

DOI: 10.5846/stxb201306041324

陈洪, 周光良, 胡庭兴, 黎万军, 罗杰, 陈刚, 景建飞. 蓝桉凋落叶分解对菠菜生长及光合特性的影响. 生态学报, 2015, 35(7): 2146-2154.

Chen H, Zhou G L, Hu T X, Li W J, Luo J, Chen G, Jing J F. The effect of decomposing leaf litter of blue gum (*Eucalyptus globulus*) on the growth and photosynthetic characteristics of spinach (*Spinacia oleracea*). Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(7): 2146-2154.

蓝桉凋落叶分解对菠菜生长及光合特性的影响

陈 洪¹, 周光良¹, 胡庭兴^{1,*}, 黎万军¹, 罗 杰¹, 陈 刚¹, 景建飞²

¹ 四川农业大学林学院, 雅安 625014

² 陕西周至国家级自然保护区管理局, 西安 710000

摘要:通过盆栽试验,模拟蓝桉(*Eucalyptus globulus*)凋落叶在土壤中分解对受体植物菠菜(*Spinacia oleracea*)生长及光合特性的影响,设置 L30(30 g/盆)、L60(60 g/盆)、L90(90 g/盆)和 L120(120 g/盆)4 个凋落叶施用水平,对照(CK)不加凋落叶。结果表明:(1)在分解 30 d 时,低量的凋落叶(L30)未抑制菠菜生物量的积累,而中量和高量处理(L60、L90 和 L120)下其生物量显著降低($P<0.05$);在凋落叶分解 50 d 后,蓝桉凋落叶的化感抑制效应已经减弱,仅 L120 仍然抑制菠菜生物量的积累;(2)一定量的凋落叶(L30 和 L60)对菠菜叶绿素的合成有促进作用,而凋落叶超过一定量时(L120)转为抑制作用,在凋落叶分解 28 d 时相对不明显,40 d 后逐渐显现;(3)经凋落叶处理的菠菜叶片胞间 CO_2 浓度(C_i)、气孔导度(G_s)及蒸腾速率(T_r)均显著高于对照(CK) ($P<0.05$),而净光合速率(P_n)在 L30 处理下最高,L60 和 L90 处理与 CK 差异不显著,仅 L120 处理显著低于 CK ($P<0.05$);(4)光响应与 CO_2 响应曲线的特征参数表观量子效率(AQY)、最大净光合速率($P_{\max}$)、光饱和点(Lsp)、光补偿点(Lcp)、暗呼吸速率(R_d)、RuBP 表观羧化效率(CE)和光呼吸速率(R_p)在 L30 处理下高于 CK,其余凋落叶处理均低于 CK,而 CO_2 饱和点(C_{sp})、 CO_2 补偿点(C_{cp})随凋落叶量的增加而升高。综合各指标可见,少量的蓝桉凋落叶分解(L30)可通过增加叶绿素含量,提高对光和 CO_2 的利用能力促进菠菜的光合作用,进而促进其生长,而凋落叶超过一定量时(L90—L120)则起到相反的作用。

关键词:蓝桉;凋落叶;化感作用;菠菜;光合特性

The effect of decomposing leaf litter of blue gum (*Eucalyptus globulus*) on the growth and photosynthetic characteristics of spinach (*Spinacia oleracea*)

CHEN Hong¹, ZHOU Guangliang¹, HU Tingxing^{1,*}, LI Wanjuan¹, LUO Jie¹, CHEN Gang¹, JING Jianfei²

¹ College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Ya'an 625014, China

² Administration of National Nature Reserve of Zhouzhi, Xi'an 710000, China

Abstract: A pot experiment was conducted to study the effects of decomposing leaf litter of blue gum (*Eucalyptus globulus*) on the growth and photosynthetic characteristics of spinach (*Spinacia oleracea*). Four levels of leaf litter addition were set as follows: CK (the control, 0 g/pot), L30 (30 g/pot), L60 (60 g/pot), L90 (90 g/pot) and L120 (120 g/pot), and each pot contained 10 kg of soil for mixing with the leaf litter. The results showed that: (1) A low dose of leaf litter (L30) did not affect the biomass accumulation of spinach on the 30th day of decomposition, while a medium and high dose of leaf litter (L60—L120) suppressed it visually ($P<0.05$); When the duration of decomposition reached 50 d, both L30 and L60 stimulated the accumulation of the biomass of spinach, and no significant difference existed between L90 and CK, while the effect of L120 was still suppressive, indicating a languishment of the inhibition of leaf litter decomposition. (2) The effects of leaf litter decomposition on the photosynthetic pigments of spinach also varied with increasing time and leaf litter amount. Positive effect was observed at L30 and L60 in the chlorophyll content, while L120 converted this effect.

基金项目:国家“十二五”科技支撑计划项目(2011BAC09B05);四川省“十二五”农作物育种攻关项目(2011NZ0098-10)

收稿日期:2013-06-04; **网络出版日期:**2014-05-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hutx001@aliyun.com

However, the effects of these leaf litter treatments were not apparent until the 40th d. (3) The intercellular CO₂ concentration (C_i), stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (Tr) were all significantly higher than those of the control ($P<0.05$), while the peak value of the net photosynthetic rate (P_n) appeared at L30, which were statistically the same with that under the CK at L60 and L90, moreover, significant decrease was only observed at L120 ($P<0.05$); (4) As for the parameters of light response curve and CO₂ response curve, the apparent quantum yield (AQY), maximum net photosynthetic rate (P_{max}), near light saturation point (Lsp), light compensation point (Lcp), dark respiration rate (Rd), RuBP apparent carboxylation efficiency (CE) and photorespiration rate (Rp) all showed a trend of increasing at L30 and decreasing gradually with increasing leaf litter, while CO₂ saturation point (Csp) and CO₂ compensation point (Ccp) increased with the increase of leaf litter. In sum, a small amount of blue gum leaf litter (treatment L30 in present study) could promote the chlorophyll content and the light / CO₂ use efficiency of spinach, and thus stimulated its growth, but a high level of leaf litter (treatment L90 and L120) reversed this effect.

Key Words: blue gum (*Eucalyptus globulus*); leaf litter; allelopathic effect; spinach (*Spinacia oleracea*); photosynthetic characteristics

随着人口的增长,土地资源的减少,生态环境恶化等问题日益突出,农林复合经营模式越来越受到重视并得到迅速发展。农林复合经营模式能够增加人工林生态系统的稳定性,控制水土流失,实现物质与能量的多级循环利用,从而带来良好的经济效益和生态效益^[1]。然而,物种间能否和谐共处关系到复合经营的成败。化感作用是种间关系的重要组成部分,它指的是一种生物通过向环境中释放化学物质从而影响其它生物甚至自身生长的作用^[2],在农、林业生产中受到普遍的关注^[3-4]。

蓝桉(*Eucalyptus globulus*)为桃金娘科(Myrtaceae)桉树属(*Eucalyptus*)植物,原产澳大利亚,因其具有生长快、萌蘖能力强、经济效益高等特点,在我国西南部和南部大量引种栽培^[5]。然而,近年来随着桉树人工林的快速发展,其林下灌木、草本植物稀少、林分生态功能低等生态问题成为人们争论的焦点。据现有的研究报道,造成这种现象的原因除了桉树具有较强的水分和养分竞争能力外,还可能是桉树具有较强的化感作用^[6-9]。那么蓝桉在与农作物进行间作,或与其它树种进行混交的过程中是否会对邻近植物产生化感作用且其作用的强度如何,值得人们进行深入的探讨。这对于农林复合经营中科学地选择物种并进行合理种间搭配具有重要的指导意义。

植物的叶片是化感物质较为集中的器官之一^[10-12],且大量的凋落叶势必对林地环境及林下植物产生影响,因此,凋落叶化感作用的生物测试在科学研究中得到普遍应用^[13]。尽管通过实验室生物测试的方法已经证实桉属的许多树种的叶片浸提液能对受体植物种子的萌发、生根以及幼苗生长产生显著的抑制作用^[14,15],然而将凋落叶中的化感物质一次性提取到水溶液中而作用于受体植物,这并不能真正地反映自然条件下化感物质的释放和作用过程,因为只有当凋落的植物组织器官在分解过程中,其所含的具有化感作用的次生代谢物自然释放到土壤中,并与土壤微生物及其他植物相互作用,根据植物所表现出来的生长状态,才可能对其是否具有化感作用作出正确的解释^[16]。

因此,本研究拟采用盆栽试验,直接向盆土中添加蓝桉凋落叶,在一定程度上模拟蓝桉凋落叶自然分解释放化感物质的过程,以探讨其对受体植物菠菜(*Spinacia oleracea*)生长及其光合生理特性的作用规律,为农林复合经营中种间的合理搭配以及蓝桉凋落叶的管理和利用提供一定的理论参考。

1 试验材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于雅安市四川农业大学的教学科研园区内(102°59′57″E,29°58′21″N),海拔 580 m。该地区属亚热带湿润气候,阴雨较多,光照不足,年均气温 16.2℃,≥10℃年积温 5231℃,7 月平均最高气温 29.9℃,

1 月平均最低气温 3.7℃, 年均日照时数 1039.6 h, 无霜期 298 d, 年均降水量 1774.3 mm, 空气平均湿度 79%。

1.2 试验材料

本研究采用口径 29 cm、底径 17 cm、高 25 cm 的聚乙烯塑料盆进行盆栽实验, 土壤选择农田沙壤土 (pH 7.85, 有机质 24.38 g/kg, 全氮 0.66 g/kg, 全钾 5.81 g/kg, 速效磷 128.63 mg/kg, 速效钾 15.27 mg/kg)。2010 年 3 月, 于学校试验林场内 25 年生蓝桉人工林下收集蓝桉近期凋落叶 (颜色黄中带绿, 对折不易断开), 风干后剪成 1 cm² 左右的小块备用。供试菠菜品种为日本全能菠菜, 种子购于当地种苗服务部, 播种前用 0.5% KMnO₄ 溶液消毒 20 min, 洗净, 用 65℃ 初始温度浸种 1 d。

1.3 试验设计

采用单因素随机试验设计, 设置 L30 (30 g/盆)、L60 (60 g/盆)、L90 (90 g/盆)、L120 (120 g/盆) 4 个凋落叶添加水平, 对照 CK 不加凋落叶。每个水平设置 6 个重复, 共 30 盆。将预先称量的凋落叶与土壤 (10 kg) 混合均匀, 然后一次性浇透水, 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 18% (土壤体积含水量, 约为供试土壤田间持水量的 80%), 1 周后 (2010 年 4 月 7 日) 播种菠菜。播种前先在盆土表面覆土 0.5 cm 厚, 其上均匀点播种子 (30 粒/盆), 然后再覆土 1 cm 厚并浇透水。待各处理种子全部出苗后的第 10 天间苗 1 次, 经多次间苗后每盆保留 10 株, 进行常规的田间管理。在蓝桉凋落叶分解 30 d 与 50 d 各进行 1 次生长指标测定, 并于 2010 年 5 月 17 日、18 日、19 日 3 d 陆续对菠菜的各项光合生理指标进行测定 (光合色素于 5 月 5 日、5 月 17 日和 5 月 27 日分别测定)。

1.4 测定指标及方法

1.4.1 生物量、叶面积及色素含量的测定

随机选取各处理植株地上部分, 将其置于烘箱中 105℃ 下杀青 30 min, 然后 80℃ 下烘干至恒重, 测定其地上部分干重 (每处理重复 3 次, 每重复 6 株)。采集各处理同一部位成熟叶片, 用 Li-3100 便携式激光叶面积仪 (Li-Cor, USA) 测定其叶面积; 于 5 月 5 日、5 月 17 日和 5 月 27 日分别取各处理受体同一部位成熟叶片带回实验室, 用“丙酮-乙醇混合液提取法”提取色素, 用 723PC 型分光光度计测定色素含量^[17]。

1.4.2 光合生理指标的测定

于 2010 年 5 月 17 日采用 Li-6400 便携式光合测定仪 (Li-Cor Inc., USA), 人工控制 CO₂ 浓度 400 μmol CO₂/mol、温度 25℃、光照强度 1200 μmol m⁻² s⁻¹, 测定净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r)、气孔导度 (G_s) 和胞间 CO₂ 浓度 (C_i), 每处理 5 次重复, 每重复记录 10 个数据。

于 2010 年 5 月 18、19 日 9:00—11:30 分别进行受体植物光响应与 CO₂ 响应的测定。两种响应曲线测定时均设定叶片温度为 (25±1)℃, 空气相对湿度为 70%。

P_n -PAR 响应: CO₂ 浓度设置为 400 μmol/mol, 光合有效辐射 PAR 梯度为 0、50、100、150、200、400、600、800、1200、1600、2000、2500 μmol m⁻² s⁻¹。

P_n - C_i 响应: PAR 设定为 1000 μmol m⁻² s⁻¹, 设定 CO₂ 浓度梯度为 0、50、75、100、150、200、400、600、800、1200、1600、2000 μmol/mol。

1.5 数据处理

采用非直角双曲线模型拟合光响应曲线^[18], 并计算出拟合参数: 表观量子效率 (AQY)、最大净光合速率 (P_{max})、近光饱和点 (L_{sp})、光补偿点 (L_{cp})、暗呼吸速率 (R_d)。采用直角双曲线模拟 CO₂ 响应曲线^[19], 并计算拟合参数: RuBP 表观羧化效率 (CE)、最大净光合速率 (P_{max})、近 CO₂ 饱和点 (C_{sp})、CO₂ 补偿点 (C_{cp}) 和光呼吸速率 (R_p)。

化感效应指数 (RI) 的计算采用按照 Williamson 等^[20]的方法, $RI = 1 - C/T$ (当 $T \geq C$ 时) 或 $RI = T/C - 1$ (当 $T < C$ 时)。其中, C 为对照值, T 为处理值, RI 为化感效应指数, $RI > 0$ 为促进作用, $RI < 0$ 为抑制作用, 绝对值大小表示化感作用强度。

采用 Microsoft Excel 2007 对数据进行初步整理, 采用 SPSS16.0 统计分析软件进行单因素方差分析 (One-

way ANOVA) 和差异显著性检验 (LSD 法)。

2 结果与分析

2.1 蓝桉凋落叶分解对菠菜形态指标的影响

由表 1 可知,在凋落叶分解 30 d 时,低量处理(L30)对菠菜地上部分生物量无明显影响($P>0.05$),而中量高量处理(L60、L90 与 L120)的地上部分生物量均显著低于 CK($P<0.05$),化感抑制效应分别达到了 -0.405、-0.472 和 -0.286。而在凋落叶分解 50 d 后,菠菜地上部分生物量表现为 L30 和 L60 显著高于 CK($P<0.05$),化感促进效应分别为 0.469 和 0.278,L90 与 CK 也无显著差异($P>0.05$),仅 L120 处理仍显著低于 CK($P<0.05$)。

表 1 蓝桉凋落叶处理下菠菜的生长状况

Table 1 Growth traits of *S. oleracea* treated with different amount of *E. globulus* leaf litter

分解时间/d Decomposing duration	处理 Treatment	地上生物量 (3 株) Shoot biomass /(g/3plants)	化感指数 Response index (RI)	分解时间/d Decomposing duration	处理 Treatment	地上生物量 (3 株) Shoot biomass /(g/3plants)	化感指数 Response index (RI)
30	CK	0.3520±0.0156 a	—	50	CK	1.1095±0.0488 c	—
	L30	0.3095±0.0191 ab	-0.121		L30	2.0893±0.1344 a	0.469
	L60	0.2095±0.0007 c	-0.405		L60	1.5370±0.4415 b	0.278
	L90	0.1857±0.0165 c	-0.472		L90	1.0523±0.1840 c	-0.052
	L120	0.2515±0.0304 bc	-0.286		L120	0.4453±0.0235 d	-0.599

同列不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)

2.2 蓝桉凋落叶分解对菠菜光合色素的影响

光合色素含量是衡量叶片对光能吸收能力的指标之一。由表 2 可知,在凋落叶分解 28 d 时,L60 处理的叶绿素 a (Chla)、叶绿素 b (Chlb) 含量均显著高于 CK($P<0.05$),其余凋落叶处理与 CK 差异不显著($P>0.05$)。凋落叶分解 40 d 与 50 d 后,L30 和 L60 处理的菠菜 Chla、Chlb 含量均显著高于 CK($P<0.05$),L90 与 CK 几乎没有差异,而 L120 显著低于 CK($P<0.05$)。这表明一定量的凋落叶(L30 和 L60)对菠菜叶绿素的合成有促进作用,而凋落叶超过一定量时(L120)转为抑制作用。Chla/Chlb 值的变化能反映叶片光合活性的强弱,Chla/Chlb 值变小,有利于植物吸收更多的光能,Chla/Chlb 值变大,有利于作用中心对光能的即时转换^[21]。在凋落叶分解 28 d 时,各处理的菠菜 Chla/Chlb 值未见显著差异($P>0.05$);40 d 时,除 L90 处理外,凋落叶处理的菠菜 Chla/Chlb 值均低于 CK;而凋落叶分解 50 d 后,仅 L120 处理的菠菜 Chla/Chlb 值显著高于 CK($P<0.05$),其它凋落叶处理与 CK 差异不显著($P>0.05$)。

类胡萝卜素(Car)除在光合作用中行使其功能外,还可吸收剩余能量,淬灭活性氧,防止膜脂过氧化^[22]。由表 2 可知,在凋落叶分解 28 d 后,各凋落叶处理的菠菜 Car 含量与 CK 差异不大($P>0.05$);凋落叶分解 40 d 时,L30、L60 和 L90 处理的菠菜 Car 含量均显著高于 CK($P<0.05$),L120 处理显著低于 CK($P<0.05$);到 50 d 时,Car 含量在 L30 和 L60 处理下仍显著高于 CK($P<0.05$),在 L120 处理下仍显著低于 CK($P<0.05$),而在 L90 处理下与 CK 无明显差异。

2.3 蓝桉凋落叶分解对菠菜净光合速率及气体交换参数的影响

由图 1 可知,菠菜叶片净光合速率(P_n)随凋落叶量的增加而呈现先上升后降低的趋势,其中 L30 处理下 P_n 最高,与 CK 差异达显著水平($P<0.05$),L60 和 L90 处理的 P_n 与 CK 差异不显著($P>0.05$),L120 处理的 P_n 则显著低于 CK($P<0.05$)。各剂量凋落叶处理气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳浓度(C_i)与蒸腾速率(T_r)均显著高于 CK($P<0.05$),而水分利用效率(W_{ue})随凋落叶量的增加呈现出降低的趋势,各凋落叶处理均显著低于 CK($P<0.05$)。

表 2 不同蓝桉凋落叶处理下的菠菜叶片光合色素含量

Table 2 The content of photosynthetic pigments of *S. oleracea* treated with different amount of *E. globulus* leaf litter

分解时间/d Decomposing duration	处理 Treatment	叶绿素 a Chla/(mg/g)	叶绿素 b Chlb/(mg/g)	Chla/Chlb /(mg/g)	类胡萝卜素 Car/(mg/g)
28	CK	1.021±0.045 b	0.291±0.004 b	3.594±0.040 a	0.257±0.012 ab
	L30	1.034±0.050 b	0.298±0.003 b	3.566±0.018 a	0.250±0.007 b
	L60	1.203±0.053 a	0.352±0.023 a	3.374±0.007 a	0.269±0.001 a
	L90	1.083±0.050 b	0.308±0.003 b	3.449±0.202 a	0.255±0.004 ab
	L120	1.040±0.067 b	0.281±0.031 b	3.407±0.139 a	0.249±0.010 b
40	CK	1.019±0.026 b	0.285±0.004 b	3.527±0.016 a	0.222±0.009 b
	L30	1.199±0.018 a	0.346±0.001 a	3.464±0.037 bc	0.253±0.004 a
	L60	1.192±0.111 a	0.340±0.024 a	3.326±0.025 d	0.260±0.005 a
	L90	1.064±0.070 ab	0.303±0.018 b	3.512±0.017 ab	0.248±0.007 a
	L120	0.675±0.056 c	0.194±0.012 c	3.432±0.016 c	0.191±0.003 c
50	CK	1.091±0.108 c	0.333±0.025 b	3.427±0.009 bc	0.282±0.030 c
	L30	1.770±0.039 a	0.552±0.035 a	3.331±0.127 c	0.452±0.044 a
	L60	1.320±0.018 b	0.350±0.054 b	3.478±0.151 bc	0.353±0.030 b
	L90	1.025±0.098 c	0.305±0.027 b	3.730±0.056 b	0.265±0.019 c
	L120	0.708±0.089 d	0.152±0.024 c	4.667±0.177 a	0.208±0.010 d

2.4 蓝桉凋落叶分解对菠菜光响应曲线的影响

由图 2 可见,不同凋落叶添加量下菠菜的光响应状况存在着明显的“浓度效应”,即少量的凋落叶(L30)促进了菠菜在各光强下的净光合速率,而随着凋落叶的不断增多,各光强下菠菜的净光合速率逐渐降低,大小顺序为:L30>CK>L60>L90>L120。

由植物的光响应曲线可得到多项光响应特征参数。其中,光补偿点 L_{cp} 反映植物在一定的光照下,光合作用吸收 CO_2 的呼吸作用数量达到平衡状态时的光照强度,其值越小,则植物利用弱光能力越强,光饱和点 L_{sp} 则反映当达到某一光强时,植物的光合速率就不再随光强的增高而增加,其值越大,则植物的利用强光的能力越大^[23]。由表 3 可见,L30 处理下菠菜 L_{cp} 与 CK 差异不大,而 L60、L90、L120 均低于 CK,分别降低了 29.86%、23.72%、52.59%。表观量子效率 AQY 值越高,则植物在弱光下转换利用光能的效率就高^[23],植物的最大净光合速率 P_{max} 是植物光合能力强弱的重要指标,本试验中,各处理的 AQY、 P_{max} 、吸速率 R_d 呈现出相同的变化趋势,均表现为 L30>CK>L60>L90>L120。

表 3 不同凋落叶量处理下菠菜叶片的光响应特征参数

Table 3 Parameters obtained from the light response curve of *S. oleracea* leaves under different leaf litter treatments

处理 Treatment	表观量子效率 AQY Apparent quantum yield/ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	光补偿点 L_{cp} Light compensation point/ ($\mu\text{mol 光子 m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	光饱和点 L_{sp} Light saturation point/ ($\mu\text{mol 光子 m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	最大净光合速率 P_{max} Maximum net photosynthetic rate/ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	暗呼吸速率 R_d Dark respiration rate/ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
CK	0.0621	29.1562	352.8277	20.1	1.8106
L30	0.0709	29.2652	389.3371	25.6	2.0040
L60	0.0616	20.4497	273.6964	15.6	1.2597
L90	0.0539	22.2393	215.1892	10.4	1.1987
L120	0.0440	13.8227	174.7318	7.1	0.6082

2.5 蓝桉凋落叶分解对菠菜 CO_2 响应曲线的影响

由图 3 可知, CO_2 浓度在低于 $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 时,各处理净光合速率的大小表现为 CK>L30>L60≈L90>L120,但在 $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 以上净光合速率则是 L30≈CK>L60≈L90>L120。

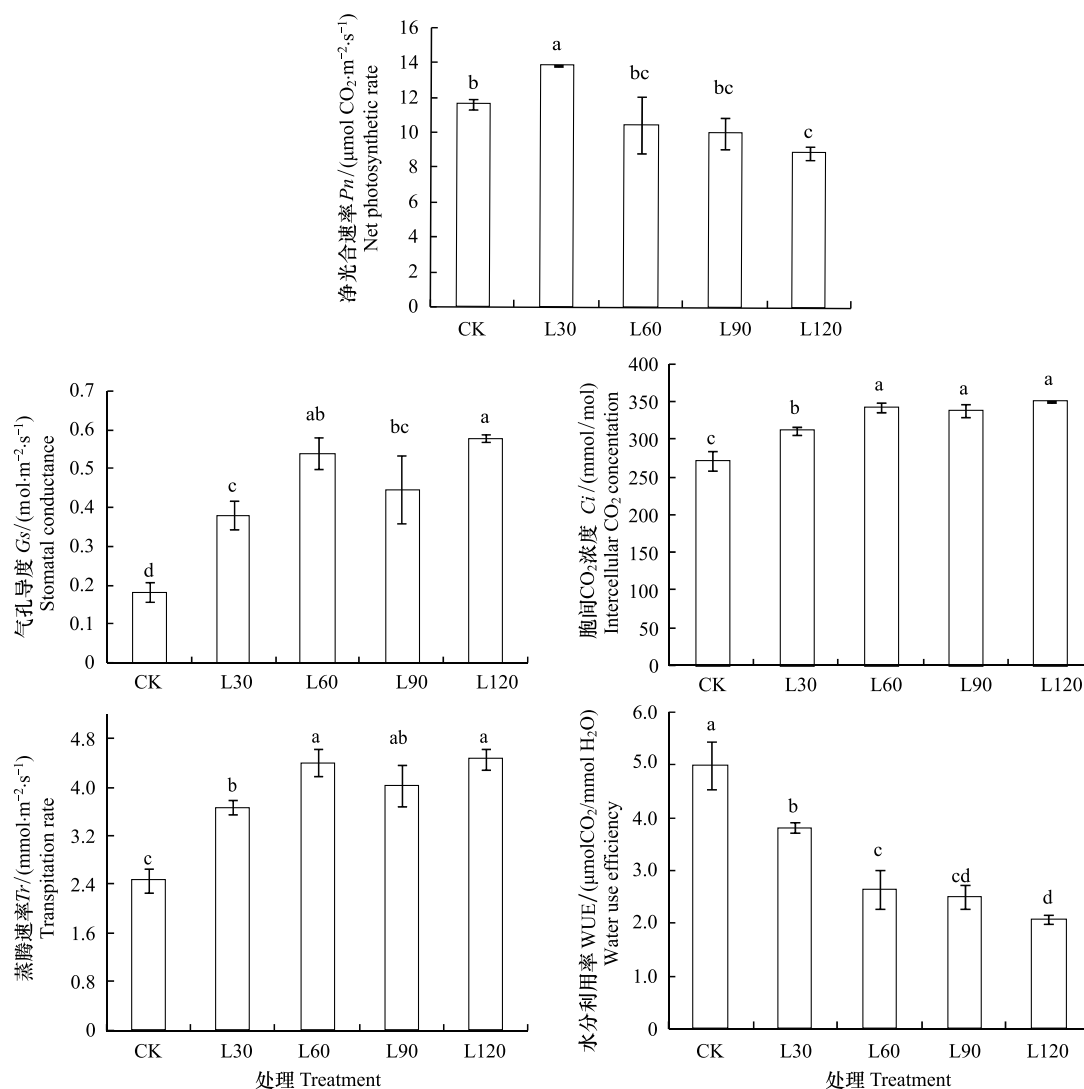


图1 不同蓝桉凋落叶处理下菠菜的净光合速率及气体交换参数

Fig.1 Net photosynthetic rate and gas exchange parameters of *S. oleracea* treated with different amount of *E. globulus* leaf litter

由表4可见,随着凋落叶量的增加, CO_2 补偿点 C_{cp} 与 CO_2 饱和点 C_{sp} 的值表现出逐渐升高的趋势;L30处理的菠菜羧化速率 C_e 、最大净光合速率 $P_{\max}$ 和光呼吸速率 R_p 高于CK,而L60、L90、L120处理下的这三项参数均低于CK。 C_e 是响应曲线在 $200 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 以下直线区域的斜率,反映了植物在给定条件下对 CO_2 的同化能力,与CK相比,L30的 C_e 提高了5.88%,而L60、L90、L120分别降低了18.22%、35.10%、53.70%。经过凋落叶处理,菠菜的 C_{cp} 、 C_{sp} 明显提高了,最高量凋落叶处理L120的菠菜 C_{cp} 、 C_{sp} 分别提高了30.58%、45.33%。L30的 $P_{\max}$ 、 R_p 分别较CK高出7.67%、17.64%,L60、L90、L120的 $P_{\max}$ 和 R_p 均低于CK。

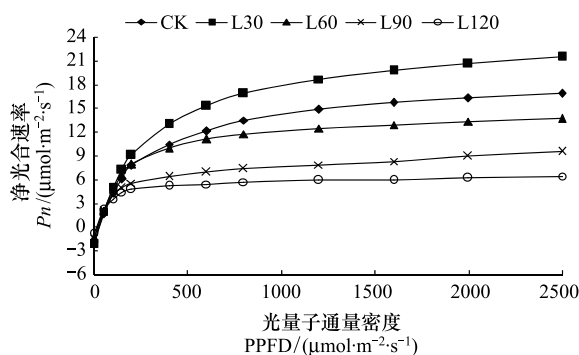


图2 不同蓝桉凋落叶处理下菠菜的光响应曲线

Fig.2 Light response curve of photosynthesis of leaves of *S. oleracea* under different leaf litter treatments

表 4 不同凋落叶量处理菠菜 CO₂ 响应特征参数

Table 4 Parameters obtained from the CO ₂ response curve of <i>S. oleracea</i> leaves under different leaf litter treatments					
处理 Treatment	羧化速率 <i>CE</i> Carboxylation rate/ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	CO ₂ 补偿点 <i>C_{cp}</i> CO ₂ compensation point/ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	CO ₂ 饱和点 <i>C_{sp}</i> CO ₂ saturation point/ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	最大净光合速率 <i>P_{max}</i> Maximum net photosynthetic rate/ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	光呼吸速率 <i>R_p</i> Photorespiration rate/ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
CK	0.0527	56.8918	833.9317	40.95	2.998
L30	0.0558	63.2079	853.3513	44.09	3.527
L60	0.0431	66.7564	865.8283	30.13	2.877
L90	0.0342	69.4328	1008.0290	32.10	2.375
L120	0.0244	74.2869	1211.9920	27.76	1.813

3 讨论

桉树的鲜活枝叶、枯落物、根系分泌物及林下表土的水溶物中,都含有能够抑制其他植物、动物和微生物生长的化感物质^[24]。有研究表明,植物的化感物质可通过降低叶绿素水平直接降低光合速率^[25]。另外,化感作用对受体植物叶细胞超微结构的影响也主要体现在细胞膜系统和叶绿体等细胞器的破坏上^[26],最直观的表现形式是对叶绿素含量的影响^[27]。陈良华等^[28]探讨了巨桉 (*E. grandis*) 凋落叶分解初期对小白菜 (*Brassica rapa*) 光合生理特性的影响,发现随着凋落叶量的增加,Chla、Chlb 和 Car 含量的降低是导致小白菜光合速率下降的重要原因。本试验表明,经过不同蓝桉凋落叶处理的菠菜,其 Chla、Chlb 以及 Car 含量在其各个生长期均表现出“浓度效应”和“时间效应”,即少量的蓝桉凋落叶促进其光合色素含量的增加,随着凋落叶量的增加,促进作用减弱并转为抑制作用;随着分解时间的延长,一定量凋落叶处理(L30 和 L60)对菠菜生长倾向于促进作用,而高量凋落叶处理(L120)的抑制作用却越来越强。这可能是因为低量处理中凋落叶化感物质含量不高,到后期释放的量越来越少,而凋落叶分解释放的营养物质所起的促进作用逐步大于化感物质的抑制作用;高剂量的凋落叶释放和作用的持续时间也相对较长,因此抑制作用越来越明显。

化感物质可以通过影响 *G_s*、*C_i*、*T_r* 等气孔因素直接影响植物的光合作用^[29]。*C_i* 是植物光合作用的反应底物,而 *C_i* 浓度的大小也直接反应了进行光合作用的细胞活性大小,*C_i* 浓度越小其光合速率越大^[30]。植物叶片光合效率降低的自身因素主要有部分气孔关闭导致的气孔限制和叶肉细胞光合活性下降导致的非气孔限制两类^[31]。*Farquhar* 等^[32]认为 *P_n*、*G_s* 和 *C_i* 同时下降时,*P_n* 的下降为气孔限制,相反如果叶片 *P_n* 降低而 *C_i* 升高,表明光合作用的限制因素可能是非气孔限制。本研究中 *P_n* 随凋落叶量的增加而先升高后降低,而各凋落叶处理的 *C_i* 和 *G_s* 均高于 CK,呈升高趋势,表明菠菜 *P_n* 的下降主要是由非气孔限制因素引起的。低量的蓝桉凋落叶处理提高了菠菜的 *P_n*,而蓝桉凋落叶增多时其 *P_n* 降低甚至明显低于 CK,表明低量蓝桉凋落叶可促进菠菜的光合效率,而高量蓝桉凋落叶分解释放过多的化感物质可能在一定程度上破坏了叶片光合器官的结构,从而导致 *P_n* 大幅度下降。另外,随着凋落叶量的增加各处理的 *G_s* 与 *T_r* 均呈上升趋势,相关分析表明两者存在极显著的正相关关系($R=0.995, P<0.05$)。这导致其水分利用效率 *W_{ue}* 不断下降(图 1),L120 处理的 *W_{ue}* 仅为 CK 的 41.7%,表明蓝桉凋落叶释放的化感物质可能促进了菠菜的气孔导度增大,从而增加菠菜的蒸腾速率,降低其水分利用率。

光响应曲线与 CO₂ 响应曲线描述的是光量子通量密度和 CO₂ 浓度与植物净光合速率之间的关系,能够较

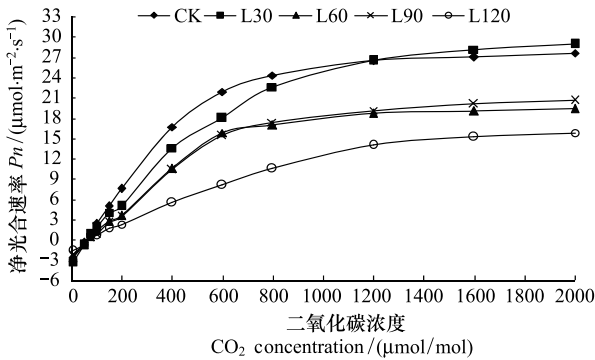


图 3 不同蓝桉凋落叶处理下菠菜的 CO₂ 响应曲线
Fig.3 CO₂ response curve of photosynthesis of leaves of *S. oleracea* under different leaf litter treatments

好地解释植物对光照和环境中的 CO_2 浓度两种影响因子变化的适应能力^[28]。吴秀华等^[29]通过研究巨桉凋落叶分解对菊苣 (*Cichorium intybus*) 的化感作用表明,化感物质可以降低植物对光及 CO_2 的利用能力。本研究中菠菜的 L_{sp} 、 L_{cp} 随蓝桉凋落叶添加量的增加而呈现出先升高后降低的趋势,表明少量的蓝桉凋落叶提高了菠菜的光合能力,而随着凋落叶量的增加,菠菜的光合能力降低。表观量子效率 AQY 和 RuBP 羧化速率 CE 也呈现出与 L_{sp} 、 L_{cp} 相同的变化规律,表明低量的蓝桉凋落叶增强了菠菜对弱光的利用能力,而高量的凋落叶降低了菠菜对弱光的利用能力。 C_{sp} 、 C_{cp} 随着蓝桉凋落叶量的增加而增加,表明在同等条件下,经过蓝桉凋落叶处理的菠菜需要消耗更多的同化物,这与陈良华等^[28]的研究结果相似。 R_p 、 R_d 先升高后降低的变化趋势也表明少量的蓝桉凋落叶可以提高菠菜对光和 CO_2 的利用能力,而蓝桉凋落叶较多时则降低菠菜对光和 CO_2 的利用能力。

生物量的积累状况更加直观地反映了凋落叶分解释放的化感物质对菠菜生长的影响,本研究发现蓝桉凋落叶在土壤中分解 30 d 后,低量的凋落叶 (L30) 并未抑制菠菜生物量的积累,而分解 50 d 后低量凋落叶 (L30) 促进菠菜生物量的积累。高量的凋落叶 (L90、L120) 抑制了菠菜生物量的积累,且施用的凋落叶越多抑制作用越明显。表明低量的凋落叶可促进菠菜生物量积累,高量的凋落叶一定程度上抑制菠菜生物量的积累。

综上,低量蓝桉凋落叶 (L30 处理) 释放的化感物质较少,不足以抑制菠菜的生长,而凋落叶分解释放的营养物质对菠菜的生长起到了主导作用,因而表现为对菠菜生长的促进作用。高量的凋落叶 (L90 和 L120) 释放了较多的化感物质,通过抑制叶绿素合成、非气孔限制以及降低对光辐射和 CO_2 的利用能力等途径影响菠菜的光合活性,从而抑制菠菜的生长。因此在农林复合种植的生产实践中,应避免蓝桉凋落叶在农田中大量积累和翻耕进入土壤。此外大量凋落叶在分解初期对受体植物的强烈化感效应会影响到其后期产量。当然,盆栽试验条件与田间状况尚存在一定差异,有必要进一步开展相关田间试验。

参考文献 (References):

- [1] 彭晓邦,蔡靖,姜在民,张远迎,张硕新. 光能竞争对农林复合生态系统生产力的影响. 生态学报, 2009, 29(1): 545-552.
- [2] 阎飞,杨振明,韩丽梅. 植物化感作用 (Allelopathy) 及其作用物的研究方法. 生态学报, 2000, 20(4): 692-696.
- [3] Körner S, Nicklisch A. Allelopathic growth inhibition of selected phytoplankton species by submerged macrophytes. Journal of Phycology, 2002, 38(5): 862-871.
- [4] Leu E, Krieger-Liszak A, Goussias C, Gross E M. Polyphenolic allelochemicals from the aquatic angiosperm *Myriophyllum spicatum* inhibit photosystem II. Plant Physiology, 2002, 130(4): 2011-2018.
- [5] 韩丽红,刘潮,魏芳. 蓝桉对紫茎泽兰的化感作用及其生物测定. 实验科学与技术, 2008, 6(5): 36-40.
- [6] 刘小香,谢龙莲,陈秋波,王真辉. 桉树化感作用研究进展. 热带农业科学, 2004, 24(2): 54-60.
- [7] 吴锦容,彭少麟. 化感——外来入侵植物的“Novel Weapons”. 生态学报, 2005, 25(11): 3093-3097.
- [8] 彭少麟,向言词. 植物外来物种入侵及其对生态系统的影响. 生态学报, 1999, 19(4): 560-569.
- [9] 徐大平,张宁南. 桉树人工林生态效应研究进展. 广西林业科学, 2006, 35(4): 179-187.
- [10] 郑丽,冯玉龙. 紫茎泽兰叶片化感作用对 10 种草本植物种子萌发和幼苗生长的影响. 生态学报, 2005, 25(10): 2782-2787.
- [11] Turk M A, Tawaha A M. Inhibitory effects of aqueous extracts of black mustard on germination and growth of lentil. Journal of Agronomy, 2002, 1(1): 28-30.
- [12] Turk M A, Tawaha A M. Allelopathic effect of black mustard (*Brassica nigra* L.) on germination and growth of wild oat (*Avena fatua* L.). Crop Protection, 2003, 22(4): 673-677.
- [13] 曹潘荣,骆世明. 柠檬桉的他感作用研究. 华南农业大学学报, 1996, 17(2): 7-11.
- [14] 黄卓烈,林韶湘,谭绍满,林松煜,杨国清,莫晓勇. 尾叶桉等植物叶提取液对几种植物插条生根和种子萌发的影响. 林业科学研究, 1997, 10(5): 546-550.
- [15] 高丹,胡庭兴,黄绍虎,万雪. 巨桉主要器官浸提液对三种牧草的化感作用初步探讨. 四川农业大学学报, 2007, 25(3): 365-368.
- [16] 王朋,王莹,孔垂华. 植物挥发性单萜经土壤载体的化感作用——以三裂叶豚草 (*Ambrosia trifida* L.) 为例. 生态学报, 2008, 28(1): 62-68.
- [17] 杨敏文. 快速测定植物叶片叶绿素含量方法的探讨. 光谱实验室, 2002, 19(4): 478-481.

- [18] 叶子飘, 于强. 一个光合作用光响应新模型与传统模型的比较. 沈阳农业大学学报, 2007, 38(6): 771-775.
- [19] 王建林, 于贵瑞, 王伯伦, 齐华, 徐正进. 北方梗稻光合速率、气孔导度对光强和 CO₂ 浓度的响应. 植物生态学报, 2005, 29(1): 16-25.
- [20] Williamson G B, Richardson D. Bioassays for allelopathy: measuring treatment responses with independent controls. *Journal of Chemical Ecology*, 1998, 14(1): 181-187.
- [21] 王萍, 郭晓冬, 赵鹏. 低温弱光对辣椒叶片光合色素含量的影响. 北方园艺, 2007, (7): 15-17.
- [22] 王邦锡, 何军贤, 黄久常. 水分胁迫导致小麦叶片光合作用下降的非气孔因素. 植物生理学报, 1992, 18(1): 77-79.
- [23] 韩刚, 赵忠. 不同土壤水分下 4 种沙生灌木的光合光响应特性. 生态学报, 2010, 30(15): 4019-4026.
- [24] 徐大平, 张宁南. 桉树人工林生态效应研究进展. 广西林业科学, 2006, 35(4): 179-187, 201-201.
- [25] 郁继华, 张韵, 牛彩霞, 李健建. 两种化感物质对茄子幼苗光合作用及叶绿素荧光参数的影响. 应用生态学报, 2006, 17(9): 1629-1632.
- [26] 吴凤芝, 潘凯, 马凤鸣, 王学东. 苯丙烯酸对黄瓜幼苗光合作用和细胞超微结构的影响. 园艺学报, 2004, 31(2): 183-188.
- [27] 贾黎明, 翟明普, 冯长红. 化感作用物对油松幼苗生长及光合作用的影响. 北京林业大学学报, 2003, 25(4): 6-10.
- [28] 陈良华, 弓平, 杨万琴, 张健, 胡庭兴. 巨桉凋落叶分解初期对小白菜光合生理特性的影响. 四川农业大学学报, 2012, 30(2): 174-180.
- [29] 吴秀华, 胡庭兴, 杨万勤, 陈洪, 胡红玲, 涂利华, 泮永祥, 曾凡明. 巨桉凋落叶分解对菊苣生长及光合特性的影响. 应用生态学报, 2012, 23(1): 1-8.
- [30] 徐俊增, 彭世彰, 魏征, 缴锡云. 节水灌溉水稻叶片胞间 CO₂ 浓度及气孔与非气孔限制. 农业工程学报, 2010, 26(7): 76-80.
- [31] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题. 植物生理学通讯, 1997, 33(4): 241-244.
- [32] Farquhar G D, Sharkey D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33(1): 317-345.