

云南蓝果树对种子萌发及幼苗生长的自毒效应

张珊珊, 向振勇, 康洪梅, 杨文忠*

(国家林业局云南珍稀濒危森林植物保护和繁育重点实验室, 云南 昆明 650201)

摘要:云南蓝果树为中国特有极度濒危一级保护植物,为探讨云南蓝果树濒危机理并进行有效保护,通过野外原位实验和室内受控实验相结合的方法,研究云南蓝果树对种子萌发及幼苗生长是否有自毒效应。结果表明:野外条件下,云南蓝果树的种子萌发受野外枯枝落叶和自身种皮的显著抑制;室内受控实验发现,云南蓝果树的根、茎、叶和种皮浸提液对种子萌发都有不同程度的显著抑制作用,其中,根的抑制作用最强(80.90%),种皮的抑制作用最弱(13.59%),而且云南蓝果树的根、茎、叶浸提液和根际土壤对幼苗生长(株高、叶片数和生物量)也表现出显著的抑制作用。

关键词:云南蓝果树;极度濒危种;自毒效应;种子萌发;幼苗生长

中图分类号:S754

文献标识码:A

Autotoxicity of *Nyssa yunnanensis* on Seed Germination and Seedling Growth

ZHANG Shan-shan, XIANG Zhen-yong, KANG Hong-mei, YANG Wen-zhong

(Key Laboratory of Rare and Endangered Forest Plant of State Forestry Administration, Kunming 650201, Yunnan, China)

Abstract: *Nyssa yunnanensis* is a critically endangered species in China, with only 8 wild populations left in Yunnan. In order to study the causes of endangerment and make effective protection, both methods of *in-situ* experiment in field and manipulated greenhouse experiments were used to examine whether *N. yunnanensis* had autotoxic effects on seed germination and seedling growth. The results demonstrated that the seed germination of *N. yunnanensis* was significantly inhibited by the litter in the field and its seed capsule. Also, different organs of *N. yunnanensis* aqueous extract have significant negative effects on seeds germination, among which the inhibition rate of root aqueous extracts (80.90%) was significantly higher than that of other parts' aqueous extracts. Furthermore, the seedling growth (shoot height, number of leaves and biomass) of *N. yunnanensis* was suppressed by aqueous extracts of different organs of itself. And seedling growth was significantly poorer on the soil where *N. yunnanensis* had previously grown than on the soils where *N. sinensis* had previously grown or no plants had grown. The results are consistent with the hypothesis that *N. yunnanensis* negatively affects its natural regeneration through autotoxicity.

Key words: *Nyssa yunnanensis*; critically endangered species; autotoxicity; seed germination; seedling growth

云南蓝果树(*Nyssa yunnanensis* W. C. Yin)为蓝果树科(Nyssaceae)蓝果树属(*Nyssa* Gronov ex Linn.)植物,落叶大乔木,国级I级重点保护野生植

物,云南特有种和极危种^[1]。在云南蓝果树野生资源调查过程中发现,云南蓝果树极度濒危,仅在云南南部西双版纳州景洪市发现2个天然种群,共8株。

收稿日期:2013-06-07

基金项目:云南省应用基础研究青年项目“森林凋落物对云南蓝果树天然更新的影响(2013FD075)”;国家林业局野生动植物保护管理项目“云南蓝果树、毛枝五针松人工繁育与重引入(2013YB1002)”

作者简介:张珊珊(1984-),女,安徽宿州人,博士,从事珍稀濒危森林植物保护研究. E-mail: zhang_ss1012@163.com

* 通讯作者. E-mail: wzyang2004@126.com

连续3 a 调查均发现林下有种子散落,但无幼苗^[1]。可见,天然种群中云南蓝果树的种子萌发和幼苗生长出现了严重问题,导致其天然更新困难,种群数量已低于稳定存活界限,濒临灭绝,属于典型的极小种群物种和极度濒危物种;但迄今为止,对云南蓝果树濒危机制的研究甚少,仅见于系统分类、形态修订及种子萌发特性等方面的研究^[2-3]。种子萌发和幼苗生长被认为是森林成功更新的重要阶段,是植物种群动力学研究的主要瓶颈^[4-5]。种子萌发和幼苗生长一般受光照^[6-7]、营养、水分和捕食等生态因子和同一群落物种间相互作用的影响^[8]。化感作用被认为是调节植物种内(自毒作用)或种间作用的重要方式^[9],其中,自毒作用是指植物因无益代谢物的过度积累而自身受抑制的现象^[10],通常会抑制自身种子萌发和幼苗生长,限制后代繁衍^[11]。已有研究证实,种内自毒作用是影响针叶林天然更新成败的关键因素,它限制了自身幼苗的生长,对其林分更新有一定的阻碍作用^[12-13]。濒危植物云南蓝果树是否存在自毒作用?天然更新困难是否与自毒效应有关?目前为止未见报道。本研究通过野外原位实验和室内受控实验相结合的方法,研究云南蓝果树对种子萌发和幼苗生长是否有自毒效应,并初步探讨自毒效应在云南蓝果树种群天然更新困难中的作用。

1 材料和方法

1.1 野外条件下云南蓝果树种子的萌发浸提试验

试验采用随机区组裂区设计,根据云南蓝果树野外资源分布调查结果,在研究区域中的天然林内寻找到3株结有果实的云南蓝果树,以目标植株为中心,5~8 m为半径画圆(试验小区与树干保持一定距离,且试验小区落入树冠投影为准),将圆按120°平均分为3等份,在每1/3等分的裂区里随机布置4个1 m×1 m的小区,共有3(植株)×3(等分)×4(小区)=36个小区。

4个1 m×1 m小区分别设置4种处理:(1)自然状态下,不做任何处理(CK);(2)除去枯枝落叶层,种子不作处理(T1);(3)保存枯枝落叶层,种子经过去除外种皮的洗涤处理(T2);(4)除去枯枝落叶层,种子经过去除外种皮的洗涤处理(T3)。于试验小区上方2 m处分别用网遮盖,以防日后云南蓝果树果实落入影响试验结果,挂上记录牌。T1~T3处理中,每个小区内撒播100粒云南蓝果树种子,每

隔1周记录种子萌发情况,直至数据没有发生显著变化。

1.2 云南蓝果树根、茎、叶、种皮浸提液的制备及对种子萌发和幼苗生长影响的试验

1.2.1 浸提液的制备 从野外自然生长状态下的云南蓝果树自然种群植株周围取样,将其根、茎、叶、种皮分开,用蒸馏水清洗干净后用吸水纸吸干表面,65℃恒温烘干,粉碎。分别称取50 g加入1 000 mL蒸馏水(1:20),黑暗条件下室温浸泡24 h,过滤后的滤液即为浸提液。

1.2.2 浸提液对种子萌发影响的试验 将根、茎、叶、种皮浸提液加入到培养皿中(直径为9 cm),每处理6个重复。云南蓝果树种子的播种密度为每培养皿30粒。试验在人工智能气候箱(宁波海曙赛福实验仪器厂)中进行,光照16 h,黑暗8 h,温度25℃±1℃,湿度90%±0.8%。云南蓝果树种子在播种前分别用体积分数为10%的H₂O₂表面消毒2 min,然后用无菌水冲洗5~6次。将表面已消毒的云南蓝果树种子接种至铺有滤纸的培养皿内,每培养皿加入10 mL的浸提液,对照组(CK)加10 mL蒸馏水。定期加蒸馏水,以保证培养皿内湿润。

1.2.3 浸提液对幼苗生长影响的试验 在次氯酸钠(NaClO)中浸泡细砂(直径0.45~1 mm)24 h,用纯净水洗净后120℃烘8 h,每盆(规格11 cm×8 cm)装入1 000 g灭菌后的细砂。分别将根、茎、叶提取液200 mL陆续加入到盆钵中,每个处理的最终浓度为1%。每处理6个重复,共18盆。然后将育苗1个月、长势均等的云南蓝果树幼苗移至盆钵中,每盆移植幼苗1株。所有盆钵转移到光照培养箱中,光周期设置为16 h光照与8 h黑暗,培养箱内温度保持在白天30℃±1℃,夜晚25℃±1℃。培养箱中相对湿度为80%。每7 d浇1次Hoagland营养液,维持植物正常生长。幼苗生长试验期为6个月,试验结束后收获全部植株幼苗,记录地上部分株高和叶片数,分地上部分和地下部分测定生物量。

1.3 云南蓝果树根际土壤中幼苗生长试验

试验为单因子试验,包含3种植物处理(分别是无植物、云南蓝果树、中国蓝果树),每处理6个重复,共18个盆钵。所用盆钵与1.2.1节相同,土壤为云南省林业科学院苗圃红壤。每个盆钵加入1 000 g土。所有盆钵分3组:组1种植云南蓝果树,组2种植中国蓝果树,组3为对照(不种植任何植物)。

组1 每盆种植1株云南蓝果树,组2 每盆种植1株中国蓝果树,所用幼苗均为1个月龄。盆钵放置在光照培养箱内,培养箱的条件设置及管理同1.2.1节。种植6个月后,去除植株,然后将育苗1个月长势均等的云南蓝果树幼苗移至原先盆钵中,每盆移植幼苗1株。所有盆钵转移到光照培养箱中,条件设定及测定项目参照1.2.1。

1.4 测定项目与方法

1.3.1 萌发率(*GR*)和抑制率(*IR*) 种子开始萌发后,每天测定种子的萌发数(以胚根或胚轴突破种皮2 mm为萌发标准),种子萌发以胚根突破种皮为标准。

萌发率(*GR*) = (试验终期正常萌发的种子数/供试种子总数) × 100%。

抑制率(*IR*) = (对照组种子萌发数 - 处理组种子萌发数) / 对照组种子萌发数 × 100%。

1.3.2 生物量 对云南蓝果树地上部分和地下部分分别取样,洗净后放入烘箱,115 °C杀青30 min后,65 °C烘48 h至恒质量,测定生物量。

1.5 数据统计分析

野外原位试验采用双因素方差分析,比较去除凋落物处理和种子经过去除种皮洗涤处理对云南蓝果树种子萌发的影响。室内受控试验采用单因素方差分析,比较云南蓝果树浸提液对云南蓝果树种子萌发和幼苗的株高、叶片数和生物量主要生长参数的影响及云南蓝果树根际土壤对幼苗生长的影响。方差分析时,不满足方差齐性检验的数据(发芽速率和存活率等)通过 $[\arcsin]$ 或 $[\log(x+1)]$ 转换以满足方差分析的要求。通常采用 Post-hoc Tukey 方法检验变量的显著性,如果数据不满足参数检验的条件,采用 Kruskal-Wallis 方法检验。5%为显著水平,1%为极显著水平。所有的数据都通过 SPSS17.0 软件进行方差分析。

2 结果与分析

2.1 野外条件下云南蓝果树对种子萌发的影响

野外原位试验中,对照(CK,不做任何处理)云南蓝果树种子的萌发率显著低于处理 T1、T2、T3(图1, $P < 0.05$);去除凋落物处理(T1、T3)和种子经过去除种皮洗涤处理(T2和T3)都显著提高了云南蓝果树种子的萌发率($P < 0.05$),尤其是2种处理交互作用下(T3),云南蓝果树种子的萌发率达45%,显著高于对照(CK)的萌发率(7%) ($P < 0.05$)。

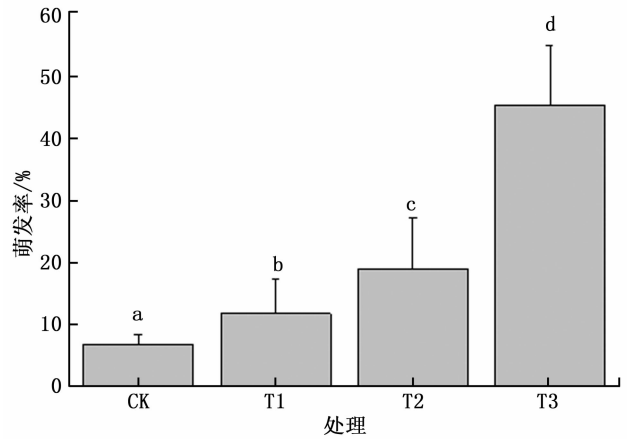


图1 野外原位处理对云南蓝果树种子萌发的影响

2.2 云南蓝果树根、茎、叶及种皮浸提液对种子萌发的影响

由图2可看出:云南蓝果树不同器官浸提液对种子萌发有较大影响。室内受控条件下,与对照(蒸馏水处理)相比,云南蓝果树根、茎、叶及种皮的水浸提液对种子萌发有显著的抑制作用($P < 0.05$),其中,根浸提液的抑制作用最强(80.90%),显著高于种皮浸提液的抑制作用(13.59%),但云南蓝果树根、茎、叶浸提液间的抑制作用差异不显著($P > 0.05$)。

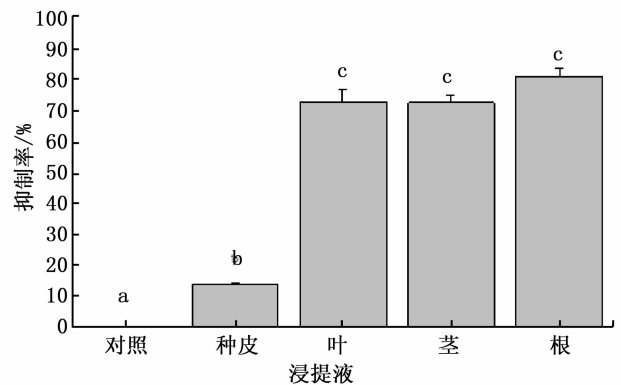


图2 云南蓝果树不同器官水浸提液对自身种子萌发的影响

2.3 云南蓝果树根、茎、叶浸提液对幼苗生长的影响

由表1可看出:云南蓝果树根、茎、叶浸提液对其自身幼苗株高、叶片总数和生物量的影响相似,且与对照差异显著($P < 0.05$),其中,根、茎浸提液对云南蓝果树幼苗株高和生物量的抑制作用显著($P < 0.05$)比叶浸提液的高,但二者间差异不显著($P > 0.05$);与对照相比,根浸提液对云南蓝果树幼苗叶片总数的抑制作用显著($P > 0.05$)比茎、叶浸提液的高($P < 0.05$),但茎、叶浸提液对幼苗叶片总

数的抑制作用差异不显著($P > 0.05$);各处理组的根冠比和对照间差异不显著($P > 0.05$),这与云南

蓝果树根、茎、叶浸提液对其种子萌发的影响规律基本一致。

表1 云南蓝果树不同器官水浸提液对自身幼苗生长的影响

处理	株高/cm	叶片数/片	生物量/(g·株 ⁻¹)	根冠比
根浸提液	11.28 ± 1.13a	10.40 ± 1.47a	2.24 ± 0.12a	0.42 ± 0.04a
茎浸提液	12.70 ± 0.66a	13.20 ± 1.50b	3.52 ± 0.26a	0.57 ± 0.02a
叶浸提液	17.27 ± 0.87b	14.00 ± 1.67b	6.43 ± 0.23b	0.43 ± 0.12a
对照	33.53 ± 2.59c	29.20 ± 1.02c	18.37 ± 0.84c	0.52 ± 0.05a

注:同列不同小写字母表示处理间差异显著($P < 0.05$),下同。

2.4 云南蓝果树根际土壤对幼苗生长的影响

种植过不同植物(云南蓝果树、中国蓝果树和无种植任何植物)的土壤对云南蓝果树幼苗生长产生了不同的影响。表2表明:在种植过云南蓝果树的土壤中种植云南蓝果树,其幼苗的株高、叶片总数和生物量均显著低于对照及种植过中国蓝果树土壤中

种植的云南蓝果树的幼苗($P < 0.05$);种植过中国蓝果树与对照(未种植任何植物)的土壤中种植的云南蓝果树幼苗生长间无差异($P > 0.05$),这说明云南蓝果树对自身幼苗有自毒作用,而中国蓝果树对云南蓝果树幼苗的化感作用不明显。根冠比在3种土壤间差异不显著($P > 0.05$)。

表2 云南蓝果树与中国蓝果树根系分泌物对云南蓝果树幼苗生长的影响

种植植物	株高/cm	叶片数/片	生物量/(g·株 ⁻¹)	根冠比
云南蓝果树	26.31 ± 1.32a	18.00 ± 1.41a	6.39 ± 0.37a	0.58 ± 0.07a
中国蓝果树	41.05 ± 2.44b	32.40 ± 2.44b	28.79 ± 0.54b	0.52 ± 0.04a
对照(无植物)	43.79 ± 2.31b	35.20 ± 2.33b	28.95 ± 0.78b	0.72 ± 0.06a

3 结论与讨论

目前,关于植物自毒作用的研究已有不少报道^[14-15],其多见于野草和作物,尤其是农作物^[16-18],但近年来,也发现许多树种具有自毒作用^[12,19-22],如杉木^[21]、天山云杉^[13]和油松^[23]等针叶林都具有显著的自毒作用。自毒作用的发生来源于植物自身次生代谢所释放的化感物质。植物自毒效应取决于自身不同器官(如根、茎、叶等)内所含的化感物质^[24],化感物质的释放途径在自毒效应的发生过程中起非常重要的作用^[25-26]。本研究结果表明:野外原位试验中,去除凋落物处理和去除种皮的洗涤处理显著提高了云南蓝果树种子的萌发率,暗示凋落物和种皮中可能含有抑制种子萌发的化学物质,只是凋落物中的成分并不确定(图1)。这不排除凋落物影响种子萌发的其他原因,因为凋落物对种子萌发的作用可能发生在3个方面:一是物理作用,主要指枯枝落叶层阻断了种子与土壤的接触,增加机械阻碍,阻止或延迟幼苗到达土壤表面的时间,减少其萌发可能性和幼苗定居机会;此外,凋落物会遮荫,减少光照,影响需光先锋树种种子的萌发和幼苗生长^[28]。二是化学作用,主要是化感作用影

响树木种子的发芽和幼树的生长,从而影响天然更新^[29-31]。三是生物作用,主要指森林凋落物的积累会改变土壤中温度和水分等环境因子,从而影响土壤微生物和动物等的组成及功能,间接影响森林中树种的种子萌发和幼苗的生长^[32]。另外,洗涤处理可能是去除了种皮的抑制物质,打破了种子休眠;但自毒作用很可能是导致野外条件下云南蓝果树种子萌发受抑制的重要原因之一。通过生物测试试验(图2)可知,云南蓝果树根的水浸提液对种子萌发表现出很强的自毒效应,抑制率达80.90%,显著高于其他器官的水浸提液($P < 0.05$),且云南蓝果树根、茎浸提液对自身幼苗生长(如株高、叶片总数和生物量)的抑制作用也显著高于叶浸提液的作用(表1, $P < 0.05$),但抑制物质的类型还有待于进一步分离鉴定。通过研究土壤因素^[27]发现,种植过云南蓝果树的土壤显著抑制了自身幼苗的株高、叶片总数和生物量(表2, $P < 0.05$),而种植过中国蓝果树和对照的土壤对云南蓝果树幼苗的主要生长参数没有显著影响($P > 0.05$),这说明云南蓝果树很可能通过根系分泌物释放到土壤中的形式抑制自身种子的萌发和幼苗的生长,值得进一步分离纯化和结构鉴定。

种子萌发和幼苗生长被认为是森林成功更新的重要阶段^[33],因此,研究种子萌发和幼苗生长在云南蓝果树自然更新中的作用具有科学意义。目前,自毒作用被认为是很多树种(如针叶林等)自然更新困难的主要限制因子^[34-38],这些树种正是通过限制自身种子萌发和幼苗生长阻碍了其林分的成功更新^[12-13]。潘存德等^[12]研究小组在针对天山云杉更新障碍研究中发现:天山云杉凋落物中所含次生代谢物质经雨水淋溶和根系分泌等复杂环境生态过程作用在土壤中富集,而生态系统排毒解毒机制被人为干扰,表现出天山云杉的自毒现象,认为自毒作用是影响针叶林天然更新成败的关键因素。对于这些树种来说,自毒作用在其种群大小控制中扮演了十分重要的角色^[38],同时也解释了自然更新失败的原因^[37]。在云南蓝果树野生资源调查过程中发现,野外天然林下极少见云南蓝果树幼苗,天然更新困难,属于典型的极小种群物种和极度濒危物种。以往人们多从幼苗所处的光照、水分条件不利于其种子发芽来解释,而较少考虑云南蓝果树的自毒作用。本研究结果证实,云南蓝果树确实通过自毒效应抑制早期种子的萌发和后期幼苗的生长。因而,自毒效应也许可以被认为是云南蓝果树自然更新失败、濒临灭绝的众多复杂因素中的一个。研究结果验证了云南蓝果树通过自毒效应影响其野外种群自然更新这一假说,进而揭示其濒危机制,并为云南蓝果树今后的保护提供了试验依据,促进极小种群物种的有效保护与恢复。

参考文献:

- [1] 陈伟,史富强,杨文忠,等.云南蓝果树的种群状况及生态习性[J].东北林业大学学报,2011,39(9):17-19,61
- [2] 孙宝玲,张长芹,周凤林,等.极度濒危植物:云南蓝果树的种子形态和不同处理条件对种子萌发的影响[J].云南植物研究,2007,29(3):351-354
- [3] 孙宝玲,张长芹.极度濒危植物云南蓝果树的形态修订[J].云南植物研究,2007,29(2):173-175
- [4] Nathan R, Muller-Landau H C. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment[J]. Trends in Ecology and Evolution,2000,15:278-285
- [5] Fernandez C, Lelong B, Vila B, et al. Potential allelopathic effect of *Pinus halepensis* in the secondary succession: an experimental approach[J]. Chemoecology,2006,16:97-105
- [6] Fuchs M A, Krannitz P G, Harestad A S. Factors affecting emergence and first-year survival of seedlings of Garry oaks (*Quercus garryana*) in British Columbia, Canada[J]. Forest Ecology and Management,2000,137:209-219
- [7] Sonohat G, Balandier P, Ruchaud F. Predicting solar radiation transmittance in the understorey of even-aged coniferous stands in temperate forests[J]. Annals of Forest Science,2004,61:629-641
- [8] Broncano M J, Riba M, Retana J. Seed germination and seedling performance of two Mediterranean tree species, holm oak (*Quercus ilex* L.) and Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.): a multifactor experimental approach[J]. Plant Ecology,1998,138:17-26
- [9] Weir T L, Park S W, Vivanco J M. Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals[J]. Current Opinion in Plant Biology,2004,7:1-8
- [10] Rice E L. Allelopathy[M]. 2nd ed. Orlando: Academic Press,1984
- [11] Falik O, Reides P, Gersani M, et al. Self/non-self discrimination in roots[J]. Journal of Ecology,2003,91:525-531
- [12] 潘存德,王强,阮晓,等.天山云杉针叶水提取物自毒效应及自毒物质的分离鉴定[J].植物生态学报,2009,33(1):186-196
- [13] 王强,阮晓,李兆慧,等.檀物自毒作用及针叶林自毒研究进展[J].林业科学,2007,43(6):134-142
- [14] Turk M A, Shatnawi M K, Tawaha A M. Inhibitory effects of aqueous extracts of black mustard on germination and growth of alfalfa[J]. Weed Biology and Management,2003(3):37-40
- [15] Tawaha A M, Turk M A. Allelopathic effects of Black Mustard (*Brassica nigra*) on germination and growth of Wild Barley (*Hordeum spontaneum*) [J]. Agronomy & Crop Science, 2003, 189: 298-303
- [16] Chung I M, Miller D A. Differences in autotoxicity among 7 alfalfa cultivars[J]. Agronomy Journal,1995,87:596-600
- [17] Singh H P, Batish D R, Kohli R K. Autotoxicity: concept, organisms, and ecological significance[J]. Critical Reviews in Plant Sciences,1999,18:757-772
- [18] Yu J Q, Ye S F, Zhang M F, et al. Effects of root exudates and aqueous root extracts of cucumber (*Cucumis sativus*) and allelochemicals, on photosynthesis and antioxidant enzymes in cucumber[J]. Biochemical Systematics and Ecology,2003,31:129-139
- [19] 曹光球,林思祖,王爱萍,等.马尾松根化感物质的生物活性评价与物质鉴定[J].应用与环境生物学报,2005,11(6):686-689
- [20] 陈龙池,汪思龙.杉木根系分泌物化感作用研究[J].生态学报,2003,23(2):393-398
- [21] 杜玲,曹光球,林思祖,等.杉木根际土壤提取物对杉木种子发芽的化感效应[J].西北植物学报,2003,23(2):323-327
- [22] 韩芬,王辉,边霞,等.华北落叶松枝叶挥发性物质的化学成分及其化感作用[J].应用生态学报,2008,19(11):2327-2332
- [23] 李登武,王冬梅,姚文旭.油松的自毒作用及其生态学意义[J].林业科学,2010,46(11):174-178
- [24] Inderjit A C. Nature of interference potential of hairy vetch (*Vicia villosa* Roth) to radish (*Raphanus sativus* L.): does allelopathy play any role[J]. Crop Protection,2001,20:261-265
- [25] Miller D A. Allelopathy in forage crop systems[J]. Agronomy Journal,1996,88:854-859

- [26] Jennings J A, Jerry N C. Zone of autotoxic influence around established Alfalfa plants [J]. *Agronomy Journal*, 2002, 95: 1104 - 1111
- [27] 邓家武, 邓仕坚, 廖利平, 等. 杉木连栽土壤对其幼林生长的影响[J]. *应用生态学报*, 1994, 5(3): 241 - 244
- [28] Facelli J M, Pickett S T A. Plant litter: light interception and effects on an old? old plant community [J]. *Ecology*, 1991, 72: 1024 - 1031
- [29] Boser J L, Reader R J. Mechanisms underlying the suppression of forb seedling emergence by grass (*Poa pratensis*) litter [J]. *Functional Ecology*, 1995, 9: 635 - 639
- [30] Raniello R, Mollo E, Lorenti M, *et al.* Phytotoxic activity of caulerpenyne from the Mediterranean invasive variety of *Caulerpa racemosa*: a potential allelochemical [J]. *Biological Invasions*, 2007, 9: 361 - 368
- [31] Yirdaw E, Leinonen K. Seed germination responses of four afro-montane tree species to red/far-red ratio and temperature [J]. *Forest Ecology Management*, 2002, 168: 53 - 61
- [32] Becerra P I, Celis-Diez J L, Bustamante R O. Effects of leaf litter and precipitation on germination and seedling survival in *Beilschmiedia miersii* [J]. *Applied Vegetation Science*, 2004, 7: 253 - 257
- [33] Fernandez C, Voiriot S, Me'vy J P, *et al.* Regeneration failure of *Pinus halepensis* Mill.: The role of autotoxicity and some abiotic environmental parameters [J]. *Forest Ecology and Management*, 2008, 255: 2928 - 2936
- [34] Mallik A U. Conifer regeneration problems in boreal and temperate forests with ericaceous understory: role of disturbance, seedbed limitation, and keystone species change [J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2003, 22: 341 - 366
- [35] Mallik A U, Newton P F. Inhibition of black spruce seedling growth by forest-floor substrates of central Newfoundland [J]. *Forest Ecology and Management*, 1988, 23: 273 - 283
- [36] Pellissier F. Effect of phenolic compounds in humus on the natural regeneration of spruce [J]. *Phytochemistry*, 1994, 36: 865 - 867
- [37] Robles C, Bonin G, Garzino S. Autotoxic and allelopathic potentials of *Cistus albidus* L. [J]. *C R Acad Sci-Life Science*, 1999, 322: 677 - 685
- [38] Alias J C, Sosa T, Escudero J C, *et al.* Autotoxicity against germination and seedling emergence in *Cistus ladanifer* L. [J]. *Plant and Soil*, 2006, 282: 327 - 332