

DOI: 10.20103/j.stxb.202406071319

李嘉豪, 陈灵素, 田爽, 董雨欣, 张杨菲, 杨恩修, 韦力宏, 张晓曦. 火炬树成体及根蘖幼苗对 3 种常见草坪草的化感效应. 生态学报, 2025, 45(9): 4456-4469.

Li J H, Chen L S, Tian S, Dong Y X, Zhang Y F, Yang E X, Wei L H, Zhang X X. Allelopathic effects of the adult plants and root tillering seedlings of *Rhus typhina* on 3 common turfgrass species. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(9): 4456-4469.

## 火炬树成体及根蘖幼苗对 3 种常见草坪草的化感效应

李嘉豪, 陈灵素, 田爽, 董雨欣, 张杨菲, 杨恩修, 韦力宏, 张晓曦\*

延安大学生命科学学院, 延安 716000

**摘要:**以黄花苜蓿、紫花苜蓿和多年生黑麦草为对象, 基于砂培试验研究了火炬树成体及其根蘖幼苗营养器官水浸提液在 12.5—50 g/L 浓度下对前述草坪草种子萌发、幼苗生长和关键生理指标的综合影响, 以期明确火炬树在不同生长阶段的化感潜力差异。结果表明: (1) 任一生长阶段、器官和浓度的火炬树浸提液均导致黄花苜蓿在苗期全部死亡; (2) 基于使用直接反映受体种子萌发和幼苗生长的指标的化感效应指数获取的综合化感效应值 (SE) 分析, 较之成体植株, 根蘖幼苗浸提液几乎在任一来源器官和浓度下对紫花苜蓿和多年生黑麦草产生更强的抑制效应 (SE 降低 0.01—0.51); (3) 浸提液来源器官、浸提液浓度和受体植物种类同样显著影响火炬树的化感效应。当其他因素一致时, 火炬树叶浸提液普遍呈现出最强的化感抑制潜力 (平均 SE = -0.86/-0.54)、皮浸提液次之 (SE = -0.56/-0.33)、根浸提液最弱 (SE = -0.46/-0.24); 除成体根浸提液的化感抑制效应随浓度增加而削弱外, 浸提液的抑制效应普遍随浓度增加显著增强; 能够完成苗期生长的受体植物中, 紫花苜蓿受到的综合化感抑制效应更强。综上所述, 在园林绿化实践中应重点控制根蘖幼苗的密度, 以削弱火炬树对林下草坪植物的化感抑制, 多年生黑麦草可以作为火炬树栽植区草坪建植的优选草种。

**关键词:**火炬树; 草坪草; 生长阶段; 化感效应

## Allelopathic effects of the adult plants and root tillering seedlings of *Rhus typhina* on 3 common turfgrass species

LI Jiahao, CHEN Lingsu, TIAN Shuang, DONG Yuxin, ZHANG Yangfei, YANG Enxiu, WEI Lihong, ZHANG Xiaoxi\*

College of Life Sciences, Yan'an University, Yan'an 716000, China

**Abstract:** In this study, *Medicago falcata*, *M. sativa* and *Lolium perenne* were selected as the research subjects. Based on sand-culture experiments, the comprehensive effects from 12.5—50 g/L water extracts of the adult and root-tillering seedlings of *Rhus typhina* on the germination, seedling growth and crucial physiological indices of turfgrass were studied. The aim of this study was to clarify the differences in the allelopathic potential of *R. typhina* at different growth stages. The results showed that: (1) All the *M. falcata* seedlings died after being treated with 12.5—50 g/L extracts of all nutritive organs from *R. typhina* at each growth stage; (2) Based on the synthetic effects of the allelopathic effect (SEs), which were calculated based on the allelopathic effect indices of indicators directly reflecting the seed germination and seedling growth status of the receivers, extracts from the root-tillering seedlings of *R. typhina* presented stronger allelopathic inhibitory effects on *M. sativa* and *L. perenne* than did the adult plants, regardless of the source organ and concentration of extracts (the SEs decreased by 0.01—0.51); and (3) the source organ and concentration of the extracts, and the identity of the receivers also significantly affected the allelopathy of *R. typhina*. When other factors were consistent, the leaf extracts

**基金项目:**国家自然科学基金 (31800370, 32360290); 陕西省自然科学基金基础研究计划 (2023-JC-YB-173); 国家大学生创新创业训练计划 (202410719016)

**收稿日期:**2024-06-07; **网络出版日期:**2025-03-03

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangxiaoxi712100@gmail.com

generally presented the greatest allelopathic potential (SEs = -0.86/-0.54), followed by the bark extracts (SEs = -0.56/-0.33) and the root extracts (SEs = -0.46/-0.24). The inhibitory effects of the extracts increased with increasing concentration, except for those of the extracts from the roots of adult plants, which weakened with increasing concentration. Among the two receivers that could complete seedling growth, *M. sativa* was more sensitive to the allelopathic inhibitory effects of *R. typhina*. In conclusion, the density of *R. typhina* root-tillering seedlings should be controlled to avoid allelopathic effects on understory turf species. *L. perenne* can be used as the preferred turfgrass in the *R. typhina* planting area.

**Key Words:** *Rhus typhina*; turfgrasses; growth stage; allelopathy

火炬树(*Rhus typhina*)因其对气候和土壤条件广泛的适应能力、快速生长的特性以及独特的树形和颜色,被广泛应用于我国北方地区的植被恢复和城市园林绿化工作。然而,已有众多研究表明该树种在城市生境中呈现出明显的入侵态势,严重威胁着伴生植物的自然更新以及群落的构建和演替<sup>[1-3]</sup>。火炬树强烈的化感效应被认为是其入侵能力的重要组成部分之一。大量研究已经指出,火炬树全株各器官均含有酚类和萜类化合物,且其根、茎和叶片内分布有密集分泌道<sup>[4]</sup>。上述特性使其可以通过分泌、淋溶以及残体腐解等途径释放化感物质,抑制其他植物的关键生理活动和总体生长,从而取得竞争优势。因此,在将其应用于园林绿化工作时,选择能够适应其化感抑制效应的植物种与其构建复层植被显得尤为重要。

然而,现有研究通常仅关注火炬树植株在某个特定生长阶段的化感效应。实际上,由于在不同发育阶段生长侧重点和面临竞争的差异,植物释放的化感物质的数量、类型及其对受体植物的影响可能显著改变<sup>[5]</sup>。例如,随树龄增加,巨桉(*Eucalyptus grandis*)凋落叶和根系中羟基苯乳酸和鞣花酸的含量降低,导致其对林下植物的化感抑制显著减弱<sup>[6]</sup>;其根系对盆栽的萝卜(*Raphanus sativus*)等受体植物发芽以及幼苗地上部分和根系生长的抑制作用也显著削弱<sup>[7]</sup>。类似地,甘蔗(*Saccharum officinarum*)<sup>[8]</sup>和刺槐(*Robinia pseudoacacia*)<sup>[9]</sup>对自身叶绿素含量、净光合速率、根系分泌的多酚氧化酶和磷酸酶的活性,以及种子萌发和胚生长的化感抑制效应均随其生长时间延长显著减弱。然而,其他一些研究则得出相反结论,例如有研究表明 27 年生杉木(*Cunninghamia lanceolata*)叶片、根系以及林下土壤导致的自毒作用显著高于 3 年生苗木<sup>[10]</sup>;8—10 龄的瑞香狼毒(*Stellera chamaejasme*)浸提液对垂穗披碱草(*Elymus nutans*)幼苗的化感抑制效应显著高于 3—5 龄植株<sup>[11]</sup>。由此推测,火炬树在幼苗和成体阶段的化感效应极有可能同样存在显著差异,需要制定针对性的管控措施。然而,前述研究结果表明不同植物化感潜力随生长发育的变化趋势存在极大的不确定性。而现有火炬树化感效应研究普遍以成体植株为对象,较少关注其根蘖幼苗的化感作用,且在化感物质获取方式、供体器官、浸提液浓度、受体植物种类以及试验方式等方面均存在明显差异<sup>[12-16]</sup>,导致难以对其结果进行直观对比。因此,幼苗和成体阶段的火炬树植株的化感潜力是否存在差异、两者对受体植物生长的化感效应的具体差别如何这一科学问题尚不清楚。另外,前述差异是否受到供体器官、浓度以及受体植物种类的调节也尚不明确。这不利于深入理解火炬树化感潜力在全生长阶段的变化规律,并据此选择适宜与其构建复层植被的植物种。

种子萌发和幼苗生长是植物生活史中最为脆弱的阶段,深刻影响着植物能否成功建植及其后续的生长状态<sup>[17]</sup>。因此,本研究以延安市城市绿地火炬树成体和根蘖幼苗新鲜营养器官的水浸提物作为化感物质来源,以其处理黄花苜蓿(*Medicago falcata*)、紫花苜蓿(*Medicago sativa*)和多年生黑麦草(*Lolium perenne*)等 3 种当地常用草坪草,对比研究火炬树对上述植物种子萌发以及幼苗生长和生理特征的影响,并据此筛选适宜在其下构建草坪的植物种。研究结果有助于加深对该树种化感效应及其随树龄增加的变化趋势的理解,并据此为其栽植区域制订长期化、针对性的管控措施提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 采样区概况

研究区位于延安市宝塔区(E 109°27'20", N 36°37'44"),当地属黄土丘陵沟壑区,海拔 860—1525 m。气

候类型属暖温带大陆性季风气候,年均气温 10.3℃,年均降水量 523.7 mm,年均日照时数 2471.7 h,土壤类型以黄绵土为主,植被类型属森林草原带。火炬树采样区位于延安大学杨家岭校区内,采样区火炬树丛植地块已栽植近 20 a,采样期间成体植株密度约 1600 株/hm<sup>2</sup>,根蘖幼苗密度约 8 株/m<sup>2</sup>。

## 1.2 样品采集及处理

于 2023 年 7 月中旬,在采样区内随机选择火炬树成体植株和根蘖幼苗各 10 株,分别挖取其部分根系并剥离部分完整、无病虫害影响的树皮和复叶,清除表面附着的土壤等杂质后备用。对于根蘖幼苗,将其与母树相连的横走不定根剔除,仅保留其自身幼根。随后,对于每种植物材料(2 个生长阶段×3 个器官),均在其来源的 10 株植株中取等量(质量)均匀混合,并短截为 3 cm 左右的碎块。取部分植物材料在 105℃ 下杀青 30 min,并在 60℃ 下烘干至恒重测定其含水量,据此在后续试验中将所有质量换算为烘干质量。

为模拟火炬树活器官化感物质随降水释放的状态,本研究采用水浸提法获取化感物质。首先,计算采样区单位面积(m<sup>2</sup>)上单次降水的均值(约 6 L)和火炬树各器官的生物量(根:约 210 g;皮:约 170 g;叶:约 80 g)的比值,以此作为浸提液浓度设计基准。同时,考虑降水在火炬树叶、皮等地上器官以及根系所在的土壤中少量滞留导致的淋洗液(本研究中以浸提液模拟)浓度的提高,并参考相关研究所采用的浸提液浓度、以保证研究结果的相对可比性,最终将浸提液浓度设置为 12.5(定义为低浓度)、25(中浓度)和 50 g/L(高浓度)。浸提液具体制备方式为:将 2 种植株各器官样品分别以 50 g(DW)/L 的比例与灭菌蒸馏水混合,随后以 180 r/min 的频率震荡、浸泡 30 min,保存在 4℃ 下连续浸提 48 h。每种浸提物均经过双层无纺布和中速滤纸过滤(3 次)形成浸提液母液,并使用灭菌蒸馏水将其逐步稀释为 25 和 12.5 g/L 的工作液。根据测定结果,所有浸提液的渗透压均介于 9—33 mOsm/L,远低于前人研究认为可对种子萌发和幼苗生长试验产生显著影响的阈值(150 mOsm/L)<sup>[18-19]</sup>。因此,本研究不再针对每种浸提液设置等渗溶液对照,以在保证浸提液渗透压对试验结果不存在显著干扰的条件下,尽量减少试验所需的培养盘和培养箱数量。

受体植物黄花苜蓿、紫花苜蓿和多年生黑麦草均为研究区园林绿化工作中用于草坪或乔-草复层植被构建的常用草种。其供试种子品种和千粒重分别为:黄花苜蓿‘腾格里’(千粒重 1.72 g)、紫花苜蓿‘苜丰’(千粒重 2.11 g)和多年生黑麦草‘麦迪’(千粒重 4.06 g)。上述种子购自北京正道种业公司,经滤纸培养皿法检测发芽率均高于 90%,满足试验所需。在种子发芽试验前,将上述种子分别使用 0.2%次氯酸钠灭菌 10 min、用蒸馏水冲洗 3 次备用。

供试石英砂(作为栽培基质使用,40—60 目)购自上海国药试剂集团,清洗并使用高压蒸汽灭菌后备用。

## 1.3 种子萌发及幼苗栽培试验

本研究使用规格为 32.5 cm×24.5 cm×4.5 cm 的 3 分隔式培养盘完成,在每个培养盘内分别均匀置入 850 g 石英砂作为栽培介质,每个隔室内的石英砂厚度约为 2.5 cm。使用不同火炬树生长阶段(随后简称为“S”,含成体和幼苗 2 个水平)、供体器官(简称为“O”,含根、皮和叶 3 个水平)和浸提液浓度(简称为“C”,含 12.5、25 和 50 g/L 等 3 个水平)组合为 18 个浸提液处理形式,分别在每个培养盘内均匀喷入 200 mL 对应浸提液,每处理设置 3 盘重复。在另外 3 盘石英砂内分别均匀喷入 200 mL 灭菌蒸馏水作为对照。制备完成后,称量培养盘质量,并在其每个隔室中以固定株行距挖播种穴 50 个,在 3 个隔室内分别播种 50 粒消毒处理后的黄花苜蓿、紫花苜蓿和多年生黑麦草种子。在种子表面覆盖 2—3 mm 石英砂后,将培养盘转移至 25℃、相对湿度 75%、光照时间为 12 h/d 的冷光源培养箱中随机摆放。逐日记录种子萌发数量(发芽标准为胚芽突破石英砂表层),至每种种子连续 3 d 无萌发时视为发芽过程结束。当最后 1 种种子发芽结束时开始幼苗生长试验计时,连续培养幼苗 21 d 使幼苗生物量满足后续指标测定,并以试验结束时的幼苗存活数量计算幼苗存活率。

试验过程中,每 2 天称量培养盘质量,按照水分损失量补充蒸馏水,以维持试验期间水分条件基本一致。为模拟生长季内化感物质随降水持续输入的现象,每隔 1 周在补水时将蒸馏水替换为等量对应处理的后续浸提液。后续浸提液制备方式与 1.2 节所述一致,浸提材料替换为每次浸提后烘干(50℃)保存的植物材料,以避免使用新植物材料导致的化感物质重复积累。另外,在幼苗生长试验开始后的第 1 次补水时,将蒸馏水替

换为 1/4 霍格兰氏营养液,以避免因养分供应过低导致的幼苗死亡影响实验结果。

另外在试验过程中,每日均随机调整培养盘在培养箱内的位置,以消除光照条件可能存在的差异对试验结果的干扰。

#### 1.4 指标测定

生长试验结束后,对各种受体植物分别在其接受相同处理(2 个火炬树生长阶段×3 种器官×3 个浓度的浸提液)的 3 个培养盘(隔室)内分别测定随机 5 株幼苗株高、根长和地上、地下部分鲜重的均值,获取自 3 个隔室的数据视为重复。依据后续测定方法<sup>[20]</sup>,在前述隔室内分别收集足够质量的幼苗真叶、根系或全株,分别使用 95%乙醇浸提法、红四氮唑还原法、高锰酸钾滴定法、愈创木酚法、氮蓝四唑光还原法和硫代巴比妥酸比色法,测定叶绿素含量(含 Chl a 和 Chl b 含量,真叶)、根系活力(根系),以及超氧化物歧化酶(SOD,全株)、过氧化物酶(POD,全株)、过氧化氢酶(CAT,全株)活性和丙二醛(MDA,全株)含量,同样以获取自 3 个隔室的数据作为重复。分别使用福林酚比色法、亚硝酸钠-硝酸铝比色法和香草醛-冰乙酸比色法测定火炬树成体植株和根蘖幼苗 3 种器官的水溶总酚、黄酮和萜类物质总含量<sup>[20]</sup>(结果见表 1),并使用 LC-MS 对 6 种浸提液母液中的化学物质进行定性检测,所获结果保存在 Science Data Bank (<https://www.scidb.cn/en/anonymous/N3ZNajJh>)。

表 1 供试植物材料的主要潜在化感物质含量

Table 1 Contents of main potential allelochemicals of the tested plant materials

潜在化感物质含量 Contents of potential allelochemicals/(mg/g)	成体植株 Adult plants			根蘖幼苗 Root tillering seedlings		
	根 Root	皮 Bark	叶 Leaf	根 Root	皮 Bark	叶 Leaf
水溶总酚 Water-soluble phenolics	35.14±0.53c	37.93±6.67c	85.35±2.36b	32.38±1.17c	31.85±0.93c	109.92±2.51a
黄酮 Flavone	49.06±3.01bc	40.87±9.88c	71.13±0.72ab	48.66±5.56bc	50.56±8.03bc	79.05±2.66a
萜类 Terpenoids	8.52±0.19c	12.63±0.34ab	11.61±0.15b	8.87±0.32c	11.22±0.95b	13.84±0.82a

数据采用平均值±标准误表示,同行不同字母表示植物材料间差异显著, $P < 0.05$

#### 1.5 指标计算及统计学分析

使用丁春发等<sup>[21]</sup>等的公式计算供试种子的发芽率和发芽指数,使用公式(1)计算幼苗存活率 SR。使用 Williamson 和 Richardson<sup>[22]</sup>的方法计算各指标的化感效应指数 RI,其负值表示该指标受到化感抑制,反之则表示受到化感促进,以其绝对值表示受到化感影响的程度。

$$SR = C_s / C_g \quad (1)$$

式中, $C_s$ 和 $C_g$ 分别为生长试验结束时存活的幼苗数量以及发芽种子的数量。

使用 SPSS 23.0 软件进行三因素方差分析,检测火炬树生长阶段、浸提液浓度、供体器官及其交互效应对特定受体植物萌发、生长和生理指标影响的显著性。当交互效应显著时,进一步分析各指标简单效应的显著性。使用 Pearson 相关分析检测受体植物生理指标间的相关性,配合 Mantel Test 检测生理指标对植物地上和地下部分生长的影响。另外,选取能够直观反映受体植物生长表现优劣的发芽和生长指标、叶绿素含量和根系活力以及丙二醛含量对应的 RI(丙二醛对应 RI 取负值),根据陈新栋等<sup>[23]</sup>的方法计算综合化感效应值(synthesis effects,简称为 SE),以此反映植物受到的化感抑制效应,其值越低,表明受到的化感抑制作用越强。所有统计分析的显著性检验水平均为  $\alpha = 0.05$ 。使用 OriginPro 2021 软件和 ChiPlot 在线制图网站(<https://chiplot.com/>)绘图。

## 2 结果与分析

### 2.1 受体植物种子萌发受到的影响

试验期内黄花苜蓿幼苗的生物量极低且存在根系腐烂现象,无法度过苗期。因此,在后续分析中不再考虑其发芽情况,直接视为受到最严重的化感抑制效应。

重复测量方差分析结果表明(图 1),紫花苜蓿和多年生黑麦草的发芽率、发芽指数和幼苗存活率普遍受到火炬树生长阶段、浸提液来源器官以及浸提液浓度等因素及其交互作用的显著影响( $P<0.05$ )。

进一步的简单效应分析表明,火炬树浸提液处理总体倾向于降低紫花苜蓿发芽率、发芽指数和幼苗存活率。较之火炬树成体浸提液,幼苗根、皮和叶浸提液分别在低和高浓度、低中浓度以及高浓度下对苜蓿发芽率产生更强抑制,其根和叶浸提液、皮浸提液分别在所有浓度和中高浓度下对苜蓿发芽指数产生更强抑制( $P<$

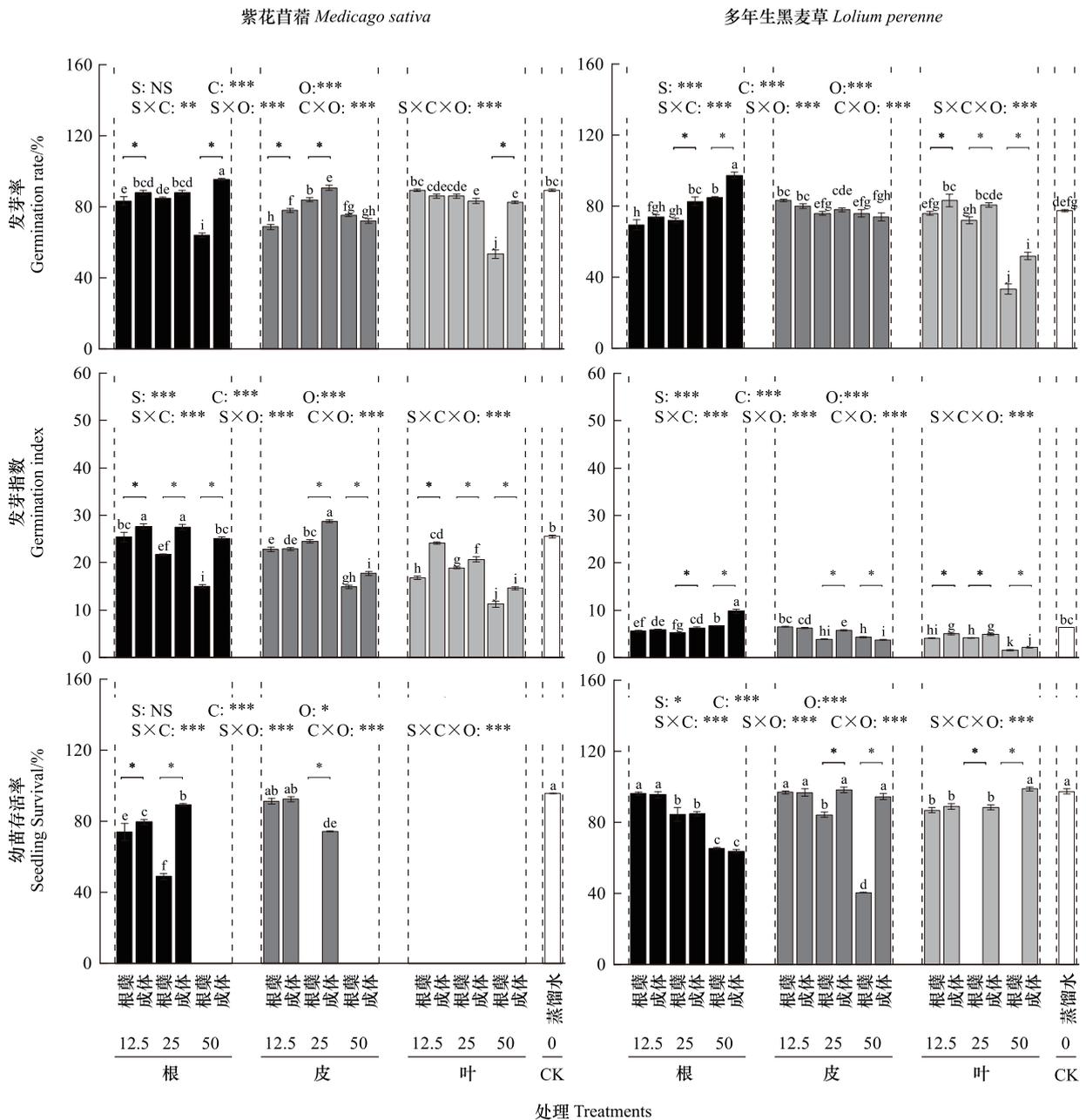


图 1 火炬树浸提液处理对草坪草种子萌发指标的影响

Fig.1 Effects of *Rhus typhina* extracts on the germination of turfgrasses

指标值为 0 表明该处理下全部幼苗死亡。子图最上方为多因素方差分析结果, S: 生长阶段 Stage of growth; C: 浸提液浓度 Concentration of extracts; O: 器官 Organ; “×”表示指标间的交互效应, \*\*\*:  $P<0.001$ ; \*\*:  $P<0.01$ ; \*:  $P<0.05$ ; NS:  $P>0.05$ ; 图柱正上方为简单效应分析结果(浓度和器官因素导致的差异合并排序), 不同字母表示特定指标在各处理间存在显著差异, \*表示火炬树成体植株及根蘖幼苗间的化感效应存在显著差异, 检验水平均为  $\alpha=0.05$



器官以及浸提液浓度等因素及其交互作用的显著影响(图3和图4,  $P < 0.05$ )。

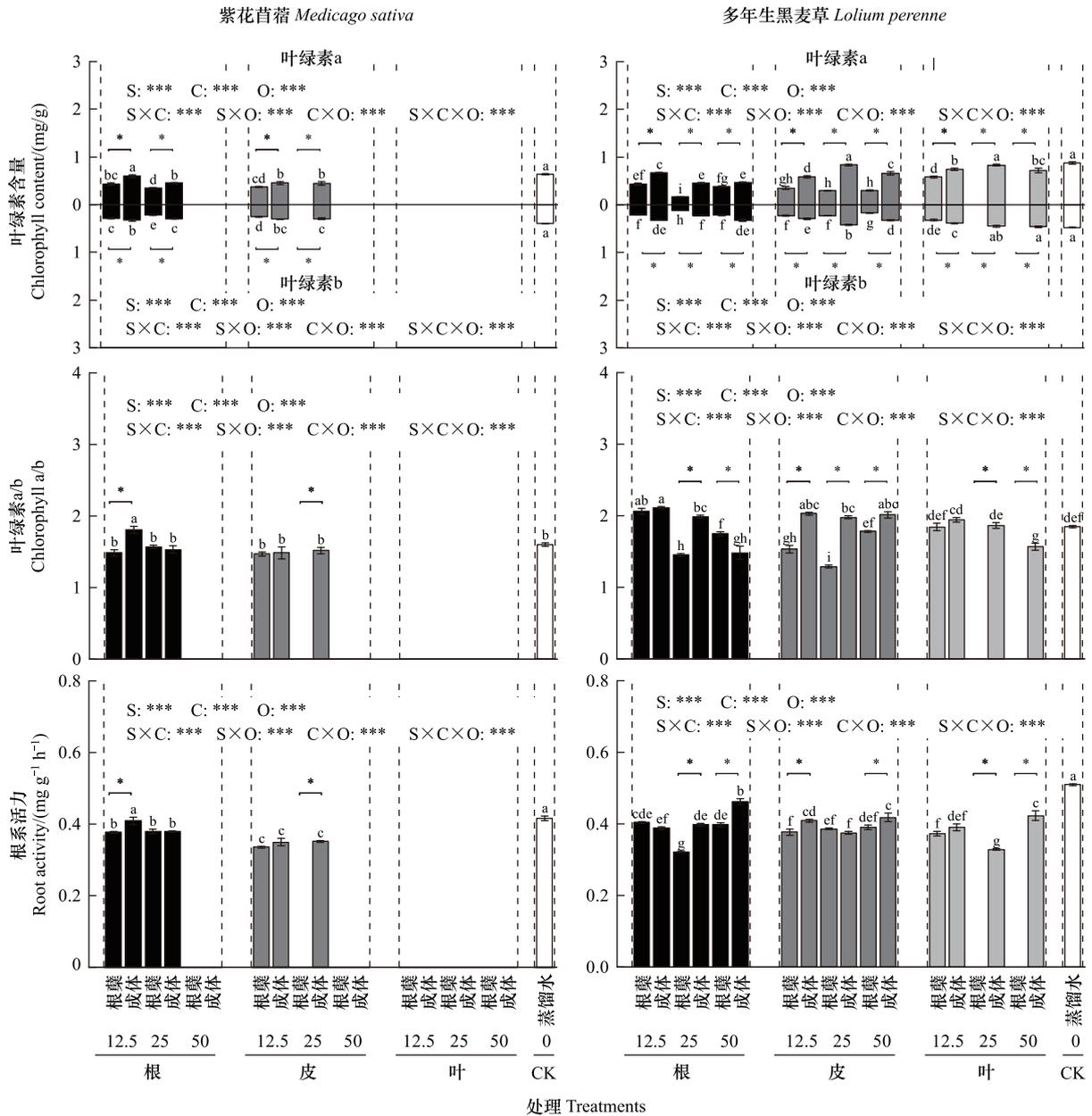


图3 火炬树浸提液处理对草坪草幼苗叶绿素含量特征及根系活力的影响

Fig.3 Effects of *Rhus typhina* extracts on the chlorophyll content and root activity of turfgrasses

火炬树浸提液普遍显著降低了紫花苜蓿的 Chl a 和 b 含量以及根系活力( $P < 0.05$ ),而未显著影响其 Chl a/b 比值( $P > 0.05$ )。除幼苗器官直接致死受体植物的情况外,较之火炬树成体浸提液,幼苗的根和皮浸提液分别在低中浓度和低浓度下对苜蓿的 Chl a 和 b 含量产生更强抑制,而其根浸提液在低浓度下对 Chl a/b 比值和根系活力产生更强抑制( $P < 0.05$ )。

火炬树浸提液普遍显著降低了多年生黑麦草的 Chl a 和 b 含量以及根系活力( $P < 0.05$ ),而对其 Chl a/b 比值产生促进、抑制和无显著影响的概率接近。除幼苗器官直接致死受体植物的情况外,较之火炬树成体浸提液,幼苗根和皮浸提液、叶浸提液分别在所有浓度和低浓度下对黑麦草的 Chl a 和 b 含量产生更强抑制,其根和皮浸提液则分别在中高浓度和所有浓度下对 Chl a/b 比值和根系活力产生更强抑制( $P < 0.05$ )。

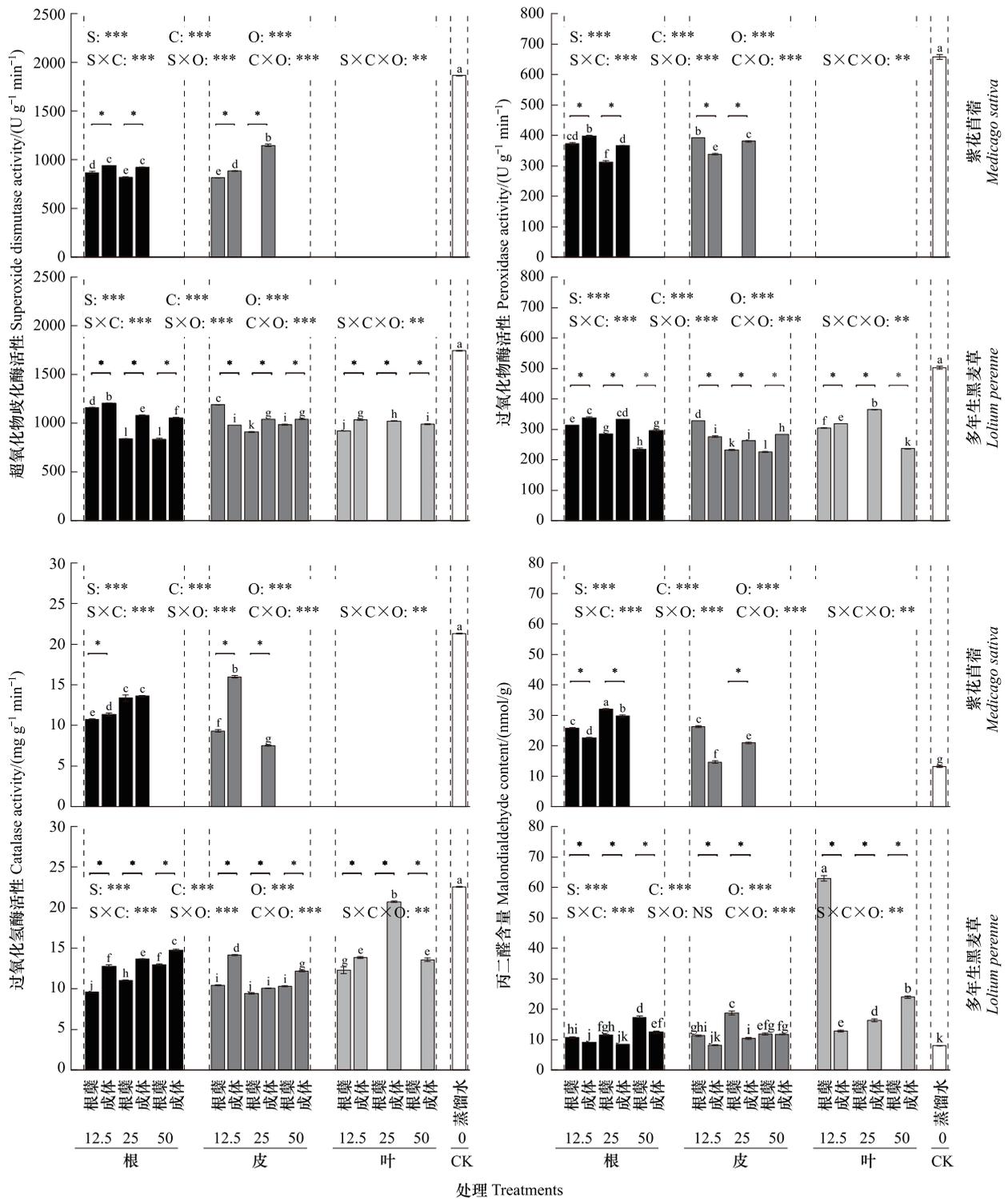


图 4 火炬树浸提液处理对草坪草抗氧化保护能力的影响

Fig.4 Effects of *Rhus typhina* extracts on the antioxidant ability of turfgrasses

抗氧化保护系统方面,火炬树浸提液均显著降低紫花苜蓿 3 种抗氧化酶活性,而提高其丙二醛含量 ( $P < 0.05$ )。除幼苗器官直接致死受体植物的情况外,较之火炬树成体浸提液,幼苗的根和皮浸提液分别在低中浓度和低浓度下对苜蓿 SOD 活性产生更强抑制;其根浸提液在低中浓度下对 POD 活性也产生更强抑制、而其皮浸提液在低浓度下则产生较弱抑制效应;其根和皮浸提液均在低浓度下对 CAT 活性产生更强抑制 ( $P <$

0.05);其根和皮浸提液分别在低中浓度和低浓度下显著提高了苜蓿的丙二醛含量( $P<0.05$ )。

火炬树浸提液同样显著降低多年生黑麦草 3 种抗氧化酶活性,而普遍提高其丙二醛含量( $P<0.05$ )。除幼苗器官直接致死受体植物的情况外,较之火炬树成体浸提液,幼苗的根、皮和叶浸提液分别在所有浓度、中高浓度和低浓度下对黑麦草 SOD 和 POD 活性产生更强抑制、其皮浸提液则在低浓度下产生较弱抑制效应;其根和皮浸提液以及叶浸提液分别在所有浓度和低浓度下对 CAT 活性产生更强抑制效应( $P<0.05$ );其根、皮和叶浸提液分别在所有浓度、低中浓度和低浓度下显著提高了黑麦草的丙二醛含量( $P<0.05$ )。

综合考虑直接反映种子萌发和幼苗生长的指标的化感效应指数(图 5),在所有浓度下,火炬树幼苗各器官浸提液几乎均较成体植株浸提液对受体植物产生更强的综合化感抑制效应(仅叶浸提液对紫花苜蓿除外);在火炬树生长阶段和浸提液浓度一致时,普遍反映为叶浸提液的抑制效应最强、皮浸提液次之、根浸提液最弱;在生长阶段和来源器官一致时,浸提液的抑制效应普遍随浓度增加而增强,仅成体根系浸提液的化感抑制效应随浓度增加呈削弱趋势( $P<0.05$ )。对比两种受体植物时,相同浸提液处理下紫花苜蓿受到的综合化感抑制效应普遍更强。

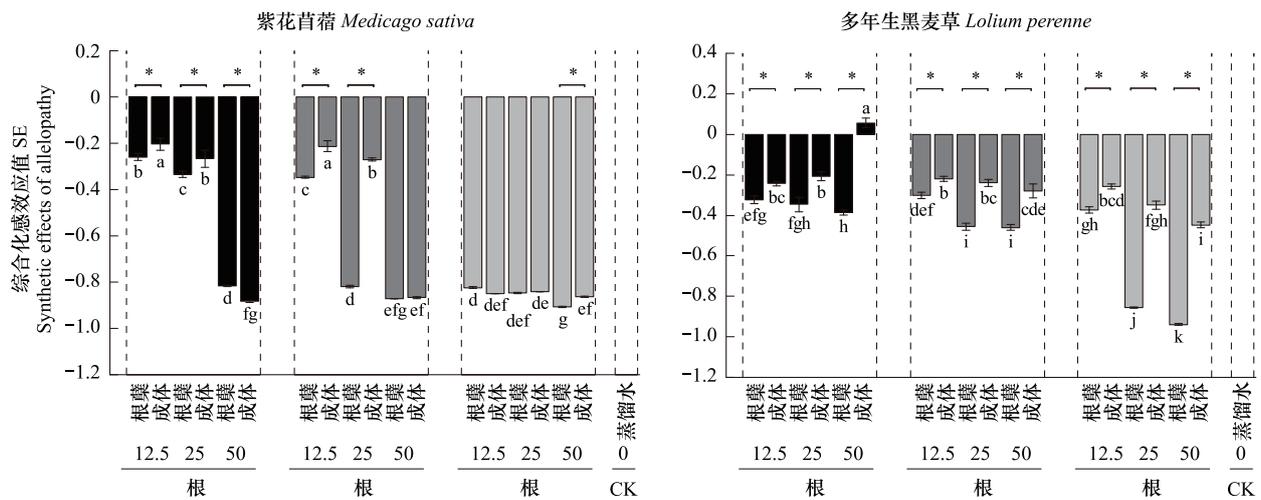


图 5 火炬树浸提液处理对草坪草的综合化感影响

Fig.5 Synthetic allelopathic effects of *Rhus typhina* extracts on 2 types of turfgrass

SE:综合化感效应值 Synthetic effects of allelopathy

Pearson 相关和 Mantel test 结果表明(图 6),受体植物的叶绿素含量和比值以及根系活力均与 3 种抗氧化酶活性呈显著正相关,而上述指标多数与 MDA 含量呈显著负相关(Pearson's  $P<0.05$ )。叶绿素 a/b、MDA 含量以及 POD 活性是影响受体植物地上部分生长的关键因素,而叶绿素 b 含量、叶绿素 a/b、根系活力以及 MDA 含量是影响受体植物根系生长的最关键因素(Mantel's  $P<0.05$ )。

### 3 讨论

#### 3.1 火炬树浸提液对受体植物种子萌发和幼苗生长的影响

本研究中,绝大多数火炬树浸提液显著降低了受体植物种子的萌发速度和萌发率,这与前人研究结果类似<sup>[13, 15, 24]</sup>。其原因可能是化感物质处理能够显著抑制种子的水分吸收和淀粉酶、蛋白酶和葡糖苷酶等相关酶的活性<sup>[9, 25]</sup>,相应地,种子中蛋白质、脂肪和淀粉的代谢被显著削弱<sup>[11, 26]</sup>。在本研究浸提液中检出的苯甲酸类物质(浸提液检出物质列表详见 <https://www.scidb.cn/en/anonymous/N3ZNajJh>,下同)也被证明可显著抑制受体植物种子的磷酸化酶活性<sup>[27]</sup>。上述现象必然导致种子萌发所需的能量和代谢底物供给不足,从而限制其萌发速率。另外,有研究表明本研究浸提液中检出的香豆素类化感物质可能诱导种子萌发阶段出现活性

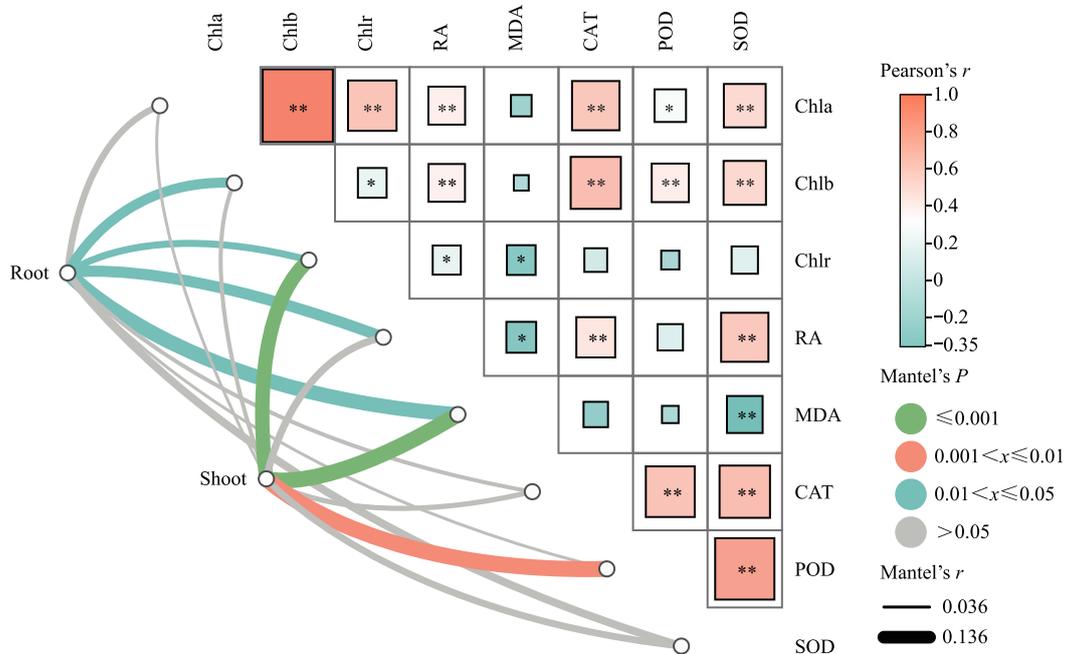


图 6 草坪草生长和生理指标之间的关系

Fig.6 Relationships among the growth and physiological properties of turfgrass

Chla: 叶绿素 a 含量 Chlorophyll a content; Chlb: 叶绿素 b 含量 Chlorophyll b content; Chlr: 叶绿素 a/b 比值 Ratio of chlorophyll a and b; RA: 根系活力 Root activity; MDA: 丙二醛含量 Malondialdehyde content; CAT: 过氧化氢酶活性 Catalase activity; POD: 过氧化物酶活性 Peroxidase activity; SOD: 超氧化物歧化酶活性 Superoxide dismutase activity; Shoot 代表幼苗地上部分总体生长状态(含高度和生物量), Root 代表相应根系总体生长状态

氧(ROS)爆发,直接破坏细胞的膜结构<sup>[11, 28]</sup>,而邻羟基苯甲酸和苯甲酸等则可能干扰种子生长素和赤霉素等的代谢<sup>[29]</sup>,这可能也是火炬树浸提液处理下种子死亡或萌发率降低的主要原因。

较之萌发阶段,受体植物在幼苗生长阶段受到的化感抑制效应尤为明显,对黄花苜蓿幼苗甚至产生完全致死效应,其原因可能是种皮在一定程度上隔绝了化感物质的生物毒性<sup>[30]</sup>,而幼根直接接触化感物质并将其转移至地上部分时,其抑制效应则体现的更为明显。就表观性状而言,火炬树浸提液处理显著抑制了紫花苜蓿和多年生黑麦草营养器官的伸长和生物量积累,这与 Wang 等<sup>[15]</sup>和 Li 等<sup>[31]</sup>的研究结果类似。其原因首先是化感物质抑制了受体植物的光合能力以及对养分和水的吸收。具体而言,本研究结果表明浸提液处理显著降低了受体植物叶绿素 a 和 b 的含量,这与 Ma 等<sup>[27]</sup>和 Li 等<sup>[31]</sup>的研究结果一致。其原因可能是本研究浸提液中的苯甲酸、对羟基苯甲酸和对伞花素等化感物质限制了叶绿素合成相关基因的表达<sup>[31-32]</sup>;而其他研究在火炬树浸提液中检出的  $\alpha$ -萜品烯和对伞花素等化感物质则可直接造成叶绿体膜损伤破坏光合机构的完整性、并提高叶绿素酶的活性,最终使叶绿素降解<sup>[33]</sup>。另外,浸提液中检出的邻羟基苯乙酸、对香豆酸和阿魏酸<sup>[34]</sup>、香草酸和对羟基苯甲酸<sup>[35]</sup>以及亚油酸<sup>[36]</sup>也被证实能够直接破坏光合色素或抑制叶绿素的积累。火炬树浸提液处理也能显著降低受体植物的根系活力,这与许凌峰等<sup>[37]</sup>的研究结果一致,其原因一方面是化感物质通过限制线粒体呼吸导致能量供应不足<sup>[26]</sup>,例如其他研究在火炬树浸提液中检出的  $\alpha$ -蒎烯、樟脑和柠檬烯可显著抑制线粒体的 ATP 生成阻碍其能量代谢<sup>[34]</sup>。另一方面,本研究检出的苯甲酸等<sup>[38]</sup>化感物质也可能诱导根系细胞器破坏,使根系出现腐烂现象<sup>[31, 39]</sup>,从而降低根系活力、限制根系生长甚至导致植株死亡。本研究中,所有黄花苜蓿的幼苗根系均出现了不同程度的腐烂和表皮剥离现象,佐证了上述推测。另外,火炬树浸提液也可诱导受体植物出现活性氧损伤。大量现有研究表明,随化感物质浓度的提高,受体植物组织中往往出现明显的 ROS 积累,其抗氧化保护酶的活性呈现先增后降的趋势,膜脂过氧化产物 MDA 含量则通常呈

上升态势<sup>[24-25, 40-41]</sup>。其原因在于长期进化过程中,植物已经形成了较为完备的抗氧化保护系统,化感物质导致的 ROS 胁迫可能快速上调大量相关基因的表达<sup>[32]</sup>,由此提高 SOD、POD 和 CAT 等活性。例如在本研究中检出的香草醛、没食子酸和对羟基苯甲酸等酚类物质处理后,受体植物幼苗的 SOD 和 POD 活性即呈现先增后降趋势,且其同时表现出明显的膜脂过氧化损伤<sup>[29, 42]</sup>。在本研究中,所有浓度的浸提液均导致受体植物上述酶的活性显著降低,同时观察到 MDA 含量的大幅提高。这表明在本研究中最底的化感物质浓度已经超过抗氧化保护系统的承受阈值,使 ROS 对植物膜系统造成严重破坏。进一步地,ROS 以及 MDA 可直接破坏叶绿素、与蛋白结合使其功能丧失或抑制蛋白合成<sup>[31, 43]</sup>,从而使植物生长受到强烈限制,相关分析和 Mantel Test 分析的结果也证实了上述推测。

最后需要指出的是,受体植物各器官的生长指标显著影响其他部分的生长表现<sup>[11]</sup>。本研究中,植株根系生长的受损必然通过影响养分和水分吸收限制地上部分的形态建成以及关键生理活动,如水分不足导致的生理干旱和活性氧胁迫,氮、磷和镁吸收受限引起的细胞分裂和叶绿素合成受限等<sup>[31, 44]</sup>;地上部分生物量的萎缩则直接影响了光合产物的积累。当然,化感物质也可能直接或通过对关键植物激素(如脱落酸、生长素、细胞分裂素和赤霉素等)平衡的干扰间接影响细胞分裂(如  $\alpha$ -蒎烯、 $\beta$ -蒎烯和樟脑<sup>[34]</sup>)和伸长、根系对水分和矿质养分的吸收(如肉桂酸类物质和对羟基苯甲酸<sup>[34]</sup>),以及叶绿素合成和保护系统启动等一系列生理活动<sup>[44-45]</sup>影响受体植物的生长表现,在后续研究中,尚需进一步对上述因素进行分析明确。

### 3.2 根蘖幼苗和成体植株的化感效应差异及其调控因素

在不同生长阶段,植物的化感效应往往表现出显著差异<sup>[7, 10-11, 46]</sup>。在本研究中,从综合化感效应指数和绝大多数指标考虑,火炬树根蘖幼苗的抑制效应普遍强于其成体植株。这与前人研究认为植物次生代谢物的合成受到内部生理状态调节、可能仅在特定年龄才能大量分泌<sup>[6, 47]</sup>,且其消耗与快速生长的物质需求存在竞争关系<sup>[46]</sup>,因而在植株成熟后才能体现出更强的化感潜力的结论不符<sup>[48]</sup>。其原因首先可能是根蘖幼苗植株相对矮小,与林下生物存在更强烈的竞争关系,从而对化感物质合成和分泌的投入更多。例如荆蓉等<sup>[9]</sup>和 Zhang 等<sup>[7]</sup>指出刺槐和巨桉在苗期能够在保持旺盛生长的同时因与其他植物存在竞争而增加化感物质分泌量;叶功富等<sup>[46]</sup>的研究则指出随树龄增加,木麻黄(*Casuarina equisetifolia*)对外界侵害的物理抵御能力增强,使其对酚类化合物合成的投入减少。上述研究解释了为何在本研究中成体植株化感潜力有所削弱。另外,与前述研究中的化感植物不同,火炬树根蘖幼苗通过横走不定根于其母树直接相连<sup>[49]</sup>,这可能使其能够得到母树的养分支持,从而能够在化感物质分泌方面投入更多资源,最终在幼苗阶段呈现出更强的化感潜力。本研究对火炬树成体和根蘖幼苗 3 种器官的水溶总酚、黄酮和萜类物质含量的测定结果表明,幼苗根、皮和叶内上述潜在化感物质的总含量均呈现出高于成体植株的趋势。特别是在幼苗叶片中,其水溶总酚和萜类物质含量均显著高于成体植株叶片( $P < 0.05$ , 表 1),证实了前述推测。其次,有研究表明在不同生长阶段植物的化感物质在合成量和种类(以及由此控制的生物毒性)方面均存在显著差异。例如幼龄水芹(*Oenanthe javanica*)的酚酸类和脂肪酸类化感物质的含量显著高于繁殖期和成熟期植株,而幼龄巨桉的酚类物质和长链脂肪酸含量更高,且检出了 9,12-十八二烯酸等该阶段所特有的化感物质<sup>[7, 50]</sup>。本研究 LC-MS 测定的结果也发现,火炬树根蘖幼苗各器官浸提液的没食子酸(浸提液中平均含量最高的化感物质)和阿魏酸含量、皮和叶的对羟基苯甲酸含量等均显著高于成体植株浸提液(均已被证实具有化感抑制效应);在根蘖幼苗叶和根浸提液中也存在如二羟基十八烯酸以及柏木双黄酮和 3,8'-双芹菜素等该生长阶段特有的潜在化感物质。最后,有研究指出植物内生微生物可能在相当程度上参与、甚至主导了植物分泌的化感物质类型,而随植株生长内生微生物也可能出现明显的演替现象,由此改变植物的化感潜力。例如 Xu 等<sup>[14]</sup>的研究表明木麻黄林龄增加过程中,其拟盘多毛孢属(*Pestalotiopsis*)等内生真菌丰度的改变显著影响了其化感潜力。在本研究中,火炬树植株年龄的增加可能也会导致类似的共生微生物群落和化感潜力的改变。当然,上述推测尚需在后续研究中加以验证。

综合化感效应指数分析结果表明,火炬树根蘖幼苗和成体植株的化感效应均受到供体器官、浸提液浓度

以及受体植物的明显影响,这与前人结果一致<sup>[51]</sup>。其中,火炬树叶的化感抑制效应总体而言显著强于皮和根系,潜在化感物质测定结果(表 1)也表明其水溶总酚、黄酮和萜类物质的含量显著高于后 2 种器官类型,这与前人研究结果类似<sup>[52]</sup>。其原因在于叶片直接参与了大量代谢产物的合成<sup>[52]</sup>,使其在化感物质含量和化感物质释放方面具有更强的潜力。而火炬树密集根系是其重要的养分贮存器官之一,因此对于化感抑制效应相对偏弱的成体植株而言,浸提液中富含的养分可能掩盖了其化感抑制效应,导致其化感效应随浓度提高削弱,甚至产生促进效应<sup>[16]</sup>。另外,前人研究表明,即使是处于相同生长阶段的植株的不同器官在化感物质的种类上可能存在显著差异<sup>[45, 50]</sup>。在本研究中,成体植株或根蘖幼苗不同器官的浸提液中也均检出了穗花杉双黄酮等各器官独有的潜在化感物质,这进一步解释了 3 种器官浸提液间化感潜力的不同。就浸提液浓度而言,本研究的绝大多数处理中火炬树的化感抑制效应随浸提液浓度提高而显著增强,这与前人研究结果一致<sup>[12-13, 16, 24]</sup>。其原因在于化感物质普遍具有浓度效应,在本研究中,浸提液浓度已经超过了其作用阈值,随浓度增加,其在各层面对受体植物的胁迫程度均有所增强,直至彻底破坏其生理功能和组织结构。就受体植物而言,黄花苜蓿完全无法承受火炬树的化感胁迫,紫花苜蓿虽然能够正常完成发芽和苗期生长,然而其相对生长表现仍显著弱于多年生黑麦草。原因可能是长期进化差异使得 3 种受体植物对火炬树源化感物质的耐受能力存在明显区别<sup>[16]</sup>,紫花苜蓿自身强烈的化感潜力可能是其较之亲缘关系较近的黄花苜蓿具有更强耐受性的原因之一。另外,本研究在前期工作基础上再次证明了单子叶多年生黑麦草对火炬树源化感物质的耐受能力显著强于双子叶植物紫花苜蓿<sup>[16]</sup>,上述现象是否发生在其他同类型草坪草种中也尚待研究。

### 3.3 其他需要说明的问题

需要说明的是,植物产生化感效应的途径包括了雨雾淋溶、根系分泌和凋落物分解等多种方式,而本研究的主要目的在于模拟并对比火炬树在不同生长阶段时直接化感效应的差异。因此,本研究采用短期沙培的试验方式,以避免土壤因素长期作用下化感物质的分解和转化过程造成的种类、浓度和可移动性变化干扰试验结果<sup>[53]</sup>,并解决火炬树栽植区土壤中蓄存的化感物质无法随浸提液浓度变化而改变、导致实际化感物质来源和浓度难以控制的弊端。另外,种子萌发和幼苗生长是植物生活史上最脆弱的时期,直接决定了其能否存活、并对其与其他个体的竞争和后续生长表现存在深远影响<sup>[17]</sup>。因此,本研究采用的短期试验已经能够在较大程度上反映火炬树对受体植物的化感效应。当然,与土壤栽培试验相比,该方式的确在一定程度上忽视了土壤理化因素和微生物对火炬树化感物质的短期吸附转化<sup>[53]</sup>,且无法完全预测化感物质对受体草坪草种全生育期的化感效应。因此,尚需在后续研究中补充进行盆栽或原位栽培试验,以与本研究的结果进行相互印证。在化感物质鉴定方面,本研究仅定性检测了各类浸提液中存在的植物代谢物种类,并依据其中已被现有研究明确证实的十数种含量较高的代谢物对受体植物的化感影响途径,分析了本研究中火炬树浸提液对相关指标可能的影响机制。另外,基于针对化合物中特定官能团的显色方法测定了水溶总酚、黄酮和萜类物质的总含量,以此进一步证明处于 2 个生长阶段的火炬树器官潜在化感物质存在的差异(表 1)。当然,考虑到即使同类型的化感物质往往也将表现出明显的化感效应差异,且其各自作用具有明显浓度依赖性,多种化感物质共同作用时则存在明显的级联效应<sup>[7, 51]</sup>,本研究尚难以通过多元统计学手段完全建立各浸提液中代谢物与其总体化感效应之间的直接联系。在后续工作中,尚需对浸提液中的潜在化感物质进行定量分析、使用纯化后的上述物质单独或混合处理受体植物,并通过生理生化检测手段结合统计学分析明确其作用方式。以期更准确地理解火炬树中潜在化感物质的单独和协同作用机制、明确主导不同发育阶段火炬树(包括不同器官)化感潜力差异的因素。另外,考虑到各种检测手段对不同类型潜在化感物质检测灵敏度方面的差异,进一步采用 GS-MS 等其他技术分析浸提液中的化感物质以丰富本研究的结果也是后续研究的扩展方向。

## 4 结论

火炬树成体及根蘖幼苗根、皮和叶浸提液在 12.5—50 g/L 浓度对黄花苜蓿具有直接致死效应;化感物质来源器官和浸提液浓度一致时,根蘖幼苗浸提液较之成体植株浸提液几乎均对紫花苜蓿和多年生黑麦草产生

更强的综合化感抑制效应;其他因素一致时,火炬树叶浸提液呈现出最强的化感抑制潜力、皮浸提液次之、根浸提液最弱,浸提液的抑制效应普遍随浓度增加显著提高增强,能够完成苗期生长的 2 种受体植物中,紫花苜蓿受到的综合化感抑制效应更强。在园林绿化实践中,应重点控制火炬树根蘖幼苗的密度以削弱其对草坪植物的化感抑制,多年生黑麦草可以作为火炬树栽植区草坪建植的优选草种。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Wei W, Zhou M, Xian X Y, Zheng C X, Hou Y P. Effects of aqueous root leachates from dominant tree species on seed germination and seedling growth of exotic plant *Rhus typhina* L. in Shandong Peninsula. *Allelopathy Journal*, 2017, 40(1): 71-80.
- [ 2 ] Qu T B, Du X, Peng Y L, Guo W Q, Zhao C L, Losapio G. Invasive species allelopathy decreases plant growth and soil microbial activity. *PLoS One*, 2021, 16(2): e0246685.
- [ 3 ] Wang Z H, Wu J J, Zhang D, Gong C, Wang Q, Zhai C, Dai X Z. Effects of *Rhus typhina* invasion on soil physicochemical properties and carbon emissions in urban green spaces. *Forests*, 2022, 13(11): 1827.
- [ 4 ] 刁吴炜, 火炬树的形态解剖学研究. 2016, 吉林农业大学: 长春.
- [ 5 ] Shan Z X, Zhou S X, Shah A, Arafat Y, Arif Hussain Rizvi S, Shao H. Plant allelopathy in response to biotic and abiotic factors. *Agronomy*, 2023, 13(9): 2358.
- [ 6 ] Li J J, Huang Y M, Chen L H, Gao S, Zhang J, Zhang D J. Understory plant diversity and phenolic allelochemicals across a range of *Eucalyptus grandis* plantation ages. *Journal of Forestry Research*, 2023, 34(5): 1577-1590.
- [ 7 ] 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.
- [ 8 ] Wang X M, Wang S L, Zhu J H, Zuo L Z, Yang Z L, Li L. Response mechanisms of sugarcane seedlings to the allelopathic effects of root aqueous extracts from sugarcane ratoons of different ages. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1020533.
- [ 9 ] 荆蓉, 彭祚登, 李云, 王少明. 刺槐林下调落物浸提液对刺槐种子萌发和胚生长的化感作用. *浙江农林大学学报*, 2023, 40(1): 97-106.
- [ 10 ] Chen L C, Wang S L. Allelopathic behaviour of Chinese fir from plantations of different ages. *Forestry*, 2013, 86(2): 225-230.
- [ 11 ] 程巍, 仲波, 徐良英, 杜林方, 孙庚. 不同年龄瑞香狼毒的根水浸提液对青藏高原高寒草甸 4 种常见植物的化感作用. *生态科学*, 2017, 36(4): 1-11.
- [ 12 ] 岳杰, 程广有. 火炬树对白菜幼苗的化感作用. *北华大学学报: 自然科学版*, 2023, 24(1): 16-24.
- [ 13 ] 左郎, 王树森, 马迎梅, 温苏雅勒图, 白刚, 郁鑫明. 火炬树浸提液对两种草坪草种子萌发的影响. *草地学报*, 2021, 29(9): 1927-1933.
- [ 14 ] Xu Z L, Zhong S S, Yu Y L, Wang Y Y, Cheng H Y, Du D L, Wang C Y. *Rhus typhina* L. triggered greater allelopathic effects than *Koeleria paniculata* Laxm under ammonium fertilization. *Scientia Horticulturae*, 2023, 309: 111703.
- [ 15 ] Wang C, Zhou J, Jiang K, Liu J. Differences in leaf functional traits and allelopathic effects on seed germination and growth of *Lactuca sativa* between red and green leaves of *Rhus typhina*. *South African Journal of Botany*, 2017, 111: 17-22.
- [ 16 ] 张晓曦, 胡嘉伟, 王星, 李江文, 刘凯旋, 陈灵素, 董雨欣, 王子泉, 陈锦强. 火炬树根蘖幼苗对 3 种草坪草种子萌发和幼苗生长的化感效应. *草业学报*, 2024, 33(4): 47-59.
- [ 17 ] Zhu J, Jiang L, Chen L Y, Jin X, Xing C, Liu J F, Yang Y C, He Z S. Tree seedling growth allocation of *Castanopsis kawakamii* is determined by seed-relative positions. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1099139.
- [ 18 ] Leather G R, Einhellig F A. Bioassays in the study of allelopathy//Putnam A R, Tang C S eds. *The Science of Allelopathy*. New York: John Wiley & Sons. 1986: 133-145.
- [ 19 ] Anderson R C, Loucks O L. Osmotic pressure influence in germination tests for antibiosis. *Science*, 1966, 152(3723): 771-773.
- [ 20 ] 刘萍, 李明军. *植物生理学实验*. 2 版. 北京: 科学出版社, 2016.
- [ 21 ] 丁春发, 魏小红, 王芳琳. 野生麻花秦艽中化感活性物质对牧草萌发及生理特性的影响. *草业学报*, 2017, 26(4): 150-161.
- [ 22 ] Bruce Williamson G, Richardson D. Bioassays for allelopathy: Measuring treatment responses with independent controls. *Journal of Chemical Ecology*, 1988, 14(1): 181-187.
- [ 23 ] 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.
- [ 24 ] 曲同宝, 李怡莹, 马文育. 火炬树水浸提液对波斯菊种子萌发和幼苗生长的影响. *东北林业大学学报*, 2017, 45(11): 26-31.
- [ 25 ] Shekari F, Shekari F, Najafi J, Abassi A, Radmanesh Z, Bones A M. Phytotoxic effects of catnip (*Nepeta meyeri* Benth.) on early growth stages development and infection potential of field dodder (*Cuscuta campestris* Yunck). *Plants*, 2022, 11(19): 2629.
- [ 26 ] Jafarihyazdi E, Javidfar F. Comparison of allelopathic effects of some *Brassica* species in two growth stages on germination and growth of sunflower. *Plant, Soil and Environment*, 2011, 57(2): 52-56.
- [ 27 ] Ma H Y, Chen Y, Chen J H, Zhang Y Q, Zhang T, He H. Comparison of allelopathic effects of two typical invasive plants: *Mikania micrantha* and *Ipomoea cairica* in Hainan island. *Scientific Reports*, 2020, 10(1): 11332.

- [28] 陈锋, 孟永杰, 帅海威, 罗晓峰, 周文冠, 刘建伟, 杨文钰, 舒凯. 植物化感物质对种子萌发的影响及其生态学意义. 中国生态农业学报, 2017, 25(1): 36-46.
- [29] 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.
- [30] Xu L X, Yao L, Ai X R, Guo Q J, Wang S B, Zhou D Z, Deng C, Ai X. Litter autotoxicity limits natural regeneration of *Metasequoia glyptostroboides*. *New Forests*, 2023, 54(5): 897-919.
- [31] Li J X, Zhao T T, Chen L, Chen H, Luo D D, Chen C J, Miao Y H, Liu D H. *Artemisia argyi* allelopathy: a generalist compromises hormone balance, element absorption, and photosynthesis of receptor plants. *BMC Plant Biology*, 2022, 22(1): 368.
- [32] Liang G T, Niu Y J. The allelopathic effect of Para-hydroxybenzoic acid on the gene expression of photosynthesis and respiration in *Solanum lycopersicum*. *Current Plant Biology*, 2022, 32: 100261.
- [33] 阿的鲁骥, 周健, 李洁, 马丹炜. 土荆芥化感胁迫下蚕豆叶绿体超微结构和光合关键基因表达的变化. 西南农业学报, 2018, 31(12): 2527-2532.
- [34] Ain Q, Mushtaq W, Shadab M, Siddiqui M B. Allelopathy: an alternative tool for sustainable agriculture. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2023, 29(4): 495-511.
- [35] Anwar S, Naseem S, Ali Z. Biochemical analysis, photosynthetic gene (psbA) down-regulation, and in silico receptor prediction in weeds in response to exogenous application of phenolic acids and their analogs. *PLoS One*, 2023, 18(3): e0277146.
- [36] Wang T T, Liu H C. Aquatic plant allelochemicals inhibit the growth of microalgae and cyanobacteria in aquatic environments. *Environmental Science and Pollution Research*, 2023, 30(48): 105084-105098.
- [37] 许凌峰, 李卓蔚, 郭冬琴, 赵晶晶, 丁博, 周浓. 云南松凋落叶分解对滇重楼生理特性及药用品质的影响. 生态学杂志, 2022, 41(12): 2361-2367.
- [38] Li Z H, Wang Q, Ruan X, Pan C D, Jiang D A. Phenolics and plant allelopathy. *Molecules*, 2010, 15(12): 8933-8952.
- [39] 朱亦朴, 李玉萌, 王占彬, 赵凌平, 赵芙蓉. 紫花苜蓿根浸提液对 3 种牧草种子萌发过程的化感作用. 草业科学, 2023, 40(3): 761-768.
- [40] He Z G, Wang Y F, Yan Y, Qin S W, He H, Mao R J, Liang Z S. Dynamic analysis of physiological indices and transcriptome profiling revealing the mechanisms of the allelopathic effects of phenolic acids on *Pinellia ternata*. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1039507.
- [41] 阮坤非, 王天琪, 毕宁宁, 师劭彤, 李森, 刘忠华. 元宝枫凋落叶浸提液对 3 种中草药化感作用的研究. 草业学报, 2024, 33(7): 151-159.
- [42] 陈依灿, 王婕, 黄海晴, 岳一鸿, 罗兴章, 郑正. 2-氟联苯和没食子酸对铜绿微囊藻生理生化的影响. 复旦学报(自然科学版), [2025-01-18]. <https://doi.org/10.15943/j.cnki.fdx-b-jns.20240911.001>.
- [43] Sarker U, Oba S. Drought stress effects on growth, ROS markers, compatible solutes, phenolics, flavonoids, and antioxidant activity in *Amaranthus tricolor*. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 2018, 186(4): 999-1016.
- [44] Możdżeń K, Tatoj A, Barabasz-Krasny B, Sołtys-Lelek A, Gruszka W, Zandi P M. The allelopathic potential of *Rosa blanda* aiton on selected wild-growing native and cultivated plants in Europe. *Plants*, 2021, 10(9): 1806.
- [45] 罗钦, 马祖艳, 牛琼梅, 桂宝林, 谢勇, 刘洋, 刘佳, 单贵莲, 初晓辉. 大狼毒不同部位浸提液对多年生黑麦草幼苗生长的化感效应及生理机制. 草地学报, 2023, 31(10): 3212-3219.
- [46] 叶功富, 张尚炬, 张立华, 卢昌义, 林益明. 不同林龄短枝木麻黄小枝单宁含量及养分再吸收动态. 生态学报, 2013, 33(19): 6107-6113.
- [47] Omezzine F, Haouala R. Effect of *Trigonella foenum-graecum* L. development stages on some phytochemicals content and allelopathic potential. *Scientia Horticulturae*, 2013, 160: 335-344.
- [48] 刘冠志, 刘利红, 郭娇, 苏慧媛, 兰庆, 刘果厚. 狼毒水浸液对山韭种子发芽及幼苗生长的化感作用. 草地学报, 2022, 30(9): 2391-2398.
- [49] 许玉凤, 徐丹阳, 郭文铮, 邵美妮, 关萍, 曲波. 火炬树横走侧根不定芽的发生及其形态解剖学特性的研究. 植物研究, 2016, 36(3): 348-353.
- [50] 王巍, 刘吉祥, 孙林鹤, 杜凤凤, 李金凤, 常雅军, 姚东瑞. 浮床水芹不同器官酚酸类和脂肪酸类化感物质代谢组学分析. 浙江农业学报, 2023, 35(11): 2673-2687.
- [51] Zhang Z J, Liu Y J, Yuan L, Weber E, van Kleunen M. Effect of allelopathy on plant performance: a meta-analysis. *Ecology Letters*, 2021, 24(2): 348-362.
- [52] 王欢, 徐云飞, 刘一伯, 刘沁松, 徐文娟, 龙芸, 胥晓. 珙桐—灯台树枝和叶的水提取物对白菜种子萌发和幼苗生长的化感效应. 植物研究, 2022, 42(5): 866-875.
- [53] Xiao Z X, Zou T, Lu S G, Xu Z H. Soil microorganisms interacting with residue-derived allelochemicals effects on seed germination. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2020, 27(4): 1057-1065.