



# 巨桉凋落叶分解对牧草生长和光合特性及土壤酶活性的影响

陈 洪<sup>1</sup>,米小华<sup>2</sup>,胡庭兴<sup>1\*</sup>,姜清成<sup>2</sup>,吴秀华<sup>1</sup>,李 彬<sup>1</sup>,赵 敏<sup>3</sup>

(1 四川农业大学 林学院,四川省林业生态工程省级重点实验室,四川雅安 625014;2 广元市林业和园林局,四川广元 628000;3 济南园林开发建设集团有限公司,济南 250002)

**摘要:**采用盆栽试验,研究了巨桉凋落叶(0、50、100、150 g 调落叶分别与 8 kg 土壤混合)在分解过程中对牧草老芒麦和红三叶生长和光合生理特性的影响以及几种土壤酶活性的动态响应。结果显示:(1)两种牧草的草层高和生物量均随土壤中凋落叶剂量增大而减小,草层高受抑制的程度随分解时间延长而先强后弱。(2)凋落叶处理促进了老芒麦的净光合速率( $P_n$ ),使其对光和 CO<sub>2</sub> 的适应范围增大,表观量子效率(AQY)(50 g 处理除外)和羧化速率(CE)升高,对红三叶的光适应范围也有促进作用,并在低剂量(50 g)下提升其  $P_n$ 、AQY 和 CE,但降低其 CO<sub>2</sub> 适应范围;两种牧草暗呼吸速率( $R_d$ )或光呼吸速率( $R_p$ )几乎在各凋落叶处理下均高于 CK。(3)红三叶的生长和光合生理受到的化感综合效应(平均 0.317)小于老芒麦(平均 0.380),表现出更强的抗性。(4)凋落叶在分解到 20~60 d 时明显促进了土壤磷酸酶活性,在 20~40 d 时明显促进了蔗糖酶活性,之后促进作用减弱,并与两种受体草层高受抑制作用的动态变化趋势一致;过氧化氢酶和脲酶活性受影响的程度较小。研究认为,巨桉凋落叶分解,通过释放化感物质直接或间接地作用于受体,尽管受体可能通过提高对光和 CO<sub>2</sub> 的利用能力来应对化感胁迫,但其呼吸消耗增大,生长始终表现为受到抑制。

**关键词:**巨桉;凋落叶;土壤酶;光合生理;林草复合;化感作用

中图分类号:Q945.79

文献标志码:A

## Effects of Decomposing Leaf Litter of *Eucalyptus grandis* on Growth and Photosynthetic Traits of Two Forage Grasses and Activities of Several Soil Enzymes

CHEN Hong<sup>1</sup>, MI Xiaohua<sup>2</sup>, HU Tingxing<sup>1\*</sup>, JIANG Qingcheng<sup>2</sup>, WU Xiuhua<sup>1</sup>, LI Bin<sup>1</sup>, ZHAO Min<sup>3</sup>

(1 College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Ya'an, Sichuan 625014, China; 2 Forestry and Landscape Bureau of Guan-gyuan, Guangyuan, Sichuan 628000, China; 3 Landscape Development and Construction Group Corporation Limited of Ji'nan, Ji'nan 250002, China)

**Abstract:** A pot experiment was carried out to study the effect of decomposing leaf litter of *Eucalyptus grandis* on the growth and photosynthetic traits of two forage grass species (*Elymus sibiricus* and *Trifolium pratense*), and as well as on the activity dynamics of several soil enzymes. Leaf litter was applied at rate of 0, 50, 100, 150 gram per pot, each containing 8 kg soil, resulting into four treatments, i.e., CK, L<sub>50</sub>, L<sub>100</sub> and L<sub>150</sub>, respectively. Results were shown as follows: (1) Tussock height and biomass production in both grasses decreased with the increasing rate of leaf litter, and the inhibition effect declined as the expo-

收稿日期:2013-12-11;修改稿收到日期:2014-02-28

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

作者简介:陈 洪(1988—),男,在读博士研究生,主要从事森林生态学相关研究。E-mail:hongchen4117@163.com

\*通信作者:胡庭兴,教授,博士生导师,主要从事林木栽培生理及森林生态学相关研究。E-mail:hutx001@aliyun.com

sure time prolonged. (2) Application of leaf litter promoted the photosynthetic rate ( $P_n$ ), expanded the adaptation interval of light intensity and  $\text{CO}_2$  concentration, and increased the apparent quantum yield (AQY) (except treatment L<sub>150</sub>) and carboxylation efficiency of rubisco (CE) of *E. sibiricus*. Comparatively, decomposition of leaf litter resulted in the expansion of light utilization, but the shrink of  $\text{CO}_2$  utilization in *T. pratense* species. Meanwhile,  $P_n$ , AQY and CE of *T. pratense* were only promoted by treatment L<sub>50</sub>. For both target plants, the dark respiration rate ( $R_d$ ) or/and photorespiration rate ( $R_p$ ) were generally increased by application of leaf litter at three rates. (3) An average synthesis effect of 0.317 and 0.380 were observed in *T. pratense* and *E. sibiricus*, respectively and the former exhibited stronger resistance ability. (4) Similarly, the activities of phosphatase and saccharase increased during 20~60 d and 20~40 d, respectively, but with the passage of time the promotion effect on activities of both enzymes decreased, which was in accordance with the inhibition dynamics on tussock height. Neither the urease activity nor the catalase activity was altered to a large extent by the leaf litter decomposition. Based on the results, we concluded that the decomposition of *E. grandis* leaf litter affects the growth of both grass species directly or indirectly by releasing allelochemicals. Despite that the two grass species may respond to this effect by enhancing the ability to utilize light and  $\text{CO}_2$ , their growth was limited throughout the experiment period, because their energy consumption rate was promoted.

**Key words:** *Eucalyptus grandis*; leaf litter; soil enzymes; photosynthetic physiology; tree-grass intercropping; allelopathy

桉树(*Eucalyptus* spp.)为桃金娘科(Myrtaceae)植物,由于其良好的生态适应性、速生性以及在造纸、人造板、人造纤维工业等方面的优势,各国政府、企业和科研人员对其工业原料林基地建设给予了高度关注<sup>[1]</sup>。而巨桉(*Eucalyptus grandis*)在世界500多种桉树中栽培面积最大,占世界桉树人工林面积的50%。桉树的大量引种栽植,为中国带来了显著的经济效益,但同时其较强的化感作用也被认为是导致林下生物多样性降低的原因之一<sup>[2-4]</sup>。化感作用在1974年Rice的著作中被定义为一种植物通过向环境释放化学物质而对另一种植物(包括微生物)所产生的直接或间接的伤害作用<sup>[5]</sup>,后来又补充了有益作用和自毒作用<sup>[6]</sup>。化感作用的研究已成为当今学术界的热点之一。

迄今对桉树的化感作用已开展了许多研究,但大多采用其组织器官浸提液或挥发油处理受体植物<sup>[7-10]</sup>,这可能使化感物质高度浓缩,与自然状态下化感作用的形式存在较大差异。毕竟除挥发外,化感作用都要不同程度涉及到土壤学过程。陆地生态系统中的化感作用研究如果没有涉及土壤学过程,将会缺乏生态学的可信度<sup>[11]</sup>。另外,水浸提液还可能带来渗透胁迫方面的干扰<sup>[12]</sup>。因此,近年来有些学者开始采用更加接近自然状况的方法来研究桉树的化感作用。如我们在先前的研究中阐述了巨桉凋落叶分解对老芒麦(*Elymus sibiricus*)生长和抗性生理的影响<sup>[13]</sup>,吴秀华等<sup>[14]</sup>、Li等<sup>[15]</sup>和陈良华等<sup>[16]</sup>分别探讨了巨桉凋落叶分解对菊苣(*Cichori-*

*um intybus*)、黑麦草(*Lolium perenne*)和小白菜(*Brassica chinensis*)光合生理特性的影响,弓平<sup>[17]</sup>还揭示了巨桉凋落叶分解对土壤养分和微生物数量特征的影响。但是,这些研究并未涉及不同受体对化感作用的响应差异,在对光合作用的影响机理上还没有全面、一致的认识。另外,土壤理化性质,如土壤酶活性与植物生长及其群落演替密切相关<sup>[18-19]</sup>,而化感作用影响土壤酶活性已见一些报道<sup>[20-22]</sup>。巨桉凋落叶分解是否会通过改变土壤酶活性而间接地影响受体植物生长,有必要进一步研究。

本试验一方面仍以老芒麦为受体,进一步探讨其光合生理指标对巨桉凋落叶分解的响应,另一方面采用同样适于南方种植的红三叶(*Trifolium pratense*)客观地比较两种牧草对巨桉化感作用的耐受能力,并结合土壤酶活性动态变化,为巨桉凋落叶分解的化感机理做进一步探讨,也为巨桉人工林凋落叶的管理和物种搭配提供一定的理论参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验地概况

试验于2011年3~6月在四川省雅安市四川农业大学科研园区内进行。地理位置为102°59'55"E, 29°58'48"N, 海拔600 m。多年平均气温16.2℃, ≥10℃的积温5 231℃, 月平均最高温29.9℃(7月), 月平均最低温3.7℃(1月), 年均日照时数1 039.6 h, 无霜期298 d, 多年平均降雨量1 774.3 mm, 空气平均湿度79%, 属于亚热带湿润气候。试

验在四周通风透气的塑料大棚内进行。

## 1.2 试验材料

2011年3月,于成都市蒲江县15年生巨桉人工林中收集自然凋落的干净、未分解的巨桉叶(从色泽和质地判断),取回后风干,剪碎成长宽约1~2 cm(面积约1~4 cm<sup>2</sup>)的小块,贮存备用。老芒麦和红三叶种子购买于当地种苗服务部。播种前,选择饱满、大小均一的种粒,用0.5% KMnO<sub>4</sub>溶液消毒后浸种24 h,催芽24 h。栽植土壤为当地常见的砂壤土,土壤理化性质同吴秀华等<sup>[14]</sup>。将土壤充分混匀后平铺晾置2 d后用于试验;栽植容器为上口径25 cm、下口径16 cm、高25 cm的聚乙烯塑料盆。

## 1.3 试验设计

**1.3.1 巨桉凋落叶分解过程中化感作用的生物测试** 采用吴秀华等<sup>[14]</sup>和Li等<sup>[15]</sup>的方法,将巨桉叶年凋落量(约9 000 kg/hm<sup>2</sup>)折算到试验所用盆钵(口径和高度均约25 cm)盆口面积(约0.05 m<sup>2</sup>)上约为50 g,故以50 g/盆作为基本施入量(记作L<sub>50</sub>)。另设2倍基本量(100 g/盆,记作L<sub>100</sub>)和3倍基本量(150 g/盆,记作L<sub>150</sub>)处理,对照组不施凋落叶(记作CK)。各剂量凋落叶处理和CK均设6次重复。2011年3月9日,采用盆栽的方法将巨桉凋落叶碎片与土壤(含水量5.54%,8 kg/盆)充分混合,装入盆中,然后播种受体草种老芒麦和红三叶。播种时,将处理好的草种点播于各盆土表,每盆播种数量相同(100粒)并使种子在盆中分布均匀,覆土2 cm,浇透水。待种子萌发后,每2 d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。适时间苗(保留50株),及时去除杂草。

**1.3.2 巨桉凋落叶分解对土壤酶活性的影响** 按照上述剂量梯度,仍然设置L<sub>50</sub>(50 g/盆)、L<sub>100</sub>(100 g/盆)和L<sub>150</sub>(150 g/盆)3个凋落叶剂量水平,对照不添加凋落叶(CK),每个处理3次重复。除不播种受体植物外,其它操作与上述1.3.1相同。从添加凋落叶之日起,每隔20 d测定一次主要土壤酶活性,共测定4次。

## 1.4 测定指标及方法

**1.4.1 生物量** 自2011年4月9日起,大致以10 d为间隔使用直尺多次测量两个草种草层高,2011年5月27日收获,用电子天平(精度0.000 1 g)称取两草种全株鲜、干重生物量。

**1.4.2 光和CO<sub>2</sub>响应特征** 2011年5月中旬,选择晴朗天气,采用Li-6400便携式光合作用仪(Li-

Cor Inc., USA)测定两草种功能叶(老芒麦为自茎尖往下数的第3片叶,红三叶为根茎自上而下第3片复叶的顶端小叶)的光响应状况和CO<sub>2</sub>响应状况。

光响应测定时,CO<sub>2</sub>浓度设为400 μmol·mol<sup>-1</sup>,叶室内温度(25±1)℃,空气湿度70%,依次测定受体在0、50、100、150、200、300、400、600、800、1 000和1 200 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>光强下的净光合速率(P<sub>n</sub>),采用非直角双曲线模型拟合光合-光响应曲线,并求出表观量子效率(AQY)、光补偿点(LCP)、近似光饱和点(LSP)、最大净光合速率(P<sub>n max</sub>)和暗呼吸速率(R<sub>d</sub>)等光响应参数<sup>[14]</sup>;CO<sub>2</sub>响应测定时,光强设为1 000 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,叶室内温度(25±1)℃,依次测定受体在400、300、200、100、50、100、200、300、400、600、800、1 000和1 200 μmol·mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub>浓度下的P<sub>n</sub>,采用直角双曲线模型拟合光合-CO<sub>2</sub>响应曲线,并求出羧化速率(CE)、CO<sub>2</sub>补偿点(CCP)、近似CO<sub>2</sub>饱和点(CSP)、最大净光合速率(P<sub>n max</sub>)和光呼吸速率(R<sub>p</sub>)等CO<sub>2</sub>响应参数<sup>[14]</sup>。

**1.4.3 土壤酶活性** 土壤酶活性测定均参照文献<sup>[23]</sup>的方法。其中蔗糖酶活性测定采用3,5-二硝基水杨酸比色法,酶活性以24 h内1 g土壤含有的葡萄糖毫克数表示;过氧化氢酶活性测定采用滴定法(0.1 mol/L的KMnO<sub>4</sub>液滴定),酶活性以1 g土壤1 h内消耗0.1 mol/L KMnO<sub>4</sub>毫升数表示;脲酶活性测定采用比色法,以测定产生的氨量在强酸性溶液中奈氏试剂反应表示脲酶的活性。磷酸酶活性测定采用磷酸苯二钠比色法,酶活性以2 h后100 g土壤中P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>的毫克数表示。

## 1.5 数据处理

用Williamson等<sup>[24]</sup>提出的敏感指数RI为指标来度量巨桉凋落叶分解对各草种生长产生的化感效应。即:

$$RI=1-C/T \text{ (当 } T \geq C \text{ 时)} \text{ 或 } RI=T/C-1 \text{ (当 } T < C \text{ 时)}$$

式中,T为处理值,C为对照值,RI大于0表示促进作用,小于0表示抑制作用,RI的绝对值代表化感作用强度的大小。最后某一处理的化感综合效应(synthesis effect, SE)用该处理下各指标(草层高、生物量、光响应参数和CO<sub>2</sub>响应参数)敏感指数RI的绝对值的算术平均值表示。

采用SPSS 16.0统计分析软件(SPSS Inc., USA)对试验数据进行单因素方差分析(One-way

ANOVA 分析)和重复测量方差分析(Repeated measures 分析)。用 SigmaPlot 10.0 (Systat Software Inc., USA) 和 Microsoft Excel 2007 制作图表。

## 2 结果与分析

### 2.1 巨桉凋落叶分解对两种牧草生长的影响

由表 1 可见,各剂量的巨桉凋落叶在分解的 30~67 d 期间均显著地抑制老芒麦的草层高增加( $P < 0.05$ ),且抑制程度随凋落叶剂量的增大而增大。同时,凋落叶分解的抑制效应表现出明显的时间动态效应,较少的巨桉凋落叶( $L_{50}$ )在分解 41 d 时 RI 值达到最大(-0.470),之后逐渐降低,而较多的巨桉凋落叶( $L_{100}$  和  $L_{150}$ )在分解 30 d 时就已具有最大的 RI 值,均在-0.7 左右,这种强烈的抑制效应在分解 54 d 时明显减弱。相似地,红三叶的草层高也受到巨桉凋落叶分解的显著抑制( $P < 0.05$ ),同样表现出明显的剂量效应和时间动态效应,只是各剂量巨桉凋落叶均在分解 30 d 时对红三叶的抑制效

应最强,之后均逐渐减弱。

由表 2 可知,巨桉凋落叶分解对两种牧草的鲜、干重生物量均同样有明显的抑制作用,且抑制程度随凋落叶剂量的增大而增大。较少的凋落叶( $L_{50}$ )对两种牧草生物量的影响差异不大,对鲜重和干重的 RI 值分别在-0.3 和 -0.25 左右;当凋落叶剂量增大时( $L_{100}$  和  $L_{150}$ ),巨桉凋落叶处理对老芒麦生物量的抑制作用强于红三叶。

### 2.2 巨桉凋落叶分解对两种牧草光响应特征的影响

由图 1,A 可见,土壤中施入低中量巨桉凋落叶( $L_{50}$  和  $L_{100}$ )的老芒麦,几乎在各光强下的净光合速率( $P_n$ )均高于 CK,这种差异在光强大于 200  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时表现得更为突出。而同期高量巨桉凋落叶处理( $L_{150}$ )的老芒麦在各光强下的  $P_n$  几乎都明显低于 CK。从光响应曲线拟合的参数(表 3)来看, $L_{50}$  和  $L_{100}$  水平凋落叶处理降低了老芒麦的光补偿点( $LCP$ )和增大了其光饱和点( $LSP$ ),明显提高了其表观量子效率( $AQY$ )( $RI$  均为 +0.3 左

表 1 不同剂量巨桉凋落叶分解过程中老芒麦和红三叶的草层高动态

Table 1 Tussock height dynamics of *E. sibiricus* and *T. pratense* as affected by decomposition with different doses of *E. grandis* leaf litter/cm

受体 Receptor	处理 Treatment	播种后天数 Days after sowing/d			
		30	41	54	67
老芒麦 <i>E. sibiricus</i>	CK	19.46±1.76 a	19.19±1.03 a	22.56±0.85 a	26.71±1.53 a
	$L_{50}$	14.64±0.96 b (-0.248)	11.38±0.67 b (-0.470)	16.69±0.32 b (-0.260)	24.14±0.70 b (-0.096)
	$L_{100}$	5.86±0.96 c (-0.699)	6.98±0.77 c (-0.636)	14.20±0.85 c (-0.371)	21.08±0.74 c (-0.211)
	$L_{150}$	5.44±0.48 c (-0.720)	5.34±0.68 d (-0.722)	12.56±0.39 d (-0.443)	20.67±1.43 c (-0.226)
红三叶 <i>T. pratense</i>	CK	7.27±1.01 a	12.13±0.59 a	17.26±1.48 a	17.57±1.75 a
	$L_{50}$	4.76±0.75 b (-0.345)	8.30±0.71 b (-0.316)	14.88±0.74 b (-0.138)	16.48±0.53 ab (-0.062)
	$L_{100}$	2.47±0.68 c (-0.660)	5.52±1.02 c (-0.545)	11.04±0.77 c (-0.360)	15.46±0.92 b (-0.120)
	$L_{150}$	0.98±0.29 d (-0.865)	2.98±0.49 d (-0.754)	4.79±2.31 d (-0.722)	11.97±1.98 c (-0.319)

注:表中数值为平均值±标准差,同列不同字母表示处理间差异达 0.05 显著水平,括号内数值为相应处理下的化感效应值( $RI$ ),下同。重复测量方差分析显示,对两个受体而言,凋落叶效应、时间效应及凋落叶与时间的交互效应均达到了 0.05 显著水平。

Notes: Mean±SE. Different letters in the same column indicate significant difference at 0.05 probability level. The data in the parentheses show the response index to specific leaf litter treatment. The same as below. As analyzed by Repeated Measures of SPSS, the effects from the litter, time and their interaction were all significant at 0.05 probability level for both receptors.

表 2 不同剂量巨桉凋落叶分解下老芒麦和红三叶的生物量积累

Table 2 Biomass accumulation of *E. sibiricus* and *T. pratense* as affected by decomposition with different doses of *E. grandis* leaf litter

处理 Treatment	老芒麦 <i>E. sibiricus</i>		红三叶 <i>T. pratense</i>	
	鲜重 Fresh weight/(g/30 plant)	干重 Dry weight/(g/30 plant)	鲜重 Fresh weight/(g/30 plant)	干重 Dry weight/(g/30 plant)
CK	27.345 7±4.490 0 a	4.620 7±2.266 1 a	23.563 0±1.045 1 a	3.112 0±1.025 4 a
$L_{50}$	18.994 7±0.586 4 b (-0.305)	3.452 0±0.060 9 ab (-0.253)	16.053 7±1.596 2 b (-0.319)	2.302 0±0.255 4 b (-0.260)
$L_{100}$	11.366 7±0.954 8 c (-0.584)	1.979 7±0.099 9 b (-0.572)	15.002 0±3.569 0 b (-0.363)	1.861 3±0.431 0 bc (-0.402)
$L_{150}$	10.087 0±1.834 0 c (-0.631)	1.819 0±0.439 9 b (-0.606)	11.697 0±0.635 0 b (-0.504)	1.412 0±0.215 0 c (-0.546)

右)和最大净光合速率( $P_{n\max}$ )( $RI$ 均在+0.5左右),但老芒麦的暗呼吸速率( $R_d$ )在 $L_{50}$ 处理下受到的影响较小,在 $L_{100}$ 处理下得到明显提高( $RI=+0.296$ ); $L_{150}$ 处理老芒麦的LCP、LSP和 $R_d$ 值均较对照增大( $RI$ 分别为+0.447、+0.270和+0.154),但其 $P_{n\max}$ 和AQY均降低( $RI$ 分别为-0.178和-0.372)。

就红三叶而言, $L_{50}$ 处理明显增大了其在各光强下的 $P_n$ ,同时除降低LCP( $RI=-0.168$ )外,对其它光响应参数均有不同程度的提升作用;在 $L_{100}$ 处理下,红三叶在各光强下的 $P_n$ 与CK差异很小,对 $P_{n\max}$ 的促进作用也不大,但较为明显地降低了其LCP、AQY和 $R_d$ ( $RI$ 分别为-0.276、-0.348和-0.478),增大了LSP( $RI=+0.346$ );在 $L_{150}$ 处理下,红三叶的 $P_n$ 在光强大于 $300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时均比于CK有所降低,且除LSP升高( $RI=+0.168$ )外,其它光响应参数均不同程度地降低(图

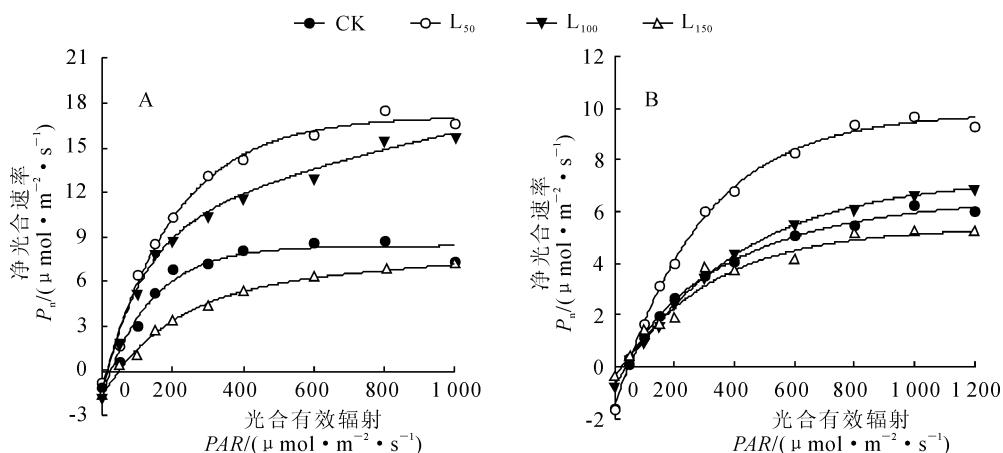


图1 不同剂量巨桉凋落叶处理下老芒麦(A)和红三叶(B)的光响应状况

Fig. 1 Light response of *E. sibiricus* (A) and *T. pratense* (B) under different *E. grandis* leaf litter treatments

表3 不同剂量巨桉凋落叶分解下两种牧草的光响应参数

Table 3 Light response parameters of two forage grasses as affected by decomposition with different doses of *E. grandis* leaf litter

受体 Receptor	处理 Treatment	光响应参数 Light response parameter				
		光补偿点 <i>LCP</i>	近似光饱和点 <i>LSP</i>	最大净光合速率 <i>P<sub>n</sub> max</i>	表观量子效率 AQY	暗呼吸速率 <i>R<sub>d</sub></i>
<i>E. sibiricus</i>	CK	30.535	253.093	9.57	0.043	1.260
	$L_{50}$	14.923(-0.511)	311.846(+0.188)	19.30(+0.504)	0.065(+0.338)	1.190(-0.056)
	$L_{100}$	24.692(-0.191)	289.308(+0.125)	17.20(+0.444)	0.065(+0.338)	1.790(+0.296)
	$L_{150}$	55.222(+0.447)	346.704(+0.270)	7.87(-0.178)	0.027(-0.372)	1.490(+0.154)
<i>T. pratense</i>	CK	59.261	358.826	6.89	0.023	1.230
	$L_{50}$	49.323(-0.168)	391.258(+0.083)	10.60(+0.350)	0.031(+0.258)	1.360(+0.096)
	$L_{100}$	42.933(-0.276)	548.267(+0.346)	7.58(+0.091)	0.015(-0.348)	0.642(-0.478)
	$L_{150}$	24.286(-0.590)	431.429(+0.168)	5.70(-0.173)	0.014(-0.391)	0.211(-0.828)

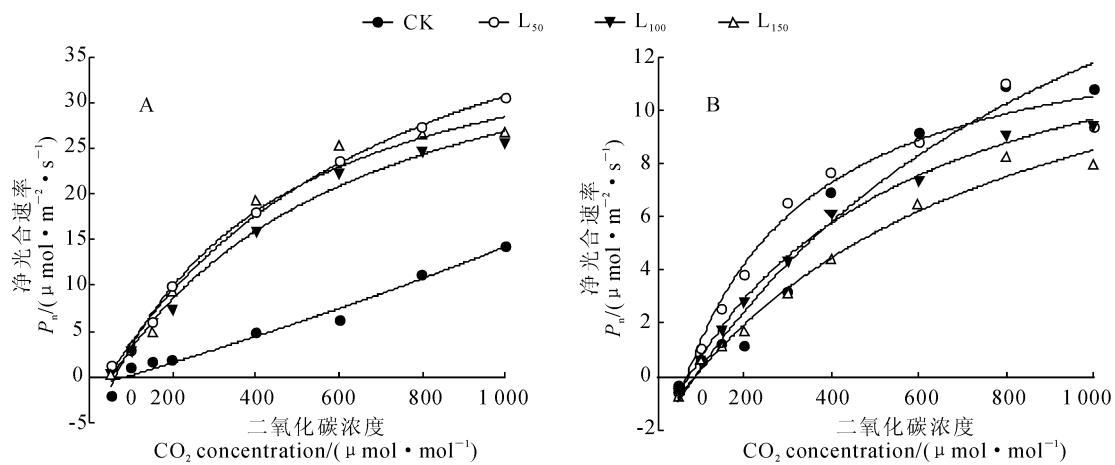
1, B 和表3)。

以上结果表明,巨桉凋落叶在土壤中分解改变了两种牧草对光的适应范围和利用能力,对其呼吸代谢也产生了影响。

### 2.3 巨桉凋落叶分解对两种牧草CO<sub>2</sub>响应特征的影响

由图2,A和表4可见,3种水平的巨桉凋落叶处理均使老芒麦在各CO<sub>2</sub>浓度下的 $P_n$ 明显高于CK,均使其潜在的最大净光合速率( $P_{n\max}$ )得以明显提升( $RI$ 在+0.5左右),并不同程度地增大其CO<sub>2</sub>饱和点(CSP)、羧化速率(CE)和光呼吸速率( $R_p$ ),但降低了其CO<sub>2</sub>补偿点(CCP)( $RI$ 在-0.5~-0.7之间)。

当环境CO<sub>2</sub>浓度较低时( $150 \sim 300 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ),红三叶的 $P_n$ 在 $L_{50}$ 和 $L_{100}$ 处理下明显高于CK,而在 $L_{150}$ 处理时与CK差异不大;当CO<sub>2</sub>浓度继续上升时,CK组红三叶的 $P_n$ 逐渐超过 $L_{100}$ 和

图 2 不同剂量巨桉凋落叶处理下老芒麦(A)和红三叶(B)的CO<sub>2</sub>响应状况Fig. 2 CO<sub>2</sub> response of *E. sibiricus*(A) and *T. pratense*(B) under different *E. grandis* leaf litter treatments表 4 不同剂量巨桉凋落叶分解下两种牧草的CO<sub>2</sub>响应参数Table 4 CO<sub>2</sub> response parameters of two forage grasses as affected by decomposition with different doses of *E. grandis* leaf litter

受体 Receptor	处理 Treatment	CO <sub>2</sub> 响应参数 CO <sub>2</sub> response parameter				
		CO <sub>2</sub> 补偿点 CCP	近似 CO <sub>2</sub> 饱和点 CSP	最大净光合速率 $P_{n\max}$	羧化速率 CE	光呼吸速率 $R_p$
<i>E. sibiricus</i>	CK	96.194	490.639	14.20	0.036	1.047
	L <sub>50</sub>	29.426(-0.694)	678.362(+0.277)	30.50(+0.534)	0.047(+0.234)	2.305(+0.546)
	L <sub>100</sub>	45.891(-0.523)	513.164(+0.044)	25.70(+0.447)	0.055(+0.345)	1.933(+0.458)
	L <sub>150</sub>	42.304(-0.560)	620.565(+0.209)	26.60(+0.466)	0.046(+0.217)	2.865(+0.635)
<i>T. pratense</i>	CK	71.667	798.333	10.90	0.015	0.927
	L <sub>50</sub>	67.968(-0.052)	418.000(-0.476)	11.00(+0.009)	0.031(+0.516)	1.958(+0.527)
	L <sub>100</sub>	76.565(+0.064)	487.435(-0.389)	9.45(-0.133)	0.023(+0.348)	1.380(+0.328)
	L <sub>150</sub>	89.167(+0.196)	544.167(-0.318)	8.19(-0.249)	0.018(+0.167)	1.227(+0.244)

L<sub>150</sub>两个处理,并与L<sub>50</sub>处理相近。就CO<sub>2</sub>响应参数来看,L<sub>50</sub>和L<sub>100</sub>处理对红三叶的CCP和P<sub>nmax</sub>影响均较小,但明显降低其CSP(RI分别为-0.476和-0.389)和增大其CE(RI分别为+0.516和+0.348)和R<sub>p</sub>(RI分别为+0.527和+0.328),而L<sub>150</sub>处理却明显增大红三叶的CCP(RI=+0.196)和R<sub>p</sub>值(RI=+0.244),降低其CSP(RI=-0.318)和P<sub>nmax</sub>(RI=-0.249),对CE有所促进(图2,B和表4)。

这些结果表明,巨桉凋落叶分解影响了两种牧草对CO<sub>2</sub>浓度的适应范围和利用能力,并同样显示出对其呼吸代谢的影响。

#### 2.4 巨桉凋落叶分解对两种牧草的化感综合效应

对两种牧草的观测结果(表5)均显示,巨桉凋落叶分解的化感综合效应(SE)随剂量的增大而增大,这与两种牧草形态生长上表现出的剂量效应是一致的(表1和表2)。就两种牧草间比较而言,3个

表 5 巨桉凋落叶分解对老芒麦和红三叶的化感综合效应

Table 5 Synthesis effect of decomposition of *E. grandis* leaf litter on *E. sibiricus* and *T. pratense*

受体 Receptor	化感综合效应 Synthesis effect			平均 Mean
	L <sub>50</sub>	L <sub>100</sub>	L <sub>150</sub>	
老芒麦 <i>E. sibiricus</i>	0.362	0.373	0.406	0.380
红三叶 <i>T. pratense</i>	0.256	0.307	0.388	0.317

注:某一处理的化感综合效应值用该处理下生长和光合参数敏感指数RI绝对值的算术平均值表示。

Notes: The synthesis effect of a specific treatment was calculated by averaging the absolute values of the response indices on growth and photosynthetic traits in this study.

水平的巨桉凋落叶处理均表现为对老芒麦的SE(平均0.380)大于对红三叶的SE(平均0.317),且这种差异随着凋落叶剂量的增大而减小(由L<sub>50</sub>处理时的0.108减小至L<sub>150</sub>处理时的0.018)。这在一方面体现出红三叶对巨桉凋落叶分解产生的化感作用具

有更强的耐受性,另一方面也暗示当化感效应较弱时,不同受体由于对逆境的防御能力不同而在响应上表现出较大差异,而当化感效应较强时,由于防御失效而在响应上趋于一致。

## 2.5 巨桉凋落叶分解对土壤中几种酶活性的影响

**2.5.1 磷酸酶和蔗糖酶活性** 磷酸酶活性反映了土壤中速效磷的供应状况<sup>[25]</sup>。少量的巨桉凋落叶( $L_{50}$ )在分解时间较短时(20 d)对土壤中的磷酸酶活性影响不大,随着分解时间的延长(40 和 60 d)则对其表现出明显的促进作用( $P < 0.05$ ),但分解到80 d时这种促进作用又变得不明显;中度剂量( $L_{100}$ )和较高剂量( $L_{150}$ )的凋落叶处理在20~60 d期间对磷酸酶活性均有显著的促进作用( $P < 0.05$ ),分别相对于CK提高了49.17%、136.01%、112.39%和40.62%、42.83%、128.18%,但分解到80 d时促进作用减弱,此时 $L_{100}$ 处理与CK间差异不显著( $P$

$>0.05$ ), $L_{150}$ 处理虽仍显著高于CK( $P < 0.05$ ),但仅相对于CK提高了27.18%(图3,A)。可见,巨桉凋落叶在土壤中分解可明显提高磷酸酶活性,且这种效应随分解时间的延长呈现出先强后弱的趋势。

蔗糖酶是与土壤有机碳转化相关的重要水解酶,对丰富土壤中能被植物和微生物利用的可溶性营养物质起着重要作用<sup>[26]</sup>。由图3,B可见,在分解20和40 d时,3个水平巨桉凋落叶处理的土壤蔗糖酶活性相对于CK均显著升高75%以上( $P < 0.05$ ),但在分解60和80 d时各处理间没有明显差异( $P > 0.05$ )。重复测量方差分析显示,凋落叶分解对土壤蔗糖酶活性的效应具有显著的时间效应( $P < 0.05$ )。这表明巨桉凋落叶分解能在一定时间内提高土壤蔗糖酶活性,但这种作用会随着分解时间的延长而减弱甚至消失。

## 2.5.2 过氧化氢酶和脲酶活性 土壤中的过氧化

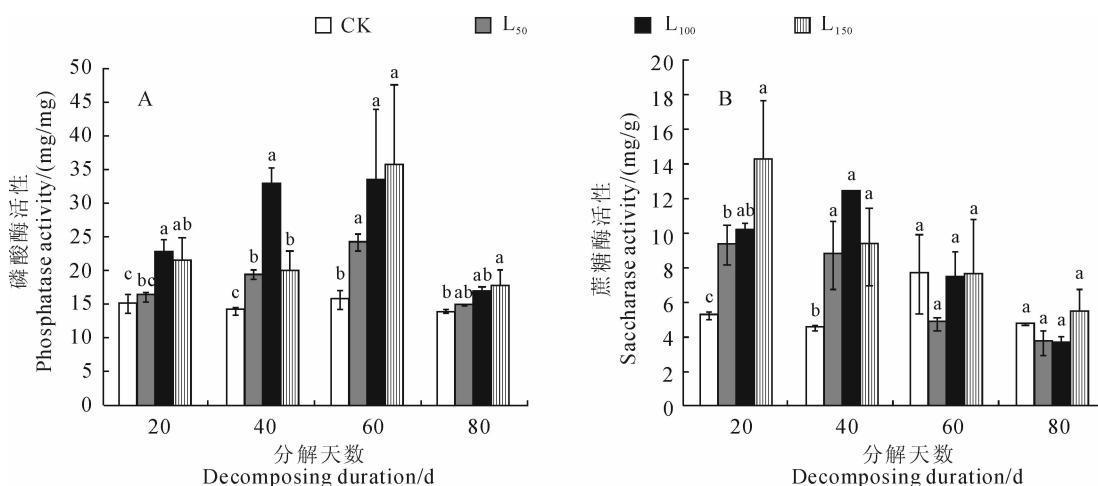


图3 巨桉凋落叶分解对土壤磷酸酶(A)和蔗糖酶活性(B)的影响

图中同一分解时间点方柱上不同字母表示差异达到0.05显著水平;下同

Fig. 3 Effects of decomposition of *E. grandis* leaf litter on activities of phosphatase(A) and saccharase(B) of soil  
Different letters in columns indicate significant difference between treatments for a specific decomposing duration; The same as below

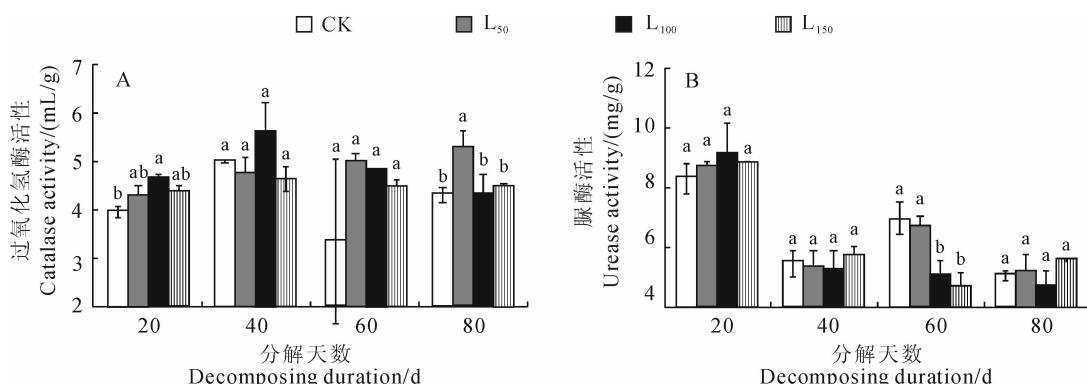


图4 巨桉凋落叶分解对土壤过氧化氢酶(A)和脲酶活性(B)的影响

Fig. 4 Effects of decomposition of *E. grandis* leaf litter on activities of catalase(A) and urease(B) of soil

氢酶能防止过氧化氢在土壤中积累进而对生物体产生毒害作用,促进有机物的分解,可以用来表征土壤的生化活性<sup>[27]</sup>。由图4,A可以看出,在各处理巨桉凋落叶分解到20 d时对土壤过氧化氢酶活性均有一定程度的促进,但仅在L<sub>100</sub>处理下达到了显著水平( $P<0.05$ );当分解到40和60 d时,凋落叶处理对土壤过氧化氢酶活性已无显著影响,各凋落叶处理间也未见显著差异( $P>0.05$ );当分解至80 d时,L<sub>100</sub>和L<sub>150</sub>处理对其土壤过氧化氢酶活性仍无明显影响,仅L<sub>50</sub>处理显著高于CK( $P<0.05$ )。总体来看,巨桉凋落叶分解似乎并未对土壤中的过氧化氢酶造成太大影响,重复测量方差分析也表明凋落叶加入的总体效应不显著。

脲酶在一定程度上反映了土壤供氮水平的状况<sup>[25]</sup>。图4,B显示,各处理剂量的巨桉凋落叶在土壤中分解20、40和80 d时,对土壤中的脲酶活性影响均不大( $P>0.05$ );但分解到60 d时,凋落叶分解有降低土壤脲酶活性的趋势,不过仅L<sub>100</sub>和L<sub>150</sub>处理与CK间差异达到显著水平( $P<0.05$ ),这两个凋落叶处理的脲酶活性分别相对于CK降低了27.82%和32.89%。

以上结果说明,巨桉凋落叶分解的20~80 d内,并未对土壤过氧化氢酶和脲酶活性产生太大影响,也就未对土壤过氧化氢清除和氮素供应产生太大影响。

### 3 讨 论

#### 3.1 两种牧草光合生理及生长对巨桉凋落叶化感作用的响应

化感作用影响受体植物生长的途径之一是影响其光合作用<sup>[28-29]</sup>。植物光响应和CO<sub>2</sub>响应参数中的表观量子效率(AQY)和羧化速率(CE)分别反映了其对光能和CO<sub>2</sub>,特别是低光照和低浓度CO<sub>2</sub>的利用能力,而补偿点低和饱和点高则反映了植物有较宽的光照或CO<sub>2</sub>适应范围<sup>[14,30-31]</sup>。吴秀华等<sup>[14]</sup>研究了巨桉凋落叶分解对菊苣光合生理的影响,发现除CO<sub>2</sub>补偿点(CCP)外,其它光响应和CO<sub>2</sub>响应参数均随巨桉凋落叶剂量的增加而呈明显的下降趋势,并认为光合作用减弱、对环境适应能力降低是菊苣生长受抑的原因。陈良华等<sup>[16]</sup>也发现化感作用下受体植物光反应系统受损并受到光抑制,以致光合能力下降。本研究中两种牧草的响应有所不同:低中剂量巨桉凋落叶对老芒麦净光合速率(P<sub>n</sub>)表现出促进作用,使其对光和CO<sub>2</sub>适应范围增大,

AQY(L<sub>150</sub>处理除外)和CE升高;同样也致使红三叶的光适应范围增大,并在一定剂量下(L<sub>50</sub>)对其P<sub>n</sub>、AQY、CE有所提升,但降低了其CO<sub>2</sub>适应范围。这些结果与前人结果不尽一致,可能是因为本试验对光合参数的测定偏晚(约在分解60 d时),此时凋落叶中的化感物质已较多地释放,加之养分随着凋落叶的分解而起到越来越明显的促进作用。本研究得到的分解54 d时两种牧草生长上受到的抑制效应明显减弱也在一定程度上说明了这一点。值得指出的是,植物不会被动受害,它们在长期复杂的环境变化中已进化出较为完善的应对逆境的机制,如干旱胁迫下积累脯氨酸、甜菜碱,寒冷条件下诱导合成冷驯化蛋白等<sup>[32]</sup>。因此作者同时认为,在巨桉凋落叶分解条件下,两种牧草可能通过内部生理机制的调整来增大对光和CO<sub>2</sub>的利用能力,以应对凋落叶分解产生的不利影响。七叶树(*Aesculus chinensis*)在SO<sub>2</sub>胁迫下其P<sub>n</sub>不降反升<sup>[33]</sup>,二色补血草(*Limonium bicolor*)在一定浓度(50~100 mmol·L<sup>-1</sup>)的盐胁迫下的P<sub>n</sub>、AQY、CE、LSP等均高于对照<sup>[34]</sup>,可能都是植物感应并适应环境的结果。

总之,两种牧草的生长在整个试验期内均受到明显抑制,其可能的原因有以下几方面:一是植物暗呼吸速率(R<sub>d</sub>)或光呼吸速率(R<sub>p</sub>)在各凋落叶处理下增加,意味着呼吸作用的消耗增加,这抵消了光合作用的有机物积累;二是单位面积上的光合作用增强,并不意味着光合总量增大,事实上,我们还得到老芒麦叶长和叶宽在凋落叶处理下显著减小的结果(未列出);三是化感作用还可通过其它途径影响受体,比如通过活性氧伤害来抑制受体生长<sup>[13]</sup>,或者激素水平变化引起受体发育滞缓等<sup>[35-36]</sup>。

#### 3.2 土壤酶活性对巨桉凋落叶化感作用的响应

土壤酶是凋落物和有机质分解的重要参与者,普遍认为其活性升高有利于养分释放、转换和循环,对于维持森林土壤肥力具有重要意义<sup>[37-38]</sup>。化感物质对土壤酶的影响能够更直观地反映其对土壤环境的影响,但是由于化感物质不同、处理方式不同等,土壤酶的响应往往不一致<sup>[39]</sup>。本试验中,巨桉凋落叶在分解过程中促进了磷酸酶活性(20~80 d)和蔗糖酶活性(20~40 d),这可能与受体根系代谢活力改变有关,从而使根分泌、释放酶受到影响<sup>[20]</sup>。从另一角度上看,土壤酶活性的改变预示着化感作用对受体生长的影响。如水稻(*Oryza sativa*)根际磷酸酶活性与其对稗草(*Echinochloa crusgalli*)的抑制程度呈正相关,而多酚氧化酶活性与水稻化感抑

制效应呈负相关<sup>[21]</sup>;胡开辉等<sup>[22]</sup>则认为,化感水稻可通过降低过氧化氢酶活性,妨碍 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 分解,使得较高的土壤 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 环境成为稗草根尖变褐的原因;较高的磷酸单酯酶活性则可能意味着土壤中 P 素供应的不足<sup>[40]</sup>。本研究仅对土壤中 4 种基本的土壤酶进行了测定,还不能全面反映巨桉凋落叶分解条件下土壤酶系统的响应状况,有必要开展进一步的深入探讨。

杨万勤等<sup>[37]</sup>和张宪武等<sup>[41]</sup>均认为,土壤酶活性可以指示凋落物分解的强度。本研究中,当土壤磷酸酶和蔗糖酶活性受到促进时,意味着土壤中有效磷和可溶性物质随分解而供应增加,但凋落叶中存在的化感物质也可能同步释放到土壤中。因为在本实验观察的 80 d 内,巨桉凋落叶分解对这两种酶的促进作用随着分解时间延长而减弱甚至消失,符合巨桉凋落叶分解对两种牧草草层高的化感效应由强到弱的趋势。由于此阶段是巨桉凋落物分解的初期,正是其中可溶性有机物淋洗和易分解碳水化合物分解的阶段<sup>[1]</sup>,这些有机物中的化感成分,一方面直接

影响受体生长,另一方面还可能通过影响微生物区系和养分有效性来影响受体生长。如花椒(*Zanthoxylum bungeanum*)叶浸提液和土壤浸提液可减少土壤中微生物的种类和数量,并导致土壤中有效养分的减少,最终不利于植物生长<sup>[20]</sup>;随着香草酸浓度增大,土壤有机质、有效 P 和速效 K 含量下降<sup>[42]</sup>;Chander 等<sup>[43]</sup>进行了细叶桉(*Eucalyptus tereticornis*)叶分解的研究,发现分解释放的化感物质对土壤微生物有毒,从而影响养分循环和土壤肥力。

综上所述,巨桉凋落叶分解可通过释放化感物质和改变土壤环境中酶活性来抑制受体植物的生长,但这种抑制作用会随着分解时间的延长而减弱。而两种牧草可能通过增强对光和 CO<sub>2</sub> 的适应和利用能力来应对,但因其呼吸消耗增加,加之其还受到活性氧伤害等方面的影响,试验期内生长始终受到抑制。总体上红三叶较老芒麦表现出更强的对化感物质耐受性,可能更适宜与巨桉进行间作,但实践生产中不宜将过多的巨桉凋落叶翻耕入土壤。

## 参考文献:

- [1] 张 健,杨万勤.短周期巨桉人工林生态系统[M].成都:四川科学技术出版社,2008:1—8,163—169.
- [2] LIU X X(刘小香),XIE L L(谢龙莲),CHEN Q B(陈秋波),et al. A review of allelopathic researches on *Eucalyptus*[J]. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*(热带农业科学),2004,24(2):54—61(in Chinese).
- [3] XU D P(徐大平),ZHANG N N(张宁南). Progress on the study of ecological impact of *Eucalyptus* plantations[J]. *Guangxi Forestry Science*(广西林业科学),2006,35(4):179—187,201(in Chinese).
- [4] YU F K(于福科),HUANG X H(黄新会),WANG K Q(王克勤),et al. An overview of ecological degradation and restoration of *Eucalyptus* plantation[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*(中国生态农业学报),2009,17(2):393—398(in Chinese).
- [5] RICE E L. Allelopathy[M]. New York: Academic Press,1974:1—50.
- [6] RICE E L. Allelopathy(2nd ed )[M]. New York: Academic Press,1984:301—332.
- [7] EL-KHAWAS 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(1):23—34.
- [8] FLORENTINE S K,FOX J E D. Allelopathic effects of *Eucalyptus viminalis* L. on *Eucalyptus* species and grasses[J]. *Allelopathy Journal*,2003,11(1):77—84.
- [9] 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(3):338—341(in Chinese).
- [10] SASIKUMAR K,VIJAYALAKSHMI C,PARTHIBAN K T. Allelopathic effects of *Eucalyptus* on blackgram(*Phaseolus mungo* L.)[J]. *Allelopathy Journal*,2002,9(2):205—214.
- [11] FOY C L. How to make bioassays for allelopathy more relevant to field conditions with particular reference to cropland weeds[M]//INDERJIT,DAKSHINI K M M,FOY C L. Principles and practices in plant ecology: Allelochemical interactions. New York:CRC Press,1999:25—34.
- [12] YANG L(杨 莉),WANG M Y(王明焱),HAN M(韩 梅),et al. Effect of osmotic stress on bioassay of allelopathy[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报),2011,31(4):783—787(in Chinese).
- [13] 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).
- [14] 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).
- [15] LI Y Q,HU T X,DUAN X Y,et al. Effects of decomposing leaf litter of *Eucalyptus grandis* on the growth and photosynthetic characteristics of *Lolium perenne*[J]. *Journal of Agricultural Science*,2013,5(3):123—131.

- [16] CHEN L H(陈良华), GONG P(弓 平), YANG W Q(杨万勤), et al. Effects of allelopathy from the early decomposition of eucalypt leaf litter on the photosynthetic characteristics of *Brassica chinensis* L. [J]. *Journal of Sichuan Agricultural University*(四川农业大学学报), 2012, **30**(2): 174—180(in Chinese).
- [17] 弓 平. 巨桉凋落叶分解初期对小白菜生长及土壤环境的影响[D]. 四川雅安: 四川农业大学, 2011.
- [18] WANG CH J(王春杰), ZHU ZH M(朱志梅), ZHANG R H(张仁慧), et al. Relations of soil physicochemical properties and soil enzyme activities with plant C and N in Yulin Area of North Shanxi Province[J]. *Bulletin of Water and Soil Conservation*(水土保持通报), 2010, **30**(5): 57—62(in Chinese).
- [19] CHEN L M(陈立明), DING L(丁 雷), MAN X L(满秀玲). Soil enzyme activities and plant diversity of undergrowth in spruce-fir forest[J]. *Journal of Northeast Forestry University*(东北林业大学学报), 2009, **37**(3): 58—61(in Chinese).
- [20] 吕 可. 花椒叶和土壤浸提液对土壤微生物、土壤酶及土壤化学性质的影响[D]. 成都: 中国科学院成都生物所, 2006.
- [21] LIN R Y(林瑞余), YU C P(于翠平), RONG H(戎 红), et al. Rhizospheric soil enzyme activity of allelopathic rice at seedling stage[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*(中国生态农业学报), 2008, **16**(2): 302—306(in Chinese).
- [22] HU K H(胡开辉), LUO Q G(罗庆国), WANG SH H(汪世华), et al. Effects of allelopathic rice on rhizosphere microbial flora and enzyme activity[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报), 2006, **17**(6): 1 060—1 064(in Chinese).
- [23] NI B(倪 彬), ZHANG J(张 健), FENG M S(冯茂松). Study on the rhizosphere soil enzyme activities in *Eucalyptus grandis* plantation ecosystem[J]. *Journal of Sichuan Agricultural University*(四川农业大学学报), 2007, **25**(3): 311—315(in Chinese).
- [24] WILLIAMSON G B, RICHARDSON D. Bioassays for allelopathy: measuring treatment responses with independent controls[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1988, **14**(1): 181—187.
- [25] ALEF K. Methods in applied soil microbiology and biochemistry[M]. New York: Academic Press, 1995. 229—355.
- [26] LI CH R(李传荣), XU J W(许景伟), SONG H Y(宋海燕), et al. Soil enzyme activities in different plantations in lowlands of the Yellow River Delta, China[J]. *Journal of Plant Ecology*(植物生态学报), 2006, **30**(5): 802—809(in Chinese).
- [27] 关松荫. 土壤酶及其研究法[M]. 北京: 农业出版社, 1986: 260—344.
- [28] ZHOU Y H, YU J Q. Allelochemicals and photosynthesis[M]//REIGOSA M J, PEDROL N, GONZÁLEZ L. Allelopathy: A physiological process with ecological implications. Dordrecht: Springer, 2006: 127—139.
- [29] CHAI Q(柴 强), HUANG G B(黄高宝). Review on action mechanism affecting factors and applied potential of allelopathy[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报), 2003, **23**(3): 509—515(in Chinese).
- [30] DONG ZH X(董志新), HAN Q F(韩清芳), JIA ZH K(贾志宽), et al. Photosynthesis rate in response to light intensity and CO<sub>2</sub> concentration in different alfalfa varieties[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 2007, **27**(6): 2 272—2 278(in Chinese).
- [31] TONG F P(童方平), XU Y P(徐艳平), SONG Q A(宋庆安), et al. The variance rule of character parameters responding to light and CO<sub>2</sub> of slash pine's half-sib[J]. *Journal of Nanjing Forestry University*(Nat. Sci. Edi.) (南京林业大学学报·自然科学版), 2009, **33**(1): 54—58(in Chinese).
- [32] 李合生. 现代植物生理学(第2版)[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 333—375.
- [33] LI CH(李 成), HU D M(胡丁猛). Responses of ten landscaping tree species to sulfur dioxide[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报), 2006, **26**(2): 407—411(in Chinese).
- [34] SUN J K(孙景宽), LU ZH H(陆兆华), XIA J B(夏江宝), et al. Photosynthetic characteristics of *Limonium bicolor* under salt stress[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报), 2013, **33**(5): 992—997(in Chinese).
- [35] HOLAPPA L D, BLUM U. Effects of exogenously applied ferulic acid, a potential allelopathic compound, on leaf growth, water utilization and endogenous abscisic acid levels of tomato, cucumber and bean[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1991, **17**(5): 865—886.
- [36] CHI W C, FU S F, HUANG T L, et al. Identification of transcriptome profiles and signaling pathways for the allelochemical juglone in rice roots[J]. *Plant Molecular Biology*, 2011, **77**(6): 591—607.
- [37] YANG W Q(杨万勤), WANG K Y(王开运). Advances in forest soil enzymology[J]. *Scientia Silvae Sinicae*(林业科学), 2004, **40**(2): 152—159(in Chinese).
- [38] MATHUR S P. The role of soil enzymes in the degradation of organic matter in the tropics, subtropics and temperate zones [C]//Proceedings of the 12th international congress of soil science. New Delhi: International Society of Soil Science, 1982: 125—136.
- [39] FANG S W(方斯文), ZHANG A H(张爱华), JIA M H(贾明慧), et al. The status on the research of allelopathy under the influence of soil enzyme[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*(中国农学通报), 2012, **28**(32): 249—252(in Chinese).
- [40] MENG F J, HUANG F L, WANG Q Y. The effect of exotic and native poplars on rhizosphere soil microbe and enzyme activity[J]. *African Journal of Biotechnology*, 2012, **11**(6): 1 412—1 418.
- [41] ZHANG X W(张宪武), ZHENG H Y(郑洪元), ZHANG D SH(张德生), et al. Decomposition of forest organic residues and soil enzyme activities[J]. *Journal of Microbiology*(微生物学杂志), 1981, (1): 2—8.
- [42] LI CH L(李春龙). Effects of exogenous allelochemical vanillic acid on soil enzyme activity and soil nutrient for pepper seedling[J]. *China Vegetables*(中国蔬菜), 2009, (20): 46—49(in Chinese).
- [43] CHANDER K, GOYAL S, KAPOOR K K. Microbial biomass dynamics during the decomposition of leaf litter of poplar and eucalyptus in a sandy loam[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 1995, **19**(4): 357—362.