

DOI: 10.5846/stxb202203160648

陈新栋, 曹文侠, 王世林, 王辛有, 王文虎, 董嘉莉, 曹铨曼. 东祁连山灌丛凋落叶水浸提液对垂穗披碱草种子萌发和幼苗生长的影响. 生态学报, 2023, 43(6): 2524-2534.

Chen X D, Cao W X, Wang S L, Wang X Y, Wang W H, Dong J L, Cao Y M. Effects of leaf litter aqueous extract on seed germination and seedling growth of *Elymus nutans* in Eastern Qilian Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(6): 2524-2534.

东祁连山灌丛凋落叶水浸提液对垂穗披碱草种子萌发和幼苗生长的影响

陈新栋, 曹文侠*, 王世林, 王辛有, 王文虎, 董嘉莉, 曹铨曼

甘肃农业大学草业学院, 草业生态系统教育部重点实验室, 中-美草地畜牧业可持续发展研究中心, 兰州 730070

摘要: 为了解灌丛凋落叶在灌草群落结构维持中可能存在的潜在化感作用, 以东祁连山 3 种优势灌木和灌下优势草种垂穗披碱草 (*Elymus nutans*) 为供试材料, 分析了不同浓度 (0.01 g/L、0.025 g/L、0.05 g/L、0.075 g/L、0.1 g/L) 的金露梅 (*Potentilla fruticosa*)、川滇柳 (*Salix rehderiana*)、头花杜鹃 (*Rhododendron capitatum*) 及灌间草本的凋落叶水浸提液, 对垂穗披碱草种子萌发、幼苗形态和生理指标的影响。结果表明: (1) 垂穗披碱草种子发芽率与发芽势在金露梅与川滇柳凋落叶浸提液处理下呈“低促高抑”的浓度效应, 在灌间草本凋落叶浸提液处理时表现为先升后降, 而头花杜鹃凋落叶浸提液处理时均下降, 并在浓度超过 0.075 g/L 时种子不发芽。(2) 灌丛凋落叶浸提液对垂穗披碱草幼苗根长与干重均表现出抑制作用, 且随浓度增大而增强; 金露梅、川滇柳与灌间草本凋落叶浸提液对垂穗披碱草幼苗苗高表现出“低促高抑”的浓度效应; 而头花杜鹃凋落叶浸提液处理对垂穗披碱草幼苗鲜重与苗高均呈抑制作用。(3) 垂穗披碱草幼苗 CAT、SOD 活性随着浸提液浓度升高均表现出先升后降的变化趋势; 可溶性糖与可溶性蛋白在灌丛凋落叶浸提液浓度低于 0.075 g/L 时含量较高; MOD 含量在金露梅凋落叶浸提液处理下随浓度升高而持续升高, 而在川滇柳与灌间草本凋落叶浸提液处理下呈先升高后降低的趋势。综合来看, 灌丛凋落叶浸提液对垂穗披碱草的化感作用由大到小依次为: 头花杜鹃、川滇柳、灌间草本、金露梅, 其中头花杜鹃对灌下草本植物影响较大, 凋落叶化感作用是影响该地区灌草系统群落分布及灌草结构的重要因素。

关键词: 化感作用; 灌丛草地; 凋落叶; 垂穗披碱草

Effects of leaf litter aqueous extract on seed germination and seedling growth of *Elymus nutans* in Eastern Qilian Mountains

CHEN Xindong, CAO Wenxia*, WANG Shilin, WANG Xinyou, WANG Wenhui, DONG Jiali, CAO Yiman

College of Pratacultural Science, Gansu Agricultural University, Key Laboratory of Grassland Ecosystem, Ministry of Education, Sino-U.S. Centers for Grazingland Ecosystem Sustainability, Lanzhou 730070, China

Abstract: To understand the potential allelopathy of shrub litter in the maintenance of shrub-grass community structure, three dominant shrub species and the dominant herbaceous species *Elymus nutans* in Eastern Qilian Mountains were used as experimental materials. This paper analyzed the effects of *Potentilla fruticosa*, *Salix rehderiana*, and *Rhododendron capitatum* with different concentrations (0.01 g/L, 0.025 g/L, 0.05 g/L, 0.075 g/L, 0.1 g/L) of water extracts from the shrub leaf litter and herbs litter between shrubs on seed germination, seedling morphology and physiological indexes of *E. nutans*. The results are as follows: (1) The germination rate and germination potential of *E. nutans* seeds showed a concentration effect of “low promotion and high inhibition” under the treatment of leaf litter extract of *P. fruticosa* and

基金项目: 国家自然科学基金 (32060269); 草地农业生态系统国家重点实验室开放基金课题

收稿日期: 2022-03-16; 网络出版日期: 2022-11-03

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: caowx@gsau.edu.cn

S. rehderiana. Under the treatment of litter extract of herbaceous, the germination rate and germination potential were firstly increased and then decreased. Under the treatment of leaf litter extract of *R. capitatum*, the germination rate and germination potential were decreased, and the seeds did not germinate when the concentration exceeded 0.075 g/L. (2) The leaf litter extract of shrub species inhibited both the root length and dry weight of *E. nutans* seedlings, and it increased with the increase of concentration. The concentration effects of *P. fruticosa*, *S. rehderiana* and herbaceous under leaf litter extracts on *E. nutans* seedling height showed “low promotion and high inhibition”. *R. capitatum* litter extract inhibited the fresh weight and seedling height of *E. nutans* seedlings. (3) The activities of catalase and superoxide dismutase of *E. nutans* seedlings showed a trend of first increasing and then decreasing with the increase of the concentration of the extract. The contents of soluble sugar and soluble protein were higher when the concentration of litter extract was lower than 0.075 g/L. The content of malondialdehyde continued to increase with the increase of the concentration under *P. fruticosa* leaf litter extract treatment, while it showed a trend of first increasing and then decreasing under *S. rehderiana* and herbaceous under leaf litter extract treatments. On the whole, the allelopathic effect of leaf litter extract from shrub on *E. nutans* in descending order: *R. capitatum*, *S. rehderiana*, herbaceous plants and *P. fruticosa*, among which *R. capitatum* had a greater impact on the herbaceous plants under shrub canopy, and allelopathy of leaf litter had a greater impact on the distribution of shrub-grass system and the structure of shrub-grass community.

Key Words: allelopathy; shrubland; leaf litter; *Elymus nutans*

高寒灌丛草地是东祁连山主要植被类型^[1],是当地优质的天然牧场。灌丛凋落物作为高寒灌丛草地牦牛与藏羊秋冬季的重要饲草来源,在灌丛草地季节交替时发挥重要作用^[2]。研究表明,灌丛凋落物在高寒地区起到冬春季保温、夏季遮阴与减少土壤水分蒸发的生态作用^[3],但同时灌丛植物凋落物也是化感物质的重要来源。

化感作用是植物释放化感物质到自然环境中,对周围植物产生直接或间接影响的一种过程^[4],化感现象广泛存在于植物界^[5],是影响群落结构的重要因素。研究发现,银叶鼠尾草(*Salvia japonica*)等灌丛植物的周围会出现一条1—2 m宽的裸带,灌间草本植物生长明显地受到抑制^[6],灌丛下枯落物形成的腐殖质对灌下植物种子萌发与幼苗生长有抑制作用^[7]。灌丛植物水淋溶物对灌丛群落植物有明显抑制作用^[8],研究发现高山红柳(*Salix cupularis*)和中国沙棘(*Hippophae rhamnoides*)水浸提液对垂穗披碱草(*Elymus nutans*)种子萌发表现出“低促高抑”的浓度效应^[9]。有研究认为,化感作用是增强优势种生存竞争力、扩大种群,导致单优势种群落形成和草场退化的重要原因,在植物群落形成与演替中有着不可替代的作用^[10]。在高寒灌丛草地生态系统中,灌木扩张不仅会改变草本植物的分布格局,还对高寒灌丛草地生态系统的结构和功能产生重要影响。对高寒灌丛草地群落生态学研究多考虑光照、水分及放牧等生态因素^[11—13],而很少聚焦灌丛植物凋落物的化感作用,探讨其对高寒灌丛生态系统群落结构和功能的影响。从灌丛凋落叶化感作用的视角,探讨影响灌草互作关系及其对群落组成和结构的影响,对进一步认识高寒灌丛草地生态系统稳定机制有重要意义。

金露梅(*Potentilla fruticosa*)、川滇柳(*Salix rehderiana*)和头花杜鹃(*Rhododendron capitatum*)是东祁连山高寒灌丛草地优势灌木,在涵养水源、改善生态环境等方面发挥着重要作用^[14];多年生丛生禾草垂穗披碱草是该灌丛的灌下优势牧草,具有适口性好、产量高、耐盐碱、耐放牧等特性,对环境适应性强^[15]。化感作用的研究通常使用植物器官浸提液处理其它植物种子以探究化感效应^[16],本研究以垂穗披碱草为实验材料,研究灌丛植物凋落叶对其生长和生理特性的影响,以探究化感效应对灌草系统群落组成和结构的影响,加深对灌丛草地群落构建及其多样性维持机制的理解,为祁连山植被的保护和可持续利用提供决策依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

研究区位于祁连山东段的甘肃省天祝藏族自治县抓喜秀龙乡,地理坐标(N 37°10'16.97", E 102°47'17.31"),

海拔 3050 m。气候寒冷潮湿,昼夜温差较大,雨热同期,无绝对无霜期。年均气温为 0.16℃,其中最冷月(1 月)平均气温为-11.4℃,最暖月(7 月)平均气温为 11.2℃。年降水量为 416.9 mm,75.6%降雨集中于 7—9 月^[17]。四季不分明,冬季漫长而干燥寒冷,夏秋季短暂而凉爽,天然牧草 4 月底萌发,10 月底枯黄,枯草期长达 7 个月以上,土壤 pH 为 7.0—8.2,土壤类型为高山黑钙土。

所选样地植被类型为高寒灌丛草甸,植被总盖度 95% 以上,主要植被盖度金露梅(17.8%)、头花杜鹃(21.4%)、川滇柳(18.0%)、垂穗披碱草(93.7%)等,样地内物种多样性丰富度指数 6.0;均匀度指数 0.96;Shannon-Wiener 指数 1.72^[18]。

1.2 试验材料

研究于 2021 年 10 月中旬进行野外采样,在金露梅、川滇柳、头花杜鹃等灌木冠幅下分别设置 10 cm×10 cm 的样方,将样方内未分解(叶片完整无破损)凋落叶收集起来装入网兜;灌间草本(表 1)凋落叶直接收集设置在灌间 10 cm×10 cm 样方内未分解的凋落叶于网兜中,将收集后的凋落叶带回实验室备用,垂穗披碱草种子由北京正道公司提供。

表 1 灌间草本物种组成
Table 1 Herbaceous species composition in shrubland

功能群 Functional group	物种组成 Species composition
豆科 Leguminosae	祁连山黄芪(<i>Astragalus chilienshanensis</i>)、歪头菜(<i>Vicia unijuga</i>)、单花米口袋(<i>Tibetia himalaica</i>)等
禾本科 Gramineae	垂穗披碱草(<i>Elymus nutans</i>)、圆柱披碱草(<i>E. dahuricus</i>)、黑紫披碱草(<i>E. atratus</i>)、发草(<i>Deschampsia cespitosa</i>)、白草(<i>Pennisetum flaccidum</i>)、丝颖针茅(<i>Stipa capillacea</i>)等
莎草科 Cyperaceae	线叶嵩草(<i>Kobresia capillifolia</i>)、矮生嵩草(<i>K. humilis</i>)、甘肃嵩草(<i>K. kansuensis</i>)、华扁穗草(<i>Blysmus sinocompressus</i>)等
杂类草 Forbs	毛茛(<i>Ranunculus japonicus</i>)、鹅绒委陵菜(<i>Potentilla anserina</i>)、多裂委陵菜(<i>P. multifida</i>)、小大黄(<i>Rheum pumilum</i>)、珠芽蓼(<i>Polygonum viviparum</i>)、圆穗蓼(<i>P. macrophyllum</i>)、问荆(<i>Equisetum arvense</i>)、唐松草(<i>Thalictrum aquilegifolium</i>)、蒲公英(<i>Taraxacum mongolicum</i>)、老鹳草(<i>Geranium wilfordii</i>)、甘肃马先蒿(<i>Pedicularis kansuensis</i>)、火绒草(<i>Leontopodium leontopodioides</i>)、刺儿菜(<i>Cirsium arvense</i>)等

1.3 试验方法

1.3.1 浸提液的制备

准确称取 60 g 风干凋落叶用粉碎机粉碎成粉末,放入 1 L 锥形瓶中,加入 600 mL 无菌水,在 4℃ 摇床震荡 48 h。所得溶液用 4 层纱布过滤,将滤液在 4000 r/min 离心 20 min,吸取上层清液,得到浓度为 0.1 g/L (T5) 的母液,将该母液用无菌水稀释,分别获得浓度为 0.01 g/L (T1)、0.025 g/L (T2)、0.05 g/L (T3) 及 0.075 g/L (T4) 的浸提液,对照组为无菌水(CK)。浸提液制备完成后保存在冰箱 4℃ 条件下备用。

1.3.2 种子萌发实验

选取籽粒饱满、大小均匀的垂穗披碱草种子,用次氯酸钠溶液表面消毒 2 min,再用无菌水冲洗 3—5 次后,将种子用无菌滤纸沥干水分备用。在铺有 2 层滤纸直径为 9 cm 的培养皿中,加入不同浓度浸提液及无菌水 5 ml 并均匀摆放 30 粒垂穗披碱草种子,用封口膜对培养皿进行封口处理,防止水分蒸发,每个处理设置 3 个重复。将培养皿置于光照培养箱(温度(25.0±1.0)℃,光周期为光 16 h/暗 8 h,光照强度 5000 Lux 中进行培养)。自培养之日起,每天固定时间观察种子发芽情况,并记录发芽粒数(以胚芽突破种皮 1 mm 为发芽标准^[19]),14 d 后试验结束,计算发芽率并测定幼苗全株生长及生理指标。

1.4 测定指标及方法

1.4.1 发芽率及发芽势的计算^[20]

于发芽第 7 d 计算发芽势(Germination potential, GP),第 14 d 计算发芽率(Germination rate, GR)各指标计算公式如下:

发芽势(%) = $\frac{7d \text{ 内发芽种子数}}{\text{供试种子数}} \times 100\%$

$$\text{发芽率}(\%) = \frac{14\text{d 内发芽种子数}}{\text{供试种子数}} \times 100\%$$

1.4.2 生长指标的测定

苗高、根长及生物量的测定:自培养之日起第 14 天,对幼苗取样进行生长指标测定。随机选取 10 株垂穗披碱草幼苗,用游标卡尺测量苗高及根长,苗高、根长取 10 株平均值;随机取新鲜幼苗 30 株,以每 10 株为一组测量幼苗鲜重,用万分之一天平称重,共 3 个重复;干重,将测量鲜重后的幼苗在 105℃ 下杀青 30 min 后,在 65℃ 下烘干至恒重,用万分之一天平称重。

1.4.3 生理指标的测定

发芽实验结束后,随机将新鲜幼苗用锡箔纸袋收集,每 4 株(0.1 g–0.2 g)为一组,收集后将锡箔纸袋放在液氮中保存,测定时,每个处理取三袋(3 个重复)。采用氮蓝四唑(NBT)光还原法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性,采用愈创木酚法测定过氧化物酶(POD)活性,采用高锰酸钾滴定法测定过氧化氢酶(CAT)活性,采用蒽酮比色法测定可溶性总糖含量,采用硫代巴比妥酸(TBA)比色法测定丙二醛(MDA)含量,采用茚三酮比色法测定游离脯氨酸含量^[21]。采用考马斯亮蓝 G-250 染色法测定可溶性蛋白(TSP)含量^[22]。

1.4.4 化感指数(RI)

采用化感指数 RI 衡量化感强度^[23]: $RI = 1 - C/T$ (当 $T \geq C$); $RI = T/C - 1$ (当 $T < C$),其中 C 是对照值,T 是处理值,RI 则代表化感指数,当 $RI > 0$ 时表现为促进作用,当 $RI < 0$ 时表现为抑制作用,RI 的绝对值代表作用强度的大小。化感作用综合效应(Synthesis effect, SE)为 RI 的算术平均值。

1.5 数据处理

采用 Microsoft Excel 2016 软件进行数据记录与统计,运用 SPSS 20 软件对数据进行单因素方差分析,显著性水平设定为 $P < 0.05$,用 origin 2021 作图。

2 结果分析

2.1 凋落叶浸提液对垂穗披碱草种子萌发的影响

图 1 表明,不同凋落叶浸提液对垂穗披碱草种子萌发的影响存在一定差异。发芽率与发芽势随金露梅与灌间草本凋落叶浸提液浓度的升高表现为先升高后下降的态势,与 CK 相比,凋落叶浸提液在 T5 时抑制作用显著。而在川滇柳与头花杜鹃的凋落叶浸提液处理下,垂穗披碱草发芽率与发芽势随浸提液浓度升高逐渐下降,同样在川滇柳凋落叶浸提液 T5 时抑制作用显著,较 CK 分别降低了 23.0%、45.6%,化感指数为 -0.82、-0.92,在头花杜鹃凋落叶浸提液 T4、T5 时垂穗披碱草发芽率与发芽势均为 0,化感指数均为 -1。

不同灌丛凋落叶浸提液对垂穗披碱草种子发芽率与发芽势的影响表现为:头花杜鹃>川滇柳>灌间草本>金露梅。在 T1 时,川滇柳凋落叶浸提液对垂穗披碱草种子发芽率与发芽势促进作用显著高于其他处理;当超过 T2 后,头花杜鹃凋落叶浸提液抑制作用显著高于与其他处理;超过 T3 后,川滇柳凋落叶浸提液抑制作用显著高于金露梅与灌间草本凋落叶浸提液处理。

2.2 凋落叶浸提液对垂穗披碱草幼苗形态指标的影响

2.2.1 苗高与根长

如图 2,垂穗披碱草幼苗苗高随金露梅与灌间草本凋落叶浸提液浓度升高表现出先升高后降低的趋势,分别在 T3、T2 时促进作用达到峰值,但均与 CK 差异不显著,但 T5 时金露梅凋落叶浸提液抑制作用显著。而幼苗苗高随川滇柳与头花杜鹃凋落叶浸提液浓度升高而降低,当头花杜鹃凋落叶浸提液 T3 时对幼苗苗高存在抑制作用,超过 T4 时化感指数为 -1;川滇柳凋落叶浸提液 T5 时对幼苗苗高抑制作用较强较对照降低了 60.0%,化感指数为 -0.60。不同灌丛凋落叶浸提液对幼苗苗高的影响相比较,金露梅与灌间草本凋落叶浸提液处理之间差异不显著;T1 时川滇柳凋落叶浸提液促进作用显著高于金露梅与灌间草本凋落叶浸提液处理;但浸提液超过 T2 后头花杜鹃与川滇柳凋落叶浸提液处理抑制作用显著高于其他两种处理。

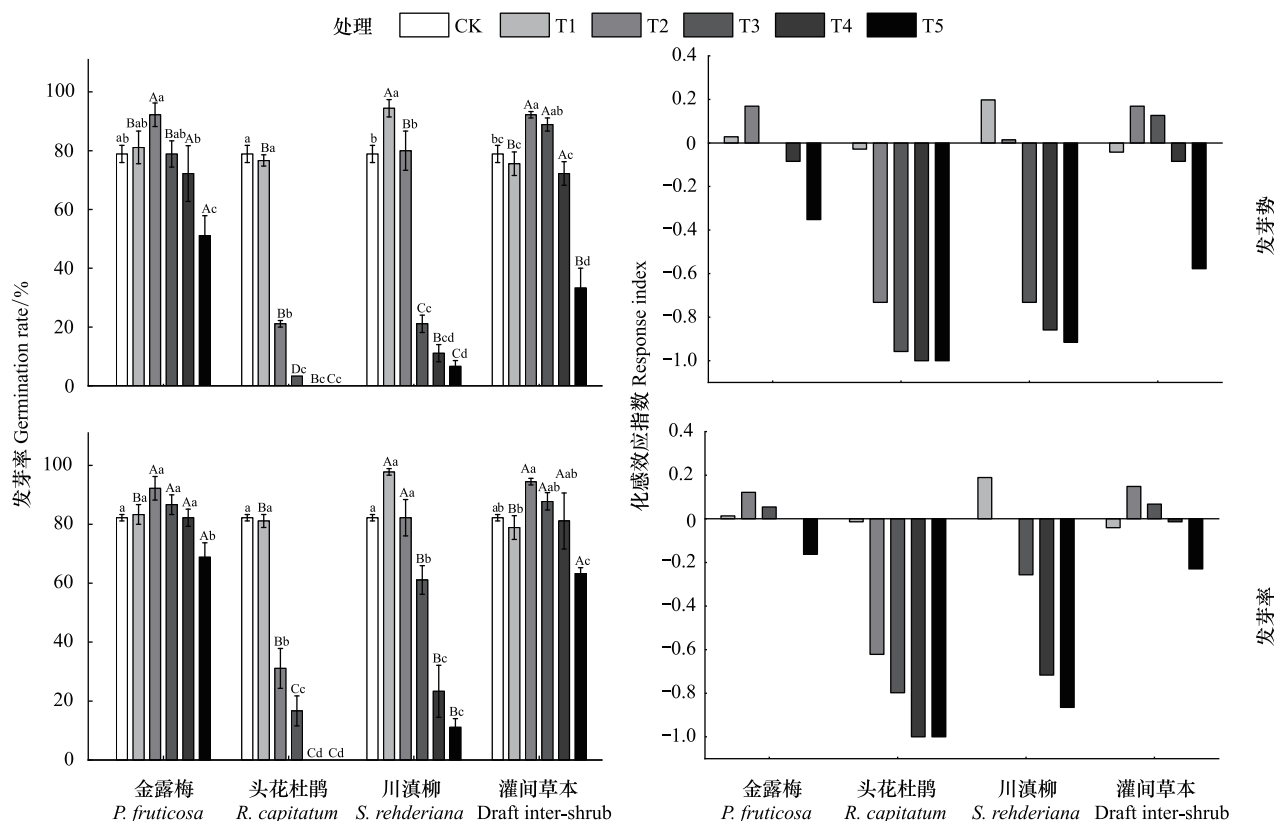


图 1 不同凋落叶浸提液对垂穗披碱草发芽势与发芽率的影响

Fig.1 Effects of different leaf litter extracts on germination potential and germination rate of *Elymus nutans*

大写字母(A、B、C、D)表示在相同浓度处理下不同灌丛(金露梅、头花杜鹃、川滇柳、灌间草本)凋落叶水浸提液对垂穗披碱草种子处理下之间的显著性;小写字母(a、b、c、d)表示相同灌丛凋落叶在不同浓度(0.01 g/L(T1)、0.025 g/L(T2)、0.05 g/L(T3)、0.075 g/L(T4)、0.10 g/L(T5))处理间的显著性;头花杜鹃在 0.075 g/L(T4)、0.10 g/L(T5)处理发芽率为 0,所有生长指标都按 0 处理分析显著性

垂穗披碱草幼苗根长在金露梅、头花杜鹃及灌间草本凋落叶浸提液处理下均显著低于对照,在 T5 时抑制作用最强,较 CK 分别降低了 68.1%、100%、56.4%,化感指数分别为-0.68、-1、-0.56;在川滇柳凋落叶浸提液处理下 T1 与对照差异不显著,其余浓度均显著低于对照,同样在 T5 时抑制作用最强,较 CK 降低了 95.8%,化感指数为-0.96。相同浓度下,不同凋落叶浸提液对幼苗根长的抑制作用表现为:头花杜鹃>川滇柳>金露梅>灌间草本。T1 时金露梅与灌间草本凋落叶浸提液的抑制作用显著高于其他两种处理,相反,当浸提液超过 T3 时头花杜鹃与川滇柳凋落叶浸提液抑制作用显著高于其他两种处理。

2.2.2 鲜重与干重

如图 3,垂穗披碱草幼苗鲜重随金露梅与灌间草本凋落叶浸提液浓度增加表现出先增加后降低的趋势,金露梅凋落叶浸提液 T3 时促进作用显著,较对照提高了 50.7%,化感指数为 0.34,灌间草本凋落叶浸提液 T5 时抑制作用显著,化感指数为-0.11。而在川滇柳与头花杜鹃凋落叶浸提液浓度增加呈逐渐下降的趋势,且头花杜鹃凋落叶浸提液超过 T3 后抑制作用显著。相同浓度下,不同灌丛凋落叶浸提液对幼苗鲜重的影响表现为:头花杜鹃凋落叶浸提液抑制作用显著高于其他凋落叶浸提液处理;浸提液浓度超过 T3 后,川滇柳凋落叶浸提液处理抑制作用显著高于金露梅与灌间草本凋落叶浸提液处理,且 T3 与 T5 时灌间草本凋落叶处理抑制作用显著高于金露梅凋落叶处理。

垂穗披碱草幼苗干重在金露梅与灌间草本凋落叶浸提液处理下与 CK 均无显著差异,而在头花杜鹃与川滇柳凋落叶浸提液处理下均显著低于 CK,且 T5 时抑制作用最强,化感指数分别为-1、-0.25。不同灌丛凋落叶浸提液对幼苗干重的影响表现为:金露梅与灌间草本凋落叶浸提液处理之间差异不显著;当浸提液浓度超

过 T3 后头花杜鹃与川滇柳凋落叶浸提液处理抑制作用显著高于其他两种处理。

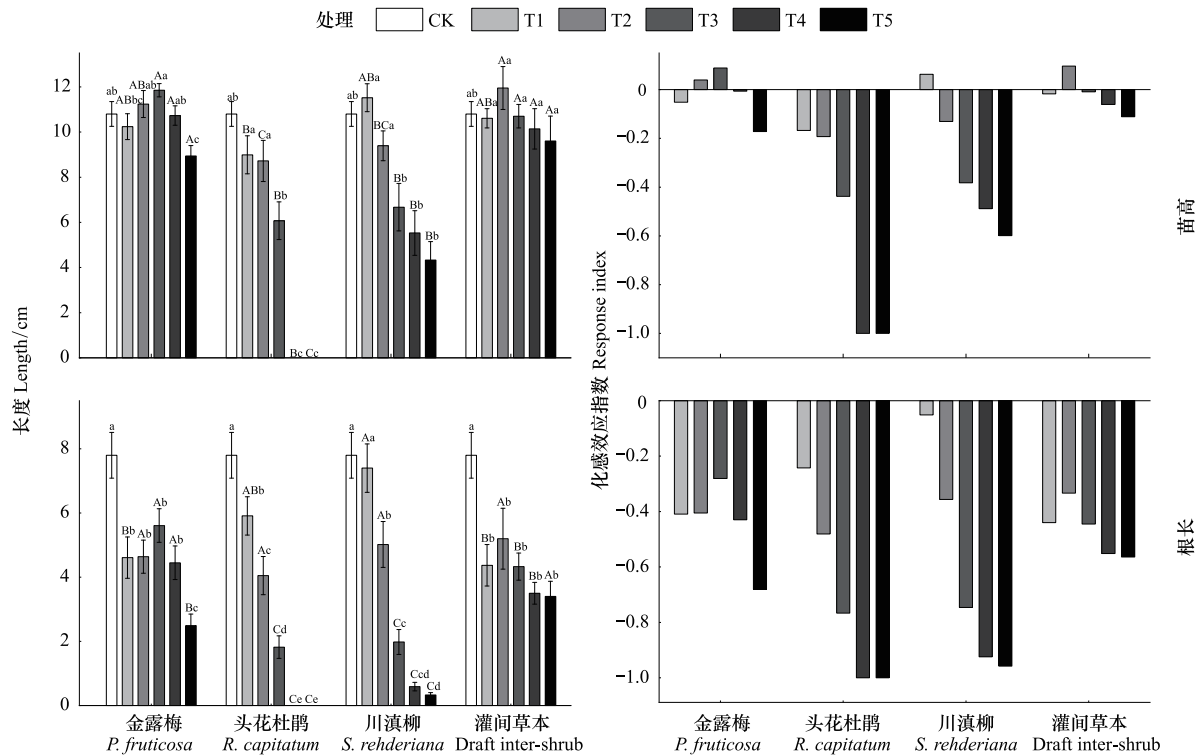


图2 不同凋落叶浸提液对垂穗披碱草苗高与根长的影响

Fig.2 Effects of different leaf litter extracts on seedling height and root length of *Elymus nutans*

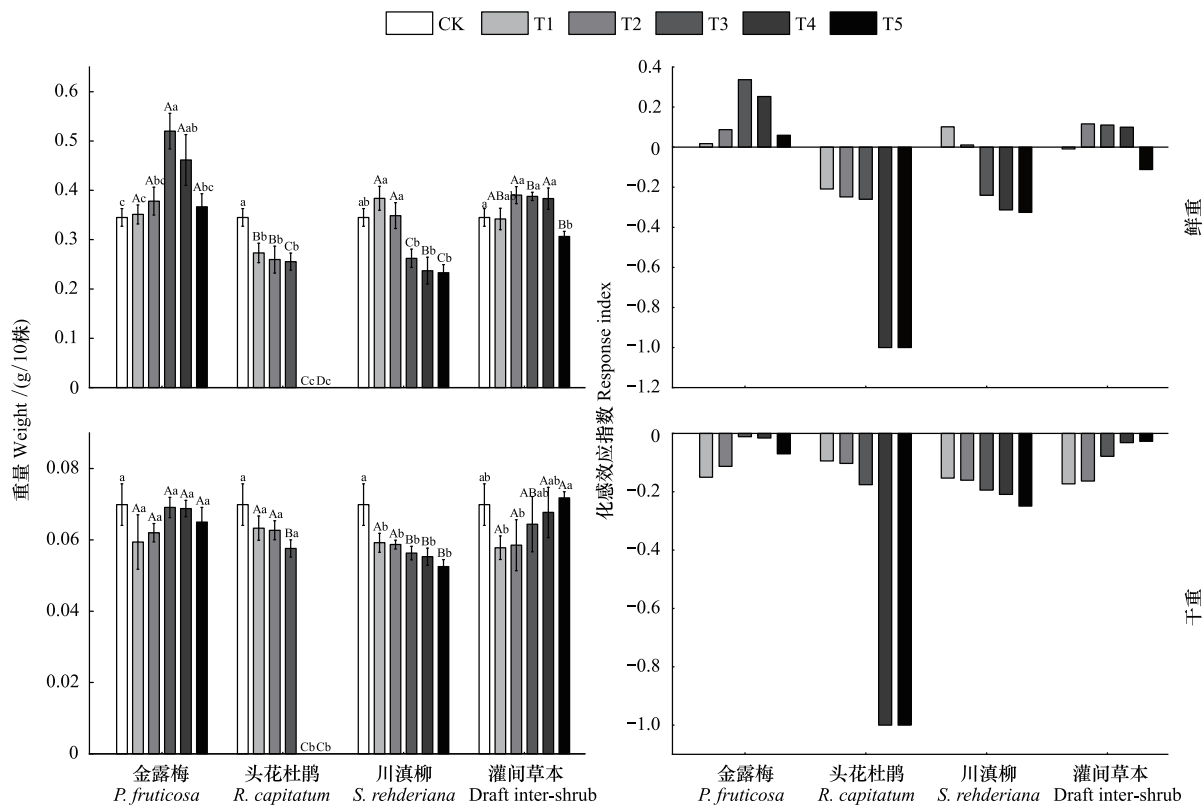


图3 不同凋落叶浸提液对垂穗披碱草鲜重与干重的影响

Fig.3 Effects of different leaf litter extracts on fresh weight and dry weight of *Elymus nutans*

2.3 凋落叶水浸提液对垂穗披碱草幼苗全株生理指标的影响

如表 2 所示,在不同灌丛及不同浓度凋落叶浸提液处理下,垂穗披碱草幼苗全株抗氧化酶活性(SOD、CAT、POD 活性)、细胞渗透调节物质(可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸含量)和膜质氧化产物(MOD 含量)存在差异。

表 2 不同凋落叶浸提液对垂穗披碱草生理指标的影响

Table 2 Effects of different litter extracts on physiological indexes of *Elymus nutans*

灌丛名称 Shrub name	处理 Treatment	超氧化物歧化酶 Superoxide dismutase/(U/g)	过氧化氢酶 Catalase/ (mg/g FW)	过氧化物酶 Peroxidase/ (U/g)	总可溶性糖 Total soluble sugar/%	总可溶性蛋白 Total soluble protein(mg/g)	脯氨酸含量 Proline/ (μg/g FW)	丙二醛含量 Malondialdehyde/ (mmol/g FW)
金露梅	CK	1023.26±54.30a	1.45±0.14c	3.82±0.41ab	21.64±2.99c	32.43±0.97c	10.16±0.82ab	11.21±0.71bc
<i>P. fruticosa</i> L.	T1	478.51±33.44c	1.51±0.09bc	5.81±1.37a	29.66±1.91bc	43.04±2.34a	8.23±0.77b	9.04±0.65c
	T2	829.89±22.10ab	2.01±0.08a	5.81±1.07a	33.60±2.45bc	42.59±0.32b	8.79±0.40b	11.12±1.30bc
	T3	774.81±38.23ab	1.94±0.01a	4.71±1.34ab	34.36±4.96bc	37.43±0.30bc	9.08±0.97b	11.22±1.41bc
	T4	768.51±78.59ab	1.80±0.06ab	3.67±0.12ab	37.20±4.19b	35.87±1.56bc	10.12±1.07ab	13.09±0.39b
	T5	722.71±121.56bc	1.56±0.00bc	2.04±0.49b	52.32±7.41a	35.04±0.98bc	13.58±2.36a	21.80±0.38a
头花杜鹃	CK	1023.26±54.30a	1.45±0.14a	3.82±0.41a	21.64±2.99b	32.43±0.97c	10.16±0.82a	11.22±0.71a
<i>R. capitatum</i>	T1	910.48±80.24a	1.07±0.05a	3.63±0.57a	24.51±1.28b	42.23±0.54b	8.68±0.20a	12.09±1.17a
	T2	487.40±102.59b	1.40±0.0a	2.08±0.49a	37.23±0.27a	37.15±0.57a	9.03±0.06a	11.52±1.26a
川滇柳	CK	1023.26±54.30a	1.45±0.14b	3.82±0.41ab	21.64±2.99c	32.43±0.97c	10.16±0.82b	11.21±0.71ab
<i>S. rehderiana</i>	T1	946.46±6.668a	2.03±0.01a	5.51±1.33a	20.77±0.42c	38.12±0.36ab	8.23±0.30b	10.34±0.68b
	T2	1093.68±70.12a	2.08±0.09a	3.41±0.85ab	35.37±4.25b	38.92±0.21a	9.19±0.53b	13.49±0.14a
	T3	946.30±60.40a	1.88±0.15ab	1.05±0.53c	51.22±2.08a	37.74±0.63ab	27.14±3.60a	12.07±0.54ab
灌间草本	CK	1023.26±54.30a	1.45±0.14c	3.82±0.41b	21.64±2.99c	32.43±0.97bc	10.16±0.82a	11.21±0.71b
<i>Draft inter-shrub</i>	T1	522.41±58.93b	1.76±0.06abc	1.26±0.27c	33.66±1.26a	32.87±0.76bc	8.75±0.23a	8.42±0.05c
	T2	912.61±9.06a	1.79±0.06abc	8.41±0.61a	30.24±3.51ab	41.77±0.18a	9.84±0.44a	15.58±1.00a
	T3	532.17±79.79b	2.17±0.20a	3.65±0.35b	30.23±0.34ab	40.87±1.21a	10.58±0.80a	11.45±0.91b
	T4	573.15±26.99b	2.03±0.07ab	3.38±0.49b	23.17±1.77bc	35.46±1.23b	10.28±0.50a	11.64±0.77b
	T5	512.50±13.51b	1.65±0.13bc	2.88±1.31bc	22.51±2.32bc	29.76±1.69c	9.45±0.39a	10.10±0.61bc

发芽实验结束对幼苗全株进行生理指标测定,川滇柳 T4 与 T5 处理及头花杜鹃 T3、T4、T5 由于化感抑制作用显著发芽种子数较少或无发芽种子,无法完成生理指标测定,导致数据缺失

2.3.1 垂穗披碱草幼苗全株抗氧化酶活性

垂穗披碱草幼苗全株 SOD 活性随金露梅、灌间草本及川滇柳凋落叶浸提液浓度增加呈先升后降的变化趋势,在金露梅凋落叶浸提液 T1 时显著低于对照,较对照降低了 53.2%,化感指数为-0.53;川滇柳凋落叶浸提液各处理及对照间差异不显著;灌间草本凋落叶浸提液除 T2 外其余处理均显著低于对照。

垂穗披碱草幼苗全株 CAT 活性随金露梅、川滇柳及灌间草本凋落叶浸提液浓度的增加,总体表现出先升后降的趋势,在金露梅与川滇柳凋落叶浸提液处理 T2 时达到峰值,在灌间草本凋落叶浸提液 T3 时促进作用显著,较对照提高了 49.4%,化感指数 0.33;头花杜鹃凋落叶浸提液处理 T1 时具有较强的抑制作用,较对照降低了 26.3%,化感指数-0.53。

垂穗披碱草幼苗全株 POD 活性,在金露梅凋落叶浸提液超过 T2 后随浸提液浓度升高逐渐下降,T5 时抑制作用显著高于 T1 与 T2;在川滇柳凋落叶浸提液处理下,随浓度升高逐渐下降,T3 时抑制作用显著,化感指数为-0.72;而随灌间草本凋落叶浸提液浓度升高呈现出先升后降趋势,T2 时达到峰值促进作用显著,较对照提高了 120.1%,化感指数为 0.55。

2.3.2 垂穗披碱草幼苗全株细胞渗透调节物质

垂穗披碱草幼苗全株可溶性糖含量随金露梅、川滇柳、头花杜鹃凋落叶浸提液浓度梯度增加表现出持续升高趋势,金露梅凋落叶浸提液处理 T5 时促进作用显著,较对照提高了 141.7%,化感指数为 0.59;垂穗披碱

草幼苗全株总可溶性糖含量随灌间草本凋落叶浸提液浓度梯度增加逐渐降低。

垂穗披碱草幼苗全株可溶蛋白含量随金露梅凋落叶浸提液浓度增加逐渐降低,在 T1 时促进作用显著,较对照提高了 32.7%,化感指数为 0.25;而随川滇柳与灌间草本凋落叶浸提液浓度增加表现出先增加后降低的趋势。

垂穗披碱草幼苗全株游离脯氨酸含量随金露梅与川滇柳凋落叶浸提液浓度增加逐渐升高;随灌间草本凋落叶浸提液浓度先增加后降低,并在 T3 时达到峰值;金露梅、灌间草本及头花杜鹃凋落叶浸提液处理下均无显著差异;川滇柳凋落叶浸提液处理 T3 时促进作用显著,较对照提高了 166.9%,化感指数为 0.63。

2.3.3 垂穗披碱草幼苗全株膜质氧化产物

垂穗披碱草幼苗全株 MDA 含量随金露梅凋落叶浸提液浓度增加逐渐升高,在 T5 促进作用显著,较对照提高了 94.3%,化感指数为 0.49;随川滇柳与灌间草本凋落叶浸提液浓度升高先升高后降低,均在 T2 时达到峰值,化感指数分别为 0.28、0.17。

2.4 化感作用综合效应

由图 4 可知,不同灌丛不同浓度凋落叶浸提液对垂穗披碱草种子萌发与幼苗生长化感作用的综合效应存在差异。金露梅与川滇柳凋落叶浸提液对垂穗披碱草种子萌发表现出“低促高抑”的浓度效应;头花杜鹃凋落叶浸提液抑制垂穗披碱草种子萌发;灌间草本凋落叶浸提液在 T2、T3 时促进垂穗披碱草种子萌发。垂穗披碱草幼苗生长指标在金露梅凋落叶浸提液 T3 时有促进作用,其他处理都表现为抑制。垂穗披碱草幼苗全

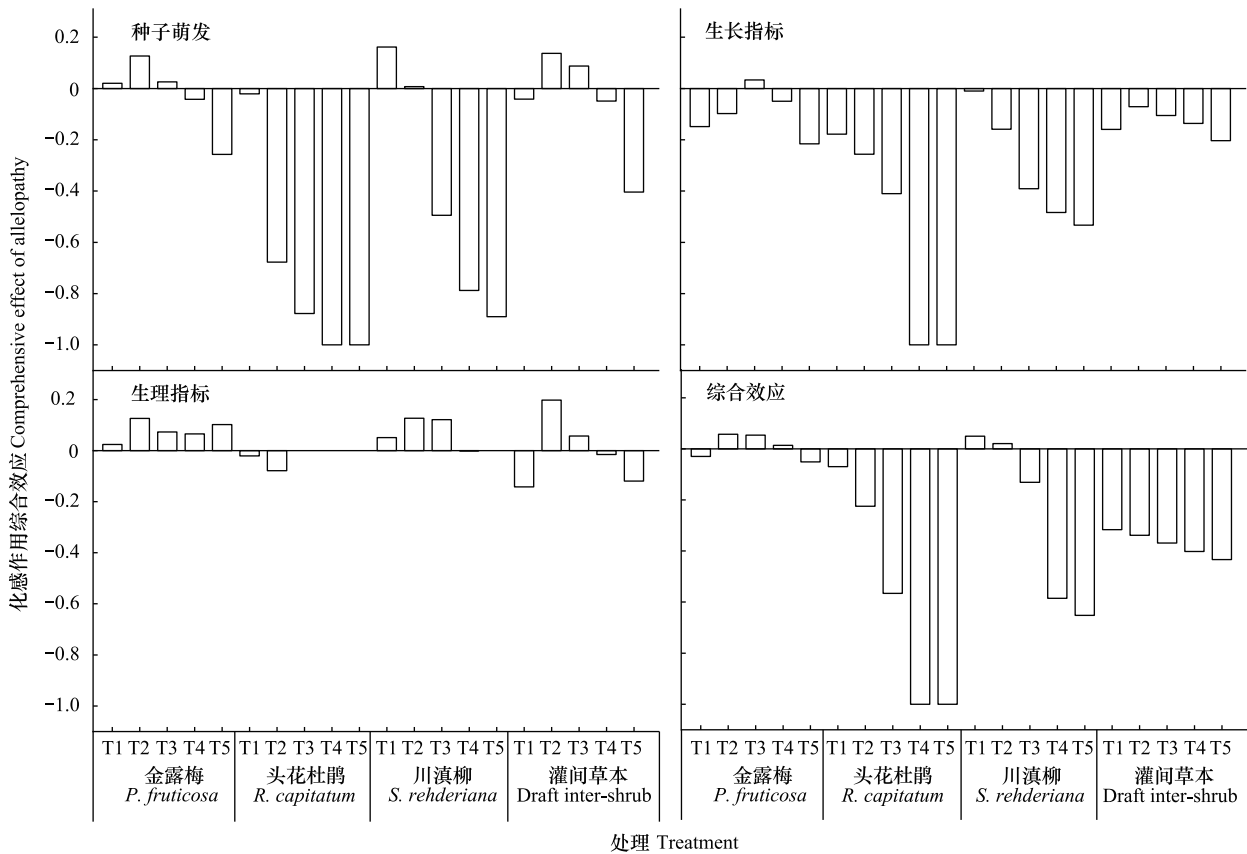


图 4 不同灌丛凋落叶浸提液对垂穗披碱草化感作用综合效应

Fig.4 Comprehensive effects of leaf litter extracts from different shrubs on allelopathy of *Elymus nutans*

“种子萌发”指垂穗披碱草种子发芽势、发芽率的综合化感效应;“生长指标”指垂穗披碱草幼苗鲜重、干重、根长、苗长的综合化感效应;“生理指标”指 POD 活性、SOD 活性、CAT 活性、可溶向糖含量、可溶性蛋白含量、游离脯氨酸含量、MOD 含量的综合化感效应;“综合效应”指种子萌发、幼苗生长指标和生理指标的综合化感效应

株生理指标在金露梅、川滇柳与灌间草本(T2、T3)凋落叶浸提液处理下有促进作用,在头花杜鹃凋落叶浸提液处理下表现为抑制作用。综合化感效应在金露梅(T2、T3)与川滇柳(T1、T2)凋落叶浸提液表现为促进作用,其余处理均为抑制。

3 讨论

3.1 灌丛凋落叶对垂穗披碱草种子萌发与幼苗生长的化感作用

化感作用是影响植物群落组成和结构的关键因素之一^[24],其主要通过影响群落内其他物种的种子萌发和幼苗生长来改变群落物种分布格局。种子萌发对物种更新至关重要,植物种子萌芽率低,将影响该植物在群落中的多度,导致其种群在群落竞争中处于劣势^[25]。本研究发现,金露梅与川滇柳凋落叶浸提液对垂穗披碱草种子萌发与幼苗苗高表现出“低促高抑”的浓度效应,这与包赛很那^[26]研究结果类似,这表明在高寒灌丛草地系统中金露梅与川滇柳凋落叶量少时,不仅不影响灌下草本的发育,还可能有助于灌间草本植物垂穗披碱草的萌发。当灌木优势增加时,其凋落叶对灌间草本化感抑制效应随之增强,垂穗披碱草种子发芽率降低,严重影响垂穗披碱草在高寒灌丛草地的竞争能力,并使灌丛草地灌间草本的分布及群落内物种组成和结构发生变化,可能加速灌丛草地灌丛化。头花杜鹃凋落叶浸提液对垂穗披碱草种子萌发与幼苗苗高均有抑制作用,且随着浓度升高抑制作用逐渐增强,这表明头花杜鹃灌丛凋落叶对灌下草本植物的萌发与生长有显著影响。于应文^[1]在东祁连山灌丛物种多样性及伴生种调查时发现,干扰轻的头花杜鹃灌丛群落结构简单,地上层主要为灌木层和苔藓层,草本层分布稀疏,无明显优势种。灌间草本凋落叶浸提液对垂穗披碱草种子萌发与幼苗苗高也表现出先升高后降低的作用,可能与灌间草本物种组成多样性有关,说明灌下草本植物之间也会通过凋落叶化感作用,影响草本群落的物种组成和结构。垂穗披碱草幼苗根长在不同种植物凋落叶浸提液处理下虽然变化趋势不同,但都存在不同程度的抑制作用,这也印证了根系对化感物质的敏感性强于地上部分的结论^[27]。这可能是在培养皿培养过程中植物根系直接接触到大量化感物质,而叶片靠根系吸收、运输后才会产生化感胁迫,因此根系对化感物质的响应更加强烈。以上研究表明,在高寒灌丛群落中灌丛植物凋落叶会通过化感作用影响其他植物种子的萌发与幼苗生长,且不同灌丛植物凋落叶化感作用存在差异,金露梅、川滇柳及灌间草本凋落叶化感作用较小,头花杜鹃化感作用较强,对高寒灌丛群落结构与组成影响较大,当然头花杜鹃这种避牧型灌丛的构建对东祁连高寒灌丛生态系统的保护也具有一定的意义。

3.2 灌丛凋落叶对垂穗披碱草幼苗生理指标的化感作用

研究植物对化感胁迫的生理反应,有助于揭示植物适应化感逆境的生理机制^[28]。抗氧化酶活性(CAT、POD、SOD 活性)和细胞渗透调节物质(可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸含量)以及膜质氧化产物 MOD 是反映植物化感胁迫的重要依据^[29]。本研究发现,在灌丛植物凋落叶浸提液处理下垂穗披碱草幼苗抗氧化酶系统(CAT、SOD 活性)随着浸提液浓度的升表现出先升高后降低的变化趋势,这与张金羽^[30]研究结果一致,这可能是低浓度的化感物质对植物产生较弱的胁迫作用,使植物启动的应激机制增加抗氧化酶活性来消除多余的过氧化产物,随着化感物质浓度上升植物体内氧化产物过量积累抑制抗氧化酶活性^[31]。在金露梅、头花杜鹃及川滇柳凋落叶浸提液处理下垂穗披碱草幼苗可溶性糖与游离脯氨酸含量随浸提液浓度呈逐渐升高的趋势;这表明垂穗披碱草通过改变自身渗透调节物质来缓解化感胁迫,化感物质增加促使可溶性糖和游离脯氨酸等渗透调节物质积累,有助于中和有害物质,提高幼苗的抗性;灌丛凋落叶处理下可溶性蛋白含量表现出先升高后降低的变化趋势,这与蒲旭斌^[32]研究结果类似。这可能是少量化感物质胁迫后,垂穗披碱草幼苗主动防御,调控可溶性蛋白含量,抵抗化感物质对幼苗生长发育的影响,当浓度升高化感物质增多,幼苗的自我调节能力不足以抵御化感物质的胁迫,幼苗渗透压失衡,可溶性蛋白含量降低,使幼苗的正常发育受到影响。金露梅凋落叶浸提液处理下 MDA 含量随浓度升高呈逐渐升高的趋势,这与张淑珍^[33]研究结果类似,这可能是垂穗披碱草幼苗在金露梅凋落叶浸提液的影响下,发生了膜脂过氧化反应导致细胞膜受损,引起 MDA 含量增高;在川滇柳与灌间草本凋落叶浸提液处理下 MDA 含量随浓度升高呈先升高后降低的变化趋势,这

可能是由于体内的各种保护酶系统与其他保护系统共同作用的结果。

综上,本研究从灌丛凋落叶浸提液的化感作用角度,阐明了灌丛植物凋落叶浸提液对灌间草本植物垂穗披碱草种子萌发与幼苗生长的影响,讨论了不同灌丛凋落叶对高寒灌丛草地群落结构与组成的影响。然而,灌丛群落组成与结构复杂,且受自然和人为因素的影响较大,对于高寒灌丛系统群落组成与结构还需从多角度(郁闭度、放牧、海拔、光照等)进行系统研究。另外,本研究仅对高寒灌丛植物凋落叶浸提液化感作用进行了初步研究,对于凋落叶浸提液中的化感物质种类和成分差异的研究还需进一步探讨。

4 结论

东祁连山灌丛凋落物通过化感作用影响灌下草本植物垂穗披碱草种子萌发与幼苗生长,受试草种虽然在灌丛凋落物浸提液低浓度中均能较好的生长,但是随着凋落物浸提液浓度的升高仍表现出了显著的抑制作用,同时影响抗氧化酶活性、细胞渗透调节物质和膜质氧化产物等各项生理活性指标,使细胞膜脂结构受到损坏,从而影响植物正常生长,降低垂穗披碱草在高寒灌丛系统中生存与种间竞争。几种灌丛凋落叶的综合化感效应强度顺序为:头花杜鹃、川滇柳、灌间草本、金露梅;从灌丛凋落叶化感作用角度看,头花杜鹃对东祁连山灌丛系统中对灌下饲用草本植物垂穗披碱草的生长与群落分布有较大的影响。

参考文献(References):

- [1] 于应文,胡自治,徐长林,张德罡. 东祁连山高寒灌丛植被类型与分布特征. 甘肃农业大学学报, 1999, 34(1): 12-17.
- [2] 焦婷,吴铁成,吴建平,赵生国,雷赵民,梁建勇,冉福,九麦扎西,刘振恒. 不同类型藏羊消化率与采食量的比较研究. 草业学报, 2019, 28(5): 100-108.
- [3] 马周文,王迎新,王宏,阿不满,张贞明,侯扶江. 放牧生态系统枯落物及其作用. 草业学报, 2017, 26(7): 201-212.
- [4] 谢星光,陈晏,卜元卿,戴传超. 酚酸类物质的化感作用研究进展. 生态学报, 2014, 34(22): 6417-6428.
- [5] Politycka B. Free and glucosylated phenolics, phenol β -glucosyltransferase activity and membrane permeability in cucumber roots affected by derivatives of cinnamic and benzoic acids. Acta Physiologiae Plantarum, 1997, 19(3): 311-317.
- [6] Muller C H. Inhibitory terpenes volatilized from *Salvia* shrubs. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 1965, 92(1): 38-45.
- [7] 黄良嘉,刘增文,朱博超,吕晨. 小叶杨和刺槐纯林腐殖质土壤对 9 种常见灌草植物的化感效应. 草地学报, 2014, 22(1): 150-157.
- [8] Pellissier F. Allelopathic effect of phenolic acids from humic solutions on two spruce mycorrhizal fungi: *Cenococcum graniforme* and *Laccaria laccata*. Journal of Chemical Ecology, 1993, 19(10): 2105-2114.
- [9] 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.
- [10] 马瑞君,王明理,赵坤,郭守军,赵庆芳,孙坤. 高寒草场优势杂草黄芩素水浸液对牧草的化感作用. 应用生态学报, 2006, 17(5): 845-850.
- [11] 祝景彬,贺慧丹,李红琴,张法伟,李英年,杨永胜,张光茹,王春雨,罗方林. 青藏高原高寒灌丛 2003—2016 年生长季的不同月份 CO₂ 通量对气温日较差的响应. 生态学报, 2020, 40(23): 8773-8782.
- [12] 聂秀青,熊丰,李长斌,杨路存,肖元明,周国英. 青藏高原高寒灌丛生态系统草本层生物量分配格局. 生态学报, 2018, 38(18): 6664-6669.
- [13] 王金兰,曹文侠,张德罡,李文,李小龙,王世林,刘玉祯,王小军. 东祁连山高寒杜鹃灌丛群落结构和物种多样性对海拔梯度的响应. 草原与草坪, 2019, 39(5): 1-9.
- [14] 刘春燕,周建伟,马小飞,谢忠奎,杨果. 中国西北干旱区灌木植物饲用化利用研究进展. 中国农业科技导报, 2022, 24(3): 28-39.
- [15] 程云辉,董臣飞,许能祥,张文洁. 中国野生禾本科牧草资源的研究现状. 江苏农业学报, 2013, 29(2): 440-447.
- [16] 高玉莲,常静,王贻卉,李锋,李海平,马崇勇. 瑞香狼毒根提取物对 3 种作物种子萌发和幼苗生长的化感作用. 草业学报, 2021, 30(10): 83-91.
- [17] 叶国辉,楚彬,胡桂馨,张飞宇,华锐泽,周富斐,花立民. 高原鼯鼠干扰下高寒草甸大型土壤动物多样性对环境因子的响应. 生态学报, 2021, 41(2): 792-802.
- [18] 李小龙,曹文侠,张晓燕,李文,韦应莉,王小军. 祁连山 4 种杜鹃在不同海拔梯度上的株丛特征. 草原与草坪, 2017, 37(6): 57-64.

- [19] 曾任森. 化感作用研究中的生物测定方法综述. 应用生态学报, 1999, 10(1): 123-126.
- [20] 包赛很那, 王向涛, 武俊喜, 苗彦军, 贾祥, 田彦婷. 苗期劲直黄芪根浸提液对 8 种西藏野生植物化感作用的研究. 草业学报, 2021, 30(5): 211-220.
- [21] 高俊凤. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 2006: 208-233.
- [22] 焦洁. 考马斯亮蓝 G-250 染色法测定苜蓿中可溶性蛋白含量. 农业工程技术, 2016, 36(17): 33-34.
- [23] Williamson G B, Richardson D. Bioassays for allelopathy: measuring treatment responses with independent controls. Journal of Chemical Ecology, 1988, 14(1): 181-187.
- [24] 左胜鹏, 马永清, 李秀维. 植物化感作用与生物多样性. 植物遗传资源学报, 2006, 7(4): 494-498.
- [25] Hager H A. Differential effects of *Typha* litter and plants on invasive *Lythrum salicaria* seedling survival and growth. Biological Invasions, 2004, 6(4): 433-444.
- [26] 包赛很那, 苗彦军, 邓时梅, 徐雅梅. 苗期紫花苜蓿株体对不同地区垂穗披碱草种子萌发生长的化感作用. 生态学报, 2019, 39(4): 1475-1483.
- [27] 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.
- [28] 张亚军, 王丽学, 陈超, 王堃. 植物对逆境的响应机制研究进展. 江西农业学报, 2011, 23(9): 60-65.
- [29] 其美拉姆, 普布卓玛, 崔彤彤, 张新飞, 姜惠娜, 付娟娟, 呼天明. 外源钙对低温胁迫下西藏野生垂穗披碱草生理及相关基因表达的影响. 草地学报, 2021, 29(5): 919-928.
- [30] 张金羽, 周忠泽, 叶晓馨. 陌上营对三种禾本科植物的化感潜势研究. 草业学报, 2020, 29(3): 103-111.
- [31] Ding J, Sun Y, Xiao C L, Shi K, Zhou Y H, Yu J Q. Physiological basis of different allelopathic reactions of cucumber and figleaf gourd plants to cinnamic acid. Journal of Experimental Botany, 2007, 58(13): 3765-3773.
- [32] 蒲旭斌, 郭松, 李在留, 谢伟东. 泡核桃叶水浸提液对草珊瑚种子萌发和幼苗生长的化感效应. 广西林业科学, 2021, 50(6): 678-684.
- [33] 张淑珍, 张帆, 董姬妃, 张可, 崔杰, 巫晓璐. 香樟凋落叶分解对 3 种草坪草的化感作用. 草业科学, 2018, 35(9): 2095-2104.