

DOI: 10.5846/stxb201803010411

邓文红, 赵欣蕊, 张俊琦, 郭惠红. 沙蒿 (*Artemisia ordosica*) 水浸提液对 4 种伴生草本植物的化感作用. 生态学报, 2019, 39(15): - .

Deng W H, Zhao X R, Zhang J Q, Guo H H. Allelopathic effects of aqueous extracts from *Artemisia ordosica* on four associated herbaceous plants. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(15): - .

沙蒿 (*Artemisia ordosica*) 水浸提液对 4 种伴生草本植物的化感作用

邓文红^{1,*}, 赵欣蕊², 张俊琦¹, 郭惠红³

1 北京林业大学分析测试中心, 北京 100083

2 北京农学院园林学院, 北京 102206

3 北京林业大学生物科学与技术学院, 北京 100083

摘要:以生长在我国荒漠和半荒漠地区的特有植物沙蒿为供体植物, 沙米、虫实、草木樨状黄芪、狗尾草为受体植物, 研究了沙蒿根、茎、叶、种子水浸提液对受体植物种子发芽、幼苗生长以及根对 NH_4^+ 和 K^+ 吸收的化感效应的差异, 为沙区植被恢复中伴生杂草种类的选择提供理论依据。结果表明: 沙蒿水浸提液对 4 种受体植物种子发芽和幼苗生长均具有显著的化感效应, 沙米、虫实、草木樨状黄芪表现为抑制作用, 狗尾草表现为促进作用。不同部位沙蒿浸提液的化感作用不同, 根浸提液对沙米、虫实、狗尾草的化感效应最强, 茎浸提液对草木樨状黄芪的抑制最强。不同植物种及植物的不同发育时期对化感作用的敏感性也不同, 在 4 种受体植物中, 沙米受抑制最强, 其次为虫实、草木樨状黄芪, 且随浸提液浓度增加而显著增强, 而狗尾草具有一定的耐受力, 表现为促进作用。沙蒿浸提液对受体植物根长的影响最强, 其次是种子发芽、苗高和幼苗干质量。浸提液显著降低沙米、虫实、草木樨状黄芪根对 NH_4^+ 和 K^+ 的吸收, 增加狗尾草根对 NH_4^+ 和 K^+ 的吸收。研究结果表明雨水淋溶是沙蒿向环境中释放化感物质的途径之一, 化感作用在增强沙蒿生存竞争力, 扩大种群过程中起着不容忽视的作用, 可能是沙蒿单优势种群落形成的原因之一。

关键词: 沙蒿; 化感作用; 水浸提液; 种子发芽; 幼苗生长

Allelopathic effects of aqueous extracts from *Artemisia ordosica* on four associated herbaceous plants

DENG Wenhong^{1,*}, ZHAO Xinrui², ZHANG Junqi¹, GUO Huihong³

1 Analytical and Testing Center of Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 School of Landscape Architecture, Beijing University of Agriculture, Beijing 102206, China

3 College of Biological Sciences and Biotechnology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract: We selected *Artemisia ordosica* as the donator species, which is an endemic plant in the desert and semi-desert regions of China. Furthermore, we selected *Agriophyllum squarrosum*, *Corispermum hyssopifolium*, *Astragalus melilotoides*, and *Setaria viridis* as the receptor species. To find suitable associated herb species, which can co-occur, we compared the different effects of the aqueous extracts of all *A. ordosica* tissues (root, stem, leaf, and seed) on receptor plants, including seed germination, seedling growth, and root absorption of NH_4^+ and K^+ . The results showed that *A. ordosica* aqueous extracts produced significant allelopathy effect on seed germination and seedling growth of the four receptor plants. The extracts caused inhibitory effects on *A. squarrosum*, *C. hyssopifolium*, and *A. melilotoides*, but *S. viridis* was promoted. Extracts of

基金项目: “十二五”国家科技支撑计划(2012BAD16B02); 国家自然科学基金面上项目(31870650)

收稿日期: 2018-03-01; 网络出版日期: 2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dengwh@bjfu.edu.cn

different parts of *A. ordosica* exerted different allelopathic effects on the four herbs. Root extracts had the strongest allelopathic effects on *A. squarrosus*, *C. hyssopifolium*, and *S. viridis*, and stem extracts had the strongest inhibitory effects on *A. melilotoides*. The sensitivity of different plant species and developmental stages to allelopathic effects varied. *A. squarrosus* was the most inhibited and followed by *C. hyssopifolium* and *A. melilotoides* of the four receptor plants. With increasing concentration of *A. ordosica* extracts, seed germination and seedling growth significantly decreased. Conversely, *S. viridis* had a certain degree of *A. ordosica* extract resistance and was promoted. The extracts of *A. ordosica* had the strongest influence on root length, followed by seed germination, shoot height, and seedling dry mass, and significantly decreased the root absorption of NH_4^+ and K^+ in *A. squarrosus*, *C. hyssopifolium*, and *A. melilotoides*, but enhanced the root uptake of NH_4^+ and K^+ in *S. viridis*. Our finding indicated that rain eluviation was one of the means by which *A. ordosica* released allelochemicals. Allelopathy plays an important role in *A. ordosica* invasion and might be responsible to the formation of mono-dominant communities.

Key Words: *Artemisia ordosica*; allelopathy; aqueous extract; seed germination; seedling growth

在我国北方干旱、半干旱地区,风沙活动对农牧业生产和道路交通安全造成严重危害,沙尘污染影响人类身体健康和社会经济活动^[1]。土地沙化是困扰西北干旱和半干旱地区的主要生态问题^[2],尽快修复沙化土地是当前西北地区生态建设的艰巨任务^[3]。治理干旱、半干旱风沙区生态环境的基本对策是按照植被演替规律恢复天然植被和建立人工植被,合理调控生态系统,使其发挥最佳的生态服务功能和实现最大的经济效益,实现可持续发展^[4]。

在流动沙地,仅出现沙米(*Agriophyllum squarrosum*)、虫实(*Corispermum hyssopifolium* L.)等一些先锋植物,随着流动沙地的固定,沙蒿逐渐进化为最具适应性的沙生植物,它不仅具有较强的抗旱性,而且可以在流沙上逐渐定居和繁殖,同时出现草木樨状黄芪(*Astragalus melilotoides*)、狗尾草(*Setaria viridis*)等伴生植物^[5]。随着物种的不断侵入,群落中不同植物种对限制性资源的竞争增强,竞争力较弱的沙米逐渐退出,沙蒿种群不断扩大,最终形成单优势种群落^[6]。占据了大部分沙丘和沙梁地,成为最发达的沙生植被群落类型。

沙蒿(*Artemisia ordosica*)是菊科蒿属多年生半灌木状植物,生长在我国荒漠和半荒漠地区,是相当稳定的建群种^[7]。作为我国干旱荒漠地区特有的植物资源,具有抗旱性强、耐沙埋、抗风蚀的特性,在沙地上生长旺盛,繁殖迅速^[3]。因此,以沙蒿为建群种的植物群系是我国沙区东、中部的群落类型之一,是我国特有的优良固沙半灌木植物,在荒漠生态系统恢复与重建中起着非常重要的作用^[8]。深入研究沙蒿群落的形成及演替的生态学规律对于干旱地区沙漠化防治具有极其重要的科学意义。

为了了解沙蒿对于干旱多沙环境的适应策略及与伴生杂草之间的竞争关系,许多学者研究了沙蒿的形态结构、生长和繁殖特性以及这些特性与沙地环境的关系^[9-11],但这些研究尚不能全面揭示沙蒿的生活史特征及其竞争能力。植物面对逆境时,通过物理手段不能满足自身生长的需要,以次生代谢物质为媒介的化学方法上升为重要的竞争手段^[12],化感作用是通过一种植物向环境释放化学物质而对其它植物产生影响,以增强自身生存竞争力。几乎所有植物器官中均存在化感物质,并通过挥发和淋溶等途径释放到环境中,影响其它植物种子发芽和幼苗的生长发育^[13],从而改变群落中的物种组成与分布格局^[14]。因此,化感作用在自然群落的形成和演替中起着非常重要的作用。马茂华,于凤兰等^[15]研究表明,沙蒿茎叶水浸提液对萝卜、小麦等5种受体植物种子发芽、根长和苗高均有不同程度的抑制作用,在此基础上,本文进一步研究沙蒿入侵早期直接与之竞争的草本植物和伴生植物对其水溶性化感物质的敏感性,沙蒿根、茎、叶、种子化感效应强度差异以及根和茎浸提液处理后沙米、虫实、草木樨状黄芪、狗尾草幼苗根对 NH_4^+ 和 K^+ 吸收的影响,进而探讨沙蒿化感作用对沙区植被恢复过程中群落结构的影响,为杂草种类的选择提供理论依据。

1 研究区域和方法

1.1 试验地自然概况

试验样地位于宁夏盐池荒漠生态系统定位研究站(海拔 1570 m,位于 37°04'—38°10' N, 106°30'—107°41' E)。气候属温带大陆性半干旱气候,日照强烈,年平均降水量为 280 mm,年平均水分蒸发量为 2100—2500 mm,在开展荒漠化防治之前,定位站站区内无任何植被覆盖,为流动沙地。风蚀非常严重,土壤为风沙土,肥力差,有机质含量不足 1%。1980 年以后,为了改善盐池生态条件,防治沙漠化,开始退耕还林,加快植被恢复,进行飞播造林并采取禁牧等人工封育措施。目前站区内广泛存在着以沙蒿群落为主导的沙生旱生灌草植被。

1.2 材料和方法

1.2.1 试验材料以及浸提液的制备

试验材料采自宁夏盐池县荒漠生态系统定位研究站沙蒿标准样地,选取生长状况良好的沙蒿植株 5 株,挖取并选择完好的根系以及地上部的茎叶,蒸馏水彻底洗净后放在阴凉处,用滤纸吸干表面的水分。分别称取 200 g 根、茎、叶,剪碎后放入广口瓶中,加入 1000 mL 蒸馏水室温(20—24℃)浸提 48 h(每隔 12 h 摇动 5 min),粗提液经 2 层纱布和 2 层滤纸过滤,即得到质量浓度为 0.20 g/mL 的浸提液母液,用蒸馏水将母液稀释成 0.05、0.10、0.20 g/mL 的处理液,保存于 4℃ 冰箱备用。所用沙蒿种子采自宁夏盐池县荒漠生态系统定位研究站,粗提液制备过程同上,经浸提出的粗提液 10000 rpm 离心 10 min,保存于 4℃ 冰箱备用。

受试植物种子为沙米、虫实、草木樨状黄芪、狗尾草种子。采自宁夏盐池县荒漠生态系统定位研究站。

1.2.2 化感活性测定

选取籽粒饱满、大小基本一致的待测植物种子,均匀播于垫有 2 层滤纸的直径 9 cm 的培养皿中,每皿 100 粒,分别加入质量浓度为 0.05、0.10、0.20 g/mL 的浸提液 5 mL,以蒸馏水培养做对照,5 次重复。于白天 25℃、湿度 70%、光照 3000 lx(12 h),夜晚 15℃、湿度 80%、黑暗(12 h)的人工气候箱中培养,每天补充 1 mL 浸提液和蒸馏水以保持滤纸湿润,并定时观察记录发芽种子数(以胚根突破种皮并达种子长度的 1/2 为发芽标准)。连续两天没有新增加的发芽种子数,记为发芽结束,并用游标卡尺测量受试植物种子的根长和苗高。然后将其放入已称重的干燥小烧杯中,105℃ 烘箱中烘 4 h,取出放入干燥器中,待温度降至室温后进行称重。并记录数据,进行统计分析。

$$\text{发芽率} = (\text{发芽种子总数} / \text{供试种子总数}) \times 100\%$$

$$\text{化感效应敏感指数 (Response index, RI)} \quad RI = 1 - C/T (T \geq C) \text{ 或 } RI = T/C - 1 (T < C)$$

式中, C 为对照值, T 为处理值。 RI 表示化感作用强度大小,正值表示促进效应,负值表示抑制效应,绝对值大小反映化感作用的强弱。

由于物种间种子发芽和生长参数差异很大,为便于比较,本文使用相对值(对照的百分比)表示发芽率、根长、苗高以及幼苗干质量。

$$\text{相对发芽率} = (\text{沙蒿浸提液处理的种子发芽率} / \text{对照种子发芽率}) \times 100\%$$

$$\text{相对根长} = (\text{沙蒿浸提液处理的幼苗根长} / \text{对照幼苗根长}) \times 100\%$$

$$\text{相对苗高} = (\text{沙蒿浸提液处理的幼苗苗高} / \text{对照幼苗苗高}) \times 100\%$$

$$\text{相对干质量} = (\text{沙蒿浸提液处理的幼苗干质量} / \text{对照幼苗干质量}) \times 100\%$$

1.2.3 NH_4^+ 和 K^+ 的测定

利用非损伤微测技术(BIO-IM NMT 系统,美国杨格公司)测定正常生长的沙米、虫实、草木樨状黄芪、狗尾草幼苗及沙蒿根、茎水浸提液处理后的上述 4 种植物幼苗根尖 NH_4^+ 、 K^+ 离子流的变化。 NH_4^+ 测试液的成分为:0.1 mmol/L NH_4^+ , 1 mmol/L KCl, 0.1 mmol/L CaCl_2 , pH 6.0。 K^+ 测试液的成分为:0.1 mmol/L KCl, 0.1 mmol/L CaCl_2 , 0.1 mmol/L MgCl_2 , 0.5 mmol/L NaCl, 0.3 mmol/L MES, 0.2 mmol/L Na_2SO_4 , pH 6.0。

取生长 5 d 的幼苗,根尖固定在直径为 35 mm 的塑料培养皿(生友生物技术公司生产)中,加入 3 mL 测试液,25°C 室温平衡 30 min 后,进行离子流的测量。电极尖端距根尖表面 10 μm ,在垂直于根表面的方向上进行两点间的移动,移动距离为 30 μm ,测量区域为根毛区,经背景电位测量后加入 3 mL 浓度为 0.625 mg/mL 的沙蒿水浸提液,立即测量并记录,每个处理至少重复 5 次。

采用下式进行离子流的计算:

$$J = -D \frac{\Delta C}{\Delta X}$$

式中, J 为离子流速($\text{pmol cm}^{-2} \text{sec}^{-1}$)。 D 为离子特异的扩散常数($\text{cm}^{-2} \text{s}^{-1}$), ΔX 为移动距离,本文中为 30 μm , ΔC 为测量两点间离子浓度差,由校正得到的 Nernst slope 将两点间测量过程的电压差换算而成,流速计算使用 Mageflux 软件(Younger USA Sci.&Tech. Corp., USA)来完成。

离子流测试分为未加浸提液的基础离子流测试和加入浸提液后的离子流测试两个阶段。

1.2.4 数据处理

实验数据采用 SPSS 18.0 统计软件,利用单因素方差分析和 LSD 多重比较分析,分析各参数在不同处理间的差异。利用 Origin 7.5 软件进行作图。

2 结果

2.1 沙蒿水浸提液对植物种子发芽的影响

由表 1 可知,沙蒿水浸提液对受体植物种子发芽均有显著的影响。随浸提液浓度增加,沙米、虫实、草木樨状黄芪种子发芽率显著降低,表现为强烈的抑制作用。不同部位浸提液对受体植物种子发芽的化感效应明显不同。其中受抑制作用最强的是沙米,根、茎、叶、种子浸提液在浓度 0.05 g/mL 时,对沙米种子发芽的抑制率分别为 76.53%、72.96%、76.53%、58.67%,其次为虫实和草木樨状黄芪,且随浓度增加而显著增强。相反,浸提液对狗尾草种子发芽具有明显的促进作用,茎浸提液的作用最强,其次是根和叶浸提液,影响最弱的是种子浸提液,浓度 0.10 g/mL 时达到最强,促进率分别为 80.77%、107.69%、61.54%、43.27%,浓度继续增加,影响减弱,但在整个测试范围内,均表现为促进作用。

表 1 沙蒿水浸提液对受体植物种子发芽率的影响

Table 1 Influence of aqueous extracts of *A. ordosica* on seed germination rates of receptor plants

处理 Treatment/(g/mL)		沙米		虫实		草木樨状黄芪		狗尾草	
		<i>A. squarrosus</i>		<i>C. hyssopifolium</i>		<i>A. melitodes</i>		<i>S. viridis</i>	
		发芽率	<i>RI</i>	发芽率	<i>RI</i>	发芽率	<i>RI</i>	发芽率	<i>RI</i>
		Germination rate		Germination rate		Germination rate		Germination rate	
CK		100.00±7.08a		100.00±8.82a		100.00±8.55a		100.00±7.57a	
根浸提液	0.05	23.47±2.13b	-0.77	59.63±8.58b	-0.40	55.68±8.88b	-0.44	169.23±11.07b	0.41
Root extract	0.10	13.78 ±1.40c	-0.86	43.12±5.23c	-0.57	32.43±5.06c	-0.68	180.77±9.81b	0.45
	0.20	9.44 ±1.71c	-0.91	33.03±6.80d	-0.67	27.03±3.31c	-0.73	123.08±11.32c	0.18
茎浸提液	0.05	27.04 ±3.42b	-0.73	61.47±6.15b	-0.39	50.27±4.10b	-0.50	180.77±12.41b	0.44
Stem extract	0.10	20.41 ±2.55c	-0.80	26.61±5.02c	-0.73	21.62±2.7c	-0.78	207.69±13.39c	0.52
	0.20	11.73 ±1.40d	-0.88	12.84±3.84d	-0.87	15.14±3.08c	-0.85	126.92±7.72d	0.21
叶浸提液	0.05	23.47±3.33b	-0.77	37.16±3.40b	-0.62	83.78±6.04b	-0.16	148.08±13.68b	0.32
Leaf extract	0.10	20.92±2.13b	-0.79	19.27±2.05c	-0.81	81.08±5.06b	-0.19	161.54±12.54b	0.38
	0.20	17.09±1.71b	-0.83	13.76±3.24c	-0.86	64.79±5.98c	-0.38	108.65±8.71a	0.07
种子浸提液	0.05	41.33±4.91b	-0.59	89.91±6.15b	-0.26	80.00±7.30b	-0.20	131.73±10.08b	0.24
Seed extract	0.10	34.18±2.91c	-0.66	64.22±7.25c	-0.39	74.59±5.27b	-0.25	143.27±10.51b	0.30
	0.20	30.87±1.89c	-0.69	44.04±2.51d	-0.44	64.86±4.97c	-0.35	103.85±7.42a	0.03

同列中不同的小写字母表示在 0.05 水平上存在显著性差异

2.2 沙蒿水浸提液对植物根长的影响

由表 2 可知,沙蒿根、茎、叶、种子水浸提液对受体植物根长的影响与种子发芽一致,不同部位浸提液对受体植物的根长存在不同程度的化感作用。随浸提液浓度增加,沙米、虫实、草木樨状黄芪根长显著降低,其中影响最强的是沙米,浓度 0.05 g/mL 时,抑制率分别为 96.51%、92.85%、94.47%、83.83%,其次为虫实和草木樨状黄芪。相反对狗尾草根长具有明显的促进作用,除叶浸提液在浓度 0.05 g/mL 最强外,其余均在浓度 0.10 g/mL 最强,促进率分别为 81.12%、65.73%、41.96%、26.57%,浓度继续增加,影响减弱,但在整个测试范围内,均表现为促进作用。

表 2 沙蒿水浸提液对受体植物根长的影响
Table 2 Influence of aqueous extracts of *A. ordosica* on root length of receptor plants

处理 Treatment/(g/mL)		沙米 <i>A. squarrosus</i>		虫实 <i>C. hyssopifolium</i>		草木樨状黄芪 <i>A. melitodes</i>		狗尾草 <i>S. viridis</i>	
		发芽率		发芽率		发芽率		发芽率	
		Germination rate	<i>RI</i>	Germination rate	<i>RI</i>	Germination rate	<i>RI</i>	Germination rate	<i>RI</i>
CK		100.00±11.16a		100.00±9.01a		100.00±16.09a		100.00±17.24a	
根浸提液	0.05	3.49±1.86b	-0.97	28.18±5.20b	-0.72	53.93±6.41b	-0.46	173.43±14.54b	0.73
Root extract	0.10	3.19 ±0.81b	-0.97	15.72±3.12c	-0.84	43.82±6.15bc	-0.56	181.12±11.44b	0.81
	0.20	2.13 ±0.75b	-0.98	5.96±2.05d	-0.94	37.08±7.54c	-0.63	170.63±10.61b	0.71
茎浸提液	0.05	7.15±2.16b	-0.93	53.93±7.87b	-0.46	67.42±10.51b	-0.33	158.74±10.07b	0.59
Stem extract	0.10	4.81 ±2.17b	-0.95	27.37±4.00c	-0.73	37.08±6.41c	-0.63	165.73±10.37b	0.66
	0.20	4.26 ±1.50b	-0.96	10.03±3.26d	-0.90	7.87±2.35d	-0.92	154.55±12.46b	0.55
叶浸提液	0.05	5.53±1.17b	-0.94	57.18±6.24b	-0.43	73.03±6.88b	-0.27	141.96±11.75b	0.42
Leaf extract	0.10	2.98±1.90b	-0.97	22.49±3.12c	-0.78	59.55±6.41b	-0.40	129.37±14.42bc	0.29
	0.20	2.55±0.95b	-0.97	15.99±3.51c	-0.84	38.20±7.32c	-0.62	118.18±13.63ac	0.18
种子浸提液	0.05	16.17±4.90b	-0.84	66.94±5.55b	-0.33	68.54±8.33b	-0.31	122.38±11.06b	0.22
Seed extract	0.10	12.34±3.50bc	-0.88	59.35±5.62b	-0.41	60.67±8.26b	-0.39	126.57±4.56b	0.27
	0.20	5.11±2.43c	-0.95	48.24±5.55c	-0.52	42.70±6.41c	-0.57	119.58±11.44b	0.20

2.3 沙蒿水浸提液对植物苗高的影响

由表 3 可知,沙蒿根、茎、叶、种子水浸提液对沙米苗高具有明显的抑制作用,浓度 0.05 g/mL 时,抑制率分别为 63.58%、66.67%、22.22%、61.11%,且随浓度增加而显著增强,相反对狗尾草苗高具有促进作用,浓度 0.10 g/mL 时作用最强,其促进率分别为 78.15%、67.55%、60.26%、49.01%,浓度继续增加影响减弱。根浸提液对虫实苗高具有抑制作用,且随浓度增加而显著增强,种子浸提液对草木樨状黄芪苗高具有促进作用,其余均表现为“低促高抑”质量浓度效应。

2.4 沙蒿水浸提液对植物干质量的影响

由表 4 可知,沙蒿根、茎、叶、种子水浸提液能显著降低沙米、虫实、草木樨状黄芪幼苗干质量,且随浓度增加而显著增强,其中对沙米的抑制最强,浓度 0.20 g/mL 时,抑制率分别为 87.55%、85.68%、86.51%、79.05%。其次是虫实和草木樨状黄芪。相反对狗尾草幼苗干质量具有促进作用,浓度 0.10 g/mL 时达到最强,促进率分别为 84.76%、60.98%、56.10%、45.12%,浓度继续增加影响减弱。

2.5 沙蒿水浸提液对植物根系 NH₄⁺ 和 K⁺ 吸收的影响

由图 1 可知,在正常生长条件下,沙米根 NH₄⁺ 和 K⁺ 流速维持在基线附近,表明进出根的 NH₄⁺ 和 K⁺ 离子流速较小,测试液中加入沙蒿根和茎浸提液后,沙米根 NH₄⁺ 和 K⁺ 流速迅速转为正值,表明根表面 NH₄⁺ 和 K⁺ 离子流向转为外流。使根细胞中 NH₄⁺ 和 K⁺ 含量降低,加入根浸提液后,沙米根 NH₄⁺ 流速大约增加了 12 倍, K⁺ 流速增加了 19 倍,茎浸提液处理后, NH₄⁺ 流速增加了 16 倍, K⁺ 流速增加了 22 倍。虫实根细胞 NH₄⁺ 和 K⁺ 流速的变化与沙米相似,均引起 NH₄⁺ 和 K⁺ 流速的显著增加。草木樨状黄芪在根浸提液处理后,根 NH₄⁺ 流速

大约增加了 200 倍,但茎浸提液对 K⁺流速的影响不大,加入前后均保持平稳状态,根浸提液使 K⁺外流瞬间增加,20 min 后慢慢回落到起始状态。

表 3 沙蒿水浸提液对受体植物苗高的影响
Table 3 Influence of aqueous extracts of *A. ordosica* on shoot height of receptor plants

处理 Treatment/(g/mL)		沙米		虫实		草木樨状黄芪		狗尾草	
		<i>A. squarrosus</i>		<i>C. hyssoipifolium</i>		<i>A. melitodes</i>		<i>S. viridis</i>	
		发芽率	<i>RI</i>	发芽率	<i>RI</i>	发芽率	<i>RI</i>	发芽率	<i>RI</i>
		Germination rate		Germination rate		Germination rate		Germination rate	
CK		100.00±11.04a		100.00±9.02a		100.00±11.13a		100.00±10.58a	
根浸提液	0.05	36.42±7.04b	-0.64	83.25±4.90b	-0.17	113.64±9.64b	0.12	164.91±8.24b	0.39
Root extract	0.10	25.93 ±5.16c	-0.74	47.85±6.10c	-0.52	58.18±8.74c	-0.42	178.15±12.91b	0.44
	0.20	10.49 ±3.52d	-0.89	25.84±4.60d	-0.74	40.91±6.43d	-0.59	139.07±8.44c	0.28
茎浸提液	0.05	33.33±5.52b	-0.67	104.78±11.40a	0.04	112.54±10.16b	0.11	149.67±8.24b	0.33
Stem extract	0.10	20.99 ±5.07c	-0.79	73.68±8.01b	-0.26	70.00±9.43c	-0.30	167.55±12.74c	0.40
	0.20	7.41 ±1.69d	-0.93	37.80±3.55c	-0.62	33.64±5.18d	-0.66	145.70±10.47b	0.31
叶浸提液	0.05	77.78±6.33b	-0.22	112.92±10.62a	0.11	127.27±10.66b	0.21	139.07±9.07b	0.28
Leaf extract	0.10	9.26±3.09c	-0.91	103.35±9.78a	-0.03	115.45±11.41b	0.13	160.26±14.36c	0.37
	0.20	5.56±2.58c	-0.94	44.98±5.46b	-0.55	68.18±8.50c	-0.32	132.45±9.07b	0.24
种子浸提液	0.05	38.89±4.14b	-0.61	130.14±12.38b	0.23	117.27±9.32b	0.14	119.87±7.91b	0.16
Seed extract	0.10	29.01±4.68c	-0.71	122.01±7.37b	0.18	106.36±8.26ab	0.06	149.01±12.61c	0.33
	0.20	23.46±3.52c	-0.77	96.17±11.89a	-0.04	120.91±10.46b	0.17	123.84±12.08b	0.19

表 4 沙蒿水浸提液对受体植物干质量的影响
Table 4 Influence of aqueous extracts of *A. ordosica* on dry masses of receptor plants

处理 Treatment/(g/mL)		沙米		虫实		草木樨状黄芪		狗尾草	
		<i>A. squarrosus</i>		<i>C. hyssoipifolium</i>		<i>A. melitodes</i>		<i>S. viridis</i>	
		发芽率	<i>RI</i>	发芽率	<i>RI</i>	发芽率	<i>RI</i>	发芽率	<i>RI</i>
		Germination rate		Germination rate		Germination rate		Germination rate	
CK		100.00±5.32a		100.00±4.24a		100.00±6.49a		100.00±8.46a	
根浸提液	0.05	66.60±4.49b	-0.33	88.30±6.12b	-0.12	78.56±5.99b	-0.21	124.39±8.73b	0.19
Root extract	0.10	47.51±2.58c	-0.52	64.22±4.21b	-0.36	65.18±5.85c	-0.35	184.76±11.73c	0.46
	0.20	12.45±2.20d	-0.88	21.79±3.89c	-0.78	53.00±5.27d	-0.47	158.54±14.46d	0.36
茎浸提液	0.05	75.73±3.44b	-0.24	78.90±5.58b	-0.21	79.07±4.63b	-0.21	112.80±10.78b	0.11
Stem extract	0.10	58.92±4.49c	-0.41	66.51±4.80c	-0.33	69.81±3.41c	-0.30	160.98±9.97b	0.38
	0.20	14.32±1.70d	-0.86	17.66±3.30d	-0.82	67.24±3.91c	-0.33	150.61±9.30b	0.33
叶浸提液	0.05	82.78±4.83b	-0.17	94.93±5.86a	-0.05	79.07±4.39b	-0.21	115.24±11.28a	0.13
Leaf extract	0.10	64.32±6.00c	-0.36	67.20±5.04b	-0.33	78.56±4.64b	-0.21	156.10±16.47b	0.35
	0.20	13.49±3.20d	-0.87	51.61±4.51c	-0.48	72.38±4.80b	-0.28	138.41±10.69c	0.27
种子浸提液	0.05	78.84±4.81b	-0.21	94.72±5.29a	-0.05	81.48±3.88b	-0.19	107.93±7.02a	0.07
Seed extract	0.10	64.73±6.50c	-0.35	69.27±5.23b	-0.31	79.42±3.57b	-0.21	145.12±9.78b	0.31
	0.20	20.95±3.15d	-0.79	56.42±3.48c	-0.44	76.16±5.05b	-0.24	132.93±9.30c	0.24

与上述 3 种受体植物不同,根和茎浸提液处理后,狗尾草根 NH₄⁺ 和 K⁺流速显著降低,说明 NH₄⁺ 和 K⁺从细胞外流向细胞内,使细胞内离子含量增加,根浸提液的作用强于茎浸提液,对 NH₄⁺ 吸收的影响强于 K⁺。

3 讨论

同一植物不同器官之间的化感作用通常有所差异^[16],可能与器官化感物质的种类与含量有关^[17]。沙蒿根、茎、叶、种子水浸提液对沙米、虫实、草木樨状黄芪具有明显的抑制作用,对狗尾草具有促进作用。在 4 种

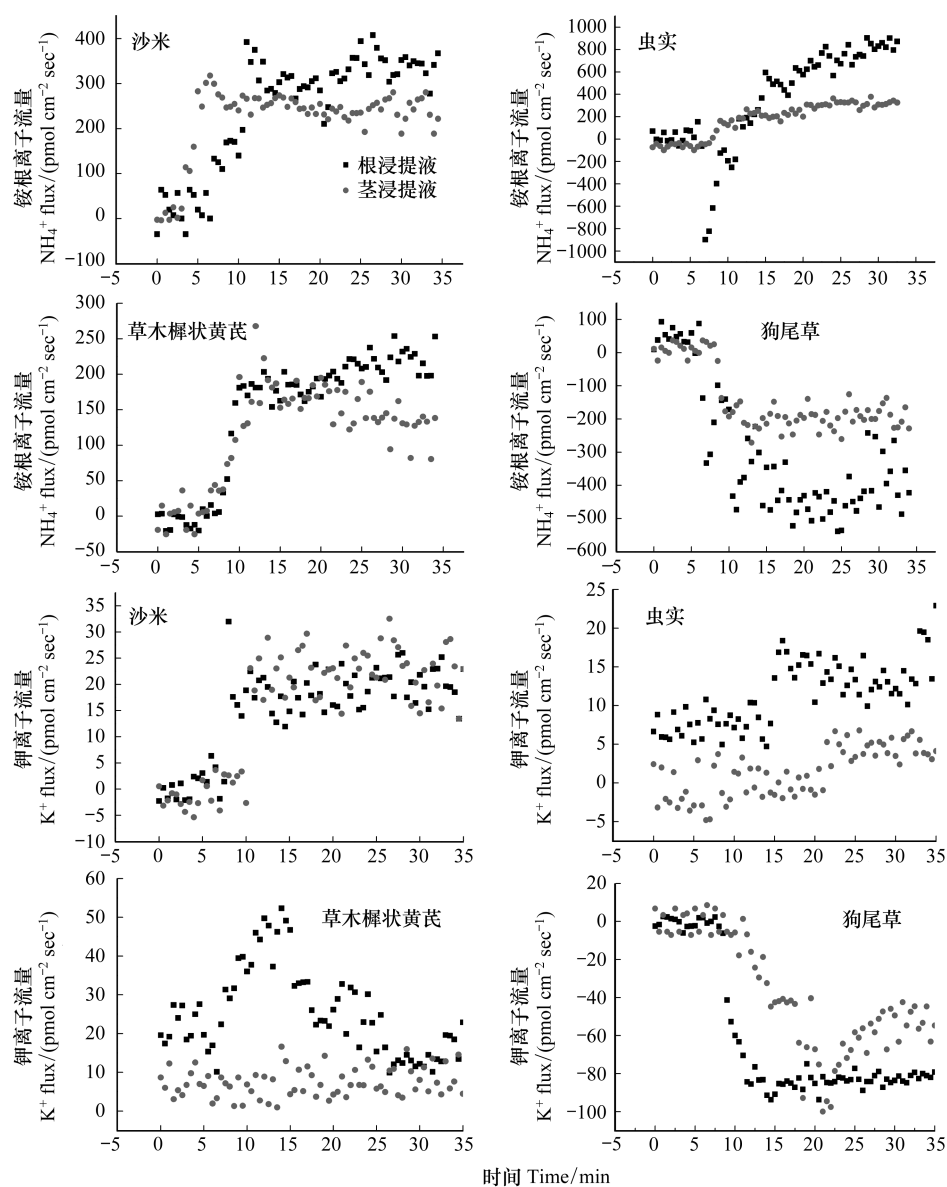


图 1 沙蒿根和茎浸提液对受体植物根系吸收 NH_4^+ 和 K^+ 的影响

Fig.1 Influence of root and stem extracts of *A. ordosica* on NH_4^+ and K^+ absorption of receptor plants roots

受体植物中,沙蒿根浸提液对沙米、虫实、狗尾草的化感作用效应最强,茎浸提液对草木樨状黄芪的作用最强,说明对沙米、虫实、狗尾草 3 种植物来说,沙蒿根部含有更多活性更强的水溶性化感物质,而茎部含有更多对草木樨状黄芪产生抑制作用的活性物质。也可能与干旱荒漠地区沙蒿特殊的生存环境和竞争机制有关。牲畜选择性取食以及过牧引起的土地退化,使沙蒿地上茎的部分处于明显的竞争优势^[18],而在地下,多数沙区植物有发达的根系和根状茎,植物之间对地下水肥资源激烈竞争形成的选择压力,可能促使沙蒿根部释放更多的化感物质,以增强其化感作用,从而影响其它植物生长,提高自身生存能力。

不同植物种及植物的不同发育时期对化感作用的敏感性不同^[19]。通常认为,幼苗生长期比种子萌发期更敏感^[20]。本研究结果表明,沙蒿水浸提液对沙米、虫实、草木樨状黄芪、狗尾草种子发芽、根长、苗高以及幼苗干质量均有显著的化感作用,其中沙米、虫实、草木樨状黄芪表现为抑制作用,其强度由大到小依次为沙米、虫实、草木樨状黄芪,而狗尾草具有促进作用,浸提液对根的影响最强,其次是苗高和幼苗干质量。

种子发芽阶段受沙蒿水浸提液的影响也非常明显,在 4 种受体植物中,对沙米种子发芽的抑制作用最强,

其次是虫实和草木樨状黄芪。而狗尾草具有一定的耐受力,表现为促进作用。种子发芽是植物种群更新的重要环节,种群的扩散、建立和增长均极大地依赖于种子发芽,因此水溶性化感物质对种群种子数量和未来种群密度均会产生一定的影响^[21]。在幼苗生长阶段,沙蒿化感作用对受体植物根长的影响最为显著,同时使幼根出现形态上的畸变,出现这种现象的可能原因是根为直接接触化感物质的器官,更容易受到伤害,而地上部分靠根部吸收营养物质满足需要,只有当根部受胁迫达到一定程度,水分和养分不能正常供给时,植物的其它部分才表现出受害症状^[22]。同时,这种抑制效应也与化感物质的浓度相关^[23],本研究中,沙蒿水浸提液对沙米、虫实、草木樨状黄芪的抑制作用随浓度增加而显著增强,狗尾草随浓度增加促进作用增强,达到最高值后,浓度继续增加促进作用有所下降。化感物质对根的抑制导致植株根系变小,吸水、吸肥能力降低,对苗高的抑制导致植株矮小、瘦弱,影响其对光的竞争及抗逆境的能力,这些均会直接影响植株的生长发育及其在群落中的地位和作用^[24]。

离子流的研究结果表明,沙蒿化感物质影响受体植物根 NH_4^+ 和 K^+ 的吸收,这可以直接与种子发芽、根长、苗高以及幼苗干质量联系起来。大量研究表明, K^+ 能提高叶片的光合效率和植物对氮素的吸收利用效率,促进糖类的合成,并能增强植株的抗逆性^[25-26]。在胁迫环境下,要维持植物体正常的生长发育,必须要具有完善的 K^+ 吸收、转运和储存能力^[27]。氮素是植物生长发育所必需的营养元素^[28],在促进植物的碳素同化、叶绿素及蛋白质的合成等过程中具有重要作用^[29]。 NH_4^+ 是植物根所能吸收并利用的主要氮源。沙蒿根和茎浸提液处理后,沙米和虫实幼苗根 NH_4^+ 和 K^+ 流速迅速增加,说明化感物质抑制了沙米和虫实根的正离子吸收能力,破坏了离子的跨膜运输,因此影响种子发芽和幼苗生长,沙米根相对高的 K^+ 流速可能是其在生长过程中受抑制最强的原因,草木樨状黄芪幼苗根在浸提液处理后, K^+ 流速没有明显变化,而 NH_4^+ 流速明显增加。因此,与沙米和虫实相比,草木樨状黄芪对沙蒿化感物质不敏感,这与低浓度的沙蒿浸提液处理后,其苗高增加相一致。狗尾草幼苗根 NH_4^+ 和 K^+ 流速迅速降低,说明化感物质加速了 NH_4^+ 和 K^+ 的吸收,促进了植物的生长。

宁夏盐池地区的降雨主要集中在 5—9 月,此期正是该地区各种植物的生长季节^[30],沙蒿化感作用影响受体植物离子吸收的能力,从而影响种子发芽和幼苗生长,本研究结果表明,沙蒿化感物质通过雨水淋洗进入到土壤中,影响伴生植物根 NH_4^+ 和 K^+ 的吸收,从而影响种子发芽和幼苗生长,但在自然条件下,最终的化感效应应该是各项指标综合反应的结果。通常,群落中植物的物种组成受物种之间的竞争和化感作用共同决定^[23],研究表明沙蒿具有很强的竞争力,通过叶片的角质层及发达的栅栏组织,抑制蒸腾失水,增加叶绿体对光照和二氧化碳的吸收面,提高其光合作用,具有发达的根系而形成较强的土壤养分和水资源竞争优势^[31-33]。另一方面,本研究也表明,沙蒿水浸提液对沙米、虫实、草木樨状黄芪种子发芽、根长、苗高和幼苗干质量具有显著的抑制作用,但对狗尾草具有明显的促进作用,说明在沙蒿群落形成过程中,沙蒿通过自身较强的竞争能力和化感作用抑制一些伴生植物,而对狗尾草的抑制可能主要以竞争为主。

综上所述,沙蒿对群落伴生杂草沙米、虫实、草木樨状黄芪具有显著的抑制作用,对狗尾草具有促进作用。为进一步确定沙蒿的化感作用,在以后的工作中,需对沙蒿植株及周围土壤中的化感物质进行鉴定,并对其作用机理进行深入研究,以便为沙区植被恢复过程中杂草种类的选择提供更加全面和深入的理论基础。

参考文献 (References):

- [1] Li X R, Zhou H Y, Wang X P, Zhu Y G, O'Conner P J. The effects of sand stabilization and revegetation on cryptogam species diversity and soil fertility in the Tengger Desert, Northern China. *Plant and Soil*, 2003, 251(2): 237-245.
- [2] Zheng M Q, Zheng Y R, Zhou G S, Wu Y Z, An P, Baskin C C, Baskin J M. Effects of watering regime and depth of burial on seedling emergence of four dominant psammophytes in the Mu Us sandy land, Inner Mongolia, China, and relevance to revegetation of a desertified region. *Annals of Applied Biology*, 2009, 154(1): 87-96.
- [3] Li S L, Werger M J A, Zuidema P A, Yu F H, Dong M. Seedlings of the semi-shrub *Artemisia ordosica* are resistant to moderate wind denudation and sand burial in Mu Us sandland, China. *Trees*, 2010, 24(3): 515-521.
- [4] Wang X P, Li X R, Xiao H L, Pan Y X. Evolutionary characteristics of the artificially revegetated shrub ecosystem in the Tengger Desert, northern

- China. Ecological Research, 2006, 21(3): 415-424.
- [5] 王庆锁, 梁艳英. 油蒿群落植物多样性动态. 中国沙漠, 1997, 17(2): 159-163.
- [6] Li X R, Xiao H L, Zhang J G, Wang X P. Long-term ecosystem effects of sand-binding vegetation in the Tengger Desert, northern China. Restoration Ecology, 2004, 12(3): 376-390.
- [7] Zhang J H, Wu B, Li Y H, Yang W B, Lei Y K, Han H Y, He J. Biological soil crust distribution in *Artemisia ordosica* communities along a grazing pressure gradient in Mu Us Sandy Land, Northern China. Journal of Arid Land, 2013, 5(2): 172-179.
- [8] Khurelbat D, Densmaa D, Sanjjav T, Gotov C, Kitamura C, Shibuya H, Ohashi K. Artemisioside, a new monoterpene glucoside from the aerial parts of *Artemisia ordosica* (Asteraceae). Journal of Natural Medicines, 2010, 64(2): 203-205.
- [9] Xiao C W, Zhou G S, Ceulemans R. Effects of elevated temperature on growth and gas exchange in dominant plant species from Maowusu sandland, China. Photosynthetica, 2003, 41(4): 565-569.
- [10] Li S L, Yu F H, Werger M J A, Dong M, Zuidema P A. Habitat-specific demography across dune fixation stages in a semi-arid sandland: understanding the expansion, stabilization and decline of a dominant shrub. Journal of Ecology, 2011, 99(2): 610-620.
- [11] Wei H, Wu B, Yang W, Luo T. Low rainfall-induced shift in leaf trait relationship within species along a semi-arid sandy land transect in northern China. Plant Biology, 2011, 13(1): 85-92.
- [12] 孔垂华, 徐涛, 胡飞, 黄寿山. 环境胁迫下植物的化感作用及其诱导机制. 生态学报, 2000, 20(5): 849-854.
- [13] Field B, Jordán F, Osbourn A. First encounters-deployment of defence-related natural products by plants. New Phytologist, 2006, 172(2): 193-207.
- [14] Madrigal-González J, Cea A P, Sánchez-Fernández L A, Martínez-Tillería K P, Calderón J E, Gutiérrez J R. Facilitation of the non-native annual plant *Mesembryanthemum crystallinum* (Aizoaceae) by the endemic cactus *Eulychnia acida* (Cactaceae) in the Atacama Desert. Biological Invasions, 2013, 15(7): 1439-1447.
- [15] 马茂华, 于凤兰, 孔令韶. 油蒿(*Artemisia ordosica*)的化感作用研究. 生态学报, 1999, 19(5): 670-676.
- [16] Mennan H, Ngouajio M, Sahin M, Isik D, Altop E K. Quantification of momilactone B in rice hulls and the phytotoxic potential of rice extracts on the seed germination of *Alisma plantago-aquatica*. Weed Biology and Management, 2012, 12(1): 29-39.
- [17] Inderjit, Duke S O. Ecophysiological aspects of allelopathy. Planta, 2003, 217(4): 529-539.
- [18] Kobayashi T, Liao R T, Li S Q. Ecophysiological behavior of *Artemisia ordosica* on the process of sand dune fixation. Ecological Research, 1995, 10(3): 339-349.
- [19] 曾凯, 刘琳, 蔡义民, 孙飞达, 陈有军, 陈冬明. 高寒沙化草地中先锋灌木根系水浸提液对 4 种高原牧草的化感效应分析. 西北植物学报, 2017, 37(7): 1312-1322.
- [20] Araniti F, Lupini A, Mercati F, Statti G A, Abenavoli M R. *Calamintha nepeta* L. (Savi) as source of phytotoxic compounds: bio-guided fractionation in identifying biological active molecules. Acta Physiologiae Plantarum, 2013, 35(6): 1979-1988.
- [21] Gómez-Aparicio L, Canham C D. Neighbourhood analyses of the allelopathic effects of the invasive tree *Ailanthus altissima* in temperate forests. Journal of Ecology, 2008, 96(3): 447-458.
- [22] 张汝民, 王玉芝, 侯平, 温国胜, 高岩. 几种牧草幼苗对冷蒿茎叶水浸提液化感作用的生理响应. 生态学报, 2010, 30(8): 2197-2204.
- [23] 申时才, 徐高峰, 张付斗, 金桂梅, 刘树芳, 杨艳鲜, 张玉华. 红薯叶片浸提液对 5 种主要农田杂草种子萌发及幼苗生长的化感作用. 生态学报, 2017, 37(6): 1931-1938.
- [24] 程晓月, 后源, 任国华, 邓斌, 赵景学, 尚占环. “黑土滩”退化高寒草地 6 种常见毒杂草水浸液对垂穗披碱草的化感作用. 西北植物学报, 2011, 31(10): 2057-2064.
- [25] Zhao L J, Xiao H L, Liu X H. Variations of foliar carbon isotope discrimination and nutrient concentrations in *Artemisia ordosica* and *Caragana korshinskii* at the southeastern margin of China's Tengger Desert. Environmental Geology, 2006, 50(2): 285-294.
- [26] Sano T, Becker D, Ivashikina N, Wegner L H, Zimmermann U, Roelfsema M R G, Nagata T, Hedrich R. Plant cells must pass a K^+ threshold to re-enter the cell cycle. The Plant Journal, 2007, 50(3): 401-413.
- [27] Carden D E, Walker D J, Flowers T J, Miller A J. Single-cell measurements of the contributions of cytosolic Na^+ and K^+ to salt tolerance. Plant Physiology, 2003, 131(2): 676-683.
- [28] Ehrenfeld J G. Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. Ecosystems, 2003, 6(6): 503-523.
- [29] Dakora F D, Phillips D A. Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments. Plant and Soil, 2002, 245(1): 35-47.
- [30] Wang B, Zha T S, Jia X, Wu B, Zhang Y Q, Qin S G. Soil moisture modifies the response of soil respiration to temperature in a desert shrub ecosystem. Biogeosciences, 2013, 11(6): 9213-9242.
- [31] 王辉, 孙栋元, 刘丽霞, 马仲武, 王彬. 干旱荒漠区沙蒿种群根系生态特征研究. 水土保持学报, 2007, 21(1): 99-102, 122-122.
- [32] 唐思凌, 贾昕, 郭建斌, 陈志豪, 查天山, 秦树高, 杨林. 沙蒿(*Artemisia ordosica*)叶面积指数的测定及模拟. 生态学杂志, 2014, 33(2): 547-554.
- [33] 崔晓勇, 杜占池, 王艳芬. 内蒙古半干旱草原区沙地植物群落光合特征的动态研究. 植物生态学报, 2000, 24(5): 541-546.