

黄土丘陵区植被演替中不同草本植物间的化感效应

张 超^{1,4}, 董淑琦², 刘国彬^{1,3*}, 薛 菱³, 肖 烈³, 马海龙³

(1. 中国科学院教育部水土保持与生态环境研究中心, 陕西 杨凌 712100; 2. 西北农林科技大学资源环境学院, 陕西 杨凌 712100; 3. 西北农林科技大学水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100; 4. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要:为了解植被演替过程中不同植物间的化感作用,选取黄土丘陵区退耕地撂荒演替中不同阶段的优势物种茵陈蒿(*Artemisia capillaries*)和铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*),分析它们对其他植物种子萌发及幼苗生长的影响。结果表明:不同部位水浸提液由于其化感物质及其释放方式的不同,化感作用存在明显差异。演替前期物种茵陈蒿水浸提液对铁杆蒿和白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)种子萌发有明显抑制作用,而对达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)和白羊草幼苗的生长总体表现为促进作用;茵陈蒿根际土和根系水浸提液促进铁杆蒿、白羊草和达乌里胡枝子根的生长,而地上部水浸提液可促进白羊草和胡枝子根的生长。演替后期物种铁杆蒿对茵陈蒿和白羊草种子萌发有较强的抑制作用;其根际土和根系水浸提液可促进茵陈蒿、白羊草和达乌里胡枝子幼苗的生长;地上部水浸提液抑制白羊草和达乌里胡枝子幼苗的生长。茵陈蒿和铁杆蒿对于自身种子萌发以及幼苗的生长具有一定的自毒作用,表现为茵陈蒿根系和地上部水浸提液强烈抑制自身种子萌发;高浓度的铁杆蒿根系和地上部水浸提液对自身的种子萌发以及根、芽的生长具有明显抑制作用。综上所述,茵陈蒿和铁杆蒿不同部位水浸提液对 4 种受体植物种子萌发表现出不同程度的抑制作用,对根和芽的生长呈现出由“高抑低促”的作用。

关键词:植被演替;铁杆蒿;茵陈蒿;化感作用

中图分类号:Q945.7

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2012)05-0848-07

Allelopathic Effect of Different Herbaceous Plants during Vegetation Succession in the Hilly-Gully Region of Loess Plateau

ZHANG Chao^{1,4}, DONG Shu-qi², LIU Guo-bin^{1,3*}, XUE Sha³, XIAO Lie³, MA Hai-long³

(1. Research Center of Soil and Water Conservation and Ecological Environment, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Education, Yangling, Shaanxi Province 712100, China; 2. College of Resources and Environment, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi Province 712100, China; 3. Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi Province 712100, China; 4. Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: To study the allelopathic effect of different plants during vegetation succession, the dominate species (*Artemisia capillaries* and *Artemisia sacrorum*) at different stages of succession on abandoned cropland in the hilly-gully region of Loess Plateau were selected to investigate the effect of *A. capillaries* and *A. sacrorum* on the seed germination and seedling growth of other plants. Results showed that the allelopathic effect of different-part extracts of plants differed significantly due to different composition and release. Aqueous extracts of early successional species, *A. capillaries*, inhibited seed germination of *A. sacrorum* and *Bothriochloa ischaemum* while promoting seedling growth of *Lespedeza davurica* and *B. ischaemum*. The rhizosphere soil and root extracts of *A. capillaries* promoted root growth of *A. sacrorum*, *L. davurica* and *B. ischaemum*. Above-ground-part extracts promoted root growth of *L. davurica* and *B. ischaemum*. Aqueous extracts of later species, *A. sacrorum*, strongly inhibited seed germination of *A. capillaries* and *B. ischaemum*. Aqueous extracts from rhizosphere soil and roots promoted seedling growth of *A. capillaries*, *L. davurica* and *B. ischaemum*. Above-ground-part extracts inhibited seedling growth of *L. davurica* and *B. ischaemum*. Furthermore, a self-allelopathy effect was found for *A. capillaries* and *A. sacrorum*. In conclusion, extract from different parts of *A. capillaries* and *A. sacrorum* inhibited seed germination of four tested plants. However, the extract inhibited root and seedling growth at high concentration,

收稿日期:2012-04-19;修回日期:2012-07-10

基金项目:中国科学院研究生科技创新与社会实践资助专项;陕西省科技基础研究项目(2011JQ5007);中国科学院战略科技先导项目(XDA05060300)资助

作者简介:张超(1985-),男,陕西宝鸡人,博士研究生,主要从事于恢复生态学研究,E-mail: zhagnchaolynn@163.com; *通信作者 Author for correspondence, E-mail: gbliu@ms.iswc.ac.cn

whereas promoted root and seedling growth at a low concentration.

Key words: Vegetation succession; *Artemisia capillaries*; *Artemisia sacrorum*; Allelopathic effect

植物间的化感作用是指一种植物通过向环境释放化学物质而对另一种植物(包括微生物)所产生的抑制或促进作用^[1-2]。在自然界中,化感作用、植物对空间及养分等的竞争,共同构成了植物之间的相互作用。农业生产中,间、套作作物的选择、作物的连作障碍、残茬的处理以及作物和杂草的关系等都涉及化感作用^[3-4]。由于化感作用在作物栽培、森林培育、生物防治和植物保护等方面有着广泛的应用前景,国内外学者对其进行了大量研究。例如,沈国舫等^[5]研究了马尾松(*Pinus massoniana*)和木荷(*Schima superba*)之间的化感作用,指出混交林对³²P的吸收量比纯林松高。Jose等^[6]认为黑胡桃(*Juglans regia*)树下土壤中分离出来的细菌能够将胡桃醌(化感物质)降解,并且以此化合物为唯一的碳源。戚建华等^[7]和Solé等^[8]研究表明,植物化感作用与土壤结构、植物遗传因子、生境和气候因子、动物和微生物侵袭、植物密度以及生长阶段以及农药含量密切相关。

黄土丘陵区由于地处干旱半干旱地区,自然环境恶劣,加上长期人为耕作活动的干扰,植被退化严重,水土流失频繁发生。如何对其进行治理,再现秀美山川,已成为目前一个迫切的研究课题。减少人类活动干扰,通过自然植被演替实现系统重建是该地区生态恢复的主要措施之一。目前,对于黄土高原植被演替的研究较多,但多集中于土壤质量^[9-13]、植被群落特征^[14-15]以及土壤侵蚀^[16-18],而对于演替过程中植被之间的化感作用研究较少,对这些问题的研究将有助于认识植被演替的核心过程和内在机理。本文通过对黄土丘陵区坡耕地植被演替的野外调查,选择该地区植被演替中不同阶段的2种优势植物,分析其对其他植被种子萌发以及幼苗生长的影响,探讨在植被演替过程中建群种与优势种之间的化学生态关系,明确演替过程中植被和化感作用的动态响应机制,从而为认识黄土丘陵区生态恢复的本质过程提供科学依据和方法借鉴。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于中国科学院安塞水土保持实验站的

墩山(E 109°18', N 36°51'),海拔为1363 m;多年平均降雨量为549 mm,但年际变化大且年内分配不均,其中60%以上集中于7—9月;地形破碎,沟壑纵横,属黄土高原丘陵沟壑地貌,亦为典型的侵蚀环境;土壤为黄土母质上发育的黄绵土,土壤抗冲抗蚀能力差,水土流失严重;土壤质地类型为粉砂壤土,砂粒(2.00~0.05 mm)含量占19.0%,粉粒(0.05~0.02 mm)含量占65.2%,黏粒(<0.02 mm)含量占15.8%。该地区生态环境脆弱,加上长期自然资源的不合理利用,使原有的天然植被已经被破坏殆尽,1999年实施退耕还林还草工程以来,该区生态环境大大改善。目前,常见的植被主要有柠条(*Caragana korshinskii*)和沙棘(*Hippophae rhamnoides*)等人工林灌丛以及封禁后形成的杠柳(*Periploca sepium*)、丁香(*Syringa oblata*)和狼牙刺(*Sophora viciifolia*)等天然灌丛;草地主要为茵陈蒿(*Artemisia capillaries*)、铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)、达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)、白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)、狗尾草(*Setaria viridis*)等形成的天然草地。

1.2 研究方法

铁杆蒿(AS)、茵陈蒿(AC)、白羊草(BI)、达乌里胡枝子(LD)根际土、根系和地上部于2010年8月初采集于墩山坡耕地退耕后形成的天然草地。水浸提液的制备:分别称取不同植物的根际土30 g于三角瓶中,加入150 mL蒸馏水,放在震荡机中震荡30 min后过滤,所得滤液为浸提液原液(0.2 g·mL⁻¹),并稀释10倍(0.02 g·mL⁻¹)和100倍(0.002 g·mL⁻¹)为3个处理,在直径为9 cm培养皿内铺单层滤纸充当发芽床,每个培养皿加2 mL处理液,播不同受体植物种子(铁杆蒿和茵陈蒿均为100粒,达乌里胡枝子和白羊草均为30粒),以蒸馏水处理为对照,每个处理重复5次,在25℃恒温培养箱中进行发芽试验。

植物根系和地上部粉碎样均过0.25 mm筛,称取30 g于三角瓶中,加入150 mL蒸馏水,放在震荡机中震荡30 min后,在4000 r·min⁻¹离心机离心5 min后,吸取上清液为原液,再稀释10倍和100倍为3个处理,剩余步骤与根际土的相同。因受体种子均为野生杂草种子,其种子活力难以确定,以蒸馏水处理,放在25℃恒温培养箱中进行种子发芽试

验。以80%种子发芽,并将根长和芽长达到种子长度的10倍以上确定为测量根长和芽长时间。由预试验观察得知,白羊草需培养96 h,达乌里胡枝子和铁杆蒿需培养144 h,茵陈蒿需培养240 h后测量生长指标,并统计种子萌发率。统计各处理种子的萌发率、萌发持续时间并测量根长和芽长,依据化感指数 RI 反映不同物种之间是否存在相互促进或抑制作用。

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

其中: C 是对照值, T 是处理值。 $RI > 0$ 时表示促进作用, $RI < 0$ 时表示抑制作用,绝对值大小表示作用强弱,本文中 $RI = -1.00$ 表示种子发芽率为0。

1.3 数据统计分析

利用Excel 2003进行数据的初步处理,采用DPS 6.55软件进行统计分析和方差分析。

2 结果与分析

2.1 茵陈蒿水浸提液对植物种子萌发及幼苗生长的影响

由表1可知,茵陈蒿不同部位水浸提液对铁杆蒿、白羊草和达乌里胡枝子种子萌发的化感作用差异较大。其中,根际土水浸提液在 $0.2 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 浓度时对铁杆蒿和白羊草的抑制作用较为强烈,且随着浓度的降低,抑制作用逐渐减弱,当浓度为 $0.002 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 时,水浸提液可促进4种受体种子萌发,但对白羊草的促进作用较弱。根系水浸提液在 0.2 和 $0.02 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 时对白羊草和达乌里胡枝子有抑制作用,而在 $0.002 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 时对两者有较弱的促进作用。地上部水浸提液均抑制种子萌发,在 $0.2 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 浓度下对3种植物种子萌发的抑制作用最强烈,其发芽率均为0,随着浓度的降低,抑制作用减弱,其中对自身种子萌发的抑制作用降幅最大。

表1 茵陈蒿不同部位水浸提液对不同植物种子发芽的影响

Table 1 Effect of aqueous extracts from *Artemisia capillaries* on seed germination of different plants

化感指数 RI	根际土 Rhizosphere soil			根系 Root			地上部 Aboveground part		
	0.2	0.02	0.002	0.2	0.02	0.002	0.2	0.02	0.002
铁杆蒿 AS	-0.49 ^c	-0.01 ^c	0.29 ^a	-1.00 ^c	0.42 ^a	0.41 ^a	-1.00	-0.71 ^c	-0.39 ^c
茵陈蒿 AC	-0.22 ^b	0.17 ^b	0.43 ^a	-0.63 ^b	-0.40 ^d	-0.30 ^c	-1.00	-0.57 ^b	-0.01 ^a
白羊草 BI	-0.51 ^c	-0.08 ^c	0.02 ^b	-0.54 ^b	-0.08 ^b	0.03 ^b	-1.00	-0.18 ^a	-0.09 ^b
达乌里胡枝子 LD	0.20 ^a	0.38 ^a	0.31 ^a	-0.19 ^a	-0.19 ^c	0.03 ^b	-1.00	-0.20 ^a	-0.11 ^b

注:浸提液浓度单位为 $\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 。同一列不同字母表示在0.05水平上差异显著($P < 0.05$)。下同

Note: The unit of aqueous extracts is $\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$. Different letters in the same column represent statistic significance at the 0.05 level. The same as below

不同浓度根际土水浸提液对3种植物根长的影响表现为促进作用(表2),且强弱大小为达乌里胡枝子>铁杆蒿>白羊草。在 $0.2 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 浓度下,根系和地上部水浸提液均抑制铁杆蒿和白羊草根的生长,尤其是地上部水浸提液对两者的化感指数为-1.00,

根的生长受到完全抑制。在 0.02 和 $0.002 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 浓度下,根系水浸提液促进3种杂草根的生长,且促进作用表现为达乌里胡枝子>白羊草>茵陈蒿>铁杆蒿。而地上部水浸提液抑制铁杆蒿根的生长,促进白羊草、达乌里胡枝子根和自身根的生长。

表2 茵陈蒿不同部位水浸提液对不同植物根长的影响

Table 2 Effect of aqueous extracts from *Artemisia capillaries* on root length of different plants

化感指数 RI	根际土 Rhizosphere soil			根系 Root			地上部 Aboveground part		
	0.2	0.02	0.002	0.2	0.02	0.002	0.2	0.02	0.002
铁杆蒿 AS	0.54 ^b	0.25 ^b	0.23 ^b	-1.00 ^d	0.05 ^c	0.02 ^c	-1.00	-0.34 ^c	-0.07 ^c
茵陈蒿 AC	0.11 ^d	0.09 ^c	0.57 ^a	0.18 ^b	0.26 ^b	0.16 ^b	-1.00	0.58 ^a	0.75 ^a
白羊草 BI	0.39 ^c	0.08 ^c	0.02 ^c	-0.30 ^c	0.29 ^b	0.22 ^a	-1.00	0.09 ^b	0.27 ^b
达乌里胡枝子 LD	0.92 ^a	0.67 ^a	0.46 ^a	0.48 ^a	0.32 ^a	0.24 ^a	-1.00	0.64 ^a	0.75 ^a

由表3可知,茵陈蒿根际土、根系及地上部水浸提液均抑制铁杆蒿芽的生长,而对达乌里胡枝子表现为促进作用(除 $0.2 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 地上部浸提液外)。根际土水浸提液对白羊草、达乌里胡枝子及其自身

芽的生长均有不同程度的促进作用,其中对白羊草表现为随浓度降低,促进作用减弱;对其自身的促进作用却并不明显;对达乌里胡枝子显示出低浓度有较强的促进作用。根系水浸提液随着浓度的降低,

化感作用呈现先上升后下降的趋势;对 3 种受体杂草(铁杆蒿除外)表现出促进作用增强;当浓度在 $0.002 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 时,促进作用大幅减小。地上部水

浸提液在浓度为 $0.2 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 时,抑制 4 种杂草种子萌发,芽长为 0;随浓度的降低,对自身芽生长有明显的促进作用。

表 3 茵陈蒿不同部位水浸提液对不同植物芽长的影响

Table 3 Effect of aqueous extracts from *Artemisia capillaries* on shoot length of different plants

化感指数 <i>RI</i>	根际土 Rhizosphere soil			根系 Root			地上部 Aboveground part		
	0.2	0.02	0.002	0.2	0.02	0.002	0.2	0.02	0.002
铁杆蒿 AS	-0.05 ^b	-0.03 ^b	-0.07 ^c	-1.00 ^d	-0.02 ^c	-0.09 ^c	-1.00	-0.27 ^c	-0.26 ^c
茵陈蒿 AC	0.01 ^b	0.07 ^b	0.10 ^b	0.21 ^a	0.43 ^a	0.12 ^a	-1.00	0.04 ^b	0.36 ^a
白羊草 BI	0.63 ^a	0.42 ^a	0.34 ^b	-0.13 ^c	0.21 ^b	0.12 ^a	-1.00	0.24 ^a	0.23 ^b
达乌里胡枝子 LD	0.03 ^b	0.49 ^a	0.45 ^a	0.04 ^b	0.18 ^b	0.04 ^b	-1.00	0.24 ^a	0.31 ^{ab}

2.2 铁杆蒿水浸提液对植物种子萌发及幼苗生长的影响

铁杆蒿根际土水浸提液只对达乌里胡枝子的种子萌发有促进作用(表 4),且高浓度促进作用较强;在 3 个不同浓度下,对茵陈蒿和白羊草的种子萌发均表现出抑制作用,相比之下对白羊草的作用更弱;对自身种子萌发则表现出了高浓度抑制低浓度促进的作用。铁杆蒿根系水浸提液对 4 种受体杂草的化感作用与根际土水浸提液相类似,在 $0.2 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 浓度下,完全抑制自身种子萌发,从而使种子萌发率

为 0,同时对达乌里胡枝子种子的萌发有较弱的抑制作用,抑制强度为 0.19。在 $0.2 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 浓度下,铁杆蒿地上部水浸提液完全抑制了 4 种受体杂草种子的萌发,萌发率为 0;在 $0.02 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 浓度下,地上部水浸提液抑制茵陈蒿种子萌发作用最强,其化感作用强度达到 0.63,而对达乌里胡枝子则表现为较弱的促进作用;在 $0.002 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 浓度下,地上部水浸提液对达乌里胡枝子和自身种子萌发表现为促进作用,对茵陈蒿和白羊草种子萌发表现为抑制作用,且对自身的促进作用最强。

表 4 铁杆蒿不同部位水浸提液对不同植物种子发芽的影响

Table 4 Effect of aqueous extracts from *Artemisia sacrorum* on seed germination of different plants

化感指数 <i>RI</i>	根际土 Rhizosphere soil			根系 Root			地上部 Aboveground part		
	0.2	0.02	0.002	0.2	0.02	0.002	0.2	0.02	0.002
铁杆蒿 AS	-0.63 ^d	-0.02 ^b	0.48 ^a	-1.00 ^d	-0.33 ^c	0.33 ^a	-1.00	-0.43 ^c	0.15 ^a
茵陈蒿 AC	-0.39 ^c	-0.30 ^c	-0.17 ^d	-0.69 ^c	-0.37 ^c	-0.32 ^c	-1.00	-0.63 ^d	-0.41 ^c
白羊草 BI	-0.13 ^b	-0.08 ^b	-0.01 ^c	-0.25 ^b	-0.17 ^b	-0.06 ^b	-1.00	-0.17 ^b	-0.05 ^b
达乌里胡枝子 LD	0.48 ^a	0.32 ^a	0.24 ^b	-0.19 ^a	0.02 ^a	0.05 ^b	-1.00	0.03 ^a	0.03 ^{ab}

相对于种子萌发,幼苗的生长更能体现铁杆蒿水浸提液对受体植物的化感作用。不同浓度根际土水浸提液对 3 种植物根和芽的生长均表现为促进作用(表 5),且随着浓度的降低,对根的促进作用逐渐减弱;3 个浓度下,对达乌里胡枝子根的促进作用最明显。根系水浸提液在 $0.2 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 浓度时抑制 4 种受体植物根长的生长;在 $0.02 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 浓度时抑制自身种子根长的生长,促进其余 3 种受体杂草根长的生长;在 $0.002 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 浓度时均促进根长的生长,其中对达乌里胡枝子的促进作用最明显,化感指数为 0.48。地上部水浸提液在 $0.2 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 浓度时完全抑制了种子的萌发;在 $0.02 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 浓度时不同程度的抑制种子根长的生长,其中对白羊草的抑制作用最强;在 $0.002 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 浓度时只对白羊草根的生长有抑制作用,促进达乌里胡枝子、茵陈蒿和自身种子根的生长,且对自身的促进作用最明显。

由表 6 可知,铁杆蒿根际土水浸提液对茵陈蒿、白羊草和达乌里胡枝子芽长的生长均有不同程度的促进作用;在 $0.2 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 浓度时对白羊草芽生长的促进作用最明显,化感促进作用强度为 0.63;而对其自身种子芽的生长则表现为高浓度有较弱的促进作用,低浓度有较弱的抑制作用。铁杆蒿根系水浸提液在 $0.2 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 浓度时完全抑制自身种子萌发,促进其余 3 种受体杂草种子芽的生长,且不同物种间达到显著水平($P < 0.05$);在 $0.02 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 浓度时对自身种子芽的生长有较弱的抑制作用,促进茵陈蒿种子芽生长的作用最显著,化感指数为 0.3;在 $0.002 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 浓度时对茵陈蒿和达乌里胡枝子芽的生长有较明显的促进作用。铁杆蒿地上部水浸提液在 $0.2 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 浓度时完全抑制 4 种受体杂草种子萌发;在 $0.02 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 浓度时也不同程度的抑制种子芽的生长;在 $0.002 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 浓度时,水浸提

液对茵陈蒿和自身有促进作用,对白羊草和达乌里胡枝子表现出抑制作用。

表 5 铁杆蒿不同部位水浸提液对不同植物根长的影响

Table 5 Effect of aqueous extracts from *Artemisia sacrorum* on root length of different plants

化感指数 <i>RI</i>	根际土 Rhizosphere soil			根系 Root			地上部 Aboveground part		
	0.2	0.02	0.002	0.2	0.02	0.002	0.2	0.02	0.002
铁杆蒿 AS	0.39 ^c	0.25 ^b	0.23 ^b	-1.00 ^c	-0.11 ^b	0.21 ^b	-1.00	-0.14 ^a	0.29 ^a
茵陈蒿 AC	0.57 ^b	0.23 ^b	0.09 ^c	-0.15 ^a	0.23 ^a	0.19 ^b	-1.00	-0.20 ^a	0.20 ^{ab}
白羊草 BI	0.54 ^b	0.08 ^c	0.02 ^c	-0.32 ^b	0.35 ^a	0.30 ^b	-1.00	-0.68 ^c	-0.26 ^c
达乌里胡枝子 LD	0.92 ^a	0.67 ^a	0.46 ^a	-0.25 ^b	0.36 ^a	0.48 ^a	-1.00	-0.35 ^b	0.12 ^b

表 6 铁杆蒿不同部位水浸提液对不同植物芽长的影响

Table 6 Effect of aqueous extracts from *Artemisia sacrorum* on shoot length of different plants

化感指数 <i>RI</i>	根际土 Rhizosphere soil			根系 Root			地上部 Aboveground part		
	0.2	0.02	0.002	0.2	0.02	0.002	0.2	0.02	0.002
铁杆蒿 AS	0.02 ^b	-0.03 ^b	-0.01 ^c	-1.00 ^d	-0.02 ^d	0.00 ^b	-1.00	-0.21 ^a	0.03 ^b
茵陈蒿 AC	0.01 ^b	0.07 ^b	0.10 ^b	0.04 ^c	0.30 ^a	0.17 ^a	-1.00	-0.15 ^a	0.15 ^a
白羊草 BI	0.63 ^a	0.42 ^a	0.34 ^b	0.24 ^b	0.18 ^b	0.08 ^{ab}	-1.00	-0.11 ^a	-0.07 ^c
达乌里胡枝子 LD	0.03 ^b	0.49 ^a	0.45 ^a	0.43 ^a	0.08 ^c	0.14 ^a	-1.00	-0.21 ^a	-0.17 ^c

3 讨论

3.1 茵陈蒿和铁杆蒿浸提液对其他植物的化感作用

植被演替以植物群落演变为基础,受土壤、气候干扰、物种特性和种间关系等多方面因素影响,表现为一个植物群落随着时间的推移被另一个植被群落取代的过程^[19]。而在群落变化中,不同物种对于光照、养分、水分等物质能源的竞争是推动群落演替的内在因素^[20]。化感作用在生态系统中是群落相互共存或竞争的重要方式之一,在植物群落的演替过程中起着重要作用^[21-22]。张超等^[23]在黄土丘陵区退耕地的撂荒演替中发现,不同演替阶段的建群种是不同的;在植被演替前期(0~10年)群落建群种为茵陈蒿,在中期(10~20年)为达乌里胡枝子和铁杆蒿,在30年时铁杆蒿成为建群种。

本研究结果表明,前期物种茵陈蒿及后期物种铁杆蒿对达乌里胡枝子、白羊草的化感作用是不同的。不同部位水浸提液在同一浓度下对种子萌发率的影响也不尽相同,地上部的抑制作用最强,根系次之,根际土最弱。植物地上部残留的化感物质抗氧化能力较强,化感作用能大部分表现出来;根系的化感物质部分分泌到根际土中,化感物质相比地上部要少,化感作用较弱;根际土中有大量的微生物分解并利用根系分泌的化感物质,再加上空气的氧化作用,使得根际土中残留的有活性的化感物质较少,化感作用能力较弱。

在植被演替的前期,由于茵陈蒿生长迅速,盖度

大,生物量高,分泌的化感物质浓度较高,对铁杆蒿和白羊草的种子萌发抑制作用较为强烈,尤其是在地上部水浸提液浓度较高,铁杆蒿和白羊草种子不能发芽,这也可能是在演替前期,白羊草和铁杆蒿不能生存的原因之一,而随着演替的进行,茵陈蒿盖度逐渐减弱,其分泌的化感物质降低,对白羊草和铁杆蒿的抑制作用减弱,两者在群落中逐渐成为伴生种,但由于茵陈蒿作为优势种对其仍然存在化感作用,故虽然群落的物种多样性增加,但群落的建群种依旧是茵陈蒿。此外,从本研究可看出,茵陈蒿对于达乌里胡枝子和白羊草幼苗的生长总体表现为促进作用,这也在一定程度上解释了植被演替中群落物种多样性增加的原因。相比于前期物种茵陈蒿,铁杆蒿是多年生草本植物,其较强的蒸腾作用及根系的分泌能力^[24]造成其化感作用较强,因此从本研究中可看出,铁杆蒿对茵陈蒿和白羊草的种子萌发有较强的抑制作用。众多研究表明,在群落演替的中后期,由于物种多样性的增加,群落内部竞争愈加激烈^[23, 25-26],故随着演替的进行,物种丰富度的增加引起对土壤养分竞争的增加,这在一定程度上削弱了铁杆蒿对于养分的吸收,从而导致铁杆蒿对其他植物抑制作用的降低,甚至会促进其他植物的生长。作为黄土高原适应性极强的草本植物,在30多年的演替过程中,随着铁杆蒿的生长,并在空间占有一定的有利位置,而且分泌的化感物质在土壤中有所积累,浓度不断增大,使得铁杆蒿在演替中最终逐渐成为顶级群落。

3.2 茵陈蒿和铁杆蒿浸提液对自身的化感作用

此外,本研究发现茵陈蒿和铁杆蒿对于自身种子萌发以及幼苗的生长具有一定的化感作用,对茵陈蒿而言,不同浓度的根系和地上部水浸提液均抑制自身的种子萌发,而种子一旦发芽,就能促进根和芽的生长,这样有利于提高自身与周围其他植物的竞争能力,促进自身的生长。对铁杆蒿而言,高浓度的根际土、根系和地上部水浸提液(0.2和0.02 g·mL⁻¹)对自身的种子萌发具有明显的抑制作用;根际土水浸提液促进自身根的生长,对芽生长有微弱的抑制作用;地上部水浸提液在低浓度下促进根和芽的生长。可见,高浓度的茵陈蒿和铁杆蒿(根系和地上部)水浸提液对自身种子萌发表现自毒作用,这也验证了群落中植物的“自疏”法则。

3.3 不同浓度浸提液化感作用的差异

马瑞军等^[27]在研究高寒草场优势杂草黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)水浸液对牧草的化感作用时发现,低浓度水浸液对牧草的抑制作用未达到显著差异水平,而中、高浓度水浸液具有强烈的抑制作用。Oueslati^[28]在研究硬粒小麦(*Triticum durum*)的化感作用时发现了类似的现象。本研究结果表明,无论是根际土、根系还是地上部,0.2 g·mL⁻¹浓度的浸提液对种子萌发的抑制作用要强于0.02 g·mL⁻¹,这种现象主要体现在茵陈蒿浸提液在对铁杆蒿和白羊草的影响以及铁杆蒿对茵陈蒿和白羊草的影响,根和芽的生长大多也发生了相似的现象,这说明高浓度的浸提液对植物的抑制作用要强于低浓度浸提液,这可能与高浓度浸提液含有更多的化感物质、且这些化感物质都与能抑制植物的生长发育有关。随着浸提液浓度的增加,受试植物所受到的抑制加强,当根生长受到抑制时,植物根系对土壤中养分、水分等其他因素的吸收会受到影响,结果导致植物生长缓慢,从而处于劣势竞争地位。幼苗芽的生长受到抑制,地上部无法进行正常的光合作用,植株矮小,对根系的供养也受到一定的限制,这样的恶性循环必然会导致该群落在整个草地中逐渐衰落。在自然界中,化感物质主要通过茎叶淋溶、根系分泌、地上挥发和植物残体分解4种方式释放^[2],而水溶性的化感物质主要通过雨水和雾滴等的淋溶而进入土壤对种子产生化感作用^[29]。当化感物质在土壤中积累一定量后,就会抑制植物种子萌发^[30]和幼苗生长^[31],从而影响植物的竞争力。化感效应大小与植物自身的生理特性密切相关,不同植物产

生的化感物质种类和数量不同,而产生化感效应必须要求化感物质达到某一界限数量,低于临界值则对植物体的生长影响不大,而且有些化感物质会对植物具有促进效应^[32]。在本研究中,不同部位的浸提液对植物表现出一定的促进作用。例如,铁杆蒿不同浓度的根际土浸提液以及0.02和0.002 g·mL⁻¹浓度的根系浸提液可促进3种植物根和芽的生长,茵陈蒿不同浓度根系浸提液可促进3种植物根的生长,地上部浸提液可促进白羊草和达乌里胡枝子根的生长,这说明,在植被演替中群落优势种在一定程度上会促进其他伴生种的生长,这也从另一角度解释了群落中一些物种可共存的原因。

4 结论

黄土丘陵区退耕地撂荒演替中,前期优势种茵陈蒿以及后期优势种铁杆蒿对其他植物的化感作用不同。

4.1 演替前期物种茵陈蒿水浸提液对铁杆蒿和白羊草的种子萌发有明显的抑制作用,而对达乌里胡枝子和白羊草幼苗的生长总体表现为促进作用;茵陈蒿根际土和根系水浸提液促进铁杆蒿、白羊草和达乌里胡枝子根的生长,而地上部水浸提液可促进白羊草和达乌里胡枝子根的生长。

4.2 演替后期物种铁杆蒿对茵陈蒿和白羊草种子萌发有较强的抑制作用;其根际土和根系水浸提液可促进茵陈蒿、白羊草和达乌里胡枝子幼苗的生长;地上部水浸提液抑制白羊草和达乌里胡枝子幼苗的生长。

4.3 茵陈蒿和铁杆蒿对于自身种子萌发以及幼苗的生长具有一定的化感作用,表现为茵陈蒿根系和地上部水浸提液抑制自身的种子萌发;高浓度的铁杆蒿根系和地上部水浸提液对自身的种子萌发以及根、芽的生长具有明显的抑制作用。

参考文献

- [1] Rice E L. Allelopathy, 2nd ed. [M]. Orlando: Academic Press, 1984
- [2] 孔垂华,胡飞. 植物化感(相生相克)作用及其应用[M]. 北京: 中国农业出版社,2001
- [3] 阎飞,杨振明,韩丽梅. 论农业持续发展中的化感作用[J]. 应用生态学报,2001,12(4):633-635
- [4] 李寿田,周健民,王火焰,等. 化感作用在杂草控制中的作用[J]. 中国生态农业学报,2003,11(1):104-106

- [5] 沈国防, 翟明普. 混交林研究[M]. 中国林业出版社, 1997
- [6] Jose S. Black walnut allelopathy: current state of the science [M]//Inderjit, Mallik A U, eds. Chemical ecology of plants: Allelopathy in aquatic and terrestrial ecosystems. Birkhauser Verlag, Basel, Switzerland, 2002
- [7] 戚建华, 梁银丽, 梁宗锁. 农业生态系统中化感作用研究综述[J]. 西北农业学报, 2004, 13(2): 115-118
- [8] Solé J, Gariá-Ladona E, Ruardij P, *et al.* Modelling allelopathy among marine algae[J]. Ecological Modeling, 2005, 183(4): 373-384
- [9] 温仲明, 焦峰, 刘宝元. 黄土高原森林草原区退耕地植被自然恢复与土壤养分变化[J]. 应用生态学报, 2005, 16(11): 2025-2029
- [10] 许明祥, 刘国彬, 赵允格. 黄土丘陵区土壤质量评价指标研究[J]. 应用生态学报, 2005, 16(10): 1843-1848
- [11] An S S, Huang Y M, Zheng F L. Evaluation of soil microbial indices along a revegetation chronosequence in grassland soils on the Loess Plateau, Northwest China [J]. Applied Soil Ecology, 2009, 41(3): 286-292
- [12] Li Y Y, Shao M A. Change of soil physical properties under long-term natural vegetation restoration in the Loess Plateau of China [J]. Journal of Arid Environment, 2006, 64(1): 77-96
- [13] 王兵, 刘国彬, 薛蕙, 等. 黄土丘陵区撂荒对土壤酶活性的影响[J]. 草地学报, 2009, 17(3): 282-287
- [14] 王兵, 刘国彬, 薛蕙, 等. 纸坊沟流域撂荒地环境因子对植被变化的典范对应分析[J]. 草地学报, 2010, 18(4): 496-502
- [15] 杜峰, 山仑, 陈小燕, 等. 陕北黄土丘陵区撂荒演替研究-撂荒演替序列[J]. 草地学报, 2005, 13(4): 328-333
- [16] Zhang G H, Liu G B, Wang G L, *et al.* Effects of vegetation cover and rainfall intensity on sediment-associated nitrogen and phosphorus losses and particle size composition on the Loess Plateau [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2011, 66(3): 192-200
- [17] 张超, 刘国彬, 薛蕙, 等. 黄土丘陵区不同林龄人工刺槐林土壤抗蚀性演变特征[J]. 中国水土保持科学, 2010, 8(2): 1-7
- [18] 薛蕙, 李占斌, 李鹏, 等. 不同植被恢复模式对黄土丘陵区土壤抗蚀性的影响[J]. 农业工程学报, 2009, 25(S1): 69-73
- [19] 曹凑贵. 生态学概论[M]. 北京: 高等教育出版社, 2002: 147-148
- [20] 邹厚远, 程积民, 周麟. 黄土高原草原植被的自然恢复演替及调节[J]. 水土保持研究, 1998, 5(1): 126-138
- [21] Suikkanen S, Fistarol G O, Granéli E. Allelopathic effects of the Baltic cyanobacteria, *Nodularia spumdigena*, *Aphanizomenon flosaquae* and *Anabaena lemmermannii* on algal monocultures [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2004, 308(1): 85-101
- [22] 王辉, 谢永生, 杨亚利, 等. 云雾山铁杆蒿茎叶浸提液对封育草地四种优势植物的化感效应[J]. 生态学报, 2011, 31(20): 6013-6021
- [23] Zhang C, Liu G B, Xue S, *et al.* Rhizosphere soil microbial properties on abandoned croplands in the Loess Plateau, China during vegetation succession[J]. European Journal of Soil Biology, 2012, 50(1): 127-136
- [24] 步秀芹, 徐学选, 郭劲松. 黄土丘陵区铁杆蒿光合蒸腾特性的研究[J]. 中国草地学报, 2007, 29(2): 26-30
- [25] Tscherko D, Ute H, Marie-Claude M, *et al.* Shifts in rhizosphere microbial communities and enzyme activity of *Poa alpina* across an alpine chronosequence[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2004, 36(10): 1685-1698
- [26] Wang G L, Liu G B, Xu M X. Above and belowground dynamics of plant community succession following abandonment of farmland on the Loess Plateau, China [J]. Plant and Soil, 2009, 316(1/2): 227-239
- [27] 马瑞君, 王明理, 赵坤, 等. 高寒草场优势杂草黄帚橐吾水浸液对牧草的化感作用[J]. 应用生态学报, 2006, 17(5): 845-850
- [28] Oueslati O. Allelopathy in two durum wheat (*Triticum durum* L.) varieties [J]. Agriculture, Ecosystems and Environment, 2003, 96(1/3): 161-163
- [29] Tukey H B. Leaching of metabolites from above-ground plant parts and its implications [J]. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 1966, 93(6): 385-401
- [30] Ross M A, Harper J L. Occupation of biological space during seedling establishment [J]. Journal of Ecology, 1972, 60(1): 77-88
- [31] Witkowski E T F. Growth and competition between seedlings of *Protea repens* (L.) L. and the alien invasive, *Acacia saligna* (Labill) Wendl. in relation to nutrient availability [J]. Functional Ecology, 1991, 5(1): 101-110
- [32] 王慧, 周淑清, 黄祖杰. 狼毒对草木樨、多年生黑麦草的化感作用[J]. 草地学报, 2009, 17(6): 826-829

(责任编辑 李美娟)