DOI: 10.5846/stxb201708041400
李朝婵,钱沉鱼,全文选,唐凤华,欧静.野生露珠杜鹃林不同分解层的土壤化感潜力.生态学报,2018,38(13): - .
Li C C, Qian C Y, Quan W X, Tang F H, Ou J. Allelopathic potential evaluation of different soil decomposition layers in wild *Rhododendron irroratum* forest. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(13): - .

野生露珠杜鹃林不同分解层的土壤化感潜力

李朝婵[1,2],钱沉鱼[1],全文选[1,*],唐凤华[1],欧 静[3]

1 贵州师范大学贵州省山地环境保护重点实验室,贵阳 550001

2 中国科学院地球化学研究所环境地球化学国家重点实验室,贵阳 550018

3 贵州大学林学院,贵阳 550025

摘要:探明野生杜鹃群落不同层次土壤浸提物的化学成分及其含量差异,为阐明杜鹃群落天然更新障碍与化感作用之间的关系提供基础数据,从化学生态学角度解释群落天然更新障碍的原因。通过种子发芽试验,比较凋落物层(L 层)、腐殖质层(H 层)和土壤表层(S 层)浸提液对自身种子萌发的化感效应,采用内标法结合气相色谱-质谱(GC/MS)联用等技术鉴定土壤浸提液所含的有机化合物。(1)种子发芽试验显示,露珠杜鹃不同土壤层浸提液的化感效应不同。L 层的抑制作用最为强烈,其浸提液显著抑制自身种子的萌发。H 层和 S 层对自身具有一定的抑制作用,与对照相比不显著;(2)鉴定了不同层次土壤浸提液中所含的有机化合物,L 层、H 层和 S 层均检测出 31 种组分,其中相对含量大于 5%的组分分别有 6、8 和 8 种。L 层浸提液主要化感成分为丙三醇和棕榈酸,分别达到总量的 19.56%和 19.17%;H 层主要化感成分为 2-羟基丙酸和棕榈酸,分别达到总量的 14.05%和 12.48%;S 层土壤浸提物的主要化感成分为棕榈酸和 2-羟基乙酸,分别达到总量的 14.91%和 12.79%。野生露珠杜鹃不同土壤浸提物的化感物质含量以 L 层最高,L 层作为群落土壤化感物质的主要来源;从化感物质组分来分,长链脂肪酸和有机酸类是 H 层和 S 层主要的化感物质种类,长链脂肪酸类和醇类是 L 层主要的化感物质种类。杜鹃群落林下土壤中存在的化感物质可能是其天然更新障碍的重要原因之一。

关键词:野生杜鹃;土壤;化感效应;群落更新;化感作用

Allelopathic potential evaluation of different soil decomposition layers in wild *Rhododendron irroratum* forest

LI Chaochan[1,2], QIAN Chenyu[1], QUAN Wenxuan[1,*], TANG Fenghua[1], OU Jing[3]

1 *Key Laboratory of Mountainous Environmental Protection of Guizhou, Guizhou Normal University Guiyang* 550001, *China*

2 *State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences Guiyang* 550018, *China*

3 *College of Forestry, Guizhou University Guiyang* 550025, *China*

Abstract: The chemical composition of extractions of different soil layers from a *Rhododendron irroratum* forest was analyzed to provide basic data on the relationships between the community's natural regeneration barrier and allelopathy and to explain the natural regeneration barrier factors from the perspective of chemical ecology. The allelopathic effects of litter layer (L layer), humus layer (H layer), and soil layer (S layer) extractions were compared using seed germination methods. The organic compounds in the three extractions were assessed using the internal standard method with gas chromatography-mass spectrometry (GC/MS). (1) The seed germination test showed that of the three layers, L layer had the strongest inhibitory effect and its extraction inhibits seed germination, while H layer and S layer had some inhibitory

基金项目:国家自然科学基金项目(31460136, 31560223);贵州省林业厅项目(黔林科合[2016]09);贵州省科技厅联合基金项目(黔科合 LH 字[2016]7203 号; 黔科中引地[2017] 4006

收稿日期:2017-08-04; **网络出版日期**:2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wenxuanq@gznu.edu.cn

effect that was not significant compared with the control. (2) Thirty-one components were identified from the organic compounds of L layer, H layer, and S layer, in which there were 6, 8, and 8 kinds, respectively, with relative contents of more than 5%. The main allelochemical components of L layer are glycerol and palmitic acid, with relative contents as high as 19.56% and 19.17%; the main allelochemical components of H layer are 2-hydroxypropanoic acid and palmitic acid, with relative contents up to 14.05% and 12.48%; and the main allelochemical components of L layer are palmitic acid and 2-hydroxyacetic acid, with relative contents as high as 14.91% and 12.79%. L layer had the highest contents of allelochemical compounds, and L layer was the main source of soil allelochemicals. The main allelochemicals in H layer and S layer were long-chain fatty acids and organic acids, and the major allelochemicals in L layer were long-chain fatty acids and alcohols. The allelochemicals of *Rhododendron* community soils might be one of the main reasons for the natural regeneration barrier in this community.

Key Words: wild *Rhododendron*; soils; allelopathic effect; community germination; allelopathy

化感作用(Allelopathy)是影响森林天然更新的重要因子,植物群落天然更新与其化感作用存在密切联系[1-2],土壤层中的化感物质对土壤环境和林木生长具有重要影响[3]。植物通过化感作用对其它植物(包括同一物种的其它个体)产生作用,增强本物种对其它物种的竞争力或自身对其它个体的竞争力,具有调节种群结构的作用[4-5]。植物之间的化感作用是当前化学生态学研究的热点,它通过向环境中释放化学物质,从而促进或抑制林冠层下及周围植物的生长和发育[6-9]。

在野生杜鹃群落的化感作用研究中,极大杜鹃(*Rhododendron maximum*)土壤化感物质抑制幼苗生长[10],其枯枝落叶浸提液对种子萌发、幼苗根生长的抑制作用[11],台湾杜鹃(*Rhododendron formosanum*)对土壤微生物具有化感作用[12-13]。化感作用在其他植物群落中也有相应的表现,由于优势树种产生的化感物质不断积累而影响林下植被的生长[14-16]。周艳等通过对杜鹃枯落叶浸提液对种子萌发和幼苗生长具有抑制作用[17],李朝婵等分析探讨了杜鹃群落林内气体中的化感物质成分[18]。

在百里杜鹃国家级森林公园内,野生杜鹃群落内有性繁殖及天然更新均出现严重的障碍,幼龄种群缺失严重,形成巨大的可持续发展问题[18-19]。因此,如何通过深入研究化感作用对群落天然更新的影响,采取人为措施降低化感作用的干扰促进群落内的实生苗更新,是一个亟待研究的课题。本文通过对杜鹃群落土壤化感物质的研究,探明并比较不同土壤层浸提物的化学组成及含量差异,从机理上研究野生杜鹃的自毒作用,揭示化感自毒作用在群落中的自然化学调控机理,明确群落天然更新障碍问题,在理论上和实践上都具有重要的参考价值及科学意义。

1 材料与方法

1.1 样地设置与调查

百里杜鹃国家级森林公园位于贵州西北部黔西县和大方县交界处(105°50′16″—106°04′57″E, 27°10′07″—27°17′55″N),海拔 1060—2121 m,年均相对湿度为 84%。小气候温凉湿润,年平均积温 4200℃,最冷月(1 月)均温为 2℃,最热月(7 月)均温 21℃。年降水量 1000—1100 mm,春夏降水量占 70%,水热同季。在研究区百里杜鹃国家森林公园内选择 3 个典型的野生露珠杜鹃(*Rhododendron irroratum* Franch)群落样地,每个样地采集 3 个样点的枯枝落叶层(L 层)、腐殖质层(H 层)和土壤表层(S 层)样品分别混合。具体方法为:每个样点挖取土壤剖面取样品,分样点进行土样混合。每个土壤取 3 个不同层次,每层平行 3 次取样,共计 27 个样品。然后将样品自然晾干,用粉碎机研磨,4 ℃下保存,供测试分析。

1.2 浸提液的制备与发芽试验

分别将 L 层、H 层和 S 层样品研碎,按 1g/3mL 的比例加入蒸馏水,常温浸泡 48 h,用灭菌纱布过滤后得到浸提液,保存于 4℃冰箱中备用。选择颗粒饱满、大小均匀的当年生露珠杜鹃种子,用 0.2%的高锰酸钾溶

液消毒 3—5 min,然后用无菌蒸馏水冲洗 3—5 次至洗净,在人工气候培养箱中进行发芽试验。发芽试验参照文献方法并加以改进[12],具体为在发芽盒中分别铺满粉碎后 L 层、H 层、S 层样品作为基质,对照采用双层滤纸作为基质,处理组分别用提取的浸提液进行喷洒,对照用蒸馏水进行喷洒。在 10 d 和 30 d 时统计发芽情况。发芽率(GR)= 发芽种子数/供试种子总数×100%。化感效应指数(response index,RI)= 1- C/T ($T \geqslant C$)或 $RI=T/C-1$($T<C$)。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[20]。

1.3　化感物质的测定

1.3.1　仪器与检测

气质联谱仪(美国 Agilent,7890A-5975C,带 CTC 多功能自动进样器);三氯甲烷(色谱级 TEDIA)、甲醇(色谱纯 TEDIA)、吡啶(色谱纯 TEDIA)、内标己二酸(纯度≥99.5%,Sigma- Aldrich)、甲氧胺盐酸盐(Sigma-Aldrich)、N-甲基-N-三甲基硅烷基三氟乙酰胺(MSTFA)(Sigma-Aldrich)等化学试剂及标准品。样品处理方法参照文献[21],离心后取上清液用 GC-MS 检测。

1.3.2　检测条件

GC 条件:色谱柱:HP-5 MS(60 m × 250 μm × 0.25 μm)毛细管色谱柱,进样口温度:280℃;进样量:1 μL;分流比:10∶1;柱流速:1.0 mL/min;升温程序:60℃ 保持 4 min,然后以 5℃/min 升到 280℃ 保持 5 min。

质谱条件:离子源温度:230℃,四级杆温度:150℃;电离能:70eV,传输线温度:280℃,全扫描质量数范围 35—600 aum,溶剂延迟:15.00 min;采集模式:全扫描(Scan)采集。MS 谱库:NIST08 库和 Willy08 库。

1.4　数据处理

对总离子流图中的各峰经质谱计算机数据系统检索及核对 Nist08 和 Wiley08 标准质谱图,确定各化学成分,用内标法法测定各物质的含量。采用 SPSS 17.0 统计软件进行单因素方差分析和 LSD 多重比较,采用 R 统计软件和 Origin 软件进行绘图。

2　结果与分析

2.1　不同土壤层浸提液对杜鹃种子萌发的化感自毒效应

如表 1 所示,10 d 时,L 层和 H 层浸提液处理的种子的发芽势较其对照差异极显著($P<0.01$),表现为抑制种子萌发。30 d 时,L 层、H 层和 S 层浸提液处理的种子的发芽率较其对照差异极显著($P<0.01$),发芽率依次是 L 层<H 层<S 层。化感效应指数(RI)是衡量化感作用强度的重要指标,正值表示促进效应,负值表示抑制效应。L 层、H 层和 S 层 30d 的化感指数分别为-0.385、-0.148 和-0.086,随着土壤深度的增加浸提液对种子萌发的抑制作用逐渐减弱,其中,S 层、H 层与 L 层相比差异极显著。

表 1　不同浸提液对种子发芽率和化感效应指数的影响(平均值±标准差)

Table 1　Effect of water extraction of soils on seed germination rates and allelopathic effect index(mean±SD)

处理 Treatment	10d 发芽率/% Germination rate	30d 发芽率/% Germination rate	30d 化感效应指数(RI) Response index
CK	68.00±3.61a	88.62±3.77a	0a
S 层	70.36±2.80a	80.93±2.16b	-0.086±0.021b
H 层	48.19±2.67b	75.41±2.22b	-0.148±0.036b
L 层	31.33±3.21c	54.51±2.57c	-0.385±0.029c

CK:空白对照,Control check;S:土壤,Soil;H:腐殖质,Humus;L:枯枝落叶,Litter;同一列不同字母表示差异极显著,显著水平为 1%

2.2　不同土壤层的浸提物的化感物质鉴定与分析

3 个土壤层浸提液的气相色谱总离子流见图 1,结合质谱库及前人研究鉴定和确定化感物质成分[6,22]。从杜鹃 L 层、H 层和 S 层中鉴定出的化感物质共有 31 种(表 2),主要为长链脂肪酸、有机酸类、醇类、生物碱类、酚酸类、氨基酸类等 6 大类物质。其中,L 层主要有机物(含量超过 5%)丙三醇(19.56%)、棕榈酸(19.

17%)、肌醇(9.52%)、2-羟基乙酸(7.31%)、2,2′-联吡啶(7.30%)、硬脂酸(6.57%)。H 层主要有机物 2-羟基丙酸(14.05%)、棕榈酸(12.48%)、2,2′-联吡啶(11.11%)、2,3′-联吡啶(7.76%)、丙三醇 Glycerol(7.16%)、2,4′-联吡啶(6.43%)、2-羟基乙酸 2-Hydroxyacetic acid(6.18%)和 3-吡啶甲酸(5.26%)。S 层主要有机物有 8 种,分别为棕榈酸(14.91%)、2-羟基乙酸(12.79%)、2,2′-联吡啶(12.68%)、2-羟基丙酸(7.56%)、2,3′-联吡啶 6.95%、硬脂酸(5.43%)、丙三醇(5.26%)和 2,4′-联吡啶(5.01%)。说明杜鹃林下不同土壤层主要化感物质组成具有明显差异。

表 2 不同土壤层浸提液的主要化感成分

Table 2 Major allelochemical of extracts from different layers

序号 No.	化合物名称 Compound name	保留时间 Retention time /min	分子式 Formula	含量 Concentration /(ng/g)		
				L 层 L layer	H 层 H layer	S 层 S layer
1	2-羟基丙酸 2-Hydroxypropanoic acid	17.05	$C_3H_6O_3$	8.06±0.22a	110.57±9.88c	30.66±2.97b
2	2-羟基乙酸 2-Hydroxyacetic acid	17.47	$C_2H_4O_3$	67.30±3.89a	48.65±7.29b	51.85±2.93b
3	丙三醇 Glycerol	23.36	$C_3H_8O_3$	180.06±1.37a	56.32±8.37b	20.65±1.06c
4	3-吡啶甲酸 3-Picolinic acid	23.82	$C_6H_5NO_2$	17.62±2.01a	41.40±5.89b	9.16±0.19c
5	苯乙酸 Phenylacetic acid	23.97	$C_8H_8O_2$	4.19±0.39a	2.98±0.2b3	1.92±0.13c
6	丁二酸 Succinic acid	24.33	$C_4H_6O_4$	0.31±0.01a	5.06±0.59c	1.21±0.06b
7	2,3-二羟基丙酸 2,3-dihydroxy-Propanoic acid	24.96	$C_3H_6O_4$	0.98±0.02a	4.99±0.43c	1.40±0.10b
8	2,2′-联吡啶 2,2′-Dipyridine	27.99	$C_{10}H_8N_2$	67.15±1.34a	87.37±5.03b	51.42±4.67c
9	苹果酸 Malic acid	29.05	$C_4H_6O_5$	2.83±0.10a	5.61±0.85b	1.54±0.12c
10	脯氨酸 Proline	29.93	$C_5H_9NO_2$	0.35±0.06a	25.01±3.83b	15.13±2.05c
11	2,3′-联吡啶 2,3′-Bipyridine	30.29	$C_{10}H_8N_2$	32.27±3.09a	61.03±1.14b	28.18±2.13a
12	2,4′-联吡啶 2,4′-Dipyridine	30.4	$C_{10}H_8N_2$	24.03±1.34a	50.61±0.61b	20.33±0.45c
13	3-羟基苯甲酸 3-Hydroxybenzoic acid	30.84	$C_7H_6O_3$	1.22±0.17a	1.12±0.13a	0.40±0.06b
14	2,3,4-三羟基丁酸 2,3,4-Hydroxybutyric Acid	30.95	$C_4H_8O_3$	0.84±0.19a	1.28±0.30a	0.20±0.03b
15	p-羟基苯甲酸 p-Hydroxybenzoic acid	32.29	$C_7H_6O_3$	2.33±0.29a	3.04±0.19b	1.51±0.07c
16	4-羟基苯乙酸 4-Hydroxyphenylacetic acid	32.57	$C_8H_8O_3$	0.71±0.03a	0.69±0.10a	0.17±0.03b
17	对苯二酸 Terephthalic acid	35.94	$C_8H_6O_4$	36.37±5.80a	25.34±2.30b	19.03±0.16c
18	3,4-二羟基苯甲酸 3,4-Dihydroxybenzoic acid	36.59	$C_7H_6O_4$	12.01±0.17a	9.43±1.31b	4.70±0.41c
19	肉豆蔻酸 Myristic acid	36.92	$C_{14}H_{28}O_2$	11.35±1.69a	9.46±1.19a	4.53±0.50b
20	正十五酸 Pentadecanoic acid	38.18	$C_{15}H_{30}O_2$	4.10±0.32a	6.57±0.87b	2.60±0.25a
21	棕榈酸 Palmitic acid	40.79	$C_{16}H_{32}O_2$	176.46±11.87a	98.20±11.35b	60.46±7.66c
22	肌醇 Inositol	42.31	$C_6H_{12}O_6$	87.64±14.15a	36.54±4.32b	8.97±0.79c
23	甘露醇 Mannitol	43.2	$C_6H_{14}O_6$	5.55±0.68a	19.34±2.33b	2.25±0.34c
24	亚油酸 Linoleic acid	43.84	$C_{18}H_{32}O_2$	27.39±2.77a	3.19±0.38b	0.99±0.18c
25	油酸 Oleic acid	43.91	$C_{18}H_{34}O_2$	30.58±0.83a	9.44±1.09b	4.89±0.59c
26	亚麻酸 α-Linolenic acid	44.02	$C_{18}H_{30}O_2$	3.43±0.72a	3.66±0.53a	1.82±0.18b
27	硬脂酸 Stearic acid	44.32	$C_{18}H_{36}O_2$	60.49±4.31a	32.12±4.12b	22.00±2.83c
28	正二十醇 Eicosanol	46.14	$C_{20}H_{42}O$	2.57±0.58a	3.09±0.49a	4.58±0.39b
29	正二十酸 Eicosanoic acid	47.57	$C_{20}H_{40}O_2$	18.44±0.53a	5.13±0.71b	5.06±0.52b
30	正二十二醇 Behenyl alcohol	49.31	$C_{22}H_{46}O$	11.42±0.99a	11.26±1.42a	18.46±1.97b
31	正二十二酸 Docosanoic acid	50.92	$C_{22}H_{44}O_2$	22.41±2.86a	8.22±0.91b	9.33±1.20b

表中同行不同字母表示各土壤层次间的差异显著性,小写字母表示($P<0.01$)下同;匹配度为离子源 EI 中与 Nist08 标准谱库的匹配程度,当 Nist08 库检索小于 50%时用 Willy08 库检索;相对标准偏差为每个样品测试 3 次的平均值;相对含量是以己二酸为内标的相对含量值(假定校正因子为 1)

2.3 不同土壤层的浸提物的化感物质类别

通过 GC-MS 分析,从杜鹃群落的 L 层、H 层和 S 层中均鉴定到长链脂肪酸类 9 种、有机酸类 7 种、醇类 5

种、生物碱类 3 种、酚酸类 6 种和氨基酸类 1 种等 6 大类化感物质(表 3)。其中,长链脂肪酸类、有机酸类和生物碱类是 H 层和 S 层主要的化感物质种类,长链脂肪酸类和醇类是 L 层主要的化感物质种类。L 层、H 层和 S 层化感物质含量分别为 920.44 ng /g、786.71 ng /g 和 405.39 ng /g,表现为 L 层>H 层>S 层,除有机酸类、生物碱类的 L 层与 S 层无极显著差异,其他各层次间化感组分相比差异极显著(表 3)。随着土壤深度的增加,长链脂肪酸类、醇类和酚酸类物质含量呈逐渐降低趋势;有机酸类、生物碱类和氨基酸类物质在 H 层形成累积,相对含量在 H 层最高。

表 3　不同土壤层化感物质组分的相对含量

Table 3　Relative content of allelochemical constitute with extractions from different layers

组分 Component	L 层 L layer		H 层 H layer		S 层 S layer	
	相对含量 Relative concentration /(ng/g)	占总量百分比 Percentage of total/%	相对含量 Relative concentration /(ng/g)	占总量百分比 Percentage of total/%	相对含量 Relative concentration /(ng/g)	占总量百分比 Percentage of total/%
长链脂肪酸类 Long-chain fatty acids	354.64±25.90a	38.54±1.32	175.98±21.14b	22.32±1.03	110.90±13.90c	27.48±2.65
有机酸类 Organic acids	97.93±6.44a	10.64±0.35	217.55±25.22b	27.60±1.18	96.02±6.38a	23.69±1.50
醇类 Alcohols	287.25±17.76a	31.20±1.63	126.55±16.93b	16.04±0.99	54.91±4.55c	13.56±1.30
生物碱类 Alkaloids	123.46±14.77a	13.42±0.66	199.01±6.78b	25.42±2.58	99.92±6.24a	24.65±1.19
酚酸类 Phenolic acids	56.81±6.84a	6.17±0.62	42.60±4.06b	5.41±0.44	27.72±0.85c	6.85±0.32
氨基酸类 Amino acids	0.35±0.06a	0.04±0.01	25.01±3.83b	3.21±0.71	15.13±2.05c	3.77±0.74
合计 Total	920.44±10.05a	100.00	786.71±57.11b	100.00	405.39±27.05c	100.00

长链脂肪酸类序号为 19, 20, 21, 24, 25, 26, 27, 29, 31;有机酸类序号为 1, 2, 4, 6, 7, 9, 14;醇类序号为 3, 22, 23, 28, 30;生物碱类序号为 8, 11,12;酚酸类序号为 5, 13, 15, 16, 17, 18;氨基酸类序号为 10

按照表 3 组分划分,各组分数据采用 Z-Score 标准化后,调取 R 软件的 gplots 程序包,生成聚类热图(图 1)。热图纵向各个分解层的聚类树显示,各个分解层可以分为两类:第一类为露珠杜鹃的 L 层,主要特征是长链脂肪酸类、醇类含量明显高于平均值;第二类为露珠杜鹃的 H 和 S 层,主要特征是氨基酸明显高于平均值,长链脂肪酸类、醇类含量明显低于平均值。横向各组分的聚类树显示,各土壤层次的化感物质可以分为三类:第一类为长链脂肪酸类和醇类,主要特征是 L 层>H 层>S 层;第二类为生物碱和有机酸类,主要特征是各层的含量 S 层最高;其他化感物质归为第三类(图 1)。

3　结论与讨论

3.1　化感作用与森林天然更新

生态系统中的植物通过化学作用获得更多更大比例的资源[23],在特定环境中化感作用不仅能影响同种或异种植物的种子萌发、植株生长等,也是影响森林天然更新的重要因子。植物的生态适应机制是在进化过程中获得的,化感物质是森林群落演替和天然更新的重要化学手段,包括外来植物入侵、植株再生、植物间的化学信息、抑制林下幼苗的萌发与生长、改变土壤理化性质和生物学特性[24]。植物通过化感物质累积影响自身及邻近植物的生长,从而影响群落更新,尤其是对逆境条件下的下层植物[25-28]。

在研究区百里杜鹃国家级森林公园内,野生杜鹃群落结构、动态和更新对森林生态系统的稳定、演替起着十分重要的作用。前人研究认为化感物质以有机酸类、醇类物质较为多见,尤其是酚酸类是重要的化感物质[29]。本研究中杜鹃群落的 S 层和 H 层的化感物质主要为脂肪酸和有机酸,L 层主要化感成分为脂肪酸和醇类物质。其中,本研究中测定的联吡啶是有机合成中间体,在土壤中比较少见,有待进一步的确定。目前,研究区内野生杜鹃群落天然更新出现严重的障碍,幼龄种群缺失严重,形成巨大的可持续发展障碍,繁殖障碍将导致植物种群的遗传多样性降低和生产力下降。因此,在对野生杜鹃群落生境及周边地貌的改变难以逆转的情况下,如何通过研究化感作用对群落天然更新的影响,采取人为措施降低化感作用促进天然更新,是一个

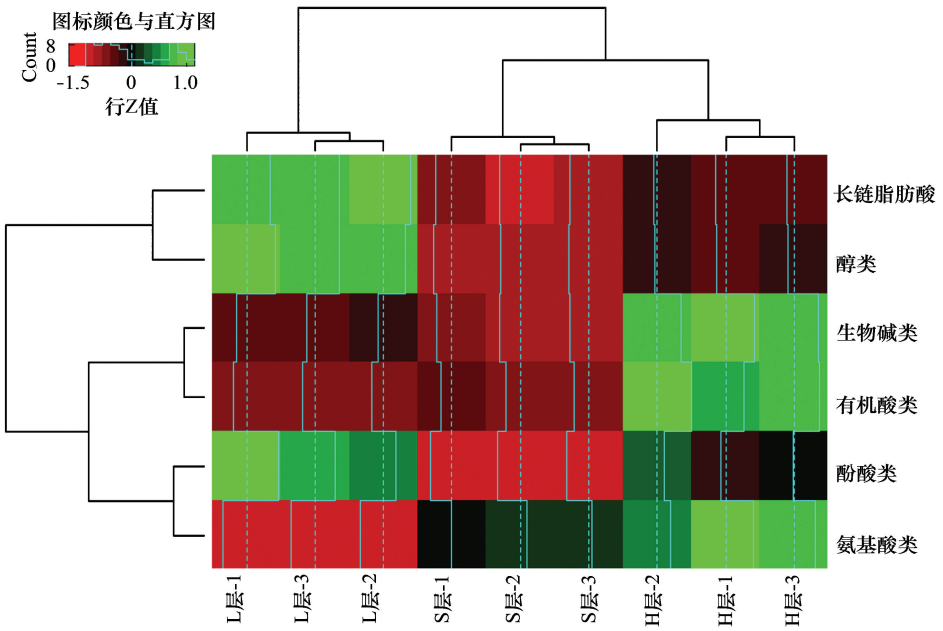


图 1 不同土壤层各化感物质组分的聚类分析和热图

Fig.1 Hierarchical cluster analysis and heatmap of allelochemical constitute and soil layers

注:图中 L、H、S 分别表示枯枝落叶层、腐殖质层和土壤层,数字 1,2,3 分别为 3 个样地的编号。

亟待研究的课题。

近年来,对生态系统化感作用研究已成为国际研究热点和课题。科学家对化感作用不断拓展其内涵和涵义[4-5, 30-31]。化感物质影响林冠下幼苗生长,控制杂草生长和物种组成,对群落更新有直接影响[32]。本研究杜鹃群落中存在长链脂肪酸类、有机酸类和醇类物质,这些物质均属于化感物质,其中酚酸物质在较低浓度下即具有较强的化感作用潜力[8]。由于化感作用在自然界存在的复杂性,尽可能模仿自然界的条件可以使研究结果更具有生态学意义。本研究结果表明,L 层、H 层、S 层浸提液对种子的发芽具有一定的抑制作用,在林业经营中要引起足够的重视,不同浸提液对杜鹃种子发芽率产生了不同影响,这与前人研究结果相符。

3.2 化感物质的释放途径与土壤微生物的相互作用

化感物质被释放到环境中主要有以下几个途径:雨雾淋溶、自然挥发、根系分泌与枯枝落叶分解、植株分解、种子萌发与花粉传播等[9, 16, 33-34],土壤层对种子萌发和早期幼苗的建立产生重要的影响[35-36]。国内外专家对植物群落内的枯枝落叶层(L 层)进行了较多的研究和关注,研究认为较厚的 L 层对种子萌发、幼苗生长产生抑制,从而影响天然更新,L 层是化感物质的主要来源[16, 25, 33, 37]。也有学者关注腐殖质层和植物根际土壤的化感作用,提取并鉴定了其物质成分,认为根际土壤是植物分泌物产生化感作用的主要载体[38-39]。因此,在植物化感效应评价中,有必要进行全面的多方位研究来解析特定群落的化感物质来源。

土壤是化感作用的重要载体和途径,土壤微生物与化感作用密切相关。土壤微生物是化感效应重要的决定因素之一,目前多数生物入侵的化感作用研究没有考虑土壤微生物所起的作用。一方面土壤微生物可逐渐适应和降解植物释放的化感物质并缓解其化感作用[40-41],植物根部渗出液可为土壤微生物提供碳源和氮源,同时土壤微生物有助于提高植物的抗性[42],因此从植物根际土壤中筛选抑制性土壤微生物是一个可行的研究思路[43]。另一方面植物通过释放化感物质到土壤中,直接破坏“植物-土壤微生物”共生系统而成为入侵种[44],入侵植物释放的化感物质通过与土壤微生物的相互作用来抑制本土植物生长[45]。因此,在检测和评价植物化感效应的研究中,考虑土壤微生物对化感效应的影响是非常必要的。

参考文献(References):

[1] Duke S O. Ecophysiological aspects of allelopathy. Planta, 2003, 217(4): 529-539.

[2] Zhang Y J, Tang S M, Liu K S, Li X F, Huang D, Wang K. The allelopathic effect of *Potentilla acaulis* on the changes of plant community in grassland, northern China. Ecological Research, 2015, 30(1): 41-47.

[3] Bais H P, Weir T L, Perry L G, Gilroy S, Vivanco J M. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. Annual Review of Plant Biology, 2006, 57: 233-266.

[4] Rice E L. Allelopathy-an update. The Botanical Review, 1979, 45(1): 15-109.

[5] Inderjit, Wardle D A, Karban R, Callaway R M. The ecosystem and evolutionary contexts of allelopathy. Trends in Ecology and Evolution, 2011, 26(12): 655-662.

[6] Zeng R S, Mallik A U, Luo S M. Allelopathy in Sustainable Agriculture and Forestry. New York: Springer, 2008.

[7] Kong C H. Ecological pest management and control by using allelopathic weeds (*Ageratum conyzoides*, *Ambrosia trifida*, and *Lantana camara*) and their allelochemicals in China. Weed Biology and Management, 2010, 10(2): 73-80.

[8] Blum U. Plant-Plant Allelopathic Interactions: Phenolic Acids, Cover Crops and Weed Emergence. The Netherlands: Springer, 2011.

[9] Lorenzo P, Palomera-Pérez A, Reigosa M J, González L. Allelopathic interference of invasive *Acacia dealbata* Link on the physiological parameters of native understory species. Plant Ecology, 2011, 212(3): 403-412.

[10] Day F P, Phillips D L, Monk C D. Forest communities and patterns//Swank W T, Crossley D A Jr, eds. Forest Hydrology and Ecology at Coweeta. New York: Springer-Verlag, 1988: 141-149.

[11] Nilsen E T, Walker J F, Miller O K, Semones S W, Lei T T, Clinton B D. Inhibition of seedling survival under *Rhododendron maximum* (Ericaceae): could allelopathy be a cause? American Journal of Botany, 1999, 86(11): 1597-1605.

[12] Chou S C, Huang C H, Hsu T W, Wu C C, Chou C H. Allelopathic potential of *Rhododendron formosanum* Hemsl in Taiwan. Allelopathy Journal, 2010, 25(1): 73-91.

[13] Wang C M, Li T C, Jhan Y L, Weng J H, Chou C H. The impact of microbial biotransformation of catechin in enhancing the allelopathic effects of *Rhododendron formosanum*. PLoS One, 2013, 8(12): e85162.

[14] Loydi A, Lohse K, Otte A, Donath T W, Eckstein R L. Distribution and effects of tree leaf litter on vegetation composition and biomass in a forest-grassland ecotone. Journal of Plant Ecology, 2014, 7(3): 264-275.

[15] Smith L M, Reynolds H L. Light, allelopathy, and post-mortem invasive impact on native forest understory species. Biological Invasions, 2014, 16(5): 1131-1144.

[16] Kimura F, Sato M, Kato-Noguchi H. Allelopathy of pine litter: delivery of allelopathic substances into forest floor. Journal of Plant Biology, 2015, 58(1): 61-67.

[17] 周艳, 陈训, 韦小丽, 伍庆, 李朝婵. 凋落物对迷人杜鹃幼苗更新和种子萌发的影响. 林业科学, 2015, 51(3): 65-74.

[18] 李朝婵, 乙引, 全文选, 田红红. 野生高山杜鹃群落林内自然挥发的化感成分. 林业科学, 2015, 51(12): 35-44.

[19] 乙引, 陈训, 陈雪鹃, 李朝婵. 贵州百里杜鹃国家森林公园综合科学考察. 北京: 科学出版社, 2016.

[20] Williamson G B, Richardson D. Bioassays for allelopathy: measuring treatment responses with independent controls. Journal of Chemical Ecology, 1988, 14(1): 181-187.

[21] Zhang L, Wang X Y, Guo J Z, Xia Q L, Zhao G, Zhou H N, Xie F W. Metabolic profiling of Chinese tobacco leaf of different geographical origins by GC-MS. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2013, 61(11): 2597-2605.

[22] Rice E L. Allelopathy. 2nd ed. New York: Academic Press, 1984: 309-315.

[23] Reigosa M J, Gonzalez L. Forest ecosystems and allelopathy//Reigosa M J, Pedrol N, González L, eds. Allelopathy. the Netherlands: Springer, 2006: 451-463.

[24] Hierro J L, Callaway R M. Allelopathy and exotic plant invasion. Plant and Soil, 2003, 256(1): 29-39.

[25] Harris M R, Lamb D, Erskine P D. An investigation into the possible inhibitory effects of white cypress pine (*Callitris glaucophylla*) litter on the germination and growth of associated ground cover species. Australian Journal of Botany, 2003, 51(1): 93-102.

[26] 孔垂华. 植物与其它有机体的化学作用——潜在的有害生物控制途径. 中国农业科学, 2007, 40(4): 712-720.

[27] 孙庆花, 张超, 刘国彬, 薛萐. 黄土丘陵区草本群落演替中先锋种群茵陈蒿浸提液的化感作用. 生态学报, 2016, 36(8): 2233-2242.

[28] Zeng R S, Mallik A U, Luo S M. Allelopathy in forested ecosystems//Zeng R S, Mallik A U, Luo S M, eds. Allelopathy in Sustainable Agriculture and Forestry. New York: Springer, 2008: 363-386.

[29] Uddin M R, Li X, Won O J, Park S U, Pyon J Y. Herbicidal activity of phenolic compounds from hairy root cultures of *Fagopyrum tataricum*. Weed Research, 2012, 52(1): 25-33.

[30] Rice K J, Gordon D R, Hardison J L, Welker J M. Phenotypic variation in seedlings of a "keystone" tree species (*Quercus douglasii*): the interactive effects of acorn source and competitive environment. Oecologia, 1993, 96(4): 537-547.

[31] Meiners S J, Kong C H, Ladwig L M, Pisula N L, Lang K A. Developing an ecological context for allelopathy. Plant Ecology, 2012, 213(8):

1221-1227.

[32] Kato-Noguchi H, Kimura F, Ohno O, Suenaga K. Involvement of allelopathy in inhibition of understory growth in red pine forests. Journal of Plant Physiology, 2017, 218: 66-73.

[33] Ahmed R, Hoque A T M R, Hossain M K. Allelopathic effects of leaf litters of *Eucalyptus camaldulensis* on some forest and agricultural crops. Journal of Forestry Research, 2008, 19(1): 19-24.

[34] Zhang D J, Zhang J, Yang W Q, Wu F Z. Potential allelopathic effect of *Eucalyptus grandis* across a range of plantation ages. Ecological Research, 2010, 25(1): 13-23.

[35] Li Q, Cai J, Jiang Z M, Zhang S X. Allelopathic effects of walnut leaves leachate on seed germination, seedling growth of medicinal plants. Allelopathy Journal, 2010, 26(2): 235-242.

[36] 陈娟, 白尚斌, 周国模, 王懿祥, 梁倩倩, 程艳艳, 沈蕊. 毛竹浸提液对苦槠幼苗生长的化感效应. 生态学报, 2014, 34(16): 4499-4507.

[37] Watanabe T, Fukuzawa k, Shibata H. Temporal changes in litterfall, litter decomposition and their chemical composition in Sasa dwarf bamboo in a natural forest ecosystem of northern Japan. Journal of Forest Research, 2013, 18(2): 129-138.

[38] Yang L X, Wang P, Kong C H. Effect of larch (*Larix gmelini* Rupr.) root exudates on Manchurian walnut (*Juglans mandshurica* Maxim.) growth and soil juglone in a mixed-species plantation. Plant and Soil, 2010, 329(1/2): 249-258.

[39] González-Pérez J A, González-Vila F J, Arias M E, Rodríguez J, De La Rosa J M, Marañón T, Clemente L. Geochemical and ecological significance of soil lipids under *Rhododendron ponticum* stands. Environmental Chemistry Letters, 2011, 9(4): 453-464.

[40] Zeng R S, Mallik A U. Selected ectomycorrhizal fungi of black spruce (*Picea mariana*) can detoxify phenolic compounds of *Kalmia angustifolia*. Journal of Chemical Ecology, 2006, 32(7): 1473-1489.

[41] Li Y P, Feng Y L, Chen Y J, Tian Y H. Soil microbes alleviate allelopathy of invasive plants. Science Bulletin, 2015, 60(12): 1083-1091.

[42] Zuo S P, Li X W, Ma Y Q, Yang S Y. Soil microbes are linked to the allelopathic potential of different wheat genotypes. Plant and Soil, 2014, 378(1/2): 49-58.

[43] 张奇, 梁友谊, 胡文文, 杨小燕, 李家玉, 何海斌. 从化感水稻根际土壤中筛选抑草细菌的研究. 中国农学通报, 2015, 31(15): 170-174.

[44] Portales-Reyes C, van Doornik T, Schultheis E H, Suwa T. A novel impact of a novel weapon: allelochemicals in *Alliaria petiolata* disrupt the legume-rhizobia mutualism. Biological Invasions, 2015, 17(9): 2779-2791.

[45] 王亚男, 李睿玉, 朱晓换, 马丹炜, 张红. 土荆芥挥发油化感胁迫对土壤胞外酶活性和微生物多样性的影响. 生态学报, 2017, 37(13): 4318-4326.