

核桃凋落叶分解对莴笋抗氧化系统 及光合特性的影响

丁 伟, 胡庭兴*, 李仲彬, 陈 洪, 贺 维, 史洪洲, 王 茜, 胡红玲

(四川农业大学 林学院 四川省林业生态工程重点实验室, 四川雅安 625014)

摘 要:为探讨核桃对农作物的化感作用, 该试验采用盆栽法, 设置 4 个凋落叶施用量水平(0、30、60、90 g/盆), 研究了核桃凋落叶在土壤中自然分解过程中对莴笋(播种后 80、100、120 和 140 d)抗氧化系统、光合生理特征及其生长的影响。结果显示: (1)核桃凋落叶处理的莴笋叶片超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性在播种 80 d 时得到促进, 在 100 d 时受到抑制, 而在 120 d 之后基本恢复至正常水平, 并以 SOD 表现最为敏感。(2)核桃凋落叶处理 100 和 120 d 时, 莴笋叶片可溶性蛋白(SP)含量显著降低, 而可溶性糖(SS)含量显著增加。(3)核桃凋落叶处理 100、120 d 时, 莴笋叶片净光合速率(P_n)受到显著抑制, 各处理气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)显著低于对照。(4)核桃凋落叶处理的莴笋株高、地上部分生物量及地上部分占总生物量比重在处理 120 d 时均显著低于对照, 在 140 d 时基本恢复正常。研究表明, 核桃凋落叶在土壤中分解对莴笋产生的化感作用强度随分解时间延长呈现出逐渐增强后再减弱的变化趋势; 莴笋可以通过调控自身的保护酶活性和渗透调节物质含量在一定程度上缓解化感物质伤害, 对核桃凋落叶的化感作用有较强的耐受能力, 生产中可以在核桃林下进行间作或者套作莴笋。

关键词:核桃; 凋落叶; 农林复合; 化感作用; 抗性生理

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Effects of Decomposing Walnut Leaf Litter on Antioxidant Systems, Photosynthetic Characteristics and Growth of Lettuce

DING Wei, HU Tingxing*, LI Zhongbin, CHEN Hong, HE Wei,
SHI Hongzhou, WANG Qian, HU Hongling

(College of Forestry, Sichuan Agricultural University; Sichuan Province Key Laboratory of Ecological Engineering, Ya'an, Sichuan 625014, China).

Abstract: In order to investigate the allelopathic effect of walnut (*Juglans regia*) on crops, we conducted a pot experiment to study the impacts of naturally decomposing walnut leaf litter in soil on the resistance physiology, photosynthetic parameters and growth traits of lettuce (*Lactuca sativa*). The present experiment included a control (CK, without leaf litter addition in soil) and three treatments (with 30, 60, 90 g · pot⁻¹ leaf litter fragments, respectively, correspondingly denoted as T₁, T₂, T₃). In each treatment the corresponding amount of leaf litter fragments were mixed with pre-weighed soil (8 kg · pot⁻¹), and lettuce seeds were sowed. The indexes related to morphology, resistance and photosynthesis of lettuce were meas-

收稿日期: 2013-11-19; 修改稿收到日期: 2014-02-27

基金项目: 国家“十二五”科技支撑计划(2011BAC09B05); 四川省“十二五”农作物育种攻关课题(2011NZ0098-10)

作者简介: 丁 伟(1988—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事树木栽培生理方面的研究。E-mail: 838874625@qq.com

* 通信作者: 胡庭兴, 教授, 博士生导师, 主要从事森林培育、树木栽培生理与森林生态学方面的研究。E-mail: 465603658@qq.com; hutx001@aliyun.com

ured at 80, 100, 120, and 140 d after sowing. The results showed that: (1) The activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT) in leaves of lettuce treated with leaf litter were promoted at 80 d, but were restrained at 100 d, then recovered to the control level at 120 d. SOD was the most sensitive enzyme to the allelopathic effect of walnut leaf litter. At 100 d of sowing, the malondialdehyde (MDA) content in leaves of lettuce was significantly enhanced by each leaf litter treatment compared to CK; (2) Treated with the leaf litter, the content of soluble protein (SP) decreased, while soluble sugar (SS) increased obviously at 100 d and 120 d; (3) At 100 d and 120 d, the net photosynthetic rate (P_n) was inhibited by each leaf litter treatment, accompanied with the decrease of stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r); (4) Height, aboveground biomass and its proportion in total biomass were significantly lower than that in CK after 120 d of treatment, while the suppression compromised at 140 d (without significant differences between any leaf litter treatment and CK). In the present research, the allelopathic effect of decomposing walnut leaf litter exhibited an up-down trend with the prolonged decomposing duration. In turn, lettuce responded to the allelochemicals by adjusting the activities of antioxidant enzymes and contents of osmolytes. Lettuce might be a candidate to be used to intercrop with walnut considering its good tolerance to allelopathic effect generated by decomposing walnut leaf litter.

Key words: walnut (*Juglans regia*); leaf litter; agroforestry; allelopathy; resistance physiology

近十余年来,中国南方在退耕还林和农业产业结构调整中,发展了大面积的果类经济林,四川仅新种植核桃就达 13.3 万 hm^2 ^[1],目前全川核桃总面积已达 40 万 hm^2 。在冬季核桃等果树叶完全凋落时,恰逢种植冬性园地作物的时节,因此,农民常在其林下间种各种作物以提高土地利用效率,这种林农复合种植模式在四川盆地丘陵及盆周低山区十分普遍。据绵竹县林业局统计,在该县核桃、梨等林下种植面积就达 1 000 hm^2 。

核桃 (*Juglans regia*) 又名胡桃,属胡桃科 (Juglandaceae) 核桃属 (*Juglans*) 乔木。因其果仁营养价值高,被称为世界上著名的四大干果之一。核桃树木材坚硬、纹理致密,是深受广大农民喜爱的造林树种^[2]。但有研究表明核桃的叶、果皮及根系会分泌胡桃醌(5-羟基苯醌)、黄酮类、酚类、亚油酸、棕榈酸等化合物^[3-6],而这些化合物具有抑制农作物的发芽及生长的潜能^[5-8];也有研究表明:核桃叶水浸液会抑制受体植物的发芽、幼期生长及降低受体农作物的产量^[9-10]。Claudia 等^[11]认为这些化合物使受体植物根尖、分生组织、伸长组织均受到抑制,并加速了根尖细胞的凋亡。许多研究都表明化感作用是农林复合经营中普遍存在的生态问题。

虽然人们对化感作用的研究起步较早,但是传统的研究方法已经不能适应现代生产和科技发展的需要。如早期的研究方法大多是采用植物组织器官浸提液进行室内发芽试验,以及对水培幼苗进行苗期生长相关指标的测定等^[12-15]。这种处理方式会导致化感物质的高度浓缩,因此其产生的化感作用与自然状态下的化感形式必然存在较大的差异。毕竟

除了挥发淋溶之外,化感作用都会不同程度涉及到土壤学过程。因此,陆地生态系统中的化感作用研究如果没有涉及到土壤学过程,其结果将会缺乏生态学的可信度^[16]。近年来,不通过浸提液处理的方式,而是采用凋落物直接盆栽的形式,对林木化感作用进行较长时间的生物测试已成为研究化感的一种重要手段^[17-18],即通过盆栽试验,将凋落叶混入种植有受体植物的土壤中,观察其分解过程中对受体生长的影响,进一步了解其作用效果并探讨作用机理,是迄今更接近生产实践的一种实验生态学研究方法。

本研究选用秋末冬初核桃叶凋落后种植于核桃林下的常见园地作物莴笋 (*Lactuca sativa*) 作为受体植物,拟通过盆栽试验,研究混入土壤的核桃凋落叶在分解过程中对莴笋生长的影响,探讨在自然环境下核桃对莴笋的化感作用,分析核桃与莴笋的种间关系,以期开展核桃与莴笋以及类似的园地作物复合种植模式及其合理经营提供理论依据和技术参考。

1 材料和方法

1.1 试验材料

1.1.1 供体材料 供体材料取自四川省资阳市雁江区丹山镇 8 年生核桃当年的凋落叶,风干后粉碎 ($1\sim 2\text{ mm}^2$),备用。

1.1.2 受体材料 供试受体为适宜当地种植的莴笋品种‘丰收一号’。播种前,选择饱满、大小均一的种粒,用 0.1% HgCl_2 消毒后浸种 24 h,然后催芽 24 h,待用。

1.1.3 栽植土壤与容器 选择当地农田砂壤土(pH 7.85,有机质 $24.382 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,全氮 $0.662 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,全磷 $6.710 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,全钾 $5.808 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效磷 $128.631 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效钾 $15.269 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$),取回混匀后立即装盆,每盆用土 8 kg ,播种前将土壤与凋落叶碎末均匀混合,装入口径 25 cm 、高 25 cm 的塑料盆钵。

1.2 试验设计

本试验于 2011 年在雅安市雨城区四川农业大学科研园区大棚中采用盆栽的方法进行。根据野外调查,每年 1 hm^2 核桃叶凋落量约为 8000 kg ,折算到试验所用盆钵盆口面积上约每盆 60 g ,故以此作为基本施入量。并采用基本量的 0.5 、 1.0 和 1.5 倍设置 3 个处理,即凋落叶用量分别为 30 g 、 60 g 和 90 g (相应记为 T_1 、 T_2 和 T_3),对照不施凋落叶,各处理和 CK 均设 12 次重复。

11 月 16 日播种,播种时将处理好的莴笋种子点播于盆中,保证每盆种子数量基本相同并且在盆中分布均匀,覆土 1 cm ,浇透水。待种子萌发后,采用 HH2 便携式土壤水分测定仪(ML2x,GBR)监测土壤含水量,将土壤体积含水量控制在 18% 左右。发芽后每隔 30 d 将农家肥与水按 $1:10$ 配比施入,共施 2 次,适时间苗,40 d 后每盆保留 5 株。分别于播种后 80、100、120 及 140 d 取样对莴笋的各项生长及生理指标进行测定(每次 3 盆)。

1.3 指标测定及方法

光合生理指标测定选择晴朗无风的天气,用 Li-6400 便携式光合测定仪(Li-Cor Inc.,USA)人工控制 CO_2 浓度为 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 、温度为 25°C 、光照强度为 $2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,测定净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i),每次测定重复 3 次,每重复记录 5 个数据。

采用收获取样法测定每盆平均株高、主根长及其生物量等生长指标,同时每盆随机抽取植株,选择同一部位新鲜叶片 5 g 带回实验室测定其抗性生理指标。其中,超氧化物歧化酶(SOD)活性测定采用氮蓝四唑法^[19],以抑制 NBT 光化还原的 50% 为一个酶活单位 U;过氧化物酶(POD)活性测定参照愈创木酚法^[20],将每分钟 470 nm 处吸光值增加 0.01 定义为 1 个酶活单位 U;过氧化氢酶(CAT)活性测定采用紫外分光光度法^[21],以每分钟 240 nm 处吸光值减少 0.1 为一个酶活单位 U;丙二醛(MDA)与可溶性糖(SS)含量测定采用硫代巴比妥酸加热显色法^[21];可溶性蛋白(SP)含量测定采用考马斯亮蓝

G250 法^[20];色素含量测定采用“丙酮-乙醇混合液提取法”提取色素,并采用 UV-3200 PC 型分光光度计测定色素含量^[17]。

1.4 数据处理分析

用 SPSS 17.0(SPSS Inc.,USA)软件对数据进行单因素方差分析(One-way ANOVA),如果差异显著($P<0.05$),再用 LSD 法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 核桃凋落叶在土壤中分解对莴笋生长及生物量的影响

图 1 显示,各处理莴笋株高、主根长、地上和地下部分干重均随着处理时间延长逐渐增加。其中,核桃凋落叶在土壤中分解到 100 d 前,各凋落叶处理的莴笋株高、主根长、地上和地下部分干重与 CK 差异均不显著($P>0.05$);但分解到 120 d 时,除主根长仍与 CK 差异不显著外,莴笋的株高、地上及地下部分生物量均受到了显著的抑制($P<0.05$);分解到 140 d 时,各处理间除主根长差异较明显外,其他 3 项指标都有所恢复,并接近对照水平。这些结果表明,土壤中核桃凋落叶分解到 120 d 时对莴笋的生长产生了显著的抑制作用。

2.2 核桃凋落叶在土壤中分解对莴笋保护酶活性和 MDA 含量的影响

由图 2 可知,土壤中核桃凋落叶分解到 80 d 时,各处理莴笋叶片的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化物酶(CAT)活性均受到不同程度的促进作用,其中的 CAT 活性随着凋落叶量增加呈现出递增的趋势,且 T_1 显著低于 T_2 、 T_3 ($P<0.05$),而此时莴笋叶片 MDA 含量变化不明显,表明莴笋通过提高抗氧化酶活性已足以清除过多的活性氧(ROS),使膜系统免于膜脂过氧化伤害。当凋落叶分解到 100 d 时,各处理莴笋叶片 SOD、POD、CAT 活性均显著低于 CK($P<0.05$),其中的 SOD 活性随着凋落叶量的增加呈现出下降的趋势,而此时 MDA 含量显著高于 CK($P<0.05$),表明莴笋受到活性氧胁迫的程度已超过了抗氧化酶系统的耐受范围,其细胞膜系统已受到明显伤害。而凋落叶分解到 120 d 后,莴笋对胁迫的响应已不明显,其叶片中上述 3 种保护酶活性在凋落叶处理下受抑制程度逐渐降低,同期的 MDA 含量也恢复到正常水平。以上结果说明,核桃凋落叶在土壤中分解对莴笋叶片抗氧化酶系统产生的化感作用影响强度随分解时间延长呈现出逐渐增强(80~120 d)再减弱

(120~140 d)的变化趋势。

2.3 核桃凋落叶在土壤中分解对莴笋叶片渗透调节物质含量的影响

由图 3 可以看出,核桃凋落叶在土壤中分解 80 d 时,各处理莴笋叶片的可溶性糖(SS)含量与 CK 均无显著差异,而同期的可溶性蛋白(SP)含量均显

著高于 CK($P < 0.05$);凋落叶在土壤中分解到 100 和 120 d 时,各处理莴笋叶片的 SS 含量比相应对照显著增加,而其 SP 含量则比对照急剧显著下降,其两种渗透调节物质含量在 120 d 时所受促进、抑制作用均呈现出随凋落叶量的增加而增强的趋势,且 T_1 与 T_2 、 T_3 之间差异均达到显著水平($P < 0.05$)。

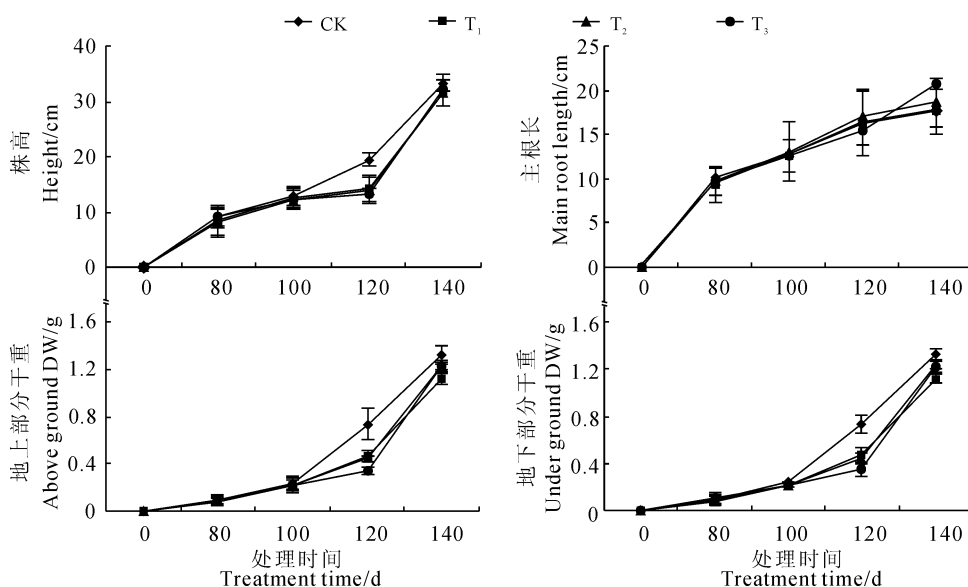


图 1 核桃凋落叶在土壤中分解对莴笋形态指标的影响

CK、 T_1 、 T_2 和 T_3 分别表示凋落叶用量为 0、30、60 和 90 g 的处理;下同

Fig. 1 Effect of decomposing walnut leaf litter on morphological parameter of *L. sativa*

Treatment CK, T_1 , T_2 and T_3 represent 0, 30, 60 and 90 g leaf litter added respectively; The same as below

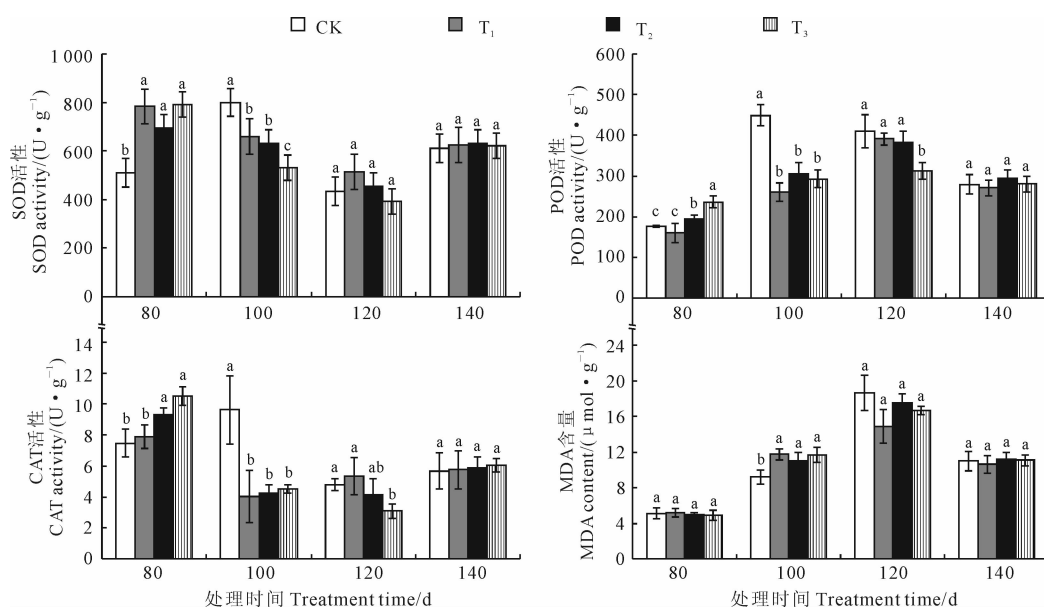


图 2 核桃凋落叶处理对莴笋的抗氧化酶系统的影响

不同字母表示同期处理间在 0.05 水平存在显著性差异;下同

Fig. 2 Effect of decomposing walnut leaf litter on antioxidant enzyme system of *L. sativa*

Different letters within the same sampling date indicate significant difference among treatments at 0.05 level

这表明在核桃凋落叶分解前期(80 d)莴笋体内参与渗透调节的物质主要是可溶性蛋白,而中期(100、120 d)却主要为可溶性糖;同时也表明凋落叶分解对莴笋的化感作用具有明显的时间效应。

2.4 核桃凋落叶在土壤中分解对莴笋叶片光合色素含量的影响

由图 4 可以看出,核桃凋落叶在土壤中分解 80 d 时,仅 T_3 处理的莴笋叶片叶绿素 a(Chl a)、叶绿素 b(Chl b)及总叶绿素[Chl (a+b)]含量显著低于 CK($P<0.05$);分解到 100 和 120 d 时,各凋落叶处理的莴笋叶片 Chl a、Chl b 和 Chl (a+b)含量均显

著低于相应 CK,并在 120 d 时,莴笋叶绿素含量随着凋落叶用量的增加而呈现逐渐下降的趋势,且此时 T_1 显著高于 T_2 、 T_3 ($P<0.05$);但这种作用在 140 d 时消失,各处理间的叶绿素含量未见显著差异($P>0.05$)。莴笋叶片类胡萝卜素(Car)合成似乎并未受到凋落叶分解的抑制,甚至各凋落叶处理的 Car 含量在 120 d 时还显著高于 CK($P<0.05$)。以上结果说明,核桃凋落叶分解前期(80 d)和后期(140 d)对莴笋叶片叶绿素含量的影响较小,而在中期(100、120)抑制作用明显。

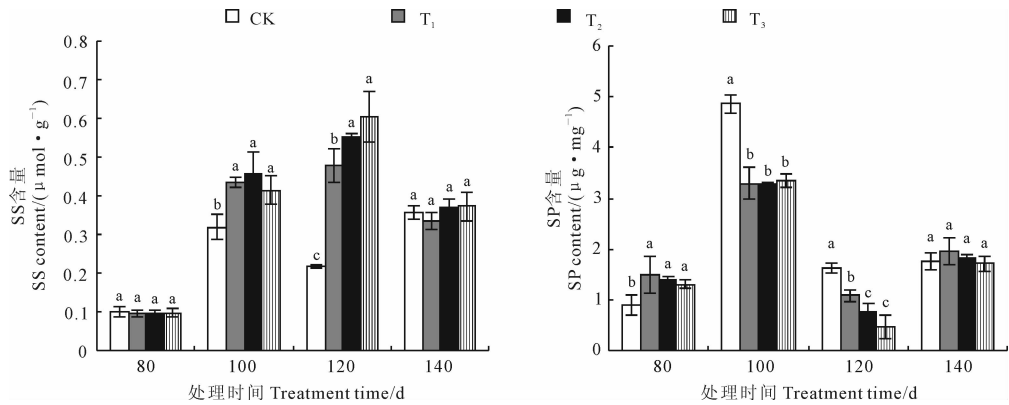


图 3 核桃凋落叶处理对莴笋的可溶性糖和可溶性蛋白的影响

Fig. 3 Effect of decomposing walnut leaf litter on SS,SP of *L. sativa*

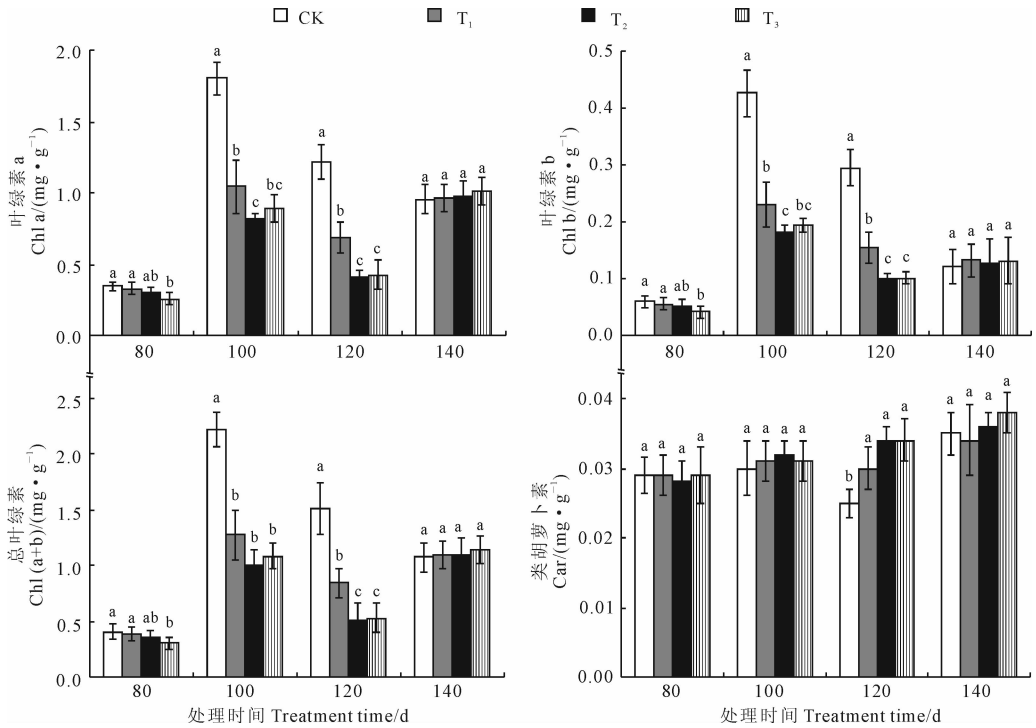


图 4 核桃凋落叶分解对莴笋叶片色素的影响

Fig. 4 Effect of leaf litter decomposition of walnut on pigment content of *L. sativa*

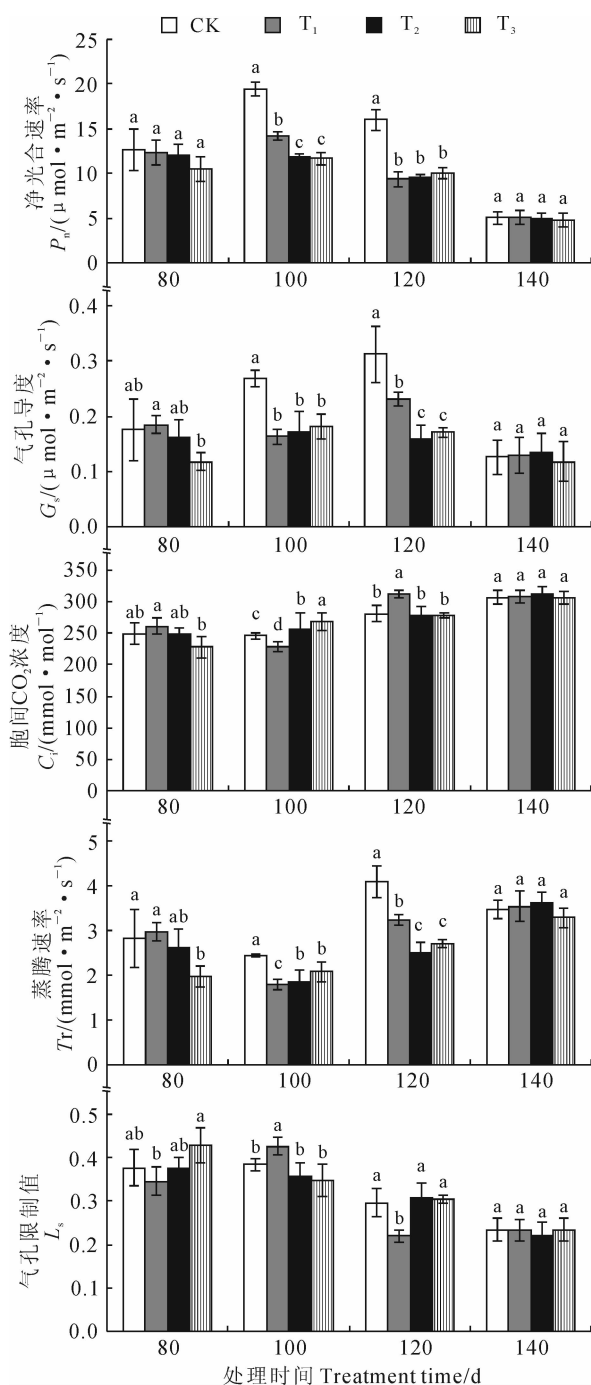


图5 核桃凋落叶分解对莴笋光合速率和气体交换参数的影响

Fig. 5 Effect of leaf litter decomposition of walnut on photosynthetic rate and gas exchange parameters of *Lactuca sativa*

2.5 核桃凋落叶在土壤中分解对莴笋气体交换参数的影响

光合参数直接反映植物积累有机物的情况,土壤中核桃凋落叶在初期分解过程中对莴笋叶片气体交换参数的影响如图5所示。与形态指标、抗性生

理指标和光合色素含量的响应特征一致,莴笋叶片各气体交换参数在分解80 d时多与对照无显著差异,分解100和120 d时所受到的影响多达到显著水平,而在分解140 d时各项指标基本恢复到了正常水平。其中,在分解到100和120 d时,莴笋叶片净光合速率(P_n)受到显著抑制,虽然同期气孔导度(G_s)也呈显著下降趋势,但其胞间 CO_2 浓度(C_i)和气孔限制值(L_s)受到的影响相对较弱,表明本实验条件下莴笋叶片光合速率的下降与叶绿素含量降低等非气孔因素有关,而与气孔因素关系不大。

3 讨论

3.1 土壤中核桃凋落叶分解对莴笋抗氧化酶系统的影响

当植物受到环境胁迫时,其体内的超氧阴离子自由基(O_2^-)、 H_2O_2 等活性氧(ROS)含量会增加,而积累的具有强氧化性的ROS首先攻击膜系统,致使膜脂脂肪酸中的不饱和键发生过氧化,损伤细胞而产生MDA^[22],此时,植物会启动自身的抗氧化系统对ROS进行清除。本研究发现,核桃凋落叶在土壤中分解到80 d时,各处理受体莴笋叶片中3种保护酶SOD、POD、CAT活性均上升,表明核桃凋落叶分解释放的化感物质对莴笋生理代谢已经产生了影响,刺激了3种保护酶的活性,提高了将有毒物质 O_2^- 、 H_2O_2 等ROS转化为无毒物质的能力,所以此时受体中MDA含量变化不明显。这与Ding等^[23]对黄瓜(*Cucumis sativa*)、李坤等^[24]对葡萄(*Vitis vinifera*)研究得到的结果基本一致。Cheng等^[25]采用大蒜(*Allium sativum*)茎处理几种蔬菜发现MDA含量升高,陈向明等^[26]采用山核桃(*Carya cathayensis*)外果皮黄酮浸提液处理小麦(*Triticum aestivum*)和绿豆(*Vigna radiata*)发现MDA含量降低,本研究结果与它们不一致,这可能与研究中的受体、化感物质种类、含量以及作用时间长短不同有关。本试验中,核桃凋落叶分解100 d时,受体莴笋叶片SOD、POD、CAT活性下降,MDA含量上升,表明凋落物分解释放的化感物质增加,抑制了莴笋的保护酶活性,降低了其清除ROS的能力,造成膜脂过氧化,膜系统受到严重伤害。陈业兵等^[27]对银胶菊(*Parthenium hysterophorus*)以及Lu等^[28]对小麦的研究也发现了类似现象。

3.2 土壤中核桃凋落叶分解对莴笋叶片渗透调节物质的影响

当植物受到胁迫时,渗透调节物质如可溶性糖

(SS)、可溶性蛋白(SP)等可能被大量诱导合成。这些渗透调节物质具有维持细胞正常膨压的功能^[29-30]。作为细胞渗透调节的主要贡献者,植物SS对胁迫下的细胞结构具有保护作用^[31]。本研究发现,在凋落叶分解最初阶段(80 d以前),莴笋叶片SS含量变化不明显,而SP含量显著增加,而在分解中期(100~120 d),受体SS含量上升,SP含量降低。这与陈洪等^[18]采用巨桉(*Eucalyptus grandis*)凋落叶处理老芒麦(*Elymus sibiricus*)所得的在各个处理阶段均呈现SS含量上升,SP含量下降的结果不同。这可能与凋落物特性、所含化感物质种类以及其作用时期长短有关。本研究中,凋落叶在分解初期释放的化感物质含量低,刺激了SP合成,而到中期时,土壤中化感物质含量逐渐增多,造成受体发生膜脂过氧化反应,引起蛋白酶活性增强,加速原有蛋白质分解,同时对蛋白质合成的相关细胞器造成损伤进而抑制新蛋白的合成,而诱导合成的可溶性糖替代了可溶性蛋白成为渗透调节的主要贡献者^[32],因而在中期观察到了与陈洪等^[18]一致的现象。

3.3 土壤中核桃凋落叶分解对莴笋光合作用的影响

光合作用不仅是植物体内极其重要的代谢过程,其参数亦是植物生长状况的最直接反映。化感作用对光合的影响表现明显^[17]。在本研究中,凋落叶分解100、120 d时各处理净光合速率(P_n)随着核桃凋落叶用量的增加而显著降低。因叶片胞间 CO_2 浓度(C_i)、气孔限制值(L_s)两项指标与植物光合能力是否受气孔导度(G_s)影响关系紧密,分析气孔导度对 P_n 的影响时,常利用这2个指标判断光合速率的限制因子为气孔限制还是非气孔限制^[33-34]。本试验中各处理莴笋叶片 P_n 受到抑制时 C_i 、 L_s 无明显变化趋势,表明 P_n 的限制因子并非气孔因素限制。叶绿素是类囊体膜上色素蛋白复合体的重要组成部分,所以在化感作用下叶绿素含量的降低将引起净光合速率降低^[34]。本研究发现,随着凋落叶施入量的增加,各处理莴笋叶片叶绿素含量呈现出明显的下降趋势,表明 P_n 下降的一个重要原因可能为叶绿素含量的降低。另外,其他非气孔限制因素(如光合酶活性降低、电子传递受阻等)也可能是凋落叶分解释放的化感物质对莴笋光合作用产生抑制的内在机制,对此需要开展进一步的研究。

3.4 土壤中核桃凋落叶分解对莴笋生长的影响

植物的生长和形态指标因反映了生物量的积累而成为最能代表植物生长能力和状况的指标。本研究发现,当莴笋在混有核桃凋落叶的土壤中成长到100 d时,各生长指标在处理之间差异还不显著,但到120 d时,其株高、地上部分和地下部分生物量均受到了显著的抑制,而在140 d时各处理与CK之间差异又不明显。黄微微等^[35]采用银木(*Cinnamomum septentrionale*)凋落叶处理小白菜(*Brassica rapa*),陈洪等^[18]采用巨桉凋落叶处理老芒麦,其结果反映出在各个时期受体的株高及生物量都受到了抑制,本研究的结果与之不一致。这可能由于不同树种凋落叶特性不同,因而分解速度不同^[36],同时不同受体对化感作用的敏感程度也不同^[37]。本试验也发现莴笋对核桃凋落叶化感作用的敏感程度不如小麦和菠菜(*Spinacia oleracea*)强烈(与本试验同步进行,其结果将另文发表),表明虽然在分解100 d之前土壤中已经开始积累化感物质,但可能因莴笋具有较强的抵抗能力,因此其生长并没有受到明显的抑制;在分解100~120 d时化感物质在土壤中的累积量增加到一定水平,超出了莴笋能承受的范围,因此生长受到明显的抑制;而到140 d时,伴随着凋落叶释放到土壤中化感物质的减少以及莴笋对化感物质的适应性增强,莴笋逐步恢复至正常生长。此外,陈洪等^[18]和黄微微等^[35]经生物测试认为,巨桉和银木凋落叶分解释放化感物质并产生化感效应的主要时间在90 d以内;而吴秀华等^[38]通过GC-MS检测也证实,巨桉凋落叶在土壤中分解到90 d时,其中作为主要化感物质的萜类已经大量释放。可见,凋落叶分解的化感效应往往主要表现在3个月或更早的时间内,而之后凋落叶残体以释放养分为主,这有利于受体的生长,而释放的次生代谢物质越来越少,已经不会产生明显的化感作用。

综上所述,核桃凋落叶在土壤中分解对莴笋生长产生了一定的抑制作用(主要表现在出苗后100~120 d)。但因莴笋生长期较长,适应性强,其生长能力最终能够得到恢复,也表明莴笋具有抵御核桃凋落叶化感作用的能力。在常规凋落叶量(60 g/盆或8 000 kg/hm²)情况下,核桃凋落叶对莴笋的化感作用不太明显且作用时间不长,因此在其林(树)下间作或套作莴笋并适时进行水肥管理,其产量受到的影响不会很大,可以考虑进行核桃+莴笋复合种植。

参考文献:

- [1] WU W B(吴万波), ZHU Y CH(朱益川), HAN H B(韩华柏), *et al.* A preliminary report on introduction of the early-fruited walnut[J]. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*(四川林业科技), 2005, **26**(2): 58—60(in Chinese).
- [2] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志(第 21 卷)[M]. 北京: 科学出版社, 1979: 31.
- [3] XU Y P(胥耀平), TANG J CH(唐静成), GAO J M(高锦明), *et al.* Allelopathic study of walnut leaf extracts[J]. *Chemistry and Industry of Forest Products*(林产化学与工业), 2003, **23**(3): 45—48(in Chinese).
- [4] SUN M L(孙墨珑), SONG ZH Q(宋湛谦), FANG G ZH(方桂珍). Extraction and determination of total flavonoid and juglone in *Juglans mandshurica* and *Juglans regia* [J]. *Chemistry and Industry of Forest Products*(林产化学与工业), 2006, **26**(2): 93—95(in Chinese).
- [5] CUI C, CAI J, JIANG Z. Isolation and identification of allelochemicals in rhizosphere and adjacent soil under walnut (*Juglans regia* L.) trees[J]. *Allelopathy Journal*, 2012, **29**(1): 25—36.
- [6] CUI C, CAI J, JIANG Z. Effects of walnut (*Juglans regia* L.) root exudates on germination, seedling growth and enzymatic activities of turnip (*Brassica rapa* L.) [J]. *Allelopathy Journal*, 2011, **28**(2): 237—250.
- [7] JOSE S, GILLESPIE A R. Allelopathy in black walnut (*Juglans nigra* L.) alley cropping. II. Effects of juglone on hydroponically grown corn (*Zea mays* L.) and soybean (*Glycine max* L. Merr.) growth and physiology[J]. *Plant and Soil*, 1998, **20**(3): 199—205.
- [8] KIPARSKI G R., LEE L S, GILLESPIE A R. Occurrence and fate of the phytotoxin juglone in alley soils under black walnut trees[J]. *Journal of Environmental Quality-Article*, 2006, **36**(3): 709—717.
- [9] TERZI I. Allelopathic effects of juglone and decomposed walnut leaf juice on muskmelon and cucumber seed germination and seedling growth[J]. *African Journal of Biotechnology*, 2008, (12): 1 870—1 874.
- [10] ERCISLI S, ESITKEN A, TURKKAL C. The allelopathic effects of juglone and walnut leaf extracts on yield, growth, chemical and PNE compositions of strawberry cv. Fern[J]. *Plant Soil Environ*, 2005, **51**(6): 283—287.
- [11] CLAUDIA C, CLEMENTINA S, LUCIA P, *et al.* Effects of walnut husk washing waters and their phenolic constituents on horticultural species[J]. *Environ. Sci. Pollut Res.*, 2012, **5**(13): 3 299—3 306.
- [12] ELKHAWAS S A, SHEHATA M M. The allelopathic potentialities of *Acacia nilotica* and *Eucalyptus rostrata* on Monocot (*Zea mays* L.) and Dicot (*Phaseolus vulgaris* L.) plants[J]. *Biotechnology*, 2005, **4**: 23—34.
- [13] FLORENTINE S K, FOX J E D. Allelopathic effects of *Eucalyptus victrix* L. on *Eucalyptus* species and grasses[J]. *Allelopathy Journal*, 2003, **11**: 77—84.
- [14] LIU X X(刘小香), WANG ZH H(王真辉), CHEN Q B(陈秋波). Allelopathic study on the volatiles from *Eucalyptus grandis* × *E. urophylla* [J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*(热带作物学报), 2008, **29**: 338—341(in Chinese).
- [15] SASIKUMAR K, VIJAYALAKSHMI C, PARTHIBAN K T. Allelopathic effects of *Eucalyptus* on blackgram (*Phaseolus mungo* L.) [J]. *Allelopathy Journal*, 2002, **9**: 205—214.
- [16] FOY C L. How to make bioassays for allelopathy more relevant to field conditions with particular reference to cropland weeds[M]//Principles and practices in plant ecology: Allelochemical interactions. New York: CRC Press, 1999: 25—34.
- [17] WU X H(吴秀华), HU T X(胡庭兴), YANG W Q(杨万勤), *et al.* Effects of *Eucalyptus grandis* leaf litter decomposition on the growth and photosynthetic characteristics of *Cichorium intybus* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报), 2012, **23**(1): 1—8(in Chinese).
- [18] CHEN H(陈 洪), HU T X(胡庭兴), YANG W Q(杨万勤), *et al.* Effects of *Eucalyptus grandis* leaf litter on growth and resistance physiology of *Elymus sibiricus* in the initial decomposition process of litter in soil[J]. *Acta Prataculturae Sinica*(草业学报), 2011, **20**(5): 57—65(in Chinese).
- [19] GIANNOPOLITIS C N, ROES S K. Superoxide dismutases. I. Occurrence in high plants[J]. *Plant Physiology*, 1997, **59**: 309—314.
- [20] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 164—165, 184—185.
- [21] 熊庆娥. 植物生理学实验教程[M]. 成都: 四川科学技术出版社, 2003: 76—77, 126—127.
- [22] 李合生. 现代植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2002: 357.
- [23] DING J, SUN Y, XIAO C L, *et al.* Physiological basis of different allelopathic reactions of cucumber and fig leaf gourd plants to cinnamic

- acid[J]. *Journal of Experimental Botany Volume*, 2007, **58**(13): 3 765—3 773.
- [24] LI K(李 坤), GUO X W(郭修武), GUO Y SH(郭印山), *et al.* 2010. Allelopathy of grape root aqueous extracts[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报), 2010, **21**(7): 1 779—1 784(in Chinese).
- [25] CHENG Z H, WANG C H, XIAO X M, *et al.* Allelopathic effects of decomposing garlic stalk on some vegetable crops[J]. *African Journal of Biotechnology*, 2011, **10**(69): 15 514—15 520.
- [26] CHEN X M(陈向明), MA Y F(马云飞). Allelopathy of flavonoid extract from *Carya cathayensis* exocarp on wheat and Mung Bean seedlings[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2010, **30**(4): 645—651(in Chinese).
- [27] CHEN Y B(陈业兵), WANG J X(王金信), WU X H(吴小虎), *et al.* Allelopathy mechanism of flowers of *Parthenium hysterophorus* L. on wheat[J]. *Acta Phytophylacica Sinica*(植物保护学报), 2010, **37**(6): 552—556(in Chinese).
- [28] LU Z G, ZHOU W J, NIU Y L. Physiological effects of water extract from *Flaveria bidentis* on wheat seedlings[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2012, **32**(1): 123—126.
- [29] DINAKAR N, NAGAJYOTHI PC, SURESH S. *et al.* Cadmium induced changes on proline, antioxidant enzymes, nitrate and nitrite reductases in *Arachis hypogaea* L[J]. *J. Environ Biol.*, 2009, **30**: 289—294.
- [30] ZHANG L P, MEHTA S K, LIU Z P *et al.* Copper-induced proline synthesis is associated with nitric oxide generation in *Chlamydomonas reinhardtii*[J]. *Plant cell Physiol.*, 2008, **49**: 411—419.
- [31] HUANG G B(黄国宾), ZHANG X M(张晓海), YANG SH L(杨双龙), *et al.* Involvement of osmotic regulation in enhancement of drought resistance in tobacco(*Nicotiana tabacum* L.) plants through circular ought-hardening[J]. *Plant Physiology Journal*(植物生理学报), 2012, **48**(5): 465—471(in Chinese).
- [32] LI CH Y(李朝阳), CHEN L(陈 玲), WU H(吴 昊), *et al.* Response of defense mechanisms in *Plagiomnium acutum* under Cd stress [J]. *Journal of Agro-Environment Science*(农业环境科学学报), 2012, **31**(9): 1 665—1 671(in Chinese).
- [33] LI W(李 维), ZHANG Y L(张亚黎), HU Y Y(胡渊渊), *et al.* Research on the photoprotection and photosynthesis characteristics of young cotton leaves under field conditions[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*(植物生态学报), 2012, **36**(7): 662—670(in Chinese).
- [34] CHEN J(陈 坚), LI N Y(李妮亚), LIU Q(刘 强), *et al.* NaCl antioxidant defense and photosynthesis for non-indigenous mangrove species *Sonneratia apetala* and *Laguncularia racemosa* under NaCl stress[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*(植物生态学报), 2013, **37**(5): 443—453(in Chinese).
- [35] HUANG W W(黄巍巍), HU T X(胡庭兴), ZHANG N N(张念念), *et al.* Effects of leaf litter of *Cinnamomum septentrionale* on growth and resistance physiology of *Brassica rapa* in the decomposition process of litter[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 2012, **32**(12): 3 883—3 891(in Chinese).
- [36] HE F(何 帆), WANG D X(王得祥), LEI R D(雷瑞德). Decomposition rate of four dominant tree species leaf litters in Qingling Huoditang Forests[J]. *Chinese Journal of Ecology*(生态学杂志), 2011, **30**(3): 521—526(in Chinese).
- [37] QIN B(秦 波), ZHANG X Y(张晓影), WANG P(王 朋). Potential allelochemicals in barnyardgrass[J]. *Chinese Journal of Ecology*(生态学杂志), 2011, **30**(10): 2 214—2 219(in Chinese).
- [38] WU X H(吴秀华), LI Y Q(李羿桥), HU T X(胡庭兴), *et al.* Effects of *Eucalyptus grandis* leaf litter at its early stage of decomposition on the growth and photosynthetic characteristics of *Cichorium intybus*[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报), 2013, **24**(7): 1 817—1 825(in Chinese).