

DOI: 10.20103/j.stxb.202412223141

高文于, 杨红, 邢震, 白有志, 阮成江. 不同分解程度凋落物浸提液对云南沙棘种子萌发的影响. 生态学报, 2026, 46(4): 2004-2013.

Gao W Y, Yang H, Xing Z, Bai Y Z, Ruan C J. Effect of leachate from litter with different degrees of decomposition on the seed germination of *Hippophae rhamnoides* subsp. *yunnanensis*. Acta Ecologica Sinica, 2026, 46(4): 2004-2013.

# 不同分解程度凋落物浸提液对云南沙棘种子萌发的影响

高文于<sup>1</sup>, 杨红<sup>2</sup>, 邢震<sup>2</sup>, 白有志<sup>2</sup>, 阮成江<sup>1,\*</sup>

1 大连民族大学环境与资源学院, 大连 116600

2 西藏农牧大学资源与环境学院, 林芝 860000

**摘要:** 云南沙棘 (*Hippophae rhamnoides* subsp. *yunnanensis* Rousi) 是藏东南地区重要的生态经济树种, 但其林下少见实生苗分布。为探究云南沙棘林下不同分解程度凋落物浸提液对其种子萌发的影响, 测定了 7 个质量浓度梯度 (0、2、5、10、25、50 g/L 和 100 g/L) 的未分解凋落物、半分解凋落物和全分解凋落物浸提液处理种子的发芽率、发芽势、发芽指数、活力指数、发芽速率系数、发芽启动时间以及幼苗鲜重、胚根长度等指标, 并评价了不同处理的化感综合效应指数。结果表明: (1) 高浓度的未分解 (10—100 g/L)、半分解 (5—100 g/L) 和全分解 (50—100 g/L) 凋落物浸提液处理会延迟种子萌发启动时间 0.67—4.67 d, 而 5—10 g/L 浓度范围的全分解凋落物浸提液会使种子萌发启动时间提前 0.67—1.00 d。(2) 3 种凋落物浸提液对种子发芽势、发芽指数和发芽速率系数的影响均表现为随浸提液浓度升高而抑制作用增强, 但对活力指数、幼苗鲜重和胚根长度的影响则表现为“低促高抑”; 发芽率在未分解和半分解凋落物浸提液处理下表现为随浸提液浓度升高而抑制作用增强, 在全分解凋落物浸提液处理下则表现为“低促高抑”。(3) 未分解、半分解和全分解凋落物不同浓度浸提液的化感综合效应指数分别介于 -2.01—0.04、-6.39—0.00 和 -0.72—0.01 之间, 表明半分解凋落物对种子萌发的化感抑制作用最强, 其次为未分解凋落物和全分解凋落物。云南沙棘林下积累过多的凋落物所释放的化感物质抑制了种子萌发, 不利于其种群更新。这可为云南沙棘天然林更新和人工林可持续经营提供参考。

**关键词:** 云南沙棘; 种子萌发; 化感效应; 凋落物; 分解程度

## Effect of leachate from litter with different degrees of decomposition on the seed germination of *Hippophae rhamnoides* subsp. *yunnanensis*

GAO Wenyu<sup>1</sup>, YANG Hong<sup>2</sup>, XING Zhen<sup>2</sup>, BAI Youzhi<sup>2</sup>, RUAN Chengjiang<sup>1,\*</sup>

1 College of Environment and Resources, Dalian Minzu University, Dalian 116600, China

2 College of Resources and Environment, Xizang Agricultural and Animal Husbandry University, Linzhi 860000, China

**Abstract:** *Hippophae rhamnoides* subsp. *yunnanensis* Rousi is an important ecological and economic tree in southeastern Xizang, however, there is very few seedlings under its forest. To investigate the effects of leachates from litter at different decomposition stages on seed germination, this study measured the germination rate, germination potential, germination index, vigor index, germination rate coefficient, germination initiation time, seedling fresh weight, and radicle length of seeds treated with leachates from seven mass concentration gradients (0, 2, 5, 10, 25, 50 g/L and 100 g/L) of undecomposed litter, semi-decomposed litter, and fully decomposed litter. Additionally, the comprehensive allelopathic

**基金项目:** 国家自然科学基金项目 (32261133521); 辽宁省国际科技合作计划项目 (2023JH2/10700016); 水利部沙棘开发管理中心技术委托项目 (2025-kj-020); 大连民族大学生物技术与资源利用重点实验室开放性课题 (KF2024004)

**收稿日期:** 2024-12-23; **网络出版日期:** 2025-11-13

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ruan@dlnu.edu.cn

effect index of different treatments was evaluated. The results indicated that: (1) High concentrations of undecomposed (10—100 g/L), semi decomposed (5—100 g/L), and fully decomposed (50—100 g/L) litter extracts can prolong the seed germination initiation time by 0.67—4.67 days, whereas the leaching solution of fully decomposed litter with a concentration range of 5—10 g/L advanced 0.67—1.00 days of seed germination initiation time. (2) The effects of three types of litter extraction solutions on seed germination potential, germination index, and germination rate coefficient showed an increasing inhibitory effect with the concentration of the extraction solution, but the effects on vitality index, seedling fresh weight, and embryonic root length showed a “low promotion and high inhibition” pattern; The germination rate showed an increasing inhibitory effect with the concentration of undigested and semi decomposed litter extract, while under the treatment of fully decomposed litter extract, it showed a “low promotion and high inhibition” effect. (3) The comprehensive effect index of allelopathic extracts of different concentrations of undecomposed, semi decomposed, and fully decomposed litter ranged from -2.01—0.04, -6.39—0.00, and from -0.72—0.01, respectively, indicating that semi decomposed litter had the strongest allelopathic inhibition effect on seed germination, followed by undecomposed litter and fully decomposed litter. The excessive accumulation of allelopathic substances released from litter in the forests of *H. rhamnoides* subsp. *yunnanensis* inhibited seed germination, which is not conducive for its population renewal. These results can provide scientific reference for the renewal of natural forests and sustainable management of artificial forests of *H. rhamnoides* subsp. *yunnanensis*.

**Key Words:** *Hippophae rhamnoides* subsp. *yunnanensis* Rousi; seed germination; allelopathic effect; litter; decomposition degree

沙棘(*Hippophae rhamnoides* L.)是胡颓子科(Elaeagnaceae)沙棘属(*Hippophae*)的多年生落叶灌木或小乔木,广泛分布于中国、俄罗斯、印度等欧亚国家。沙棘耐干旱、耐盐碱、耐极端温度,是困难立地区造林的先鋒树种,其果实中含有丰富的不饱和脂肪酸、黄酮类化合物、维生素、类胡萝卜素等生物活性物质,在医药、食品、保健品等领域有着极高的开发利用价值<sup>[1-3]</sup>。

化感作用(Allelopathy)是植物或微生物向周围环境分泌并释放化学物质,从而影响自身或周围其他生物体(动物、植物、微生物)生长发育的现象<sup>[4]</sup>。植物林下凋落物是土壤中化感物质的主要来源之一<sup>[5]</sup>,且对植物种子萌发和幼苗生长会产生显著影响<sup>[6]</sup>。前人对不同浓度<sup>[7]</sup>、不同林分<sup>[8]</sup>、不同树种<sup>[9]</sup>和不同经营世代<sup>[10]</sup>凋落物浸提液的化感作用进行了大量研究。Wang 等<sup>[11]</sup>研究表明,中国沙棘(*H. rhamnoides* subsp. *sinensis* Rousi)的叶浸提液对长柄扁桃(*Amygdalus pedunculata* Pall.)的种子萌发和幼苗生长有严重的化感抑制作用;唐翠平等<sup>[12]</sup>研究表明,中国沙棘果、枝叶及根际土壤的浸提液对百里香(*Thymus mongolicus* (Ronniger) Ronniger)种子萌发产生了严重的化感抑制作用,且枝叶浸提液的化感抑制作用强于根际土壤和果浸提液;袁思安等<sup>[13]</sup>研究发现,中国沙棘果、枝叶和林下表层土壤不同浓度浸提液对其种子萌发均产生了显著的化感作用,且整体表现为“低促高抑”的影响;Aniya 等<sup>[14]</sup>也发现中国沙棘果实中含有较多的化感物质。可见,沙棘的根、茎、叶、果等各个器官以及根际土壤中含有大量的化感物质,对其伴生植物和自身种子萌发均具有较强的化感作用。但到目前为止,对不同分解程度凋落物化感作用的研究较少,且以沙棘林下不同分解程度凋落物为化感供体和沙棘种子为化感受体的研究更是未见报道。

西藏自治区自然分布的沙棘中,云南沙棘(*H. rhamnoides* subsp. *yunnanensis* Rousi)的光适应能力较强<sup>[15]</sup>,且树形高大、结实率高、种实饱满,是藏东南地区常用的造林树种。但是,野生的云南沙棘林下新生幼苗多为根蘖苗,少有种子实生苗,除考虑有动物采食沙棘果实的因素外,可能还受自身根系分泌和林下凋落物积累释放化感物质的影响。因而,本研究以云南沙棘林下不同分解程度的凋落物为化感供体,探究不同分解程度和不同质量浓度凋落物浸提液对云南沙棘种子萌发的影响,旨在揭示云南沙棘天然林种子苗更新的生态学障碍,为云南沙棘天然林经营保护和人工林高效培育提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 样品采集与处理

试验地位于西藏自治区东南部米林市玉松村(29.19°N, 94.06°E), 海拔 2928 m, 位于念青唐古拉山脉和喜马拉雅山脉之间, 属高原温带半湿润季风气候, 年平均气温 8.7℃, 年降水量 698 mm, 降水主要集中在 5—9 月, 土壤类型为酸性沙质棕壤土。在试验地随机选择 3 个 50 m×50 m 的样方。2023 年 9 月在每个样方选择 10 棵健康的云南沙棘植株, 从每棵植株的东南西北 4 个方向的上中下不同方位分别采集成熟果实, 带回实验室去除果肉后将种子自然晾干, 置于 4℃ 冰箱中贮藏备用。2023 年 12 月采集每个样方内的云南沙棘林下 0—5 cm 深度的凋落物并将其混匀, 带回实验室后根据其分解程度划分为未分解凋落物(叶片、枝条等保持原状, 颜色基本无变化, 无分解痕迹)、半分解凋落物(叶片、枝条等部分已初步分解, 无完整轮廓但仍能辨认其类型)和全分解凋落物(凋落物已经被完全分解, 质地松软、细腻, 颜色为黑褐色)。区分开的凋落物置于风干盘中自然阴干后, 粉碎备用。

### 1.2 实验设计

称取未分解凋落物、半分解凋落物和全分解凋落物干粉各 100 g, 分别溶于 1 L 蒸馏水, 振荡器上振荡 24 h(180 r/min 频率), 4000 r/min 条件下离心 20 min, 滤纸过滤获取上清液, 分别得到浓度为 100 g/L 的 3 种凋落物的浸提原液, 置于 4℃ 冰箱中保存。

实验开始前 1 d 将 3 种原液分别稀释为 50、25、10、5 g/L 和 2 g/L 的浸提液, 以蒸馏水为对照(CK)。即每种浸提液设置 7 个质量浓度梯度(0、2、5、10、25、50 g/L 和 100 g/L), 每个处理设置 3 个重复, 每个重复 25 粒种子。种子萌发实验在西藏农牧大学珍稀濒危园林植物培育基地的人工气候箱内进行(BXS-400S, 上海博迅公司产)。实验前用 75% 的酒精擦洗气候箱及培养皿, 将挑选好的饱满云南沙棘种子用 0.3% 的高锰酸钾溶液浸泡消毒 15 min, 之后用蒸馏水清洗 3—5 次, 洗净后开始萌发实验。为保证滤纸处于湿润状态, 每隔 1 d 添加 1 次浸提液, 为防止霉菌产生, 每隔 2 d 更换 1 次滤纸, 人工气候箱的温度设置为 25℃ 恒温, 湿度设置为 70%。

### 1.3 种子萌发指标测定

种子置床后, 每天上午 8:00—10:00 观测并记录萌发情况, 以胚根伸出 2 mm 作为萌发标准。连续 7 d 无种子萌发时, 视为萌发停止。萌发停止后, 使用精度 0.01 mm 的游标卡尺测量胚根长度, 用精度 0.001 g 的电子天平称量各个处理已萌发幼苗的质量。各发芽指标的计算参考王朔楠等<sup>[16]</sup>, 化感效应指数的计算参考 Bruce 等<sup>[17]</sup>。具体公式如下:

发芽率(GP) = (发芽种子总数/供试种子总数) × 100%。

发芽势(GE) = (日发芽种子数达到最高峰时的数量/供试种子总数) × 100%。

发芽指数(GI) =  $\sum_{i=1}^k \frac{n_i}{T_i}$ , 式中,  $n_i$  表示第  $i$  天新发芽的种子数;  $T_i$  为相应的发芽天数;  $k$  为发芽的总天数。

活力指数(VI) = GI × S, 式中, GI 表示发芽指数; S 为幼苗鲜重。

发芽速率系数(GRC) =  $\sum_{i=1}^k n_i / \sum_{i=1}^k T_i n_i \times 100\%$ , 式中,  $n_i$  为第  $i$  天新发芽的种子数;  $T_i$  为相应的发芽天数;  $k$  为发芽的总天数。

化感效应指数(RI) =  $1 - C/T$  (当  $T \geq C$ );  $RI = T/C - 1$  (当  $T < C$ ), 式中,  $C$  为蒸馏水处理下的对照值,  $T$  为凋落物浸提液的处理值。当  $RI > 0$  时, 表示促进作用; 当  $RI < 0$  时, 表示抑制作用。 $RI$  的绝对值越大表示化感效应强度也越大。

化感综合效应指数(SE) = (发芽率 RI + 发芽势 RI + 发芽指数 RI + 活力指数 RI + 发芽速率系数 RI + 鲜重 RI + 胚根长度 RI) / 7。

## 1.4 数据分析与统计

采用 Excel 2019 对不同组别的数据进行记录和前期处理,取 3 次重复实验的平均值 $\pm$ 标准差(SD)。不同组别之间的差异显著性分析采用 SPSS 26 进行(T 检验),显著性水平设置为  $P < 0.05$ ,柱形图的绘制采用 Origin 2024 进行。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同浸提液对种子萌发启动时间的影响

未分解和半分解凋落物的各浓度浸提液均延迟了种子的萌发启动时间,而全分解凋落物则表现为随着浸提液浓度的升高,萌发启动时间表现为先提前后延迟(图 1)。与对照组(CK)相比,未分解凋落物在 10、25、50 g/L 和 100 g/L 条件下的萌发启动时间较 CK(6 d)分别延迟了 1、0.67、1 d 和 1.33 d;半分解凋落物在 5、10、25、50 g/L 和 100 g/L 条件下的萌发启动时间较 CK 分别延迟了 1、1、2、2 d 和 4.67 d;全分解凋落物在 5 g/L 和 10 g/L 条件下的萌发启动时间分别较 CK 提前了 0.67 d 和 1 d,而 50 g/L 和 100 g/L 条件下较 CK 分别延迟了 0.67 d 和 1 d。

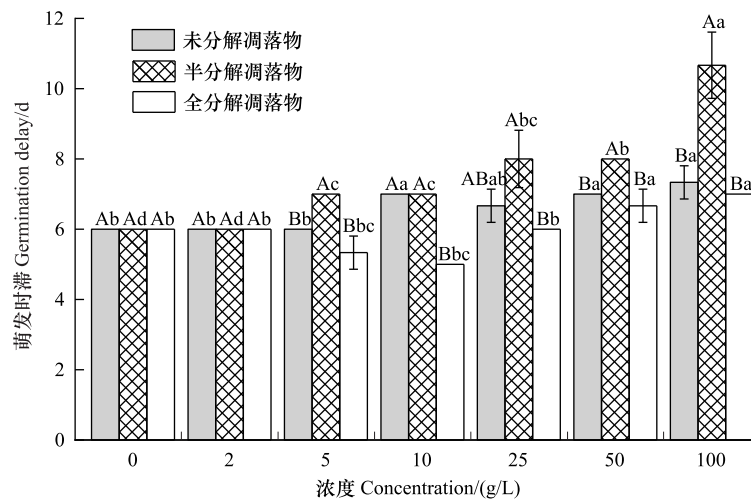


图 1 不同浸提液对种子萌发启动时间的影响

Fig.1 The effect of different extraction solutions on the initiation time of seeds germination

每个图柱上的不同小写字母表示同一凋落物浸提液不同浓度间差异达显著水平( $P < 0.05$ ),不同大写字母表示同一浓度条件下不同凋落物浸提液间差异达显著水平( $P < 0.05$ )

### 2.2 不同浸提液对种子发芽力的影响

未分解和半分解凋落物浸提液的发芽率均随着浸提液浓度的升高而降低,而全分解凋落物的发芽率则随浸提液浓度升高表现为先升后降的趋势(图 2)。未分解和半分解凋落物 25、50 g/L 和 100 g/L 条件下的发芽率均显著低于 CK,全分解凋落物 10、25、50 g/L 和 100 g/L 条件下的发芽率均显著低于 2 g/L。就同一浓度的不同类型浸提液而言,各浓度均表现为全分解凋落物的发芽率高于未分解和半分解凋落物。0—25 g/L 浓度之间,各组的发芽率差异不大,介于 81.33%—97.33%之间。50 g/L 和 100 g/L 条件下,全分解凋落物的发芽率均显著高于半分解和未分解凋落物。取每个浓度梯度 3 种凋落物发芽率的平均值可知,10、25、50 g/L 和 100 g/L 条件下的发芽率均显著低于 CK。

3 种凋落物的发芽势整体表现为随浸提液浓度的升高而降低的趋势(图 2)。其中,未分解和半分解凋落物 25、50 g/L 和 100 g/L 条件下的发芽势均显著低于 CK;全分解凋落物 10、50 g/L 和 100 g/L 条件下的发芽势均显著低于 CK。就同一浓度的不同类型浸提液而言,10 g/L 条件下,未分解凋落物的发芽势显著高于全分解凋落物;100 g/L 条件下,未分解和全分解凋落物的发芽势显著高于半分解凋落物。取每个浓度梯度 3 种凋

落物发芽势的平均值可知,25、50 g/L 和 100 g/L 条件下的发芽势均显著低于 CK。

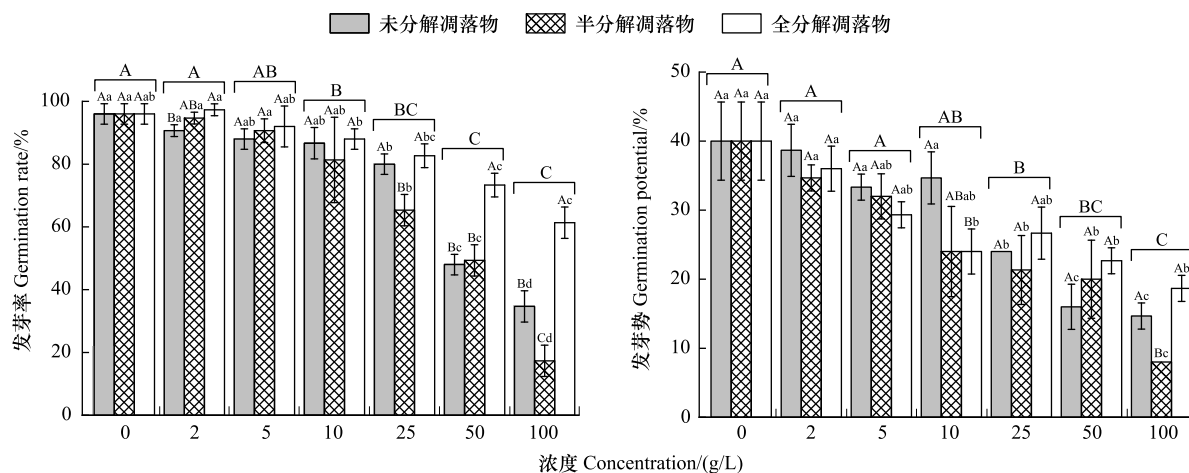


图 2 不同浸提液对种子发芽率和发芽势的影响

Fig.2 The effect of different extraction solutions on seeds germination rate and germination potential

每个图柱上的不同小写字母表示同一凋落物浸提液不同浓度间差异达显著水平 ( $P < 0.05$ ), 不同大写字母表示同一浓度条件下不同凋落物浸提液间差异达显著水平 ( $P < 0.05$ ), 每 3 个图柱上的不同大写字母表示不同浓度的 3 种凋落物浸提液的平均值间差异达显著水平 ( $P < 0.05$ )

### 2.3 不同浸提液对种子活力的影响

就同一凋落物浸提液而言,未分解和半分解凋落物的发芽指数均随着浸提液浓度的升高而降低(图 3), 5、10、25、50 g/L 和 100 g/L 条件下的发芽指数均显著低于 CK;全分解凋落物的发芽指数表现为:0 g/L > 10 g/L > 5 g/L > 2 g/L > 25 g/L > 50 g/L > 100 g/L, 其中 25、50 g/L 和 100 g/L 条件下的发芽指数均显著低于 CK。就同一浓度不同类型浸提液而言,2 g/L 条件下的发芽指数表现为:半分解凋落物 > 未分解凋落物 > 全分解凋落物;其余浓度条件下均表现为:全分解凋落物 > 未分解凋落物 > 半分解凋落物。取每个浓度梯度 3 种凋落物浸提液发芽指数的平均值可知,25、50 g/L 和 100 g/L 条件下的发芽指数均显著低于 CK。

未分解和半分解凋落物的活力指数均表现为随着浸提液浓度的升高而呈先升高后降低的趋势(图 3), 活力指数均在 2 g/L 条件下最高,分别为 0.39 和 0.35, 25、50 g/L 和 100 g/L 条件下的活力指数均显著小于 0—5 g/L 浓度范围的活力指数。全分解凋落物的活力指数大小依次表现为:5 g/L > 2 g/L > 10 g/L > 0 g/L > 25 g/L > 50 g/L > 100 g/L, 其中 50 g/L 和 100 g/L 条件下的活力指数均显著低于其他处理。就同一浓度不同类型浸提液而言,2 g/L 条件下表现为:未分解凋落物 > 全分解凋落物 > 半分解凋落物;其余条件下均表现为:全分解凋落物 > 未分解凋落物 > 半分解凋落物。取每个浓度梯度的 3 种凋落物活力指数的平均值可知,活力指数整体表现为随着浸提液浓度升高呈先增大后减小的趋势,其中 2 g/L 条件下的活力指数显著高于其他各条件。

### 2.4 不同浸提液对种子发芽速率的影响

3 种凋落物的各浓度浸提液均减缓了云南沙棘种子萌发的速度(图 4), 整体趋势表现为随浸提液浓度升高而降低,其中 25、50 g/L 和 100 g/L 条件下的发芽速率系数均显著低于 CK。对于同一凋落物的不同浓度浸提液而言,未分解凋落物的种子发芽速率系数顺序为:0 g/L > 2 g/L > 10 g/L > 5 g/L > 25 g/L > 50 g/L > 100 g/L; 半分解凋落物的种子发芽速率系数顺序为:0 g/L > 2 g/L > 5 g/L > 10 g/L > 25 g/L > 50 g/L > 100 g/L; 全分解凋落物的发芽速率系数顺序为:0 g/L > 5 g/L > 25 g/L > 10 g/L > 2 g/L > 50 g/L > 100 g/L。3 种凋落物浸提液 50 g/L 和 100 g/L 条件下的发芽速率系数均显著低于 CK。对于同一浓度的不同浸提液,10、25 g/L 和 100 g/L 条件下,未分解和全分解凋落物的发芽速率系数均显著高于半分解凋落物;50 g/L 条件下,全分解凋落物的发芽速率系数显著高于半分解凋落物。

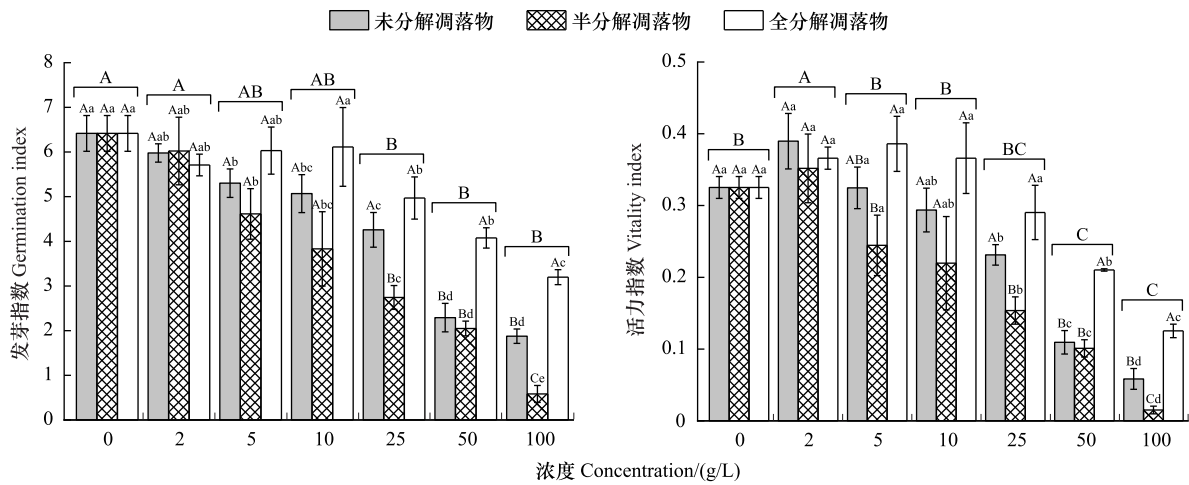


图 3 不同浸提液对种子发芽指数和活力指数的影响

Fig.3 Effects of different extraction solutions on seeds germination index and vitality index

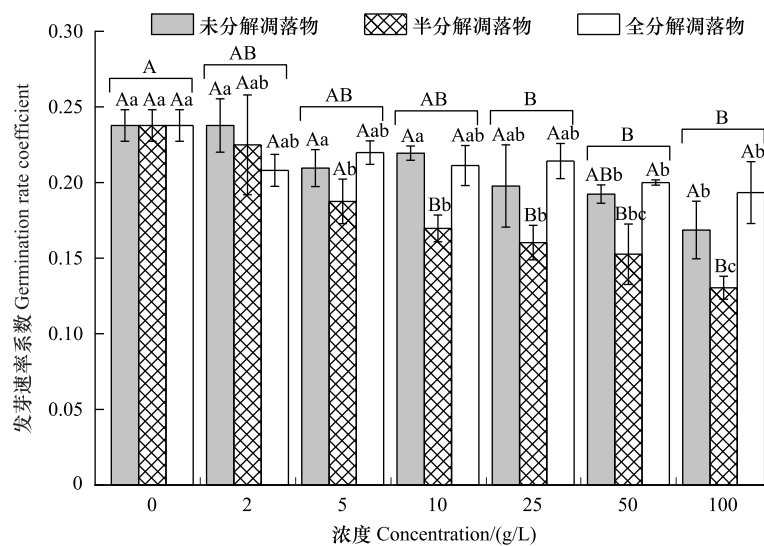


图 4 不同浸提液对种子发芽速率系数的影响

Fig.4 The effect of different extraction solutions on the germination rate coefficient of seeds

### 2.5 不同浸提液对幼苗鲜重和胚根长度的影响

3 种凋落物各浓度处理下的幼苗鲜重均表现为随浓度的升高呈先增加后减少的趋势(图 5), 2—25 g/L 浓度范围的浸提液均对幼苗鲜重有促进作用。未分解、半分解和全分解 3 种凋落物浸提液处理下的幼苗鲜重均在 2 g/L 条件下达最大值, 分别为 0.065、0.058 g 和 0.064 g, 均在 100 g/L 条件下达最小值, 分别为 0.031、0.026 g 和 0.039 g。对于同一浓度的不同浸提液, 5 g/L 条件下, 未分解凋落物的幼苗鲜重显著高于半分解和全分解凋落物; 100 g/L 条件下, 全分解凋落物的幼苗鲜重显著高于半分解凋落物。3 种凋落物浸提液处理下的幼苗鲜重的整体顺序为: 2 g/L > 10 g/L > 25 g/L > 5 g/L > 0 g/L > 50 g/L > 100 g/L, 其中 0、50 g/L 和 100 g/L 条件下的幼苗鲜重显著低于 2 g/L 条件下的幼苗鲜重。

胚根长度随着 3 种凋落物浸提液浓度的升高均呈现先升高后降低的趋势(图 5), 未分解、半分解和全分解凋落物浸提液均在 2 g/L 条件下胚根长度达最大值(分别为 4.63、4.90 cm 和 4.93 cm)、在 100 g/L 条件下达最小值(分别为 1.17、0.90 cm 和 3.57 cm); 3 种凋落物浸提液胚根长度的整体的顺序为: 2 g/L > 5 g/L > 0 g/L >

10 g/L>25 g/L>50 g/L>100 g/L,其中 0、2 g/L 和 5 g/L 条件下的胚根长度显著大于 100 g/L 条件下的胚根长度。未分解和半分解凋落物 2 g/L 浸提液浓度条件下的胚根长度显著大于 10、25、50 g/L 和 100 g/L 浸提液浓度的胚根长度;全分解凋落物 2、5 g/L 和 10 g/L 浸提液浓度条件下的胚根长度显著大于其他处理。对于同一浓度的不同浸提液,10、25 g/L 和 50 g/L 条件下,半分解和全分解凋落物的胚根长度显著高于未分解凋落物;100 g/L 条件下,全分解凋落物的胚根长度显著高于未分解和半分解凋落物。

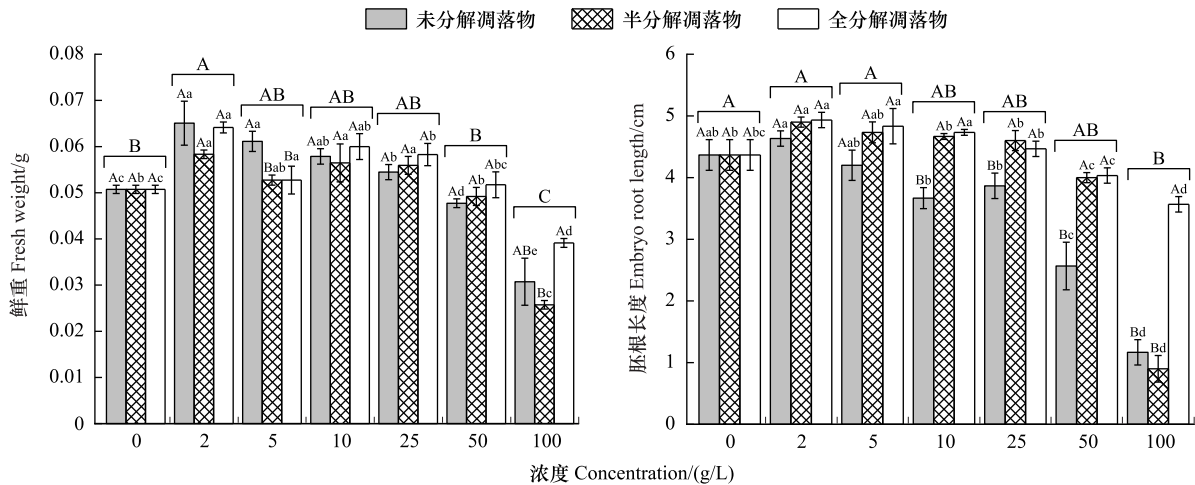


图 5 不同浸提液对幼苗鲜重和胚根长度的影响

Fig.5 Effects of different extraction solutions on seedling fresh weight and embryonic root length

## 2.6 不同浸提液对种子萌发的化感作用

未分解、半分解和全分解凋落物浸提液不同浓度处理的化感综合效应指数分别介于-2.01—0.04、-6.39—0.00 和-0.72—0.01 之间(图 6),3 种凋落物对种子萌发的抑制作用强弱顺序为:半分解凋落物>未分解凋落物>全分解凋落物。3 种凋落物浸提液在 5—100 g/L 条件下的化感综合效应指数均为负值,且随着浸提液浓度升高,化感综合效应指数越小,表明高浓度的凋落物浸提液对种子萌发抑制作用更明显。

## 3 讨论

种子萌发是植物生长更新的重要阶段,受种子自身特性、环境温湿度、土壤养分、凋落物数量和类型等诸多因素的影响。林下调落物是天然林种子最早接触的环境因子,是森林化感物质的重要来源,对种子萌发及其幼苗生长、生物量积累和根系发育有显著影响<sup>[18—19]</sup>。Zhang 等<sup>[20]</sup>研究表明,与化感植物浸提液和林下土壤相比,林下调落物对种子萌发和幼苗生长的抑制作用更强。本研究发现,云南沙棘林下未分解、半分解和全分解凋落物的化感综合效应指数分别介于-2.01—0.04、-6.39—0.00 和-0.72—0.01 之间,半分解凋落物的化感作用最强,全分解凋落物的化感作用最弱,且在高浓度凋落物浸提液条件下(50 g/L 和 100 g/L),半分解凋落物浸提液种子萌发的各项指标均显著低于全分解凋落物。这与贾梅花等<sup>[21]</sup>的研究结果一致,格氏栲(*Castanopsis kawakamii* Hayata)天然林下半分解凋落物浸提液显著抑制马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)种子萌发的发芽率和发芽指数,而未分解和全分解凋落物对马尾松种子萌发均无显著影响。造成林下调落物的分解程度对种子萌发和幼苗生长的化感作用不一致的原因可能是:分解初期,凋落物的化感物质没有被完全分解释放;随着分解程度加深,化感物质释放逐渐增多,在半分解时期化感物质积累达到最高值,对种子萌发抑制作用最强;到全分解时期,由于雨水淋溶、微生物分解等作用,导致化感物质积累量变少,所以对种子萌发的抑制作用减弱。但是,晋梦然等<sup>[22]</sup>研究发现,格氏栲全分解凋落物对杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.)种子萌发的抑制效果强于未分解和半分解凋落物;3 种凋落物对幼苗胚根生长的影响大于对种子萌发的影响,且半分解凋落物对幼苗胚根的促进作用最明显。可见,在不同的研究中,凋落物分解程度对种子萌发

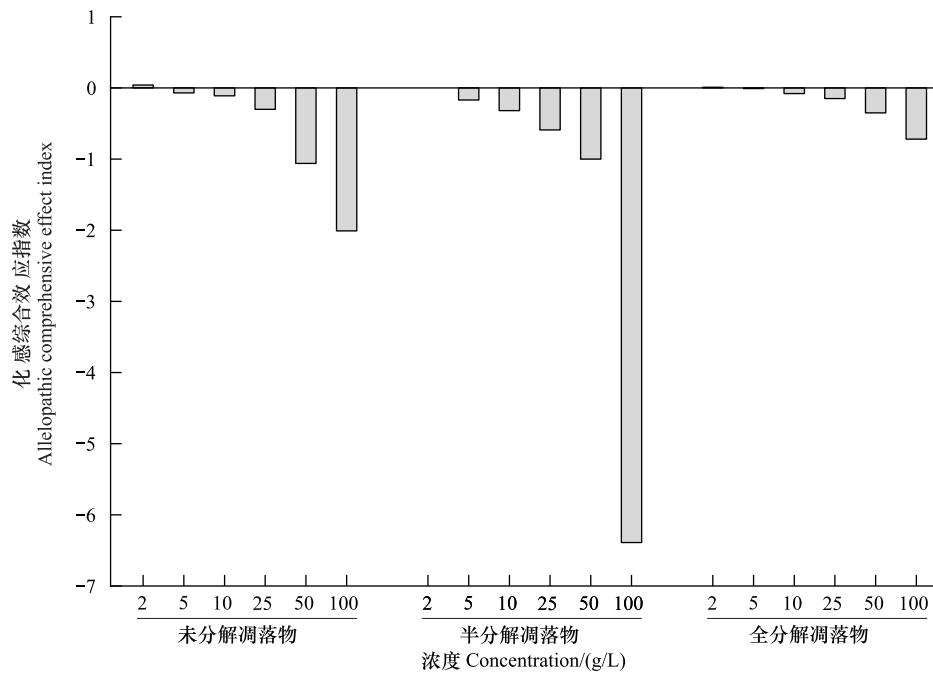


图 6 不同浸提液对种子化感综合效应指数的影响

Fig.6 Effects of different extract solutions on the allelopathic comprehensive effect index of seeds

的影响有不一样的结论,这可能受化感受体的生物学特性、化感供体的化感潜力以及所采集凋落物的分解程度不同等因素的影响。

植物凋落物浸提液对种子萌发的作用多是“低促高抑”,即低浓度促进,高浓度抑制。例如西伯利亚落叶松(*Larix sibirica* Ledeb.)林下凋落物对其种子萌发的发芽率、发芽势和发芽指数的影响<sup>[23]</sup>,以及杉木凋落物对其种子发芽率和发芽势及幼苗根长、茎长和鲜重的影响<sup>[24]</sup>,均表现为“低促高抑”。但是,意大利松(*Pinus pinea* L.)凋落物浸提液对3种地中海灌木的种子萌发均具有抑制作用,且随着浸提液浓度升高抑制作用逐渐增强<sup>[25]</sup>;栎树(*Koelreuteria paniculata* Laxm.)凋落叶浸提液对黄芩(*Scutellaria baicalensis* Georgi)种子的发芽率、发芽势以及胚根生长等指标均具有抑制作用<sup>[26]</sup>。由此可见,不同树种、不同浓度浸提液的化感作用效果存在明显差异,这可能与化感供体、化感受体的类型和生物学特性,以及化感受体对化感物质的耐受性等因素有关<sup>[27-28]</sup>。本研究发现,云南沙棘林下3种凋落物浸提液对其种子发芽势、发芽指数和发芽速率系数的影响整体表现为抑制作用,但是3种浸提液低浓度条件对种子活力指数、胚根长度和鲜重均具有促进作用,高浓度则表现为抑制作用。这与湿地松(*Pinus elliottii* Engelm.)种子萌发对4种人工林树种叶片水浸提液的响应结果一致<sup>[29]</sup>。云南沙棘林下种子在萌发初期,对化感物质较为敏感;未分解和半分解凋落物中的化感物质较多,对种子萌发的抑制作用明显,而全分解凋落物中因化感物质较少,且微量的化感物质可能触发了种子的胁迫响应机制,激活了种子自身的抗氧化酶,加速了能量代谢,从而促进了种子萌发。因此,全分解凋落物2 g/L浸提液浓度处理对种子发芽率表现为促进作用,而更高浓度处理则表现为抑制作用。在胚根突破种皮之后的生长初期,随着浸提液处理时间延长,种子的敏感性变弱,化感耐受性变强,且该阶段种子内部的营养物质基本消耗完全,需要吸收外界的营养物质用于胚根生长,所以3种凋落物低浓度的浸提液对种子幼苗鲜重和胚根生长均表现为促进作用,而高浓度条件下由于较多的化感物质存在,仍表现为抑制作用。

本研究发现,云南沙棘林下3种凋落物较高浓度浸提液处理过的种子,萌发启动时间较对照组明显延迟。Silva等<sup>[30]</sup>研究表明,柳叶桉(*Eucalyptus saligna* Sm.)落叶的精油和水提取物中的化感物质(单萜类化合物和酚类物质)会诱导百喜草(*Paspalum notatum* Flügge)、扁穗画眉草(*Eragrostis plana* Ness)、白车轴草(*Trifolium*

*repens* L.) 和百脉根 (*Lotus corniculatus* L.) 4 种草本植物种子的氧化应激反应, 并对其膜系统造成破坏, 从而抑制 4 种植物种子的萌发与幼苗生长。Nakabayashi 等<sup>[31]</sup> 研究发现, 在独行菜 (*Lepidium sativum* L.) 种子萌发阶段, 化感物质会改变赤霉素、二烯酸和茉莉酸的代谢, 并影响激素转运蛋白基因的表达、干扰种子的抗氧化系统、氧化信号、水通道蛋白和水分吸收, 特异性地影响与生长素相关的信号基因以及各种转运蛋白基因的表达, 最终抑制种子萌发和幼苗生长。故推测, 高浓度的云南沙棘林下凋落物浸提液的化感物质可能破坏了种子的细胞膜结构, 降低了种子的吸水能力和萌发能力, 导致种子萌发的启动时间延迟; 也可能是由于高浓度浸提液释放的外源化感物质影响了种子内源激素蛋白的合成与传导, 干扰了种子内部的抗氧化系统和信号基因的表达, 进而抑制胚根突破种皮, 从而延迟了种子的萌发启动时间、并降低发芽能力。这与入侵羽扇豆 (*Lupinus micranthus* Guss.) 对当地草药发芽<sup>[32]</sup> 及木麻黄 (*Casuarina equisetifolia* L.) 水浸液对青皮 (*Vatica mangachapoi* Blanco) 种子萌发<sup>[33]</sup> 的化感抑制作用相一致。

由于用单一的发芽指标对种子萌发的化感作用进行评价有一定的局限性, 越来越多的研究引入化感综合效应指数对种子萌发的化感作用进行系统评价<sup>[34-35]</sup>。单一的差异性分析显示, 云南沙棘林下 3 种凋落物浸提液的不同浓度条件对发芽势、发芽指数和发芽速率系数等指标均表现为抑制作用。但是, 化感综合效应指数对云南沙棘林下 3 种凋落物浸提液效应的评价表明, 2 g/L 条件下对种子萌发整体表现为促进作用, 更高浓度则表现为抑制作用。这是因为, 尽管 2 g/L 处理对发芽势、发芽指数和发芽速率系数等指标的影响均表现为抑制作用, 但抑制效果较弱, 而 2 g/L 处理对活力指数、幼苗鲜重和胚根长度等指标的影响表现为促进作用, 且促进效果较强, 所以化感综合效应指数表现为正值。

#### 4 结论

云南沙棘林下半分解凋落物对种子萌发的抑制作用最强, 其次为未分解凋落物和全分解凋落物。3 种凋落物对种子发芽势、发芽指数和发芽速率系数的影响均表现为随浓度升高而抑制作用增强, 但对种子活力指数、幼苗鲜重和胚根长度的影响则表现为“低促高抑”。云南沙棘种子的发芽率在未分解和半分解凋落物浸提液处理下均表现为随浸提液浓度升高而降低, 且高浓度浸提液延迟了种子萌发的启动时间; 在全分解凋落物浸提液处理下种子的发芽率和萌发启动时间均表现为“低促高抑”。综上, 云南沙棘林下过多的凋落物积累会对其种子萌发产生显著的化感抑制作用, 在云南沙棘天然林保护和人工林管护过程中应及时清除林下凋落物, 促进其种子苗更新。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Ruan C J, Rumpunen K, Nybom H. Advances in improvement of quality and resistance in a multipurpose crop: sea buckthorn. *Critical Reviews in Biotechnology*, 2013, 33(2): 126-144.
- [ 2 ] Nybom H, Ruan C J, Rumpunen K. The Systematics, Reproductive Biology, Biochemistry, and Breeding of Sea Buckthorn-A Review. *Genes*, 2023, 14(12): 2120.
- [ 3 ] Yu W T, Du Y Q, Li S S, Wu L, Guo X Y, Qin W, Kuang X L, Gao X, Wang Q H, Kuang H X. Sea buckthorn-nutritional composition, bioactivity, safety, and applications: A review. *Journal of Food Composition and Analysis*, 2024, 133: 106371.
- [ 4 ] Cheng F, Cheng Z H. Research progress on the use of plant allelopathy in agriculture and the physiological and ecological mechanisms of allelopathy. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 1020.
- [ 5 ] de las Heras P, Medina-Villar S, Pérez-Corona M E, Vázquez-de-Aldana B R. Leaf litter age regulates the effect of native and exotic tree species on understory herbaceous vegetation of riparian forests. *Basic and Applied Ecology*, 2020, 48: 11-25.
- [ 6 ] Muturi G M, Poorter L, Bala P, Mohren G M J. Unleached *Prosopis* litter inhibits germination but leached stimulates seedling growth of dry woodland species. *Journal of Arid Environments*, 2017, 138: 44-50.
- [ 7 ] Luo Y Q, Du Z, Yan Z Q, Zhao X Y, Li Y Q, Jiang H B, Yang Y, Li M H. *Artemisia halodendron* litters have strong negative allelopathic effects on earlier successional plants in a semi-arid sandy dune region in China. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 961.
- [ 8 ] 荆蓉, 彭祚登, 李云, 王少明. 刺槐林下枯落物浸提液对自身幼苗生长的化感效应. *西北林学院学报*, 2023, 38(4): 27-33.
- [ 9 ] Song Q M, Qin F C, He H, Wang H C, Yu S X. Allelopathic potential of rain leachates from *Eucalyptus urophylla* on four tree species. *Agroforestry*

- Systems, 2019, 93(4): 1307-1318.
- [10] 张玉倩, 彭祥登. 不同经营世代刺槐根际土浸提液对自身种子萌发和幼苗生长的影响. 北京林业大学学报, 2024, 46(7): 77-89.
- [11] Wang X Q, Wang J X, Zhang R Q, Huang Y, Feng S L, Ma X, Zhang Y Y, Sikdar A, Roy R. Allelopathic effects of aqueous leaf extracts from four shrub species on seed germination and initial growth of *Amygdalus pedunculata* Pall. Forests, 2018, 9(11): 711.
- [12] 唐翠平, 郭峰, 李小婷, 高辉, 袁思安, 李根前. 沙棘浸提液对百里香种子的化感影响研究. 种子, 2014, 33(8): 48-51.
- [13] 袁思安, 郭峰, 唐翠平, 陈诗, 高辉, 李小婷, 李根前. 中国沙棘浸提液对其种子萌发的化感效应. 干旱区资源与环境, 2015, 29(5): 116-121.
- [14] Aniya, Nomura Y, Appiah K S, Fuerdeng, Suzuki Y, Fujii Y, Xia Q L. Relationship between the antioxidant activity and allelopathic activities of 55 Chinese pharmaceutical plants. Plants, 2022, 11(19): 2481.
- [15] 南吉斌, 林玲. 西藏3种沙棘属植物光合生理特性的比较. 经济林研究, 2019, 37(4): 96-103, 111.
- [16] 王朔楠, 孙静, 郭嘉莹, 韩丽童, 邱念伟, 周峰. 种子发芽指标及其测算方法. 麦类作物学报, 2023, 43(2): 190-196.
- [17] Bruce Williamson G, Richardson D. Bioassays for allelopathy: Measuring treatment responses with independent controls. Journal of Chemical Ecology, 1988, 14(1): 181-187.
- [18] Zhang X Y, Ni X Y, Hedénc P, Yue K, Wei X Y, Yang J, Wu F Z. Litter facilitates plant development but restricts seedling establishment during vegetation regeneration. Functional Ecology, 2022, 36(12): 3134-3147.
- [19] 李朝婵, 钱沉鱼, 全文选, 唐风华, 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): 4909-4916.
- [20] 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.
- [21] 贾梅花, 王哲, 刘金福, 晋梦然, 何中声, 邢聪, 施友文, 沈彩霞. 格氏栲天然林凋落物对马尾松种子萌发的影响. 林业科学研究, 2021, 34(1): 128-136.
- [22] 晋梦然, 王哲, 李梦佳, 刘金福, 何中声, 邢聪, 施友文, 沈彩霞. 格氏栲天然林凋落物浸提液对杉木种子萌发和胚根生长的影响. 北京林业大学学报, 2020, 42(4): 51-59.
- [23] 王亚菲, 张青青, 江康威, 郭建兴, 孙翰博. 凋落物及土壤浸提液对西伯利亚落叶松种子萌发的影响. 森林工程, 2024, 40(2): 1-9.
- [24] 庄正, 李艳娟, 刘青青, 杨振, 刘博, 刘爱琴. 凋落物浸提液对杉木种子萌发及幼苗的影响. 森林与环境学报, 2017, 37(1): 29-33.
- [25] Valera-Burgos J, Díaz-Barradas M C, Zunzunegui M. Effects of *Pinus pinea* litter on seed germination and seedling performance of three Mediterranean shrub species. Plant Growth Regulation, 2012, 66(3): 285-292.
- [26] 阮坤非, 王天琪, 侯立娜, 毕宁宁, 李森, 师劭彤, 刘忠华. 桉树凋落叶对3种中药材种子萌发及幼苗生长的化感效应. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2024, 52(6): 40-48, 61.
- [27] Zubay P, Kunzelmann J, Itzész A, Németh Zámoriné É, Szabó K. Allelopathic effects of leachates of *Juglans regia* L., *Populus tremula* L. and juglone on germination of temperate zone cultivated medicinal and aromatic plants. Agroforestry Systems, 2021, 95(2): 431-442.
- [28] 潘玉梅, 唐赛春, 韦春强, 李象钦, 吕仕洪, 王云波. 两种本地植物种子萌发对飞机草的化感耐受性及其相互竞争. 生态学报, 2019, 39(19): 7302-7310.
- [29] 贾风勤, 黎良财, 隆卫革, 兰健花. 湿地松种子萌发对4种人工林树种叶片水浸提液的响应. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2023, 51(4): 65-72.
- [30] Silva E R, Lazarotto D C, Schwambach J, Overbeck G E, Soares G L G. Phytotoxic effects of extract and essential oil of *Eucalyptus saligna* (Myrtaceae) leaf litter on grassland species. Australian Journal of Botany, 2017, 65(2): 172.
- [31] Nakabayashi K, Walker M, Irwin D, Cohn J, Guida-English S M, Garcia L, Pavlović I, Novák O, Tarkowská D, Strnad M, Pérez M, Seville A, Stock D, Leubner-Metzger G. The phytotoxin myrigalone A triggers a phased detoxification programme and inhibits *Lepidium sativum* seed germination via multiple mechanisms including interference with auxin homeostasis. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(9): 4618.
- [32] Kalske A, Mäkinen E, Ramula S. Allelopathy by the invasive garden lupine inhibits the germination of native herbs. Botany, 2023, 101(1): 24-29.
- [33] 王春晴, 刘强, 张渝杰, 丁勇, 李蕾. 木麻黄水浸液对青皮种子的化感效应. 西北林学院学报, 2012, 27(3): 80-86.
- [34] 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.
- [35] Wang D, Chen J Z, Xiong X, Wang S, Liu J M. Allelopathic effects of *Cinnamomum migao* on seed germination and seedling growth of its associated species *Liquidambar formosana*. Forests, 2019, 10(7): 535.