

杉木根系分泌物化感作用研究

陈龙池，汪思龙

(中国科学院沈阳应用生态研究所会同森林生态实验站, 沈阳 110016)

摘要: 对一代杉木纯林、二代杉木纯林和杉楠混交林中杉木根系分泌物化感作用进行了研究, 结果表明3种林分杉木根系分泌物都降低了杉木幼苗的鲜重、胚根长度和胚芽长度, 抑制了杉木幼苗的生长。其中不同林分类型的杉木根系分泌液对杉木种子幼苗生长的抑制程度之间的关系是:一代≈二代>混交。

关键词: 杉木; 根系分泌物; 化感作用; 生物测定; 混交林

Preliminary study of allelopathy of root exudates of Chinese fir

CHEN Long-Chi, WANG Si-Long (Huitong Experimental Station of Forest Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(2): 393~398.

Abstract: Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.) is a major commercial tree species in South China producing about one fourth of the Nation's total high quality commercial timber. Because of the growing need for timber, pure Chinese fir plantations have been extensively replanted on the same site in successive rotations. The resulting soil degradation has resulted in poor establishment and decline in productivity which have become a major barrier to the sustainable management of Chinese fir plantations. Many documented studies suggest that allelopathy within Chinese fir plantations is likely one of the causes of soil degradation. According to some laboratory studies, extracts of Chinese fir roots, fresh leaves, and litter including phenolics such as vanillic and ferulic acids, e.g., *p*-hydroxybenzoic, *o*-coumaric, *m*-coumaric and *p*-coumaric acids, inhibit Chinese fir seed germination. However, the allelopathy of root exudates from Chinese fir plantations has never been reported.

Live lateral roots from Chinese fir were collected from both pure- and mixed-species plantations. Exudates were extracted and concentrated with a revolving evaporator to four different levels of 0.5, 1, 2, and 4 times original exudate concentration. Distilled water was used as control. Twenty viable, disinfected seeds were placed on filter paper in petri dishes. Each dish was treated with 1ml of exudate, irrigated once a day, and incubated at 25°C. Each treatment had three replicates.

At the end of the 20-day incubation period, fresh weight, radicle length, and stem length of germinants were recorded. Chinese fir root exudates at the concentration of 4 \times were shown to significantly ($p < 0.05$) inhibit the growth of Chinese fir germinants. The fresh weight of germinants treated with 4 \times root exudates of Chinese fir from the pure Chinese fir plantation of the first rotation, second rotation, and mixed-species plantation was reduced by 36.9%, 31.6% and 10.4%, respectively. Radicle length was

基金项目: 中国科学院知识创新工程资助项目(KZCX2-406); 中国科学院沈阳应用生态研究所创新基金资助项目(C12MDSCXMS0104)

收稿日期: 2001-11-26; **修订日期:** 2002-07-08

作者简介: 陈龙池(1976~), 男, 山东人。主要从事化学生态学、根系生态学和森林生态学研究。E-mail: lcchen76@163.net

Foundation item: Supported by the Knowledge Innovation Program of Chinese Academy of Sciences (KZCX2-406); the Knowledge Innovation Foundation Shenyang Institute of Applied Ecology (C12MDSCXMS0104)

Received date: 2001-11-26; **Accepted date:** 2002-07-08

Biography: CHEN Long-Chi. With interesting in chemical ecology, root ecology and forest ecology. Lcchen 76@163.net

reduced by 60.5%, 48.3% and 18.3%, respectively. And stem length treated with 4x root exudates of Chinese fir from the three plantations was reduced by 21.4%, 16.7% and 13.1%, respectively. Differences in the effects of 4x root exudates on the growth of Chinese fir germinants from the first rotation and the second rotation of pure Chinese fir plantations were insignificant ($p > 0.05$). Differences in effects of 4x root exudates on the growth of Chinese fir germinants from pure and mixed plantation were significant ($p < 0.05$). The effects of 4x root exudates of Chinese fir on the growth of Chinese fir germinants decreased in order from Chinese fir plantations of first rotation, second rotation, and mixed species. As allelopathic effects of 4x root exudates of Chinese fir from the mixed-species plantation were significantly lower than those from the pure plantation, developing mixed-species plantations might be an effective approach to resolving the problem of low productivity of replanted pure plantations.

Key words: Chinese fir; root exudates; allelopathy; bioassay; mixed plan antation

文章编号:1000-0933(2003)02-0393-06 中图分类号:Q143.S718.5 文献标识码:A

化感作用是指植物(包括微生物)产生一些特定的生化物质并释放到环境中,对其他植物产生直接或间接的抑制或促进作用^[1]。这种作用在自然界中存在比较广泛,它在群落演替、植被恢复以及农业、林业生产中有着较为重要的作用。自然界很多植物根系能够分泌化感物质,如水稻(*Oryza sativa*)、小麦(*Triticum aestivum*)、大豆(*Glycine max*)、豌豆(*Pisum sativum*)、豚草(*Ambrosia artemisiifolia*)、牛鞭草(*Henarthria altissima*)三叶鬼针草(*Bidens pilosa*)、胜红蓟(*Ageratum conyzoides*)、疣果匙荠(*Bunias orientalis*)、杨树(*Populus*)、苹果(*Malus pumila*)等,这些植物根系分泌的化感物质能够对周围其他植物产生化感作用,有些情况下对自身也产生毒害,抑制了植物的生长^[2~7]。

近年来许多研究表明,植物化感作用(Alelopathy)与杉木(*Cunninghamia lanceolata*)连栽后的地力退化有很大的关系^[8~14]。香草醛等酚醛类化感物质会影响杉木种子发芽和幼苗生长^[13],杉木凋落物、根系、鲜叶、枝等的水浸液及根桩分解产物中含有香草醛(vanillin)、对羟基苯丙烯酸(P-coumaric)、阿魏酸(Ferulic acid)和对羟基苯甲酸(P-hydroxybenzoic acid)等化感物质,且这些酚类物质会影响杉木幼苗生长^[9, 10]。连栽杉木人工林土壤中酚类物质(如香草醛、对羟基苯甲酸等)的浓度明显增高,可能是这些酚醛类化合物的化感作用导致连栽杉木生产力下降^[14]。

最近发现杉木连栽土壤理化性状的变化改变了根系的分泌行为,第2代杉木根系分泌物中的NO₃⁻、Cl⁻、SO₄²⁻、HPO₄²⁻等阴离子的量都减少,其中,HPO₄²⁻离子的量仅为第1代的1/65,显示头耕土中杉木根系的HPO₄²⁻分泌量增多,可能有利于根区微域生态系统磷的循环周转,有利于改善杉木根际磷的营养^[15]。目前,人们对杉木化感作用的研究还只是局限于杉木凋落物、根、叶、土壤水浸液和杉木凋落物分解产物的化感作用^[8~12],然而水浸液是通过水浸提枯死杉木根系或枝叶等器官,它与杉木根系通过次生代谢分泌的有机物质有着很大差别。为了深入研究杉木根系分泌物的化感作用,本文通过土埋三角瓶收集不同连栽代数杉木根系分泌物,并用收集得到的杉木根系分泌物处理杉木幼苗,以研究供体对受体的化感作用,探讨杉木根系分泌物是否为土壤中化感物质的来源之一,为杉木化感作用的全面研究提供有益的资料和数据。

1 材料与方法

1.1 材料来源

1.1.1 种子来源 供实验的杉木种子来自湖南省会同县林业科学研究所。培养前用0.5%的高锰酸钾溶液消毒30min。

1.1.2 杉木根系分泌物来源 从中国科学院会同森林生态实验站(110°08'E, 27°09'N)林场中1983年营造的一代杉木纯林、二代杉木纯林和杉木火力楠混交林中收集分泌物。该地海拔200~500m。为低山丘陵地貌类型,气候属亚热带湿润气候,年均温度16.5℃,年均降雨量约1200mm,年均相对湿度80%以上,土壤为红壤。

1.2 根系分泌物的收集和实验浓度的配制

从一代、二代杉木纯林及杉楠混交林中依照选标准木方法各选择 10 株杉木,每株挖出已木质化的侧根,注意不要对根系造成任何损伤,否则弃掉重挖,侧根不离开树体,剪掉上面所有的须根,后将侧根插入已装好均匀土壤的尼龙网袋中,埋入土内,做活体培养。经过 1 个月后刨出侧根(注意不要伤害已经长出的新细根),先用自来水后用蒸馏水冲洗干净,将新根套入三角瓶内,封严。5 个月后取回三角瓶,收集瓶内的溶液即得根系分泌物^[15]。在整个过程中,注意尽量避免对三角瓶中溶液的污染,以减少微生物的侵染。

取 200ml 根系分泌物(设收集所得根系分泌物的初始浓度为 x)用乙醚萃取,萃取液经旋转蒸发器浓缩至 1ml,倒入 50ml 容量瓶中并吹干,用蒸馏水定容至刻度即得浓度为 $4x$ 的分泌物,以此为母液经稀释得 $2x$ 、 $1x$ 、 $0.5x$ 浓度的根系分泌物。同时以蒸馏水为对照。

1.3 杉木种子置床处理

将消毒过的杉木种子置于垫有滤纸的培养皿中,放入恒温箱培养 4~5d 后,用消毒过的镊子将刚刚露白的种子挑出,放入垫有滤纸的培养皿中,每个培养皿放置 20 粒种子。取配制好的根系分泌物溶液及对照液各 3ml 加入培养皿中,每处理设置 3 个重复。以后每天各加相应溶液 0.5ml 左右,保持种子周围不出现水膜。白天、晚上培养温度分别为 25°C(8h)、15°C(16h)。第 20 天结束培养,统计杉木幼苗的鲜重、胚根长度和胚芽长度。

1.4 数据分析

所有实验数据进行单因素方差分析和 Student-t 检验。

2 结果与分析

2.1 不同林分杉木根系分泌物对杉木幼苗鲜重的影响

表 1 不同林分杉木根系分泌物对杉木幼苗鲜重的影响(g)

Table 1 Effect of root exudates of Chinese fir in different plantations on fresh weight of germinants

处理 Treatment	鲜重 Fresh weight			
	0.5x	1x	2x	4x
一代根系分泌物 RE of 1st rotation	0.0509±0.0012	0.0535±0.0006	0.0400±0.0023*	0.0308±0.0015**
二代根系分泌物 RE of 2nd rotation	0.0514±0.0041	0.0467±0.0018	0.0437±0.0033	0.0334±0.0005*
混交根系分泌物 RE of mixed rotation	0.0477±0.0013	0.0473±0.0037	0.0458±0.0029	0.0437±0.0074
对照 Control			0.0488±0.0038	

数值为平均值±SD($n=3$) Result are average±SD($n=3$), 差异显著性 Significant difference with student t-test * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

植物幼苗鲜重是进行生物测定的一个常用指标。由表 1 可看出杉木根系分泌物降低了杉木幼苗的鲜重,其中浓度 $2x$ 和 $4x$ 的一代杉木根系分泌物抑制了杉木幼苗的鲜重,且达到显著水平($p < 0.05$)和极显著水平($p < 0.01$); $4x$ 的二代杉木根系分泌物对杉木幼苗鲜重的影响也达到显著水平;而混交林杉木根系分泌物虽然降低了杉木幼苗的鲜重,但是对其影响没有达到显著水平。在浓度为 $2x$ 的一代、二代和混交林杉木根系分泌物处理下,幼苗鲜重分别比对照降低了 18.0%、10.4%、6.1%,而在浓度 $4x$ 的 3 种分泌物处理下,幼苗鲜重分别比对照降低了 36.9%、31.6%、10.4%,这表明高浓度的杉木根系分泌物抑制了杉木幼苗的生长。

通过检验得知一代和二代杉木根系分泌液对杉木种子生长的抑制程度之间差异不显著,这说明一代和二代杉木根系分泌液中化感物质的含量相差不大,也即一代和二代杉木根系分泌液对杉木种子的抑制程度是相同的。

0.5x、1x 的一代杉木根系分泌物处理下杉木幼苗鲜重分别比对照升高了 4.3%、9.6%,0.5x 的二代杉木根系分泌物处理下杉木幼苗鲜重比对照升高了 5.3%,这表明低浓度的杉木根系分泌物不仅不能抑制杉木幼苗的生长,而且还能促进杉木幼苗的生长。

2.2 不同林分杉木根系分泌物对杉木幼苗胚根生长的影响

植物种子胚芽也是进行生物测定时常用的一个生活指标。从表 2 可以看出杉木根系分泌物在高浓度

时降低了杉木幼苗胚根的长度,抑制了杉木幼苗的生长。其中浓度为 $4x$ 的一代、二代、混交林杉木根系分泌物处理的杉木幼苗的胚根分别比对照处理的降低了60.5%、48.3%、18.3%,且一代、二代杉木根系分泌物对幼苗胚根生长的影响与对照之间的差异都达到了极显著($P<0.01$),混交林杉木根系分泌物对幼苗胚根生长的影响与对照之间的差异达到显著水平($P<0.05$)。这说明杉木根系分泌物抑制了杉木幼苗胚根的生长。

从降低的程度和显著水平可以看出一代、二代杉木根系分泌物对幼苗胚根生长的影响大于混交林杉木根系分泌物对幼苗胚根生长的影响。一代和二代杉木根系分泌液对胚芽生长的抑制程度之间差异不显著,而与混交林杉木根系分泌液之间差异显著($P<0.05$),这说明不同林分类型的杉木根系分泌液对杉木种子生长的抑制程度之间的关系是:一代≈二代>混交。

表2 不同林分杉木根系分泌物对杉木幼苗胚根的影响(cm)

Table 2 Effect of root exudates of Chinese fir in different plantations on radicle length of germinants

处理 Treatment	胚根长 Radicel length			
	0.5x	1x	2x	4x
一代根系分泌物 RE of 1st rotation	3.476±0.148	3.626±0.335	3.142±0.536	1.367±0.338**
二代根系分泌物 RE of 2nd rotation	3.459±0.321	3.581±0.236	3.099±0.223	1.670±0.153**
混交根系分泌物 RE of mixed rotation	3.251±0.321	2.938±0.849	3.457±0.373	2.828±0.258*
对照 Control			3.461±0.116	

数值为平均值±SD($n=3$) Result are average±SD($n=3$), 差异显著性 Significant difference with student t-test * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

2.3 不同林分杉木根系分泌物对杉木幼苗胚芽生长的影响

从表3可以看出杉木根系分泌物降低了杉木幼苗胚芽的长度,抑制了胚芽的生长。当浓度为 $4x$ 时根系分泌物对胚芽生长的影响都达到显著水平,其中一代杉木根系分泌物对胚芽生长的影响达到极显著水平。这说明杉木根系分泌物能够抑制杉木幼苗胚芽的生长。

表3 不同林分杉木根系分泌物对杉木幼苗胚芽长度的影响(cm)

Table 3 Effect of root exudates of Chinese fir in different plantations on stem length of germinants

处理 Treatment	胚芽长 Stem length			
	0.5x	1x	2x	4x
一代根系分泌物 RE of 1st rotation	3.154±0.075	3.298±0.156	3.063±0.074	2.618±0.032**
二代根系分泌物 RE of 2nd rotation	3.078±0.093	2.898±0.133*	3.043±0.150	2.774±0.242*
混交根系分泌物 RE of mixed rotation	2.899±0.024	2.799±0.290	2.895±0.061*	2.896±0.209*
对照 Control			3.331±0.139	

数值=平均值±SD($n=3$) Result = average±SD($n=3$), 差异显著性 Significant difference with student t-test * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

2.4 不同林分杉木根系分泌物对杉木幼苗胚根/胚芽的影响

根/芽是用来描述苗木优良等级的一个常用指标,高的根/芽标志着苗木健壮、生活力高,而低的根/芽标志着苗木生活力低。同时,根/芽的变化程度还能反映根和芽对化感物质敏感程度的不同。

从表4可看出浓度为 $4x$ 的一代、二代杉木根系分泌物对杉木幼苗胚根/胚芽的影响都达到显著水平,分别比对照降低了49.9%、41.8%,而经 $4x$ 混交林杉木根系分泌物处理的杉木幼苗胚根/胚芽比对照降低了6.0%,但没有达到显著水平。这说明杉木幼苗胚根对杉木根系分泌物的化感作用比胚芽更为敏感,且一代杉木根系分泌液的化感作用最强,二代杉木根系分泌液次之,但与一代杉木根系分泌液化感作用相比差异不显著,而混交林杉木根系分泌液的化感作用最弱,与一、二代杉木根系分泌液化感作用相比差异均显著($P<0.05$)。

浓度为 $0.5x$ 的3种杉木根系分泌物处理的杉木幼苗胚根/胚芽分别比对照增加了6.2%、8.2%、7.8%, $1x$ 一代、二代杉木根系分泌物处理的杉木幼苗胚根/胚芽比对照增加了5.7%、19.3%。这也说明杉木幼苗胚根对杉木根系分泌物的化感作用比胚芽更为敏感。

表4 不同林分杉木根系分泌物对杉木幼苗胚根/胚芽的影响

Table 4 Effect of root exudates of Chinese fir in different plantations on radicel/stem of germinants

处理 Treatment	胚根/胚芽 Ratio of radicel/stem			
	0.5x	1x	2x	4x
一代根系分泌物 RE of 1st rotation	1.103±0.024	1.098±0.061	1.025±0.161	0.521±0.123*
二代根系分泌物 RE of 1st rotation	1.124±0.101	1.24±0.139	1.018±0.029	0.605±0.080*
混交根系分泌物 RE of mixed rotation	1.12±0.083	1.037±0.194	1.192±0.105	0.977±0.070
对照 Control			1.039±0.024	

数值为平均值±SD Average±SD(n=3), 差异显著性 Significant difference with student t-test *P<0.05, **P<0.01

3 讨论

3.1 杉木根系分泌物对杉木幼苗的化感作用

3种不同林分的杉木根系分泌物都表现出高浓度时抑制了杉木幼苗的生长,随着浓度的降低这种抑制作用也逐渐减弱,甚至转化促进了幼苗的生长。由于杉木根系分泌物中无机养分难溶于弱极性有机化合物乙醚,因此在分泌物的处理过程中用乙醚萃取分泌物中的有机成分,排除了分泌物中无机养分的影响,如有效N、有效P等,即仅研究了分泌物中有机化合物的化感作用,消除了有效养分对杉木幼苗生长的促进作用。这些结果说明杉木根系分泌物中含有对杉木幼苗起化感作用的物质,抑制了杉木的生长。

在对杉木根系分泌物化感作用的反馈过程中,杉木幼苗胚根表现的最敏感,所受的抑制作用最大,因而以幼苗胚根为指标进行生物测定可以得到比较理想的结果。

3.2 不同林分杉木根系分泌物之间的差异

不同林分类型的杉木根系分泌液对杉木种子生长的抑制程度之间的关系是:一代≈二代>混交。显然,纯林杉木根系能够产生较多的化感物质,其可能的原因是相同树种的个体之间竞争更加激烈,每一个体为了适应快速生长的需求而分泌较多的化感物质,以抑制其它物种的生长和生存,以便能够从土壤中吸收大量的营养元素,这是杉木种在长期进化过程中所形成的一种生存策略。实际上,在自然界当中无法形成以杉木占优势的林分,更谈不上天然杉木纯林,而多半是混生在常绿阔叶林当中。成型和稳定阶段的一代杉木纯林中杂草的种类和数量明显低于群落创立阶段,这除了与光照有关外还可能与杉木化感作用有关。至于混交林杉木根系分泌液的化感作用最小的机制还不了解,可能是土壤中根系的多样性影响了杉木根系的分泌特性,减少了化感物质的分泌,但是这还需要作进一步深入的研究。

综上所述,杉木根系分泌物中含有化感物质,这些化感物质能够抑制杉木的生长,降低杉木的生物量,从而降低了杉木的生产力。由此可见,杉木根系分泌物的化感作用是导致连栽杉木生产力下降的一个不可忽视的因素,甚至可能是一个重要的因素。许多研究表明造植混交林可以解决杉木连栽地力衰退、生产力下降的问题,这可能与混交林杉木根系分泌物化感作用的减弱有很大的关系。因此营造混交林是解决连栽杉木生产力下降的一个有效的措施。

References

- [1] Rice E L. *Allelopathy*. (2nd ed). Academic Press Inc. New York, 1984. 309~315.
- [2] Zeng R S, Luo S M. Allelopathy effects of root exudates of *Cymbopogon citratus*, *Ageratum conyzoides* and *Bidens pilosa*. *J. South China Agr. Univ.*, 1996, 17(2):119~120.
- [3] Han L M, Wang S Q, Ju H Y, et al. Identification and study on allelopathy of soybean root exudates. *Soybean Science*, 2000, 19(2):119~125.
- [4] Dietz H, Steinlein T, Winterhalter P, et al. Role of allelopathy as a possible factor associated with the rising dominance of *Brassica orientalis* L. (Brassicaceae) in some native plant assemblages. *J. Chem. Ecol.*, 1996, 22(10):1797~1811.
- [5] Wu H W, Pratley J, Lemere D, et al. Crop cultivars with allelopathic capability. *Weed Research*, 1999, 39:171~180.

- [6] Yu J Q, Matsui. Auto intoxication of root exudates in *Pisum sativus*. *Acta Horticulturae Sinica*, 1999, **26**(3): 175~179.
- [7] Wang D L, Zhu X R. Research on allelopathy of *Ambrosia artemisiifolia*. *Acta Ecologica Sinica*, 1996, **16**(1): 11~19.
- [8] Huang Z Q, Liao L P, Wang S L, et al. Allelopathy of several accompanying species on Chinese fir. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 2000, **11**(supp): 216~218.
- [9] Huang Z Q, Liao L P, Wang S L, et al. Allelopathy of phenolics from decomposing stump-roots in replant Chinese fir woodland. *J. Chem. Ecol.*, 2000, **26**(9): 2212~2219.
- [10] Huang Z Q, Terry H, Wang S L, et al. Autotoxicity of Chinese fir on seed germination and seedling growth. *Allelopathy J.*, 2002, **9**(2): 51~59.
- [11] Zhang Q S. Potential role of allelopathy in the soil and the decomposing root of Chinese fir replant woodland. *Plant and Soil*, 1993, **151**: 205~210.
- [12] Zhang Q S. Effects of soil extracts from repeated plantation woodland of Chinese fir on microbial activities and soil nitrogen mineralization dynamics. *Plant and Soil*, 1997, **191**: 205~212.
- [13] Ma Y Q, Liao L P, Yang Y J, et al. Effect of vanillin on the growth of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) seedlings. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 1998, **9**(2): 128~132.
- [14] Chen C Y, Liao L P, Wang S L. Ecology of Chinese fir plantation. Beijing: Science Press, 2000.
- [15] Liao L P, Deng S J, Yu X J, et al. Growth, distribution and exudation of fine roots of Chinese fir trees growth in continuously cropped plantations. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(4): 569~573.

参考文献

- [2] 曾任森, 路世明. 香茅、胜红蓟和三叶鬼针草根系分泌物的化感作用研究. 华南农业大学学报, 1996, **17**(2): 119~120.
- [3] 韩丽梅, 王树起, 鞠会艳, 等. 大豆根系分泌物的鉴定及其化感作用的初步研究. 大豆科学, 2000, **19**(2): 119~125.
- [6] 喻景权, 松井佳久. 豌豆根系分泌物自毒作用的研究. 园艺学报, 1999, **26**(3): 175~179.
- [7] 王大力, 祝心如. 豚草的化感作用研究. 生态学报, 1996, **16**(1): 11~19.
- [8] 黄志群, 廖利平, 汪思龙, 等. 几种伴生树种对杉木的化感效应. 应用生态学报, 2000, **11**(增): 216~218.
- [13] 马越强, 廖利平, 杨跃军, 等. 香草醛对杉木幼苗生长的影响. 应用生态学报, 1998, **9**(2): 128~132.
- [14] 陈楚莹, 廖利平, 汪思龙. 杉木人工林生态学. 北京: 科学出版社, 2002.
- [15] 廖利平, 邓仕坚, 于小军, 等. 不同连栽代数杉木人工林细根生长、分布与营养物质分泌特征. 生态学报, 2001, **21**(4): 569~573.