苣幼苗叶片光合色素合成受到明显抑制,且随着凋落叶施用量增加抑制作用加大,各处理幼苗的光合速率日变化均呈午休双峰型曲线,气孔导度和水分利用效率的变化趋势与净光合速率相同,日光合总量表现为CK>A₁>A₂>A₃. 经GC-MS定期检测,凋落叶中有33种小分子化合物随着凋落叶的分解而逐步释放,以具有化感作用的萜类物质为主.

关键词 巨桉 凋落叶 菊苣 化感物质 光合作用

文章编号 1001-9332(2013)07-1817-09 中图分类号 Q945.7; S543.4 文献标识码 A

Effects of *Eucalyptus grandis* leaf litter at its early stage of decomposition on the growth and photosynthetic characteristics of *Cichorium intybus*. WU Xiu-hua¹, LI Yi-qiao¹, HU Ting-xing¹, CHEN Bao-jun², YANG Yong-gui², CHEN Hong¹, HU Hong-ling¹ (¹Sichuan Province Key Laboratory of Ecological Engineering, College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Ya'an 625014, Sichuan, China; ²Hongya State-owned Forest Farm, Meishan 620365, Sichuan, China). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2013, 24(7): 1817-1825.

Abstract: From March to May, 2010, a pot experiment was conducted to investigate the effects of *Eucalyptus grandis* leaf litter at its early stage of decomposition on the growth and photosynthetic characteristics of *Cichorium intybus*. Four treatments with different application rate of the leaf litter, i. e., 0 g·pot⁻¹ (CK), 30 g·pot⁻¹ (A₁), 60 g·pot⁻¹ (A₂), and 90 g·pot⁻¹ (A₃), were installed. Each pot contained 12 kg soil mixed with the leaf litter, and then, *C. intybus* was sown. The growth indicators of the *C. intybus* were measured at the 30, 45, 60, and 75 d after sowing, and the photosynthetic characteristics of the *C. intybus* in treatment A₃ were studied after the seedlings third leaf fully expanded. At each measured time, the biomass accumulation and leaf area growth of *C. intybus* in treatments A₁, A₂, and A₃ were inhibited significantly. At the early stage of the leaf litter decomposition, the synthesis of photosynthetic pigments of the *C. intybus* seedlings was inhibited significantly, and the inhibition effect was getting stronger with the increasing amount of the leaf litter addition. The diurnal change of the seedlings photosynthetic rate in all treatments showed a bimodal curve with midday depression, the stomatal conductance and water use efficiency had the same variation trend with the net photosynthetic rate, and the total diurnal photosynthesis decreased in the order of CK > A₁ > A₂ > A₃. The GC-MS analysis showed there were 33 kinds of small molecule compounds released gradually with the decomposition of the leaf litter, among which, allelopathic substance terpenoid dominated.

Key words: *Eucalyptus grandis*; leaf litter; *Cichorium intybus*; allelopathic substance; photosynthesis.

* “十一五”国家科技支撑计划项目(2008BAD2B01)、四川省重点学科建设项目(SZD0419)和四川农业大学“211工程”建设项目资助。

** 通讯作者. E-mail: 465603658@qq.com

2012-09-17 收稿, 2013-05-04 接受。

巨桉 (*Eucalyptus grandis*) 属桉树属双蒴盖亚属, 具有生长快、干形好、经济效益高、用途广等优点, 原产地为澳大利亚, 现已成为我国四川盆地迹地更新、造纸、人造板工业原料定向培育的主要树种之一^[1]。经过 20 余年的发展, 其显现了较好的经济价值。但随着巨桉人工林的快速发展, 其对生态环境的影响却引起了较大的争议。有人认为桉树是“抽肥机”, 会造成严重的地力衰退; 有人认为桉树是“抽水机”, 会破坏区域水分平衡^[2-3]。据报道, 巨桉凋落物中含有烷烃、芳香烃和酯类等 8 类主要有机物质, 其中的酚类、萜类和酯类均是重要的化感组分^[4]。因此, 大面积种植巨桉人工纯林可能导致林下生物多样性下降, 进而对生态环境产生影响。

合理间作是一项良好的增产措施, 可以提高土地利用效率^[5]。农林复合经营是提高林地利用效率的重要途径之一, 使林地以耕代抚, 改善土壤肥力状况, 促进林木生长, 是实现农林可持续发展的有效途径^[6]。菊苣 (*Cichorium intybus*) 为菊科菊苣属多年生草本, 富含蛋白质、脂肪及矿物质, 在新药、功能性食品、绿色蔬菜、优质牧草及饲料添加剂等方面具有极广阔的开发利用前景^[7-8]。将其用于林农复合种植, 对于提高林地利用效益、缓解人工林的生态问题具有重要作用。但是, 菊苣能否与巨桉复合种植, 二者的种间关系如何, 需要进行深入的研究。在目前广泛发展巨桉人工林的背景下, 探讨巨桉对菊苣的化感作用及作用机制具有重要的现实意义。

近年来, 植物的化感作用在农林复合生产实践尤其是混交林营造^[9]和人工林培育^[10]中越来越受到重视。现有的植物化感作用的生物测定多是在非自然条件下进行, 采用植株组织浸提液作为化感源, 研究其对种子萌发、幼苗生长^[11]的影响。与自然状态下林分的化感作用过程相比, 浸提液测定法具有技术成熟、试验重复性较好等优点。但是其都是高度浓缩抑制物质后产生的结果, 不能真实地反映自然状态下化感作用的释放过程。而模拟植物组织在土壤自然分解状态下对其他植物化感作用的研究鲜见报道。本试验分析了巨桉凋落物自然分解过程中化感物质的释放动态, 以及其对菊苣生长和光合生理特性的影响, 以期对桉树化感作用的研究和桉树人工林的合理经营提供基础资料。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

试验地设于四川省雅安市四川农业大学科技园

区内 (28°51'18"—30°56'30" N, 101°56'2"—103°22'35" E), 海拔 580 m。该地区属亚热带湿润气候, 年均气温 16.2 °C, ≥ 10 °C 的积温 5231 °C, 其中平均最高气温 (7 月) 29.9 °C, 平均最低气温 (1 月) 3.7 °C, 年均降雨量 1774.3 mm, 空气平均湿度 79%, 年均日照时数 1039.6 h, 无霜期 298 d。

1.2 试验设计

供试土壤为取自雅安市雨城区大兴镇农田的沙壤土, 其基本理化性质: pH 7.85, 有机质 24.382 g · kg⁻¹, 全氮 0.662 g · kg⁻¹, 全磷 0.665 g · kg⁻¹, 全钾 5.571 g · kg⁻¹, 速效磷 14.726 mg · kg⁻¹, 速效钾 15.146 mg · kg⁻¹。试验用土壤先过 1 cm 筛, 然后用多菌灵消毒, 晾晒一周后, 混匀装入高 26 cm、口径 29 cm 的聚乙烯塑料盆中, 每盆装土 12 kg。

2010 年 3 月, 于 10 ~ 15 年生巨桉人工林下收集新鲜凋落叶, 风干后剪成 1 cm² 左右的小块, 将其与土壤均匀混合。供试菊苣种子在播种前用 0.05% KMnO₄ 溶液消毒 20 min, 洗净, 用温水浸种 2 h。

采用单因素随机试验设计, 参照巨桉纯林年凋落叶量 (约 9000 kg · hm⁻²)^[12] 设置 A₁ (30 g · pot⁻¹)、A₂ (60 g · pot⁻¹)、A₃ (90 g · pot⁻¹) 3 个凋落叶水平, 并以 0 g · pot⁻¹ 为对照 (CK), 每个水平设置 10 个重复, 共 40 盆。2010 年 3 月 2 日, 将预先称量的凋落叶与土壤混合均匀, 一次性浇透水, 之后隔天浇水, 用 HH2 土壤水分速测仪 (ML2x, GBR) 监测并控制土壤含水量, 保持盆内土壤湿度为田间持水量的 80% (土壤容积含水量约 18%), 一周后 (2010 年 3 月 10 日) 播种菊苣。播种前先在盆土表面覆土 (厚度 0.5 cm, 过 1 cm 筛), 其上均匀播撒种子, 然后再覆盖 2 cm 厚的土壤, 浇透水以利于发芽。各处理的种子全部出芽后进行一次间苗, 常规田间管理。在播种 30、45、60 和 75 d 测定菊苣生长指标, 待 A₃ 处理的第 3 片真叶完全展开后 (2010 年 5 月中旬), 测定菊苣生长指标, 并选择 5 月 20 日 (晴天) 测定其光合生理特征参数。

为观测施加凋落叶对土壤通气透水性的影响, 设置去除化感物质 (水溶性的和非水溶性的次生代谢物) 的平行空白试验。将剪成 1 cm² 左右的巨桉凋落叶置于过量蒸馏水中, 常温下浸提, 每间隔 6 h 更换 1 次蒸馏水, 48 h 后将浸提的凋落叶全部过滤, 再置于蒸锅中蒸煮 4 h。晾晒风干后按 0 (CK)、30、60 和 90 g · pot⁻¹ 4 个凋落叶水平与土壤混合装盆, 每处理设置 3 个重复。播种菊苣, 方法同上。待每株具 3 ~ 4 片成熟真叶后, 测定其生长指标 (叶面积和地

上部干质量)和净光合速率。

此外,为了解巨桉凋落叶中主要的有机小分子物质成分及其相对含量随凋落叶分解的变化,本研究设置了巨桉凋落叶分解试验。收集巨桉新鲜凋落叶,自然风干,采用凋落袋法(20 cm×20 cm,每袋20 g凋落叶)将凋落叶放置于野外样地内,定期(1月1次,共3次)取回样品,以正己烷作为浸提剂,超声波清洗仪提取,浓缩得到样品,采用气相色谱-质谱法(GC-MS)测定巨桉凋落叶原样以及自然分解过程中样品主要化学成分的相对含量。

1.3 分析方法

1.3.1 叶片气体交换参数的测定 在全天晴朗无云的天气下,于最高处理组 A₃ 第3片真叶完全展开后,采用 Li-6400 便携式光合测定仪(Li-COR Inc., USA)测定叶片的光合参数,包括净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(g_s)、胞间 CO₂ 浓度(C_i)和水分利用效率(WUE)。设置叶室温度为(25±1)℃,湿度70%,CO₂浓度400 μmol CO₂·mol⁻¹,8:00—18:00,每2 h测定1次。通过对净光合速率(P_n)和蒸腾速率(T_r)日变化曲线积分获得叶片的日光合总量和日蒸腾总量,水分利用效率(WUE)=净光合速率(P_n)/蒸腾速率(T_r),同时在测量净光合速率时通过仪器自动记录自然状态下光合有效辐射(PAR)、温度(T_a)、CO₂浓度(C_a)和相对湿度(RH)等环境因子的日变化。

1.3.2 生物量和叶面积的测定 在播种后30、45、60

和75 d,随机抽取各处理幼苗10株测定叶面积及生物量(每个处理重复3次)。采集每个处理完全伸展、无病虫害且完全成熟的叶片,用 Li-3100 叶面积仪测定其叶面积;采集用于测定气体参数的叶片,带回实验室,用丙酮-乙醇混合液提取法,723PC 型分光光度计测定叶片色素含量^[13]。

1.4 数据处理

采用 Williamson 和 Richardson^[14]的方法计算化感作用敏感指数(RI):

$$\begin{cases} RI=1-C/T & (T \geq C) \\ RI=T/C-1 & (T < C) \end{cases}$$

式中: C 为对照值; T 为处理值。当 RI>0 时,表示促进作用;当 RI<0 时,表示抑制作用。RI 绝对值的大小代表化感作用强度。

菊苣幼苗生物量与单叶面积的相对生长速率(relative growth rate, RGR)计算公式:

$$RGR=(dA/dt)/A$$

其中: dA 表示两次测定变量的差值; dt 为两次测定变量的时间差; A 为变量的测定值。

采用 SPSS 16.0 统计分析软件对数据进行相关分析、单因素方差分析(one-way ANOVA),采用最小显著差数法(LSD法)进行多重比较($\alpha=0.05$)。

2 结果与分析

2.1 巨桉凋落叶分解初期对菊苣形态生长的影响 由图1可以看出,巨桉凋落叶施用量的增加对

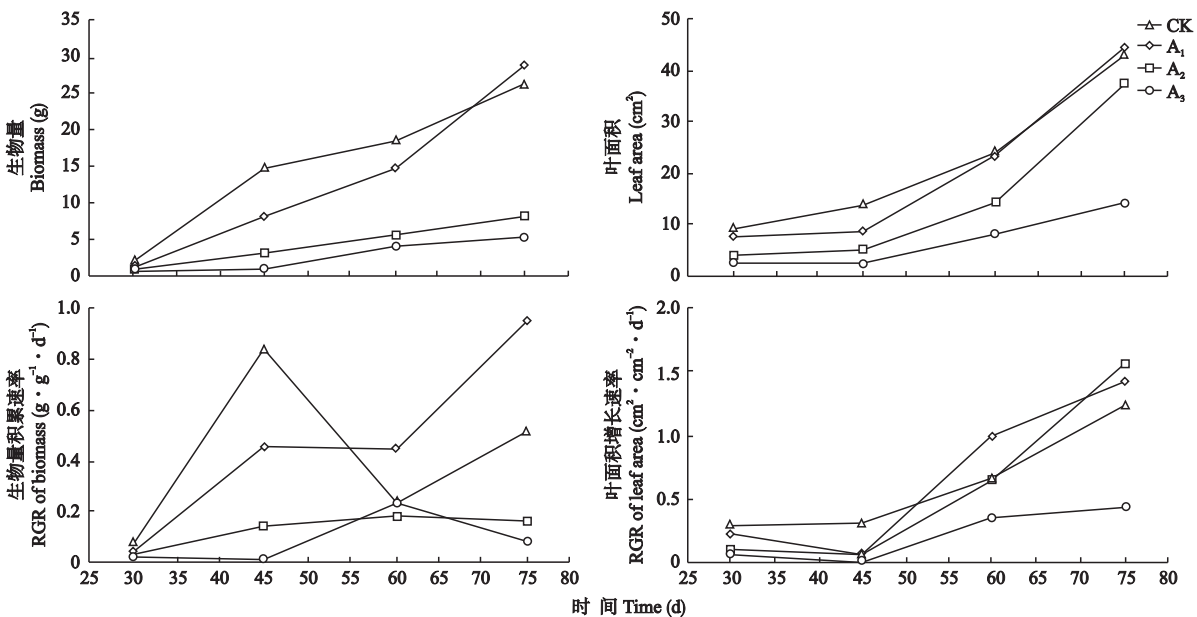


图1 不同处理菊苣幼苗生物量和叶面积的变化

Fig.1 Changes of biomass and leaf area of *Cichorium intybus* seedlings under different treatments.

CK:0 g·pot⁻¹; A₁:30 g·pot⁻¹; A₂:60 g·pot⁻¹; A₃:90 g·pot⁻¹. 下同 The same below.

菊苣幼苗的生物量积累和叶面积增长有明显的抑制作用. 与对照(CK)相比,45 d 以前,各处理幼苗的生物量和叶面积降低了 38.0% 以上;在 45 d 时 A_1 、 A_2 和 A_3 处理的生物量和叶面积分别下降了 44.8%、79.8%、94.8% 和 38.7%、66.2%、82.0%;而后各处理的抑制作用均有所减缓,但是 A_2 、 A_3 处理的抑制作用仍较强,60 d 时 A_2 和 A_3 的生物量和叶面积分别比 CK 下降了 68.6%、76.5% 和 40.3%、67.9%.

由表 1 可见,随着凋落叶施用量的增加,菊苣生物量和叶面积指数抑制率均增强,且生物量在 A_1 处理时即表现出显著的抑制作用;随处理时间的延长,RI 值在前 45 d 逐渐增加,之后逐渐减小; A_1 、 A_2 、 A_3 的生物量和叶面积指数的 RI 值增幅均在 10% 以上,最高达到 60%. 表明巨桉凋落叶分解释放的化感物质对菊苣的生长有较强烈的抑制作用,这种抑制作用在 45~60 d 以后逐渐减弱.

2.2 巨桉凋落叶对菊苣幼苗光合作用的影响

2.2.1 叶片光合色素含量的变化

随着凋落叶量的增加,菊苣幼苗叶片各光合色素含量均显著降低(表 2). 与 CK 相比, A_1 处理的叶片 Chl (a+b)、Chl a 和 Chl b 分别降低了 17.1%、16.9% 和 20.4%; A_3 处理的叶片 Chl (a+b)、Chl a 和 Chl b 分别降低了 57.3%、57.3% 和 52.3% (RI<0). 对比发现,巨桉凋落叶对菊苣 Chl a 的抑制程度大于 Chl b. 类胡萝卜素的变化趋势与叶绿素一致,各处理的抑制作用显著,且随凋落叶施用量的加大,其抑制作用增强. A_3

表 1 不同处理菊苣形态指标的抑制率

Table 1 Inhibitory rate of morphological indices of *Cichorium intybus* under different treatments

处理时间 Treatment time (d)	生物量 Biomass (g)				叶面积 Leaf area (cm ²)			
	CK	A_1	A_2	A_3	CK	A_1	A_2	A_3
30	-	-0.416	-0.663	-0.732	-	-0.195	-0.589	-0.736
45	-	-0.448	-0.798	-0.948	-	-0.387	-0.662	-0.820
60	-	-0.192	-0.686	-0.765	-	-0.028	-0.403	-0.679
75	-	0.102	-0.683	-0.787	-	0.043	-0.119	-0.664

CK:0 g·pot⁻¹; A_1 :30 g·pot⁻¹; A_2 :60 g·pot⁻¹; A_3 :90 g·pot⁻¹. 下同 The same below.

表 2 不同处理菊苣幼苗色素含量

Table 2 Pigment contents of *Cichorium intybus* seedlings under different treatments (mean±SD)

处理 Treatment	叶绿素 a Chl a (mg·g ⁻¹ FM)	化感指数 RI	叶绿素 b Chl b (mg·g ⁻¹ FM)	化感指数 RI	叶绿素总量 Chl (a+b) (mg·g ⁻¹ FM)	化感指数 RI	类胡萝卜素 Car (mg·g ⁻¹ FM)	化感指数 RI
CK	1.850±0.129a	-	0.471±0.015a	-	2.307±0.155a	-	0.431±0.011a	-
A_1	1.537±0.008b	-0.169	0.375±0.003b	-0.204	1.912±0.011b	-0.171	0.369±0.001b	-0.143
A_2	1.181±0.043c	-0.362	0.291±0.008c	-0.383	1.471±0.051c	-0.362	0.299±0.012c	-0.306
A_3	0.790±0.035d	-0.573	0.225±0.012d	-0.523	0.986±0.047d	-0.573	0.207±0.007d	-0.520

同列不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$) Values within a column followed by different letters indicated significant difference among treatments at 0.05 level. 下同 The same below.

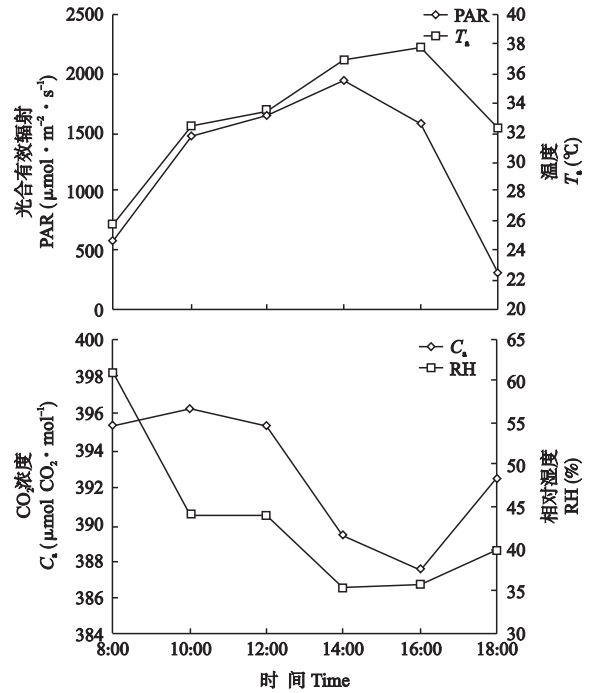


图 2 环境因子的日变化

Fig. 2 Diurnal variation of several environmental factors.

处理比 CK 下降了 52.0%, 化感效应值为 -0.520.

2.2.2 环境因子的日变化

由图 2 可以看出,光合有效辐射(PAR)的日变化呈单峰曲线,最高峰出现在 14:00 左右,此时 PAR 值达到 1952.21 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,日平均光合有效辐射为 1257.64 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;大气温度(T_a)为单峰曲线,中午以后持续偏高,最高温度出现在 16:00 左右,日平均气温为 33.10 $^{\circ}\text{C}$; CO_2 浓度(C_a)与相对湿度(RH)的

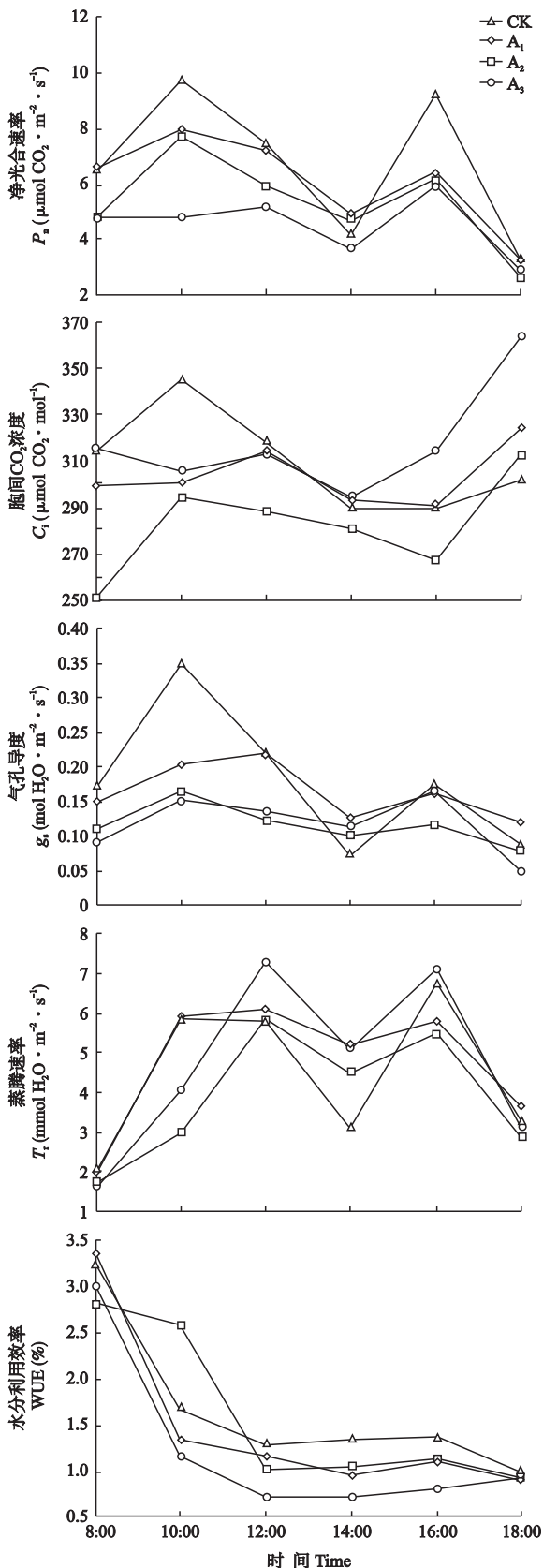


图3 不同处理菊苣幼苗叶片的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度和水分利用效率的日变化

Fig. 3 Diurnal variation of P_n , T_t , g_s , C_i and WUE of *Cichorium intybus* seedlings under different treatments.

日变化均表现为先降后升的趋势。二者均在8:00—10:00最高,分别为 $396.26 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$ 和 61.2% ; 14:00—16:00最低,分别为 $387.78 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$ 和 35.1% ; C_i 与 RH 日平均值分别为 $392.87 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$ 和 43.2% 。

2.2.3 叶片净光合速率的变化 各处理菊苣幼苗叶片净光合速率(P_n)的日变化均呈双峰型曲线(图3),除 A_3 处理外,第1个峰值均高于第2个峰值。CK、 A_1 与 A_2 处理的第1个峰值出现在10:00左右,而 A_3 处理的 P_n 在8:00—12:00并无显著变化,之后各处理的 P_n 持续下降,到14:00左右出现一个“波谷”,表明各处理均存在光合“午休”现象,而后 P_n 又有所回升,到16:00各处理出现第2个峰值,而后又迅速下降。光合“午休”时, P_n 值表现为 $A_1 > A_2 > \text{CK} > A_3$, 其余时段表现为 $\text{CK} > A_1 > A_2 > A_3$; 由表3可见,菊苣幼苗叶片的日光合总量随凋落叶施用量的增加而降低,其中 A_3 处理最低,比 CK 减少 34.2% , 各处理间差异显著。

2.2.4 叶片气体交换参数的变化 由图3可以看出,在测定时段内,各处理菊苣幼苗叶片的蒸腾速率(T_t)均在8:00时最低,而后随着 T_a 和 PAR 的增加而迅速增加,第1个波峰均出现在12:00左右,而“波谷”出现在14:00。这可能与 T_a 和 PAR 引起叶片气孔关闭有关,此时 CK 的 T_t 最低。

由图3可以看出,一天中,10:00左右 CK、 A_2 、 A_3 的菊苣幼苗叶片的气孔导度(g_s)出现第1个峰值,其中 CK 的 g_s 达到最大值,且高于其他凋落叶处理; A_1 在12:00出现峰值,而后随着 T_a 和 PAR 的增加,CK 和 A_1 处理的 g_s 迅速下降, A_2 、 A_3 处理的变化比较平缓,但均在14:00左右出现“波谷”,此时各处理的 g_s 大小顺序为 $A_1 > A_3 > A_2 > \text{CK}$; 至16:00左右,各处理的 g_s 均达到第2个高峰。

在8:00,CK 和 A_3 处理的胞间 CO_2 浓度(C_i)较 A_1 、 A_2 处理高,而后各处理的 C_i 逐渐上升,CK 和 A_2 处理在10:00出现波峰,而 A_1 和 A_3 处理在12:00出现波峰,而后各处理开始下降,CK 在14:00出现波谷,其余处理在16:00出现波谷,此时菊苣幼苗叶片的 C_i 值表现为: $A_3 > A_1 > \text{CK} > A_2$ 。

水分利用效率(WUE)是植物光合、蒸腾特性的综合反映,代表叶片消耗单位水分所能固定的 CO_2 量。由图4可以看出,各处理菊苣幼苗叶片的 WUE 均在8:00达到一天中最高点,之后随 T_a 和 PAR 的增加而迅速下降,至16:00左右略有升高。各处理中,CK 的 WUE 高于其他3个处理,其中与 A_1 和 A_3

表 3 不同处理菊苣幼苗叶片的日光合总量、日蒸腾总量和水分利用效率

Table 3 Daily photosynthesis, daily transpiration and WUE of *Cichorium intybus* seedlings under different treatments

处理 Treatment	日光合总量 Daily photosynthesis ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)	化感指数 RI	日蒸腾总量 Daily transpiration ($\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)	化感指数 RI	水分利用效率 WUE ($\text{mmol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$)	化感指数 RI
CK	71.024a	—	48.344b	—	15.573a	—
A ₁	62.980b	-0.113	51.650a	0.064	13.424b	-0.138
A ₂	56.547c	-0.204	42.208c	-0.127	15.291a	-0.018
A ₃	46.713d	-0.342	51.896a	0.068	10.778c	-0.308

达到显著水平,而 A₃ 比 CK 降低了 30.8% (表 3)。

2.3 浸提蒸煮后巨桉凋落叶对菊苣幼苗叶面积和净光合作用的影响

采用浸提蒸煮后的巨桉凋落叶对菊苣幼苗进行平行空白试验,结果表明,各处理间菊苣幼苗叶片的叶面积、生物量以及净光合速率均未表现出显著差异(表 4)。经过浸提蒸煮后的巨桉凋落叶去除了易离析、易分解的、对受体植物生长有抑制作用的组分,再将其混入土壤中,当施用量在 $90 \text{ g} \cdot \text{pot}^{-1}$ 时,对其上生长的植物没有产生显著影响。这表明在土壤中施加一定量的凋落物并没有明显改变土壤理化性质,也没有明显影响受体植物的生长;而未经浸提蒸煮的巨桉凋落叶处理试验中,受体植物生长的差异可能主要来自于凋落叶释放的化感物质。

2.4 巨桉凋落叶分解过程中主要化学成分分析

通过 Agilent Chemstation 化学工作站检索 Nist 标准质谱图库确认化学成分,并通过该站数据处理系统,对匹配指数(Qual)90 以上的化合物进行鉴定,并采用峰面积归一化计算各组分相对百分含量(表 5)。结果表明,巨桉凋落叶原样提取液中主要含有 33 种有机小分子物质,相对含量总和为 82.7%,其中萜类物质共计 19 种,相对含量总和 61.2%,占 33 种化合物相对含量总和的 74.0%,可见萜类是巨桉凋落叶中主要的有机小分子成分。随着凋落叶的分解,33 种化合物的相对含量总和分别为 82.7%

表 4 浸提蒸煮后巨桉凋落叶对菊苣幼苗生长的影响

Table 4 Effect of leaf litter of *Eucalyptus grandis* after digestion on the growth of *Cichorium intybus* seedlings

处理 Treatment	叶面积 Leaf area (cm^2)	地上生物量 Shoot biomass ($\text{g} \cdot \text{plant}^{-1}$)	光合速率 Photosynthetic rate ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
CK	26.323±0.707a	0.675±0.210a	15.224±1.100a
A ₁	26.054±0.283a	0.695±0.190a	15.283±1.323a
A ₂	26.613±0.235a	0.670±0.127a	15.246±1.511a
A ₃	27.021±0.449a	0.671±0.141a	15.464±1.089a

(原样)、65.7% (30 d)、65.3% (60 d)、56.6% (90 d),其中 19 种萜类物质总相对含量分别为 61.2% (原样)、40.5% (30 d)、36.8% (60 d)、32.7% (90 d)。此外,随着凋落叶分解,原样检测分析鉴定出的 33 种物质在 30、60 和 90 d 时分别有 6、10 和 15 种物质未检测到,其中 90 d 时,未检测到的 15 种物质中包括 10 种萜类物质。说明随着凋落叶的分解,这些化合物可能释放到环境中,而萜类物质进入土壤环境。

3 讨 论

森林凋落物是森林植物生长发育过程中新陈代谢的产物,也是维持森林生态系统物质循环与能量流动的物质基础^[15-17]。凋落叶是森林凋落物的主要组成部分^[18]。大量研究表明,凋落叶在进行养分归还的同时也会产生大量植物次生代谢物质。这些分子量较小、结构简单的物质随着凋落叶的分解得以释放,并进入环境中,进而影响植物的种子萌发和生长发育^[19-20]。本研究通过对巨桉凋落叶的检测分析,鉴定出以 19 种萜类物质为主的 33 种有机化合物。这与高丹等^[4]、王晗光等^[21]和 Zhang 等^[22]的测定结果存在一定差异,可能是由于巨桉凋落叶源地及林龄不同造成的。但是从所鉴定的物质主要类别上看,均具有一定共同性,即萜类物质相对含量均较高。酚类和萜类是高等植物主要的化感物质^[23],其中萜类化合物广泛存在于高等植物叶和皮细胞中,是第二大化感物质,单萜和倍半萜常常引起化感效应^[24]。本研究结果表明,巨桉凋落叶具有化感潜力。有研究表明,森林凋落物分解过程中先后出现分解速率较快和较慢两个阶段^[25-26]。此外,根据刘洋等^[12]和谢贤健等^[27]的研究结果,巨桉凋落叶半衰期为 1~2 a,本试验中 90 d 的分解时间内,凋落叶分解处于以不稳定组分分解和小分子物质释放为主的初级阶段。对各分解时间段内凋落叶中化感物质的测定结果表明,原样中所检测出的 33 种化合物

表 5 巨桉凋落叶分解过程中的主要化学成分

Table 5 Chemical constituents from the decomposing leaf litter of *Eucalyptus grandis*

序号 No.	化合物 Compound	类别 Grouped components	分子式 Molecular formula	原样 Original	相对含量 Relative content (%)		
					30 d	60 d	90 d
1	α -蒎烯 alpha-Pipene	双环单萜	C ₁₀ H ₁₆	12.48	10.05	10.42	9.03
2	蒎烯,樟脑萜 Camphene	双环单萜	C ₁₀ H ₁₆	0.97	1.20	0.93	1.05
3	桉树脑,桉叶油醇 1,8-Cineole	双环单萜	C ₁₀ H ₁₈ O	19.61	11.81	10.28	9.88
4	小茴香醇 Fenchol	双环单萜	C ₁₀ H ₁₈ O	1.02	0.46	0.33	-
5	α -龙脑烯醛 alpha-Campholene aldehyde	单环单萜	C ₁₀ H ₁₆ O	0.38	0.29	-	-
6	反-松香芹醇 Trans-Pinocarveol	双环单萜	C ₁₀ H ₁₆ O	1.16	0.33	0.23	-
7	松香芹酮 Pinocarvone	双环单萜	C ₁₀ H ₁₄ O	0.44	-	-	-
8	蒎醇,冰片 endo-Borneol	双环单萜	C ₁₀ H ₁₈ O	2.67	1.37	1.02	1.21
9	α -松油醇 (-)-alpha-Terpineol	环状单萜	C ₁₀ H ₁₆ O	3.52	1.19	0.76	-
10	2-萜烯 (+)-2-Carene	双环单萜	C ₁₀ H ₁₆	4.33	4.96	3.67	3.89
11	β -石竹烯 beta-Caryophyllene	双环倍半萜	C ₁₅ H ₂₄	0.41	0.55	0.41	0.50
12	(+)-香橙烯 (+)-Aromadendrene	双环倍半萜	C ₁₅ H ₂₄	0.27	-	-	-
13	2-甲基-5-苯基苯并恶唑 2-Methyl-5-phenyl Benzoxazole	杂环化合物	C ₁₄ H ₁₁ NO	3.02	0.51	0.44	-
14	斯巴醇,匙叶桉油烯醇 (+)-Spathulenol	双环倍半萜	C ₁₅ H ₂₄ O	0.38	0.21	-	-
15	(-)-蓝桉醇 (-)-Globulol	双环倍半萜	C ₁₅ H ₂₆ O	0.57	0.34	-	-
16	1,13-十四碳二烯-3-酮 1,13-Tetradecadien-3-one	酮	C ₁₄ H ₂₄ O	0.69	-	-	-
17	6,10,14-三甲基-2-十五烷酮,植酮 2-Pentadecanone,6,10,14-trimethyl	酮	C ₁₆ H ₃₆ O	0.86	0.32	-	-
18	叶绿醇,植物醇 2-Hexadecen-1-ol,3,7,11,15-tetramethyl	开链单萜	C ₂₀ H ₄₀ O	2.30	3.19	3.46	2.73
19	二十三烷 Tricosane	烷烃	C ₂₃ H ₄₈	0.20	-	-	-
20	1,3,3-三甲基三环[2.2.1.02,6]庚烷 Tricyclo [2.2.1.02,6] heptane, 1,3,3-trimethyl-	环烷烃	C ₁₀ H ₁₆	0.29	0.16	0.17	-
21	2,2'-亚甲基双-(4-甲基-6-叔丁基苯酚),抗氧化剂 2246 2,2'-Methylenebis (6-tert-butyl-4-methylphenol)	酚	C ₂₃ H ₃₂ O ₂	0.43	-	-	0.37
22	三十二烷 Dotriacontane	烷烃	C ₃₂ H ₆₆	0.72	0.81	0.95	1.17
23	1,2-环氧十八烷 1,2-Epoxyoctadecane	烷烃	C ₁₈ H ₃₆ O	0.43	0.64	0.89	1.01
24	1-十八烷烯 1-Octadecene	烯烃	C ₁₈ H ₃₆	1.33	2.36	2.74	2.43
25	2,6,10,15,19,23-六甲基-2,6,10,14,18,22-二十四碳六烯 2,6,10,15,19,23-Hexamethyl-2,6,10,14,18,22-tricosahexaene	三萜	C ₃₀ H ₅₀	2.81	1.83	1.77	1.76
26	16-十八碳烯醛 16-Octadecenal	醛	C ₁₈ H ₃₄ O	4.24	6.91	7.56	7.66
27	环二十四烷 Cyclotetracosane	环烷烃	C ₂₄ H ₄₈	2.53	5.03	5.26	3.75
28	Z-甲酸-14-二十三碳烯酯 (Z)-14-Tricosenyl formate	酯	C ₂₄ H ₄₆ O ₂	3.28	4.32	5.17	4.06
29	生育酚 Vitamin E	二萜	C ₂₉ H ₅₀ O ₂	5.71	0.58	1.12	-
30	新植二烯 Neophytadiene	开链单萜	C ₂₀ H ₃₈	1.07	-	-	-
31	谷甾醇 Stigmast-5-en-3-ol	甾族化合物	C ₂₉ H ₅₀ O	1.32	2.04	2.63	2.85
32	长叶烯 Junipene	双环倍半萜	C ₁₅ H ₂₄	1.07	2.16	2.39	2.67
33	α -香树脂醇 Viminalol	甾族化合物	C ₃₀ H ₅₀ O	2.17	2.05	2.68	0.53
	19 种萜类化合物相对含量总和			61.17	40.52	36.79	32.72
	14 种非萜类化合物相对含量总和			21.51	25.15	28.49	23.83
	33 种化合物相对含量总和			82.70	65.67	65.28	56.55
	19 种萜类所占 33 种化合物比例			73.98	61.70	56.36	57.86

“相对含量”指各组分在 GC-MS 分析中出峰面积占总峰面积的比例 “The relative content” meant the peak area of each component of the total peak area ratio in GC-MS analysis.

相对含量总和随着凋落叶的分解逐步减少,且以作为主要化感物质的萜类物质减少最为显著,尤其是 90 d 后,15 种未检测到的物质中包含 10 种萜类物质,说明这些具有化感活性的物质随着凋落叶的分解进入环境,并在土壤中积累,从而对植物产生化感作用。

光合作用是植物体内重要的代谢过程,可作为判断植物生长和抗逆性强弱的指标^[28]。本试验表

明,CK、A₁、A₂和 A₃处理下的菊苣幼苗叶片的 P_n 日变化均为光合午休双峰曲线,A₁、A₂和 A₃处理的 P_n 最高峰值都显著低于 CK,同时日光合总量和光合色素含量均表现为:CK>A₁>A₂>A₃,且各处理间的差异显著,表明巨桉凋落叶处理显著抑制了菊苣叶片光合色素的积累,对光能的捕获和转化被削弱,导致幼苗的光合效率降低,进而抑制干物质积累。叶片 g_s是影响植物光合作用的重要因子,其开放程度受

外界环境条件的影响,从而影响细胞内 CO_2 的同化及水分的利用. 本试验中, A_1 、 A_2 和 A_3 处理的 g_s 在上午和下午明显低于 CK, 而中午却较 CK 高; 在整个日变化过程中, CK 的 WUE 均显著高于 A_1 、 A_2 和 A_3 处理. 表明巨桉凋落叶处理的菊苣叶片光合机构可能受到破坏, 尤其在强光和高温环境下, 抑制了气孔开闭程度, 同时, 光合色素合成量和水分利用效率降低, 导致光合产物合成减少, 最终抑制了菊苣幼苗的生长发育.

研究表明, 化感作用对植物的发芽、生根及生长产生显著的影响^[29-32]. 本试验得到了相似的研究结果. 在菊苣幼苗生长的前 60 d 内, A_1 、 A_2 和 A_3 处理的生物量和叶面积及其生长速率均显著低于 CK; 60 d 以后, A_1 和 A_2 处理的生物量和叶面积及其积累速率逐渐高于 CK, 而 A_3 在整个过程中均显著低于 CK、 A_1 和 A_2 处理. 这可能是由于其化感效应在 45 ~ 60 d 时表现最为强烈, 之后 CK 由于养分不足生长速率受到限制, A_1 和 A_2 处理释放的化感物质减少而养分充足, 使得生长速率加快并逐渐恢复至正常值, 而 A_3 处理由于凋落叶施用量较大, 致使释放的化感物质并未明显减少, 导致其生长依然处于被抑制状态. 说明化感物质的释放和作用具有时间效应和浓度效应. 这与陈洪等^[33] 和吴凤芝等^[34] 的研究结果相类似. 但是, 本试验并未在整个凋落叶分解过程中完全表现出低促高抑, 而是在前期表现为抑制, 在 60 d 以后 CK 才出现生长减缓的现象.

综上所述, 巨桉凋落叶分解初期释放的化感物质显著降低了菊苣幼苗叶片的色素含量, 光合作用产物减少, 最终使菊苣幼苗的生长过程受到显著抑制, 表明菊苣不适合与巨桉复合种植.

参考文献

- [1] Zhang J (张健), Yang W-Q (杨万勤). Short-term Rotation Eucalypt (*Eucalyptus grandis*) Plantation Ecosystem. Chengdu: Sichuan Science and Technology Press, 2008 (in Chinese)
- [2] Singh HP, Batish DR, Kohli RK. Allelopathic interactions and allelochemicals: New possibilities for sustainable weed management. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2003, **22**: 239-311
- [3] Liao G-R (廖观荣). Review of researches on soil problems of *Eucalyptus* plantation sites in China. *Ecology and Environment* (生态环境), 2003, **12**(1): 119-121 (in Chinese)
- [4] Gao D (高丹), Hu T-X (胡庭兴), Wan X-Q (万雪琴), et al. Allelopathic constituents from litterfall of *Eucalyptus grandis*. *Journal of Zhejiang Forestry College* (浙江林学院学报), 2008, **25**(2): 191-194 (in Chinese)
- [5] Liu Z-K (刘忠宽), Cao W-D (曹卫东), Qin W-L (秦文利), et al. A study on the pattern and effect of *Zea mays* intercropping with *Medicago sativa*. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2009, **18**(6): 158-163 (in Chinese)
- [6] Wang L-L (王玲玲), He B-H (何丙辉). Practices and research development of agroforestry at home and on abroad. *Journal of Mountain Agriculture and Biology* (山地农业生物学报), 2002, **21**(6): 44-52 (in Chinese)
- [7] Wang Q-Z (王俭珍), Cui J (崔健). Use potential of a forage chicory. II. Utilization value and exploitive potential. *Pratacultural Science* (草业科学), 2010, **27**(2): 150-156 (in Chinese)
- [8] Luo Y (罗燕), Bai S-Q (白史且), Peng Y (彭燕), et al. Research progress on germplasm resources of *Cichorium intybus*. *Pratacultural Science* (草业科学), 2010, **27**(7): 123-132 (in Chinese)
- [9] Jia L-M (贾黎明), Zhai M-P (翟明普), Ying W-L (尹伟伦), et al. The bioassay of allelopathy in the mixed stands of Chinese pine and Asian white birch. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 1996, **18**(4): 1-8 (in Chinese)
- [10] Chen L-C (陈龙池), Wang S-L (汪思龙). Preliminary study of allelopathy of root exudates of Chinese fir. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2003, **23**(2): 393-398 (in Chinese)
- [11] Han F (韩芬), Wang H (王辉), Bian Y-X (边银霞), et al. Chemical components and their allelopathic effects of the volatiles from *Larix principis-rupprechtii* leaves and branches. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2008, **19**(11): 2327-2332 (in Chinese)
- [12] Liu Y (刘洋), Zhang J (张健), Feng M-S (冯茂松). Dynamics of litter production, nutrient return and decomposition of four *Eucalyptus grandis* plantation. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 2006, **42**(7): 1-10 (in Chinese)
- [13] Liu Y-W (刘洋文). Study on rapid determination of chlorophyll content of leaves. *Chinese Journal of Spectroscopy Laboratory* (光谱实验室), 2002, **19**(4): 478-481 (in Chinese)
- [14] Williamson GB, Richardson D. Bioassays for allelopathy: Mersuring treatment responses with independent controls. *Journal of Chemical Ecology*, 1998, **14**: 181-187
- [15] Jiang Y (姜勇). Micronutrient cycling and its affecting factors in forest ecosystems. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2009, **20**(1): 197-204 (in Chinese)
- [16] Li H-T (李海涛), Yu G-R (于贵瑞), Li J-Y (李家永), et al. Dynamics of litter decomposition and phosphorus and potassium release in Jinggang Mountain region of Jiangxi Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2007, **18**(2): 233-

- 240 (in Chinese)
- [17] Li Y-L (李媛良), Wang S-L (汪思龙), Yan S-K (颜绍馥). Short-term effects of understory vegetation removal on nutrient cycling in litter layer of Chinese fir plantation. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2011, **22**(10): 2560–2566 (in Chinese)
- [18] Lin B (林波), Liu Q (刘庆), Wu Y (吴颜), et al. Advances in the studies of forest litter. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2004, **23**(1): 60–64 (in Chinese)
- [19] Liu Z-L (刘忠玲), Wang Q-C (王庆成), Hao L-F (郝龙飞). Interspecific allelopathic effect of different organs' aqueous extracts of *Betula platyphylla* and *Larix olgensis* on their seed germination and seedling growth. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2011, **22**(12): 3138–3144 (in Chinese)
- [20] Yang Q-H (杨期和), Ye W-H (叶万辉), Liao F-L (廖富林), et al. Effects of allelochemicals on seed germination. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2005, **24**(12): 1459–1465 (in Chinese)
- [21] Wang H-G (王晗光), Zhang J (张健), Yang W-S (杨婉身), et al. A comparative research on the allelopathic of *Eucalyptus grandis* in different woodland. *Journal of Hebei Normal University* (河北师范大学学报), 2009, **33**(1): 94–99 (in Chinese)
- [22] Zhang DJ, Zhang J, Yang WQ. Potential allelopathic effect of *Eucalyptus grandis* across a range of plantation ages. *Ecological Research*, 2010, **25**: 13–23
- [23] Kong C-H (孔垂华), Huang S-S (黄寿山), Hu F (胡飞). Allelopathy of *Ageratum conyzoides*. V. Biological activities of the volatile oil from *ageratum* on fungi, insects and plants and its chemical constituents. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2001, **21**(4): 584–587 (in Chinese)
- [24] Zhang Q-J (张秋菊), Zang A-H (张爱华), Sun J-B (孙晶波), et al. Advances of research on allelopathic potential of terpenoids in plants. *Ecology and Environmental Sciences* (生态环境学报), 2012, **21**(1): 187–193 (in Chinese)
- [25] Guo Y-S (郭玉硕). Decomposition and the nutrient dynamics of *Phoebe bournei* leaf litter. *Journal of Fujian College of Forestry* (福建林学院学报), 2007, **27**(3): 199–202 (in Chinese)
- [26] Guo J-P (郭晋平), Ding Y-X (丁颖秀), Zhang Y-X (张云香). Decomposition process and nutrient dynamic of litterfall in a *Larix principis-rupprechtii* stand in Guandishan Mountains. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2009, **29**(10): 5684–5695 (in Chinese)
- [27] Xie X-J (谢贤健), Zhang J (张健), Feng M-S (冯茂松). Accumulation and distribution of major nutrient elements in *Eucalyptus grandis* stand. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology* (四川林业科技), 2006, **26**(2): 1–6 (in Chinese)
- [28] Hui H-X (惠红霞), Xu X (许兴), Li Q-R (李前荣). Exogenous betaine improves photosynthesis of *Lycium barbarum* under salt stress. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2003, **23**(12): 2137–2142 (in Chinese)
- [29] Zhou Y-L (周艳丽), Cheng Z-H (程智慧), Meng H-W (孟焕文). Allelopathy of garlic root exudates on different receiver vegetables. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2007, **18**(1): 81–86 (in Chinese)
- [30] Li K (李坤), Guo X-W (郭修武), Guo Y-S (郭印山), et al. Allelopathy of grape root aqueous extracts. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2010, **21**(7): 1779–1784 (in Chinese)
- [31] Li X-F (李雪枫), Wang J (王坚), Xu W-B (许文博), et al. Allelopathic effects of *Artemisia frigida* on three Poaceae plants seed germination and seedling growth. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2010, **21**(7): 1702–1708 (in Chinese)
- [32] Zhang K-M (张开梅), Shi L (石雷), Jiang C-D (姜闯道), et al. Allelopathic effects of *Eupatorium adenophorum* on spore germination and gametophyte development in *Cibotium barometz*. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2008, **17**(2): 19–25 (in Chinese)
- [33] Chen H (陈洪), Hu T-X (胡庭兴), Yang W-Q (杨万勤), et al. Effects of leaf litter of *Eucalyptus grandis* on growth and resistance physiology of *Elymus sibiricus* in the initial decomposition process of litter in soil. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2011, **20**(5): 57–65 (in Chinese)
- [34] Wu F-Z (吴凤芝), Huang C-H (黄彩红), Zhao F-Y (赵凤艳). Effects of phenolic acids on growth and activities of membrane protective enzymes of cucumber seedlings. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2002, **35**(7): 821–825 (in Chinese)

作者简介 吴秀华,男,1987年生,硕士研究生.主要从事植物生理生态研究. E-mail: sicauwuxiuhua@163.com

责任编辑 李凤琴
