

天竺桂凋落叶对凤仙花生长和光合特性的影响

陈 刚¹, 彭 勇¹, 涂利华^{1*}, 申 玲², 陈 洪¹, 胡红玲¹, 陈 云¹

(1 四川农业大学 林学院, 四川雅安 625014; 2 重庆金佛山国家级自然保护区管理局, 重庆南川 408400)

摘 要: 采用盆栽实验, 通过向土壤(每盆 8 kg)中添加 0 g · pot⁻¹ (CK)、20 g · pot⁻¹ (L)、40 g · pot⁻¹ (M) 和 80 g · pot⁻¹ (H) 天竺桂(*Cinnamomum japonicum*) 凋落叶, 模拟其自然分解对凤仙花(*Impatiens balsamina*) 生长和光合特性的影响。结果显示: (1) 添加天竺桂凋落叶 M 和 H 处理下, 凤仙花生物量和地径均显著降低, 而株高无明显变化; 其叶绿素含量受到显著抑制, 净光合速率(P_n) 和水分利用效率(WUE) 显著低于 CK, 而气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳浓度(C_i) 和蒸腾速率(T_r) 3 个气体交换参数显著高于 CK。 (2) P_n -PAR 曲线和 P_n - C_i 曲线拟合表明, 凤仙花在光饱和以及 CO₂ 饱和状态下的最大净光合速率($P_{n\max}$)、表观量子效率(AQY)、暗呼吸速率(R_d)、RuBP 羧化效率(CE) 和光呼吸速率(R_p) 均随添加天竺桂凋落叶处理量的增加而呈下降趋势。 (3) 添加天竺桂凋落叶 36 d 和 67 d 时对凤仙花生长影响不明显, 而处理 58 d 时有明显抑制作用。研究表明, 在模拟天竺桂凋落叶自然分解的土壤环境中, 凤仙花的光合色素含量降低, 抑制了其光合能力, 对环境适应能力降低, 导致凤仙花的生长受到抑制。

关键词: 化感作用; 光合作用; 凋落叶; 天竺桂; 凤仙花

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Effects of *Cinnamomum japonicum* Leaf Litter Addition on the Growth and Photosynthetic Characteristics of *Impatiens balsamina*

CHEN Gang¹, PENG Yong¹, TU Lihua^{1*}, SHEN Ling², CHEN Hong¹, HU Hongling¹, CHEN Yun¹

(1 College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Ya'an, Sichuan 625014, China; 2 Chongqing Jinfo Mountain National Nature Reserve Management Bureau, Nanchuan, Chongqing 408400, China)

Abstract: In order to investigate the effects of *Cinnamomum japonicum* leaf litter addition on the growth and photosynthetic characteristics of *Impatiens balsamina*, we conducted a pot experiment. Four litter addition treatments 0(CK), 20(L), 40(M), 80(H) g · pot⁻¹ were applied. The results showed that the biomass and basal diameter of *I. balsamina* decreased significantly in M and H treatments, but no obvious change was observed in plant height among all the treatments. Chlorophyll contents of both M and H treatments were significantly inhibited. In treatments M and H, both net photosynthetic rate(P_n) and water use efficiency(WUE) were significantly lower than that of CK, while the three gas exchange parameters, stomatal conductance(G_s), intercellular CO₂ concentration(C_i) and transpiration rate(T_r) were notably higher than those of CK. P_n -PAR curve and P_n - C_i curve showed that under the saturation of light and CO₂ conditions both maximum net photosynthetic rates($P_{n\max}$) declined with the increasing amount of litter leaf addition, apparent quantum efficiency(AQY), dark respiration rate(R_d), RuBP carboxylation efficiency(CE) and light respiration rate(R_p) decreased as well. After adding *C. japonicum* leaf litter 36 and 67 days, no obvi-

收稿日期: 2014-01-10; 修改稿收到日期: 2014-03-26

基金项目: 国家自然科学基金项目(31300522); 教育部博士学科点专项基金项目(20125103120018); “十二五”科技支撑计划项目(2011BAC09B05); 四川省教育厅重点项目(12ZA118, 13ZA0246)

作者简介: 陈 刚(1989—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事植物生态和全球变化相关研究。E-mail: 594495037@qq.com

* 通信作者: 涂利华, 副教授, 博士, 硕士生导师, 主要从事森林生态、全球变化相关研究。E-mail: iamtlh@163.com

ous effects were witnessed on the growth of *I. balsamina*, whereas inhibitory effect was observed obviously after 58 days. Overall, *C. japonicum* leaf litter addition reduced the content of photosynthetic pigments of *I. balsamina*, inhibited photosynthetic capacity, weakened adaptability to the environment, restraining the growth of the plant ultimately.

Key words: allelopathy; photosynthesis; leaf litter; *Cinnamomum japonicum*; *Impatiens balsamina*

化感作用(allelopathy)是植物通过释放化感物质(allelochemicals)对其它植物或自身产生有害或有益的作用^[1]。目前化感作用主要涉及外来物种入侵^[2-3]、生物防治病虫害^[4-5]、农林复合模式^[6-7]等方面。研究认为化感物质主要有酚类、类萜、含氮化合物和其他次生物质 4 大类^[8],主要通过凋落物分解、植物挥发、淋溶和根系分泌等途径释放到环境中^[9]。目前凋落物化感作用的相关研究^[10-11]主要基于浸提法,但是该方法是高度浓缩抑制物质后产生的结果,不能较好地反映自然状态下化感物质从凋落物中释放的过程^[12],而通过向受体植物栽培土壤添加凋落叶的方式可较好模拟凋落物自然分解对其他植物的影响,本课题组近期对该方法进行了详细阐述^[6,12]。

研究发现,樟科植物普遍具有化感作用,如香樟(*Cinnamomum camphora*)凋落叶对高羊茅(*Festuca arundinacea*)、萝卜(*Raphanus sativus*)、红苋菜(*Amaranthus mangosfanus*)和荠菜(*Capsella bursa-pastoris*)的种子萌发和幼苗生长^[13-14],银木(*Cinnamomum septentrionale*)凋落叶对小白菜(*Brassica rapa*)^[15]和桉树(*Eucalyptus grandis*)^[16]的生长均有化感作用。天竺桂(*Cinnamomum japonicum*)为樟科(Lauraceae)樟属(*Cinnamomum*)常绿乔木,为优良园林绿化树种和保健树种^[17-18]。天竺桂挥发油中化感物质含量较高^[17],其中三萜化合物冰片(bornel)占挥发油总量的 26.03%^[8,19]。因此,天竺桂可能通过各种方式释放化感物质对其邻近植物产生化感作用。而目前关于天竺桂凋落叶对其他植物影响的相关研究还鲜见报道。

凤仙花(*Impatiens balsamina*)为凤仙花科(Balsaminaceae)凤仙花属(*Impatiens*)一年生草本植物,以其观赏和药用价值而广为人知^[20-23],广布于北半球^[24]。在园林配置中,凤仙花作为常见观赏花卉,经常与其他园林树木相邻种植,容易受树木释放的化学物质的影响。同时,本课题组前期研究发现天竺桂凋落叶凋落高峰期为 5 月下旬(2012 年观测结果),而凤仙花生长期为 3~10 月^[24],因此两种植物邻近种植时天竺桂凋落叶分解过程中释放的化感

物质很可能对凤仙花的生长和生理特性造成影响。因此,本研究以凤仙花作为受体植物,以向土壤中添加天竺桂凋落叶的方式,研究天竺桂凋落叶分解初期对凤仙花生长和光合作用的影响,以探索凤仙花在受到化感物质影响时的生理响应机制,可为植物凋落物分解过程化感作用机理研究提供基础数据,同时也可为园林树种与花草搭配提供参考。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

本试验在四川农业大学科研园区进行(30°08' N, 103°00' E),海拔 600 m。试验地所处的雅安市雨城区多年平均气温 16.2 °C,月平均最高温 29.9 °C(7 月),月平均最低温 3.7 °C(1 月),≥10 °C 的积温 5 231 °C,年均日照时数 1 039.6 h,无霜期 298 d,年均降雨量 1 774.3 mm,空气平均湿度 79%,海拔 620 m,属于亚热带湿润季风气候。

1.2 试验设计

土壤选择当地农田沙壤土(pH 7.85,有机质 24.38 g·kg⁻¹,全氮 0.66 g·kg⁻¹,全磷 0.67 g·kg⁻¹,全钾 5.81 g·kg⁻¹,有效磷 128.63 mg·kg⁻¹,速效钾 15.27 mg·kg⁻¹),预先过 1 cm×1 cm 筛,平铺晾置 2 d 后,混匀,装入统一规格白色聚乙烯塑料盆(口径 28 cm,底径 17 cm,高 22 cm),每盆装土 8 kg。

2013 年 4 月 29 日,将供试凤仙花种子用 0.05% KMnO₄ 溶液浸泡 20 min,洗净,用温水浸种 2 h 后,播种于长宽高规格约为 2 m×1 m×0.5 m 砖砌苗床上,覆盖 2 cm 细沙土。2013 年 5 月中下旬于四川农业大学科研园区 20~30 年生天竺桂林内,拾取自然凋落到地表的干净、未分解的天竺桂凋落叶,风干后剪成 1 cm² 左右小块,混匀。

根据试验前期野外调查发现,天竺桂凋落高峰期出现在 5 月,年凋落量约为 7 200 kg·hm⁻²,折算到试验所用盆钵盆口面积上约 40 g(以 x 记),故以 40 g/盆作为基本添加量。采用单因素随机试验设计,设置对照(CK, 0 g·pot⁻¹, 0)、低量(L, 20 g·pot⁻¹, 0.5x)、中量(M, 40 g·pot⁻¹, 1x)和高量(H,

80 g · pot⁻¹, 2x) 4 个天竺桂凋落叶添加水平, 每个水平设 6 次重复, 共 24 盆。2013 年 5 月 24 日, 将预先称量的凋落叶与土壤混合均匀, 一次性浇透水, 之后隔天浇水, 用 HH2 土壤水分速测仪 (Delta-T, ML2x, GBR) 监测并控制土壤含水量, 保持盆内土壤湿度为田间持水量的 80% (体积含水量约 18%), 5 d 后 (2013 年 5 月 29 日) 移栽凤仙花。从苗床中挑选株高约为 10 cm 的凤仙花, 每盆随机选择 5 株均匀栽植于盆中, 常规田间管理。6 月 15 日对每盆进行间苗, 每盆均留 4 株。

为了观测添加凋落叶对土壤通气透水性是否产生影响, 根据 Inderjit 等^[25]的以相同剂量的非化感材料或者反复清洗的供体作平行试验的建议, 参照黄激激^[15]和吴秀华^[12]的浸泡蒸煮法以去除化感物质 (水溶性的和非水溶性的次生代谢物) 的凋落叶设置平行试验, 具体方法如下: 将剪碎的天竺桂凋落叶置于过量常温自来水中浸泡 48 h 后, 再于蒸锅中蒸煮 24 h。风干后同样按 4 个凋落叶水平与土壤混合装盆, 每个处理水平设 3 次重复。其余操作同上。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 地径、株高和生物量 在凤仙花移栽后 0、17、33、47、65 和 80 d 分别测定其地径和株高, 由于凤仙花生物量较大, 每盆株数有限, 因此, 仅于 10 月 23 日收获当天 (移栽 147 d) 测定各植株地上地下部分生物量。用游标卡尺测定与土壤表面接触的风仙花主径的直径作为地径; 用直尺测定从土壤表面到植株顶端的高度作为株高。生物量的测定方法为: 将每株植株地上部分和地下部分在通风干燥箱内 105 °C 杀青, 然后 80 °C 烘至恒重, 称取生物量。

1.3.2 光合色素含量 分别于 2013 年 7 月 4 日、7 月 26 日和 8 月 4 日选取各植株从顶部到底部的第 10 和第 11 片成熟叶片 2 片 (各处理 3 次重复, 每个重复 8 株植株共 16 片叶子) 带回实验室, 用“丙酮-乙醇混合液提取法”提取色素^[26], 用 UV-3200PC 型分光光度计于 470、646 和 663 nm 下测定其吸光值, 计算相关色素含量。

1.3.3 叶片光合生理特征参数 2013 年 7 月 4 日 (36 d, 晴天)、7 月 25 日 (58 d, 晴天) 和 8 月 4 日 (67 d, 晴天), 采用 Li-6400 便携式光合测定仪 (Li-Cor Inc., USA), 人工控制 CO₂ 浓度 (400 μmol CO₂ · mol⁻¹)、温度 (25 °C) 和光照强度 (1 200 μmol · m⁻² · s⁻¹), 每个处理随机选取 5 盆, 再从各盆中随机选 1 株植株, 选取该植株从顶部到底部的第 10 片叶子, 测定其净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r)、气孔导度

(G_s) 和胞间 CO₂ 浓度 (C_i), 每处理 5 次重复, 每重复记录 10 个数据。

于 7 月 25、26 日 (59 d, 晴天) 上午 9:00~11:30, 随机选取各处理测定过净光合速率的叶片 3 片, 分别进行受体植物光合-光响应与光合-CO₂ 响应的测定。各气体交换速率测定时设定叶片温度为 (25 ± 1) °C, 空气湿度为 70%, 运用自动测量程序测定。 P_n -PAR 响应: CO₂ 浓度设置为 400 μmol CO₂ · mol⁻¹, 光合有效辐射 PAR 梯度为 0、25、50、75、100、150、200、400、600、800、1 200、1 600、2 000 μmol · m⁻² · s⁻¹。 P_n - C_i 响应: PAR 设定为 1 200 μmol · m⁻² · s⁻¹, 设定 CO₂ 浓度梯度为 0、25、50、75、100、150、200、300、400、600、800、1 200、1 600、2 000 μmol CO₂ · mol⁻¹。

1.4 数据计算与处理

1.4.1 光响应曲线参数 采用直角双曲线修正模型对植物光响应曲线进行拟合^[27-28], 其表达式为:

$$P_n = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} I - R_d$$

式中, P_n 是净光合速率, α 是光响应曲线的初始斜率或表观量子效率 (AQY), β 和 γ 为系数 (单位为 m² · s⁻¹ · μmol⁻¹), I 为光合有效辐射, R_d 为暗呼吸速率。计算得到光补偿点 (LCP)、光饱和点 (LSP) 和最大净光合速率 ($P_{n \max}$)。

光饱和点 LSP 计算公式^[27-28]:

$$LSP = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma)/\beta} - 1}{\gamma}$$

光饱和点所对应的最大净光合速率 $P_{n \max}$ 计算公式^[27-28]:

$$P_{n \max} = \alpha \left(\frac{\sqrt{\beta + \gamma} - \sqrt{\beta}}{\gamma} \right)^2 - R_d$$

1.4.2 二氧化碳响应参数 采用直角双曲线修正模型拟合光合-CO₂ 响应曲线, 其表达式为^[28-29]:

$$P_n = a \frac{1 - b C_i}{1 + c C_i} C_i - R_p$$

式中, C_i 为胞间 CO₂ 浓度, a 为植物光合作用对 CO₂ 响应曲线在 $C_i = 0$ 时的斜率, 也称为羧化效率 (CE), b 和 c 为系数 (单位为 mol · μmol⁻¹), R_p 为光呼吸速率。计算得到 CO₂ 补偿点 (CCP)、CO₂ 饱和点 (CSP) 和最大净光合速率 ($P_{n \max}$)。

CO₂ 饱和点 CSP 计算公式^[28-29]:

$$CSP = \frac{\sqrt{(b + c)/b} - 1}{c}$$

CO₂ 饱和点所对应最大净光合速率 $P_{n \max}$ 计算公

式^[28-29]:

$$P_{n\max}=a\left(\frac{\sqrt{b+c}-\sqrt{b}}{c}\right)^2-R_p$$

1.4.3 化感作用效应指数(RI) 采用按照 Wil-liamson 等^[30]的方法计算,其表达式为:

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

$$RI=T/C-1(\text{当 } T<C \text{ 时})$$

式中,C 为对照值,T 为处理值,RI 为化感效应指
数,RI>0 为促进作用,RI<0 为抑制作用,绝对值
大小表示化感作用强度。

1.4.4 数据统计分析 采用统计分析软件 SPSS
16.0(SPSS Inc.,USA)对凤仙花生物量、地径、株
高、色素含量、净光合速率和气体交换参数进行单因
素方差分析(One-way ANOVA),并在方差分析显
著的情况下进行 LSD 多重比较。用 Sigmaplot
10.0(Systat software Inc.,USA)绘图。若未作说
明,文中统计显著水平均为 $\alpha=0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 添加天竺桂凋落叶对凤仙花形态指标的影响

随着天竺桂凋落叶添加量的增加,凤仙花地上、
地下部分生物量均呈降低趋势,但低量处理(L)凤

仙花地上、地下部分生物量与对照(CK)均无显著差
异,而中量(M)和高量(H)处理均显著降低了凤仙
花两部分生物量($P<0.05$);同时,M 处理对地上和
地下部分干重化感抑制效应分别为 -0.327 和
-0.230,H 处理的化感抑制效应则达到了 -0.404
和 -0.432(表 1)。

另外,凤仙花各处理地径在移栽后 0~17 d 内
均不存在显著差异,从移栽后 33 d 开始,M 和 H 处
理一直显著低于 CK,而 L 处理在整个试验阶段与
CK 均无显著差异;各凋落叶处理凤仙花株高在整
个实验阶段一直与 CK 无显著差异(表 2)。可见,
土壤中添加中量和高量天竺桂凋落叶对凤仙花生物
量和地径均有显著抑制作用,表现出明显的化感抑
制效应。

2.2 添加天竺桂凋落叶对凤仙花叶片光合色素含 量的影响

表 3 显示,在整个生长过程中,凤仙花叶片叶绿
素 a(Chl a)、叶绿素 b(Chl b)和叶绿素 a+b(Chl a
+b)的含量均随着天竺桂凋落叶添加量增加而下
降。其中,凤仙花叶片 Chl a 含量在 H 处理中一直
显著低于 CK,在 M 处理下于移栽 58 d 和 67 d 时显
著低于 CK,而在 L 处理下始终与对照无显著差异;

表 1 天竺桂凋落叶处理对凤仙花生物量的影响(平均值±标准差)

Table 1 Effects of *C. japonicum* leaf litter addition on biomass accumulation of *I. balsamina*(mean±SD)

处理 Treatment	地上部分干重 Dry weight of aerial part of plant		地下部分干重 Dry weight of underground part of plant	
	测定值 Observation/(g·plant ⁻¹)	化感指数(RI) Response index	测定值 Observation/(g·plant ⁻¹)	化感指数(RI) Response index
CK	4.01±1.60a	—	0.74±0.19a	—
L	3.33±1.47ab	-0.170	0.79±0.11a	0.063
M	2.70±1.13bc	-0.327	0.57±0.06ab	-0.230
H	2.39±1.10c	-0.404	0.42±0.16b	-0.432

注:CK、L、M、H 分别表示对照及低、中、高量凋落叶添加水平;同列不同小写字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异;下同。

Note:CK,L,M and H stand for the control,low,medium and high level addition of *C. japonicum* leaf litter,respectively;Different normal letters in the same column indicate significant difference among treatments at 0.05 level. The same as below.

表 2 天竺桂凋落叶添加对凤仙花地径和株高的影响(平均值±标准差)

Table 2 Effects of *C. japonicum* leaf litter addition on basal diameter and height of *I. balsamina*(mean±SD)

指标 Index	处理 Treatment	移栽天数 Days after transplanting/d					
		0	17	33	47	65	80
地径 Basal diameter /mm	CK	2.98±0.50a	5.18±1.05a	10.73±1.93a	13.43±2.39a	14.39±2.93a	14.84±2.93a
	L	3.04±0.58a	5.69±1.13a	10.49±1.98a	13.17±2.71ab	13.03±2.50ab	14.07±2.60ab
	M	3.00±0.43a	5.05±1.21a	9.42±2.23b	11.95±2.00bc	12.10±1.96b	12.99±2.22bc
	H	2.78±0.49a	5.24±1.50a	9.26±1.66b	11.64±1.64c	11.94±2.05b	12.60±1.93c
株高 Height/cm	CK	10.75±1.69a	17.43±2.83a	35.18±5.00ab	48.09±6.24a	58.11±8.45a	59.89±9.85a
	L	11.05±1.68a	18.69±2.39a	37.39±5.30a	50.27±7.18a	61.05±9.89a	63.90±7.90a
	M	10.71±1.78a	17.53±2.93a	33.36±7.66b	46.74±8.13a	58.13±9.89a	59.06±10.83a
	H	10.68±1.66a	18.01±3.44a	32.95±5.24b	46.69±6.54a	60.80±8.47a	64.01±8.52a

各凋落叶添加处理凤仙花叶片 Chl b 含量在移栽 36 d 和 67 d 后均无显著差异,而 M 和 H 处理 Chl b 含量在移栽 58 d 时均显著低于 CK;凤仙花叶片 Chl a+b 含量在 M 和 H 处理下于移栽 57 d 和 68 d 时均显著低于 CK;凤仙花叶片叶绿素 a/b(Chl a/Chl b)在 M 和 H 处理下仅于移栽 57 d 时显著高于 CK,而在其他两个时间点各处理间不存在显著差异;凤仙花类胡萝卜素(Car)的含量在移栽 58 d 时随着天竺桂凋落叶添加量的增加而升高,且 M 和 H 处理显著高于 CK,而在其他两个时间点各处理间不存在显著差异。总体上可以看出,凤仙花移栽 36 d 和 67 d 后,土壤中添加的天竺桂凋落叶对凤仙花叶片光合色素含量的影响并不大;而在移栽 58 d 后,M

和 H 处理显著抑制了其 Chl a、Chl b 和 Chl a+b 含量,却促进了 Chl a/b 和类胡萝卜素(Car)的含量。

2.3 添加天竺桂凋落叶对凤仙花净光合速率和气体交换参数的影响

表 4 显示,受到天竺桂凋落叶添加的影响,H 处理凤仙花叶片净光合速率(P_n)在整个生长阶段始终受到显著抑制;M 处理 P_n 在移栽 36 d 和 58 d 时也显著低于 CK,在移栽 67 d 后与 CK 相近;而 L 处理 P_n 在移栽 36 d 和 58 d 时与对照无显著差异,却在移栽 67 d 后显著高于 CK;各凋落叶处理凤仙花叶片气孔导度(G_s)在各时期均与 CK 处理无显著差异;但移栽 58 d 后,M 和 H 处理凤仙花叶片胞间 CO_2 浓度(C_i)显著高于 CK,H 处理蒸腾速率(T_r)

表 3 天竺桂凋落叶添加对凤仙花光合色素的影响

Table 3 Effects of *C. japonicum* leaf litter addition on photosynthetic pigments of *I. balsamina*(mean±SD)

移栽天数 Days after transplanting/d	处理 Treatment	叶绿素 a Chl a /(mg·g ⁻¹)	叶绿素 b Chl b /(mg·g ⁻¹)	叶绿素 a+b Chl(a+b) /(mg·g ⁻¹)	叶绿素 a/b Chl a/Chl b	类胡萝卜素 Car /(mg·g ⁻¹)
36	CK	3.14±0.33a	1.40±0.32a	4.54±0.66a	2.28±0.29a	0.62±0.14a
	L	2.95±0.23a	1.37±0.30a	4.31±0.53a	2.18±0.30a	0.57±0.14a
	M	2.84±0.11a	1.28±0.03a	4.12±0.14a	2.20±0.04a	0.66±0.08a
	H	2.45±0.34b	1.21±0.13a	3.65±0.47a	2.02±0.08a	0.56±0.07a
58	CK	3.29±0.06a	3.02±0.05a	6.31±0.11a	1.09±0.00b	0.10±0.01b
	L	2.94±0.02a	2.76±0.15a	5.71±0.17a	1.07±0.05b	0.07±0.05b
	M	2.54±0.12b	1.66±0.01b	4.20±0.12b	1.53±0.08ab	0.32±0.05a
	H	1.94±0.33c	1.05±0.87c	3.00±0.72c	1.92±0.39a	0.36±0.03a
67	CK	1.56±0.04a	0.46±0.01a	2.01±0.05a	3.41±0.02a	0.48±0.03a
	L	1.38±0.04ab	0.40±0.01a	1.78±0.05ab	3.49±0.05a	0.45±0.02a
	M	1.30±0.16b	0.39±0.05a	1.69±0.22b	3.36±0.05a	0.42±0.05a
	H	1.28±0.07b	0.38±0.04a	1.66±0.11b	3.35±0.14a	0.42±0.02a

表 4 天竺桂凋落添加对凤仙花净光合速率和气体交换参数的影响

Table 4 Effects of *C. japonicum* leaf litter addition on net photosynthetic rate and gas exchange parameters of *I. balsamina*(mean±SD)

移栽天数 Days after transplanting/d	处理 Treatment	光合速率 P_n /($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	气孔导度 G_s /($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	胞间 CO_2 浓度 C_i /($\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	蒸腾速率 T_r /($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	水分利用率 WUE /($\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$)
36	CK	17.68±1.08a	0.35±0.00a	262.60±1.95a	5.61±0.14a	3.33±0.10a
	L	17.40±0.39a	0.36±0.04a	268.80±8.04a	6.14±0.52a	2.85±0.21b
	M	13.86±0.93b	0.35±0.05a	271.60±4.51a	6.13±0.28a	1.57±0.07c
	H	10.62±0.87c	0.28±0.12a	279.20±26.40a	6.27±1.62a	1.77±0.40c
58	CK	18.34±1.35a	0.34±0.12ab	262.6±43.14b	4.366±0.77b	4.35±1.07a
	L	17.88±2.59a	0.29±0.14b	239.6±55.15b	4.00±1.20b	4.75±1.21a
	M	10.52±1.08b	0.36±0.15ab	323.8±6.61a	4.76±0.38b	2.22±0.31b
	H	10.23±1.07b	0.44±0.11a	333.0±7.52a	5.72±0.62a	1.80±0.21b
67	CK	7.81±0.95b	0.18±0.09ab	308.0±39.97ab	2.37±0.89ab	3.64±1.13a
	L	8.94±0.72a	0.17±0.01a	296.6±11.87b	2.54±0.12b	3.52±0.30a
	M	6.85±1.05b	0.21±0.12b	309.2±39.54ab	3.06±1.38ab	2.66±1.19a
	H	6.15±1.22c	0.29±0.06b	340.2±17.63a	4.34±0.59a	1.47±0.55b

也显著高于CK,其余处理和移栽时间的 C_i 和 T_r 均与CK无显著差异。另外,在凤仙花的整个生长过程,其水分利用率(WUE)在移栽36 d时各处理均低于CK,在移栽58 d时M和H处理低于CK,移栽67 d时仅H处理显著低于对照,即H处理WUE始终显著低于CK。总体上而言,在凤仙花整个生长过程中,其叶片 P_n 与WUE均随天竺桂凋落叶添加量的增加而下降,而 G_s 、 C_i 和 T_r 3个气体交换参数却呈相反趋势,且中量和高量添加天竺桂凋落叶处理的 P_n 和WUE受到的抑制作用更明显。

2.4 不同天竺桂凋落叶添加量下凤仙花对光照和CO₂ 的响应特征

2.4.1 光响应特征 随着光合有效辐射PAR的增强,在低光强($<200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)时,各处理凤仙花叶片 P_n 迅速上升;但随着光强继续增强, P_n 值逐渐趋于平缓,且各处理凤仙花的 P_n -PAR曲线呈现出明显的梯度变化, P_n 大小顺序表现为:CK $>$ L $>$ M $>$ H(图1, A)。在光响应特征参数中(表5),凤仙花表观量子效率(AQY)、最大净光合速率($P_{n \max}$)和暗呼吸速率(R_d)均随天竺桂凋落叶添加量的增加而降低,而其光补偿点(LCP)和光饱和点

(LSP)则随添加量呈升高趋势。其中,H处理的AQY、 $P_{n \max}$ 和 R_d 分别比CK降低了48.09%、28.58%和32.79%,而LCP与LSP分别比CK高出29.71%、45.30%。

2.4.2 CO₂ 响应特征 由图1, B中CO₂ 响应曲线可知,在0~2 000 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$ 的CO₂ 浓度范围内,各处理凤仙花叶片 P_n 值均随凋落叶添加量的增加而呈现出与光响应曲线一致的梯度变化:CK $>$ L $>$ M $>$ H。而在CO₂ 响应特征参数中,随着凋落叶施入量的增加,凤仙花叶片RuBP羧化效率(CE)、最大净光合速率($P_{n \max}$)和光呼吸速率(R_p)总体上表现出逐渐下降的趋势(表6),其中H处理的CE、 $P_{n \max}$ 和 R_p 分别比CK降低65.24%、61.23%和56.40%,而L处理与CK相差不大;各处理凤仙花叶片CO₂ 补偿点(CCP)随凋落叶添加量总体表现出逐渐升高的趋势;凤仙花叶片的CO₂ 饱和点(CSP)在L和M处理下略小于CK,但在H处理下急剧成倍增加,其CSP是CK的2.69倍。

各处理条件下凤仙花叶片光响应曲线和二氧化碳响应曲线及其特征参数分析表明,天竺桂凋落叶添加不仅降低了凤仙花在充足光强(光饱和点)和充

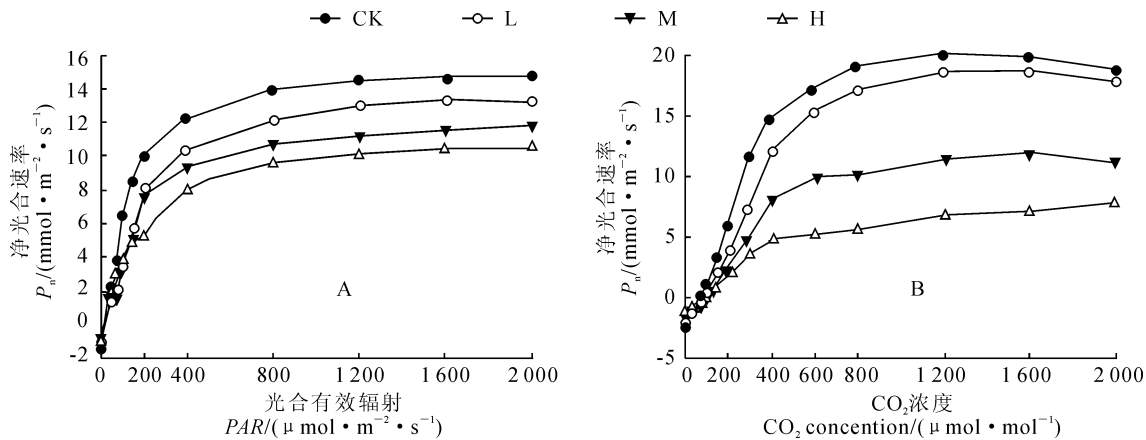


图1 不同凋落叶添加量处理下凤仙花光合-光响应曲线和光合-CO₂ 响应曲线
Fig. 1 Light response curve and CO₂ response curve of photosynthesis of *I. balsamina* under different leaf litter addition treatments

表5 不同凋落叶添加量处理下凤仙花叶片的光响应特征参数

Table 5 Parameters obtained from light response curve of *I. balsamina* leaves under different leaf litter addition treatments

处理 Treatment	表观量子效率 AQY $/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	光补偿点 LCP $/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	光饱和点 LSP $/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	最大净光合速率 $P_{n \max}$ $/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	暗呼吸速率 R_d $/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$
CK	0.131	15.4	1 438	14.7	1.83
L	0.073	21.6	1 483	13.3	1.47
M	0.070	18.8	1 510	11.6	1.23
H	0.068	19.9	2 089	10.5	1.23

表 6 不同凋落叶量处理下凤仙花叶片的 CO₂ 响应特征参数

处理 Treatment	RuBP 羧化效率 CE	CO ₂ 补偿点 CCP	CO ₂ 饱和点 CSP	最大净光合速率 $P_{n\max}$	光呼吸速率 R_p
	$/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$
CK	0.098 1	59.54	1 076	20.35	5.16
L	0.084 8	71.83	923	19.10	5.44
M	0.039 5	81.37	1 016	11.98	2.96
H	0.034 1	80.60	2 890	7.89	2.25

表 7 添加浸提蒸煮后的天竺桂凋落叶对
凤仙花生长指标和净光合速率的影响

Table 7 Effect of steamed *C. japonicum*
leaf litter addition on growth index and P_n
of *I. balsamina* (mean±SD)

处理 Treatment	地上生物量 Dry weight aboveground /cm	株高(33 d) Height/cm	光合速率(58 d) Photosynthetic ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
CK	4.01±1.60a	35.18±5.00a	18.34±1.34a
L	4.10±1.99a	34.63±5.53a	17.78±2.63a
M	4.54±2.16a	32.08±6.23a	18.36±0.64a
H	4.38±2.18a	33.91±6.11a	17.66±0.59a

足 CO₂ 浓度(CO₂ 饱和点)下的光合能力($P_{n\max}$ 下降),也降低了其在低光强($<200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)和低 CO₂ 浓度($<200\ \mu\text{mol}\ \text{CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}$)下的对光(AQY 下降)和 CO₂ (CE 下降)的利用和适应能力。

2.5 浸提蒸煮后的天竺桂凋落叶添加对凤仙花生长指标和净光合速率的影响

经浸提蒸煮后的天竺桂凋落叶添加入土壤后,各添加量处理凤仙花的地上生物量、株高和净光合速率均与空白对照处理无显著差异(表 7),表明添加天竺桂凋落叶没有对土壤理化性质造成明显改变而影响凤仙花生长,即采用向土壤中添加凋落叶的方式研究天竺桂凋落叶对凤仙花光合影响是可行的。

3 讨 论

光合色素是植物进行光合作用的物质基础,其含量高低在一定程度上反映了植物光合作用的潜力^[31]。本研究发现,天竺桂凋落叶剂量越大,其对凤仙花光合色素的抑制作用越强,作用的持续时间也相对越长,因为在 67 d 时 M 和 H 处理的各色素含量仍受到显著抑制,而 L 处理未受到显著抑制。Car 除在光合作用中行使其功能外,还可吸收剩余能量,保护叶绿素^[32],M 和 H 处理的 Car 含量

均显著高于 CK 和 L 处理,这可能是凤仙花光合系统对凋落叶化感效应的一种应对措施。吴凤芝等^[31]的研究结果表明,高量的化感物质苯丙烯酸显著影响了受体幼苗的叶绿素含量,但低量的苯丙烯酸处理受体后促进了其叶绿素的含量,与本研究不尽相同,这可能与供体与受体、处理方式、化感物质的种类和水平不同有关。化感物质会对细胞膜系统和叶绿体等细胞器的超微结构产生破坏^[33],对叶绿素含量的影响是其最直观的表现形式^[34]。周凯等^[35]研究菊花(*Dendranthema morifolium*)自毒作用时发现,随着菊花叶片水浸液浓度的增加,菊花叶片的 P_n 和 G_s 均呈下降趋势,叶片叶绿素合成受到抑制或其降解受到促进。曾任森等^[36-37]研究化感物质黑麦酮酸 F(SAF)时发现其通过严重破坏油菜(*Brassica campestris*)、玉米(*Zea mays*)和水稻(*Oryza sativa*)等作物叶绿体片层结构来削弱受体植物的光合作用。本研究中,添加天竺桂凋落叶可能破坏凤仙花叶绿体细胞器,抑制叶片叶绿素的合成或促使其降解,使得叶绿素含量下降,光合作用受到抑制。另外本试验还发现,移栽 36 d 和 67 d 后,天竺桂凋落叶添加对凤仙花光合色素含量的抑制作用不如 58 d 时强烈,因为移栽 58 d 后,M 和 H 处理 Chl a、Chl b 和 Chl a+b 含量均受到显著抑制,这可能与凋落叶中化感物质分不同阶段释放有关。

植物叶片光合效率降低的自身因素主要有部分气孔关闭导致的气孔限制和叶肉细胞光合活性下降导致的非气孔限制两类^[38]。天竺桂移栽后的整个生长过程中,H 处理 P_n 均受到显著抑制, G_s 、 C_i 和 T_r 3 个气体交换参数基本上随天竺桂凋落叶添加量的增加而升高,这表明本研究中添加天竺桂凋落叶对凤仙花 P_n 的影响并不是由气孔限制所引起,而主要是由于光合色素受到破坏引起的。WUE 在整个移栽后的生长过程中均与 P_n 呈现相似的下降趋势,这表明天竺桂凋落叶释放的化感物质可能促进了凤仙花的气孔开放,从而增加凤仙花的蒸腾速率,降低其水分利用率。有研究表明,胁迫下植物会尽

量开放气孔,以吸收更多的 CO_2 ,加强光合作用^[39],气孔开放程度增大,导致 G_s 、 C_i 和 T_r 升高,蒸腾散失的水分越多,WUE 就会降低,这一理论与本研究结果吻合。目前关于通过添加凋落叶研究植物化感作用的结果都表明气孔限制是植物凋落物分解影响受体光合作用的主要因素,即 G_s 、 C_i 和 T_r 3 个参数随 P_n 的下降而下降^[7,40]。而与本研究结果有所不同,这可能是因为供体不同,产生的化感物质不同,其作用方式存在差异,而且受体自身应对逆境的机制也会对结果有影响。

植物光响应曲线与 CO_2 响应曲线能反映植物对环境光照和 CO_2 浓度的要求和适应能力^[41]。本研究中随着天竺桂凋落叶量的增加,AQY 和 CE 不断下降,表明添加天竺桂凋落叶降低了凤仙花对弱光和低浓度 CO_2 的利用能力。随凋落叶量的增加, R_p 呈降低趋势,这表明植物自身对过剩光能的适应力下降,说明天竺桂凋落叶的化感物质抑制了凤仙花的叶黄素循环光能热耗散机制^[42]; R_d 的趋势也降低,表明凤仙花叶片的生理活性下降,可能原因是凤仙花维持呼吸减弱导致,这与实验过程中观测到的植株生长势较弱,地径、株高和生物量等形态指标值较低相符^[41]。董志新等^[43]研究表明,较低的 LCP 和较高的 LSP 是植物具有较强适应光环境能力的体现,本实验中凋落叶添加使 LCP 和 LSP 均高于 CK,与吴秀华等^[7]和李羿桥等^[40]的研究结果相反,可能是因为凤仙花对天竺桂释放的化感物质胁迫有所适应,尽可能地通过增加光适应范围来应对,但光合能力是受到抑制的,因为 $P_{n\max}$ 随凋落物量增加而下降(表 5)。CCP、CSP 均随天竺桂凋落叶量的增加而呈上升趋势,表明在同等条件下,经过天竺桂凋落叶处理的凤仙花体内同样的生命活动需要消耗更多的同化底物,降低了同化底物的利用率,这与陈良华等^[41]的研究结果相似。凋落叶添加处理不但降低了凤仙花净光合速率,同时也降低了凤仙花对弱光和低浓度 CO_2 的利用能力,这可能是因

为天竺桂凋落叶释放的化感物质破坏叶绿素细胞器,抑制了叶绿素的合成或促进了叶绿素分解,导致其生理活性减弱,植株长势较差,从而降低了同化底物的利用率。

生物量积累和形态指标的变化动态更能直接反映凋落叶添加对凤仙花生长的影响。本研究发现,L 处理对凤仙花地上和地下部生物量影响不显著,而 M 和 H 处理均起到显著的抑制作用;相似地,在地径和株高上,L 和 H 处理凤仙花在 33 d 后受到显著的抑制作用。凤仙花生长受到抑制可能与其光合生理受到抑制有较大关联,因为光合能力降低,合成的有机物质减少,就会导致生长发育受限。从时间上看,移栽后的前 17 d,凋落叶对凤仙花生长影响极小,而 33 d 后表现出明显抑制作用,65 d 后凋落叶的抑制效应又有所减弱,甚至对株高生长还有一定的促进作用。这与凋落叶化感效应在叶绿素上的作用动态一致,这一现象可能受凋落叶分解过程化感物质释放动态的影响。

综上所述,土壤中低量添加天竺桂凋落叶处理($20\text{ g} \cdot \text{pot}^{-1}$)叶对凤仙花的生长基本无影响,而中量($40\text{ g} \cdot \text{pot}^{-1}$)和高量($80\text{ g} \cdot \text{pot}^{-1}$)凋落叶添加对凤仙花生长具有很强的抑制作用,特别是在移栽后的 30~60 d 之间。在这段时间内,天竺桂凋落叶可能释放了大量化感物质,并通过抑制叶绿素合成、限制非气孔因素以及降低对光和 CO_2 的利用能力等途径降低凤仙花光合能力,从而抑制其生长。天竺桂移栽约 60 d 后,天竺桂凋落叶对凤仙花光合特性的抑制作用有所下降,可能是由于化感物质释放量减少,且同时凋落叶释放了一定营养物质,对凤仙花某些指标的生长甚至有促进作用。因此,在园林植物搭配中,应避免将大量天竺桂凋落叶混入土壤,或使其至少分解 2 个月以上。当然,凤仙花光合生理与生长受到影响的最直接根源是什么,是化感物质直接进入受体体内发挥作用,还是通过影响土壤微生物等间接地发挥作用,还有必要进一步探讨。

参考文献:

- [1] RICE EL. Allelopathy. Second Edition[M]. New York: Academic Press, 1984.
- [2] HUANGFU CH H(皇甫超河), CHEN D Q(陈冬青), WANG N N(王楠楠), et al. The mutual allelopathic effect between invasive plant *Flaveria bidentis* and four forage species[J]. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2010, 19(4): 22–32 (in Chinese).
- [3] LI Y ZH(李愈哲), FAN J W(樊江文), YIN X(尹昕), et al. Allelopathic interactions between invasive plant *Solidago canadensis* and native plant *Phragmites australis*[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2011, 22(5): 1 373–1 380 (in Chinese).
- [4] KONG CH H(孔垂华), XU X H(徐效华), LIANG W J(梁文举), et al. Non-phenolic allelochemicals in root exudates of an allelopathic

- rice variety and their identification and weed-suppressive activity[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2004, **24**(7): 1 317—1 322(in Chinese).
- [5] LI G(李 贵), WU J L(吴竞仑), WANG Y ZH(王一专), *et al.* Effects of transplanting density and water depth on interference of allelopathic rice in weeds[J]. *Journal of Shanghai Jiaotong University* (Agriculture Science) (上海交通大学学报·农业科学版), 2007, **25**(6): 561—565(in Chinese).
- [6] 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).
- [7] 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).
- [8] HUANG T F(黄天芳). The important roles of secondary metabolites in plant survival[J]. *Journal of Biology* (生物学杂志), 2003, **20**(5): 60—61(in Chinese).
- [9] KONG CH H(孔垂华). Problems needed attention on plant allelopathy research[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 1998, **9**(3): 332—336(in Chinese).
- [10] CAO G Q(曹光球), LIN S Z(林思祖), HU Z Q(胡宗庆), *et al.* Allelopathic effects of allelochemicals in *Cunninghamia lanceolata* litter and humus soil on its seed germination after decomposing for three months[J]. *Journal of Plant Resources and Environment* (植物资源与环境学报), 2007, **16**(4): 56—60(in Chinese).
- [11] YUAN H(袁 航), HOU F J(侯扶江). The allelopathy effect of litter from three dominant species on alfalfa seedlings growth in the Loess Plateau[J]. *Pratacultural Science* (草业科学), 2010, **27**(6): 20—24(in Chinese).
- [12] 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).
- [13] LI J Y(李建勇), YANG X H(杨小虎), AO Y S(奥岩松). Allelopathy of rhizosphere soil of *Cinnamomum camphora* (L.) Presl[J]. *Ecology and Environment* (生态环境), 2008, **17**(2): 763—765(in Chinese).
- [14] WANG CH(王 琛), LIAO Y M(廖琰明), WU J(吴 坚), *et al.* Turfgrass evaluation and analysis of factors inhibiting turfgrass growth under camphor trees[J]. *Journal of Shanghai Jiaotong University* (Agriculture Science) (上海交通大学学报·农业科学版), 2010, **28**(1): 1—8(in Chinese).
- [15] 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).
- [16] HUANG W W, HU T X, CHEN H, *et al.* Impact of decomposing *Cinnamomum septentrionale* leaf litter on the growth of *Eucalyptus grandis* saplings[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2013, **70**: 411—417.
- [17] CAI J X(蔡建秀), YOU Z Q(尤祖卿), HUANG X D(黄晓冬), *et al.* Bioactive essential oils from *Cinnamomum japonicum* Sibe[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), 2006, **14**(5): 403—408(in Chinese).
- [18] WEI ZH D(魏振铎). Preliminary study of wild *Cinnamomum japonicum* resource protection in Luanchuan County[J]. *Journal of Henan Forestry Science and Technology* (河南林业科技), 2010, **30**(2): 26—27(in Chinese).
- [19] 孔垂华, 胡 飞. 植物化感(相生相克)作用及其应用[M]. 北京: 中国农业出版社, 2001.
- [20] YANG X, SUMMERHURST D K, KOVAL S F, *et al.* Isolation of an antimicrobial compound from *Impatiens balsamina* L. using bioassay-guided fractionation[J]. *Phytotherapy Research*, 2001, **15**: 676—680.
- [21] 陈俊愉. 中国花卉品种分类学[M]. 北京: 中国林业出版社, 2001.
- [22] IMAM M Z, NAHAR N, AKTER S, *et al.* Antinociceptive activity of methanol extract of flowers of *Impatiens balsamina* [J]. *Journal of Ethnopharmacology*, 2012, **142**(3): 804—810.
- [23] WANG D SH(王东升), HUANG J L(黄江丽), ZHANG ZH H(张志红), *et al.* Effects of plant solid powder and ethanol extract of *Impatiens balsamina* on microbial metabolic parameters during *in vitro* rumen fermentation[J]. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2013, **22**(2): 87—93(in Chinese).
- [24] 于胜祥. 中国凤仙花[M]. 北京: 北京大学出版社, 2012.
- [25] INDERJIT, NILSEN E T. Bioassays and field studies for allelopathy in terrestrial plants: progress and problems[J]. *Critical Reviews in*

- Plant Sciences*, 2003, **22**(3): 221–238.
- [26] YANG M W(杨敏文). Study on rapid determination of chlorophyll content of leaves[J]. *Chinese Journal of Spectroscopy Laboratory*(光谱实验室), 2002, **19**(4): 478–481(in Chinese).
- [27] YE Z P, YU Q. A coupled model of stomatal conductance and photosynthesis for winter wheat[J]. *Photosynthetica*, 2008, **46**: 637–640.
- [28] YE Z P(叶子飘). A review on modeling of responses of photosynthesis to light and CO₂[J]. *Journal of Plant Ecology*(植物生态学报), 2010, **34**(6): 727–740(in Chinese).
- [29] YE Z P(叶子飘), YU Q(于强). A comparison of response curves of winter wheat photosynthesis to flag leaf intercellular and air CO₂ concentrations[J]. *Chinese Journal of Ecology*(生物学杂志), 2009, **28**(11): 2 233–2 238(in Chinese).
- [30] WILLIAMSON G B, RICHARDSON D. Bioassays for allelopathy: measuring treatment responses with independent controls[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1998, **14**(1): 181–187.
- [31] WU F ZH(吴凤芝), PAN K(潘凯), ZHOU X Y(周秀艳). Effects of cinnamic acid on physiological characteristics of *Cucumis sativus* seedling[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报), 2005, **16**(5): 915–918(in Chinese).
- [32] LICHTENTHALER H K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes[J]. *Methods in Enzymology*, 1987, **148**: 350–382.
- [33] WU F ZH(吴凤芝), PAN K(潘凯), MA F M(马凤鸣), *et al.* Effects of cinnamic acid on photosynthesis and cell ultrastructure of cucumber seedlings[J]. *Acta Horticulturae Sinica*(园艺学报), 2004, **31**(2): 183–188(in Chinese).
- [34] JIA L M(贾黎明), ZHAI M P(翟明普), FENG CH H(冯长红). Effects of allelopathic substances on the growth and photosynthesis of *Pinus tabulaeformis* seedlings[J]. *Journal of Beijing Forestry University*(北京林业大学学报), 2003, **25**(4): 6–10(in Chinese).
- [35] ZHOU K(周凯), GUO W M(郭维明), WANG ZH F(王智芳), *et al.* Autotoxicity of aquatic extracts from chrysanthemum and rhizosphere soil on photosynthesis in the same plant species[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*(中国生态农业学报), 2009, **17**(2): 318–322(in Chinese).
- [36] ZENG R S, LUO S M, SHI Y H, *et al.* Physiological and biochemical mechanism of allelopathy of secalonic acid F on higher plant[J]. *Agronomy Journal*, 2001, **93**(1): 72–79.
- [37] ZENG R S(曾任森), LUO SH M(骆世明), SHI Y H(施月红). Allelopathic effects of secalonic acid F produced by *Aspergillus japonicus* on *Zea mays*[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报), 2004, **15**(1): 145–148(in Chinese).
- [38] XU D Q(许大全). Some problems in stomatal limitation analysis of photosynthesis[J]. *Plant Physiology Communications*(植物生理学通讯), 1997, **33**(4): 241–244(in Chinese).
- [39] LI CH(李成), HU D M(胡丁猛). Responses of ten landscaping tree species to SO₂[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*(西北植物学报), 2006, **26**(2): 407–411(in Chinese).
- [40] LI Y Q(李羿桥), LI X(李西), HU T X(胡庭兴), *et al.* Effects of *Eucalyptus grandis* leaf litter decomposition on the growth and photosynthetic characteristics of *Eremochola ophiuroides*[J]. *Acta Prataculturae Sinica*(草业学报), 2013, **22**(3): 169–176(in Chinese).
- [41] CHEN L H(陈良华), GONG P(弓平), YANG W Q(杨万琴), *et al.* Effects of allelopathy from the early decomposition of eucalypt leaf on the photosynthetic characteristics of *Brassica chinese* L. [J]. *Journal of Sichuan Agricultural University*(四川农业大学学报), 2012, **30**(2): 174–180(in Chinese).
- [42] WANG L J(汪良驹), LIU W Q(刘卫琴), SUN G R(孙国荣), *et al.* Effects of 5-aminolevulinic acid on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of radish seedlings[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*(西北植物学报), 2005, **25**(3): 488–496(in Chinese).
- [43] 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 CO₂ concentration in different alfalfa varieties[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 2007, **27**(6): 2 272–2 278(in Chinese).