

短枝木麻黄小枝单宁对其幼苗生长及单宁含量的效应

黄舒静¹, 曾琦¹, 张立华¹, 林益明^{1*}, 叶功富²

(1. 厦门大学生命科学学院, 福建 厦门 361005; 2. 福建省林业科学研究院, 福州 350012)

摘要: 以短枝木麻黄(*Casuarina equisetifolia*)小枝中提取的单宁处理其幼苗, 探讨其化感作用及其对幼苗单宁含量的影响。结果表明, 单宁对木麻黄幼苗的生长有显著抑制作用, 且随着处理浓度的升高, 抑制作用逐渐增强, 处理15 d后, 单宁的化感作用对芽长的抑制程度显著高于根长。单宁处理后, 幼苗体内单宁含量也发生显著变化, 随着处理浓度的升高而逐渐降低, 尤其是总酚和可溶性缩合单宁的含量, 单宁溶液的浓度与被处理幼苗体内单宁含量间有显著的线性负相关。因此, 短枝木麻黄体内的单宁会对同种的幼苗产生化感作用, 这种化感作用不仅影响幼苗的生长和发育, 也会通过影响幼苗体内次生代谢物质的形成而影响幼苗对食草动物和其他不利因素的抵抗能力。

关键词: 短枝木麻黄; 单宁; 幼苗; 化感效应

中图分类号: Q945.3

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2009)05-0471-06

Effects of Tannin Extracted from *Casuarina equisetifolia* Branchlets on the Growth and Tannin Contents of Its Seedlings

HUANG Shu-jing¹, ZENG Qi¹, ZHANG Li-hua¹, LIN Yi-ming^{1*}, YE Gong-fu²

(1. School of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen 361005, China; 2. Fujian Academy of Forestry, Fuzhou 350012, China)

Abstract: Effects of tannin extracted from *Casuarina equisetifolia* branchlets on the growth and tannin contents of its seedlings were studied. The tannins extracted from *C. equisetifolia* branchlets significantly inhibited the seedling growth, and the inhibition enhanced with increasing of tannin concentration. Under the same concentrations of tannins, sprout growth was inhibited more significantly than root growth treated after 15 days. The contents of tannins, especially total phenolics and extractable condensed tannins in seedlings decreased with increasing of extracted tannin concentrations. The significant linear negative correlation between them demonstrated that tannins extracted from *C. equisetifolia* branchlets had significant allelopathic effects on the seedlings. The allelopathic effects impacted not only the growth of *C. equisetifolia* seedlings, but also resistance against herbivore and other detrimental factors through impacting the formation of secondary metabolites in seedlings.

Key words: *Casuarina equisetifolia*; Tannin; Seedling; Allelopathic effects

植物化感作用的一个重要表现是通过分泌和释放有毒化学物质对同种植物的生长起抑制作用, 又称自毒作用。在森林生态系统中, 杉木分泌化感物质抑制自身生长被认为是杉木人工林生产力下降的一个主要原因^[1-2]; 油松凋落物、半分解状态的

凋落物及表层土壤高浓度的水浸液均能够显著抑制幼苗生长^[3-4]。在农业生产中, 水稻(*Oryza sativa*)、小麦(*Triticum aestivum*)、玉米(*Zea mays*)、甘蔗(*Sachharum officinarum*)等禾本科植物^[5]以及豌豆(*Pisum sativum*)^[6]和黄瓜(*Cucumis sativus*)^[7-9]等

都存在自毒现象;曹潘荣等的研究表明茶树(*Camellia sinensis*)根、茎、叶和果皮的提取液对茶树幼苗生长都具有明显的抑制作用^[10]。

木麻黄是我国东南沿海主要的防护林树种,在防风固沙、改善生态环境等方面发挥着重要作用,但是,当前木麻黄防护林经营中存在林分更新困难,连栽引起生产力下降的问题^[11]。许多学者认为,品种退化、病虫害和土壤水肥缺乏是导致木麻黄连栽生产力下降的主要原因^[12-14]。也有学者对木麻黄小枝提取物对其幼苗的化感作用进行了研究^[15-16],认为木麻黄更新困难的一个重要原因是木麻黄分泌化感物质抑制自身生长,但并没有明确木麻黄分泌的究竟是何种化感物质。木麻黄作为沿海防护林树种,生长在均一性风积沙土的立地条件下,长期受到恶劣自然条件和人为活动的干扰,其体内单宁含量较高^[17-19],而单宁也是一种重要的化感物质,在生态系统中对植物群落的种类组成及群落演替都具有重要的生态意义,影响凋落物分解、腐殖质形成和养分循环^[20],因而,木麻黄小枝提取物中的单宁可能是对其幼苗产生化感作用的重要物质之一。本文用短枝木麻黄(*Casuarina equisetifolia*)小枝中提取的单宁对其幼苗进行处理,以探讨单宁产生的化感作用对木麻黄幼苗生长、发育和其体内单宁形成的影响,从而揭示短枝木麻黄小枝中单宁在影响林分自然更新中的作用。

1 样地概况

短枝木麻黄样品采于福建省厦门市黄厝村(118°03'E, 24°31'N),该地区属于亚热带海洋性季风气候。据厦门市气象台资料,该地年均气温 20.8℃,极端最低温 2.0℃,极端最高温 39.4℃。由于受季风控制,有明显的干湿季节,年均降水量 1 095 mm,年日照时数 2 309.8 h,日照率为 50%以上,年均相对湿度为 77%。以东北风为盛行风向,风力一般为 3~5 级,平均每年受到 5~6 次台风的直接或间接影响,集中在 7~9 月。

2 材料和方法

2.1 材料

2005 年 8 月于厦门市黄厝村采集成熟的短枝木麻黄球果和小枝。将采集到的球果置于阳光下曝晒 2~3 d,待种子完全脱落后,用筛子净种,收集后密封干藏。

取饱满、大小形状接近的种子放入 45~50℃ 的温水中浸 24 h,待其自然冷却后,捞去浮于水面的空粒,然后把种子置于多层湿润纱布中催芽。

2.2 化感作用

参照邓兰桂等^[15]的方法。将短枝木麻黄小枝捣碎,用 7:3(v/v)的丙酮-水浸提 24 h,离心(5 000×g, 15 min)后取上清液,旋转蒸发去除丙酮,冷冻干燥后获单宁的粗提物。取单宁粗提物以水溶解,配成 800、400、200、100、50、25、12.5、6.25 μg g⁻¹ 共 8 个浓度梯度。各取 25 mL 加到放有 2 张滤纸、直径 15 cm 的培养皿中,选取预先萌发、长势尽可能一致的短枝木麻黄幼苗(根约 5 mm,苗高约 10 mm),放置在培养皿中,每皿 7 株,设置 3 个重复,盖上湿纱布,于培养箱中 28℃ 恒温培养 15 d,记录根长和苗高。

2.3 单宁含量的测定及标准物的提取方法

培养 15 d 后测定每个浓度梯度的木麻黄幼苗的单宁含量,并以蒸馏水为对照。

总酚(Total phenolics, TP)含量的测定采用普鲁士蓝法(Prussian blue, PB)^[21];可溶性缩合单宁(Extractable condensed tannins, ECT)、结合缩合单宁(Bound condensed tannins, BCT)均采用盐酸-正丁醇法^[22-23];总缩合单宁(Total condensed tannins, TCT)为可溶性缩合单宁与结合缩合单宁之和^[22-23]。

标准物的提取和纯化参照 Hagerman 的方法^[24],略有改动。取新鲜样品 200 g,加入 7:3 的丙酮-水 200 mL,匀浆并提取 45 min,重复 3 次;离心(5 000×g, 10 min)取上清液,于 30℃ 旋转蒸发去掉丙酮,将所得提取液置于分液漏斗中:(1)加入正己烷 250 mL 萃取两次,去掉正己烷,收集提取液于分液漏斗中;(2)加入乙酸乙酯 250 mL,对(1)中的提取液进行两次萃取,去掉乙酸乙酯,收集提取液于分液漏斗中;(3)加入氯仿 250 mL 对(2)中的提取液萃取两次,去掉氯仿,收集提取液;(4)将所得提取液过滤后于 30℃ 减压蒸馏到 50~80 mL 左右。

取所得单宁溶液进一步用 Sephadex LH-20 纯化。先用 50% 的甲醇-水溶液平衡柱子,直至洗脱收集液在 280 nm 处的吸光值为 0;接着用 50% 丙酮-水溶液洗脱,收集洗脱液,以洗脱到 Sephadex LH-20 柱恢复白色为准;将收集到的洗脱液 30℃ 减压旋转蒸发去除丙酮,冷冻干燥备用。

2.4 统计分析

数据统计分析采用 SPSS for Windows 11.0,两

组间比较采用 t 检验;多组间比较用单因素方差分析(One-way ANOVA;以 Student-Newman-Keuls 进行显著性检验, $P < 0.05$)。化感作用的数据处理按 Williamson 和 Richardson 的方法^[25]: $RI = 1 - C/T$ ($T \geq C$), $RI = T/C - 1$ ($T < C$), 其中, C 为对照值, T 为处理值, RI 为化感作用效应, $0 < RI < 1$ 为促进; $-1 < RI < 0$ 为抑制, 绝对值的大小与作用强度一致。

3 结果

3.1 单宁对其幼苗根长和芽长的影响

由表 1 可见,短枝木麻黄小枝单宁对木麻黄幼苗根的生长具有一定的抑制作用($-1 < RI < 0$)。随着处理浓度的升高,对木麻黄幼苗根生长的抑制作用逐渐增强, RI 值由 0.006 ± 0.235 下降到 -0.092 ± 0.228 , 呈现直线下降的趋势($Y = -0.111X + 0.005$, $r = 0.963$, $P < 0.01$);从实验的第 7 天开始,浓度低于 $200 \mu\text{g g}^{-1}$ 的处理中,幼苗逐渐长出须根,浓度越低,须根数目越多。实验结束后,除 800 和 $400 \mu\text{g g}^{-1}$ 处理的无须根生长,其余各处理的须根数目无显著性差异($P > 0.05$), $6.25 \mu\text{g g}^{-1}$ 处理的须根数为 3~4 条。

与对照相比,短枝木麻黄小枝单宁对幼苗芽的生长具有抑制作用,随着单宁浓度升高,幼苗芽生长受到的抑制作用也逐渐增强, RI 值由 -0.003 ± 0.122 下降到 -0.158 ± 0.074 , 呈显著的线性关系: $Y = -0.132X + 0.055$, $r = 0.786$, $P < 0.05$ (表 1)。第 7 天, $200 \mu\text{g g}^{-1}$ 单宁处理的幼苗开始长出顶芽。第 15 天, $800 \mu\text{g g}^{-1}$ 处理的幼苗生长缓慢,子叶幼小,仍没有长出顶芽。实验结束后,除了 800 和 $400 \mu\text{g g}^{-1}$ 处理下的幼苗生长没有发生明显的变化,其余处理

的幼苗均长出顶芽。

虽然单宁对木麻黄根和芽均有抑制作用,但随着处理时间的延长,单宁对芽长的抑制作用大于根长(表 1)。另外,有些单宁浓度处理对木麻黄须根和顶芽的生长有促进作用。

3.2 短枝木麻黄幼苗总酚含量的变化

不同浓度短枝木麻黄小枝单宁提取物对其幼苗总酚含量的影响见图 1, 15 d 后,幼苗体内总酚含量随处理浓度的增大而降低,由 $174.60 \pm 0.87 \text{ mg g}^{-1}$ ($800 \mu\text{g g}^{-1}$ 的单宁处理,与对照 $186.08 \pm 1.77 \text{ mg g}^{-1}$ 接近)降低到 $54.53 \pm 1.30 \text{ mg g}^{-1}$, 呈显著负相关($Y = -123.714X + 151.239$, $r = -0.801$, $P < 0.01$)。说明单宁处理极大地抑制了木麻黄幼苗体内总酚的正常合成。

3.3 短枝木麻黄幼苗缩合单宁含量的变化

图 2 表明,处理 15 d 后,短枝木麻黄幼苗体内的可溶性缩合单宁含量随着单宁浓度的增大而呈波动性下降趋势,二者之间呈显著负相关关系($Y = -26.97X + 44.893$, $r = -0.710$, $P < 0.05$)。 $800 \mu\text{g g}^{-1}$ 单宁处理的可溶性缩合单宁含量最高($50.20 \pm 2.90 \text{ mg g}^{-1}$),随着处理浓度的增大,可溶性缩合单宁的含量总体呈下降趋势。

各处理中,结合性缩合单宁含量($3.10 \pm 0.08 \sim 5.74 \pm 0.20 \text{ mg g}^{-1}$)显著低于可溶性缩合单宁(图 2),且处理浓度间没有显著相关性($r = 0.205$, $P > 0.05$)。最高结合性缩合单宁含量($5.74 \pm 0.20 \text{ mg g}^{-1}$)比对照($4.63 \pm 0.13 \text{ mg g}^{-1}$)高。由于可溶性缩合单宁含量显著高于结合性缩合单宁含量,其在总缩合单宁中占有较大比重,所以总缩合单宁含量与可溶性缩

表 1 短枝木麻黄小枝单宁对幼苗根和芽生长的影响

Table 1 Effects of tannins extracted from *C. equisetifolia* branchlets on root and sprout growth of seedlings

浓度 Concentration ($\mu\text{g g}^{-1}$)	根 Root		芽 Sprout	
	RI	长度 Length (mm)	RI	长度 Length (mm)
0		6.93 ± 1.7^a		24.14 ± 5.04^b
6.25	0.0056	7.71 ± 3.94^a	-0.0025	26.71 ± 5.98^b
12.5	-0.0009	6.29 ± 2.85^a	-0.0438	22.86 ± 5.05^{ab}
25	-0.0105	4.71 ± 2.13^a	-0.1060	20.57 ± 3.92^{ab}
50	-0.0121	8.07 ± 2.66^a	-0.0824	18.14 ± 3.88^{ab}
100	-0.0196	6.00 ± 2.19^a	-0.0728	20.86 ± 3.41^{ab}
200	-0.0446	7.64 ± 4.21^a	-0.0753	21.71 ± 5.00^{ab}
400	-0.0438	6.14 ± 1.54^a	-0.1118	18.57 ± 2.02^{ab}
800	-0.0924	7.86 ± 3.26^a	-0.1582	17.71 ± 1.99^a

不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。Data with different letters present significantly different at 0.05 level.

合单宁含量的变化趋势相似,也与处理浓度之间呈显著线性负相关($Y = -27.64X + 49.256, r = -0.689, P < 0.05$)。处理 15 d 后,总缩合单宁含量为 $55.95 \pm 2.90 \sim 27.96 \pm 0.87 \text{ mg g}^{-1}$, 对照为 $62.38 \pm 2.00 \text{ mg g}^{-1}$, 且随处理浓度的升高呈下降趋势。

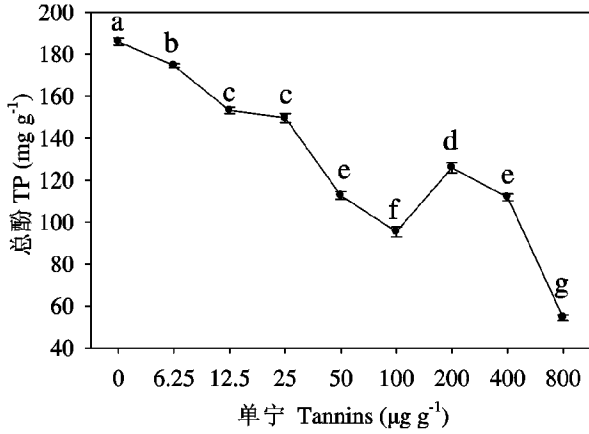


图 1 短枝木麻黄小枝单宁处理对其幼苗总酚含量的影响

Fig. 1 Effect of tannins extracted from *C. equisetifolia* branchlets on total phenolics (TP) content of seedlings

线条上不同字母表示处理间差异显著 Different letters above line means significant difference at 0.05 level. 下图同。The same as following Figures.

4 讨论

木麻黄为沿海防护林的先锋树种,对沿海恶劣

的气候条件具有特殊的适应性,但目前木麻黄防护林经营中存在二代更新困难、连栽生产力下降、防护功能衰退等问题。产生这种现象的原因是多方面的,但化感作用可能是重要的原因之一。

邓兰桂等^[15]的研究表明,木麻黄产生的次生代谢物质(黄酮衍生物)对其幼苗生长具有抑制作用。林武星等^[16]的研究也表明,木麻黄各种水浸液对其幼苗生长均起抑制作用,且抑制作用随水浸液浓度的增大而加强。与此结论不尽相同,本研究中, $200 \mu\text{g g}^{-1}$ 单宁处理的幼苗较早长出须根和顶芽,其总酚含量比 100 和 $400 \mu\text{g g}^{-1}$ 处理的高,这表明,一定浓度的单宁提取液能够促进短枝木麻黄幼苗的生长和次生代谢物质的形成,而随着单宁提取液处理浓度的增加,幼苗可溶性缩合单宁含量显著降低。这可能是由于化感作用抑制了幼苗的生长和叶绿素的形成,从而影响通过光合作用对碳的固定^[28],而总酚是以碳为基础的次生代谢物质,次生代谢旺盛,总酚含量就高,次生代谢下降,总酚含量就低^[29]。Crankshaw 和 Langenheim^[30]指出,芽的次生代谢物含量最高,随着植物的生长,次生代谢物质含量下降。这也是单宁高于 $200 \mu\text{g g}^{-1}$,随着处理浓度的升高,幼苗中总酚含量下降的原因。处理浓度越低,幼苗受到的抑制作用越小,低浓度 ($6.25 \mu\text{g g}^{-1}$)处理 15 d 后,体内总酚含量与对照接

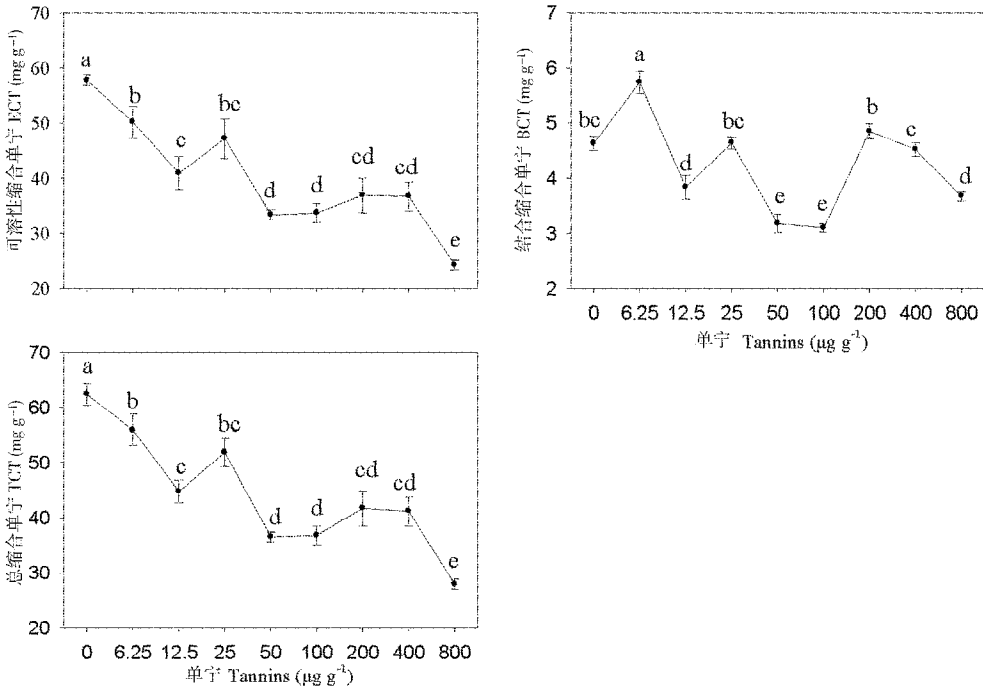


图 2 短枝木麻黄小枝单宁处理对其幼苗缩合单宁含量的影响

Fig. 2 Effect of tannins extracted from *C. equisetifolia* branchlets on condensed tannin (CT) content of its seedlings

近。短枝木麻黄幼苗体内总酚含量在处理间有显著差异($P < 0.05$)。木麻黄小枝中总酚和缩合单宁的含量可达20%~30%以上^[19],且小枝是木麻黄人工林凋落物的重要组成部分,占54%~75%^[26-27],因而小枝具有较高的单宁产量,这些单宁可能通过淋溶、凋落物分解等途径释放到土壤中,从而抑制其种子的萌发和幼苗的生长。这可能是造成木麻黄人工林更新困难和生产力下降的重要原因之一,但一定程度次生代谢物质的刺激可能会促进短枝木麻黄幼苗的生长。

在适宜环境条件下,植物利用更多的营养进行生长,相应地用于合成次生代谢产物和储存的有机物质减少^[29],而化感效应则会通过不同的机制影响植物的生长。本研究表明,单宁提取物均会对短枝木麻黄幼苗的生长产生抑制作用,且对芽长的抑制程度高于根长,这表明单宁可能通过抑制幼苗地上部分的生长而影响更新。而林武星等^[6]的研究则表明,木麻黄水浸液对根的抑制程度大于小枝,这可能是由于木麻黄幼苗处于不同的生长发育阶段造成的;另外,本研究结果还表明,低浓度单宁处理的幼苗,其体内总酚和可溶性缩合单宁含量较高,随着处理浓度的升高,单宁含量呈下降趋势,而结合缩合单宁含量则呈波动性变化,没有明显的变化规律。这是由于化感作用干扰了细胞正常的生理活动,影响木麻黄幼苗中叶绿素的形成,尤其是对叶绿素a比对叶绿素b的影响更大,从而降低了光合速率,最终影响了碳水化合物的形成^[28],在高浓度单宁处理下,幼苗生长受到抑制,营养和次生代谢的合成都受到影响,总酚和缩合单宁含量随处理浓度的升高而降低。由于单宁的存在能够增强植物的抗逆性,其含量的降低表明单宁提取物的化感作用不仅影响幼苗的生长和发育,也会影响幼苗对食草动物和其他不利因素的抵抗能力。

参考文献

- [1] Lin S Z(林思祖), Huang Z Q(黄志群). Autointoxication of Chinese fir [J]. Chin J Appl Ecol(应用生态学报), 1999, 10(6): 661-664.(in Chinese)
- [2] Ma X Q(马祥庆), Huang B L(黄宝龙). A study on self-positoning effects of Chinese fir plantation [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci)(南京林业大学学报:自然科学版), 2000, 24(1): 12-16.(in Chinese)
- [3] Jia L M(贾黎明), Zhai M P(翟明普), Yin W L(尹伟伦). The study of allelopathy in the mixture of *Pinus tabulaeformis* and *Quercus liaotungensis* [J]. Sci Sil Sin(林业科学), 1995, 31(6): 491-497.(in Chinese)
- [4] Jia L M(贾黎明), Zhai M P(翟明普), Feng C H(冯长红). Effects of allelopathic substances on the growth and photosynthesis of *Pinus tabulaeformis* seedlings [J]. J Beijing For Univ(北京林业大学学报), 2003, 25(4): 6-10.(in Chinese)
- [5] Huang G B(黄高宝), Chai Q(柴强). Acting formations and applying development of allelopathy [J]. Chin J Eco-Agri(中国生态农业学报), 2003, 11(3): 172-174.(in Chinese)
- [6] Yu J Q(喻景权), Yoshihisa M. Autointoxication of root exudates in *Pisum sativus* [J]. Acta Hort Sin(园艺学报), 1999, 26(3): 175-179.(in Chinese)
- [7] Lü W G(吕卫光), Zhang C L(张春兰), Peng Y(彭宇), et al. Preliminary study on the mechanism of continuous cropping cucumber growth inhibited by cinnamic acid in cucumber root exudates [J]. China Veget(中国蔬菜), 2001(3): 10-12.(in Chinese)
- [8] Lü W G(吕卫光), Zhang C L(张春兰), Yuan F(袁飞), et al. Mechanism of organic manure relieving the autotoxicity to continuous cucumber [J]. Acta Agri Shanghai(上海农业学报), 2002, 18(2): 52-56.(in Chinese)
- [9] Lü W G(吕卫光), Zhang C L(张春兰), Yuan F(袁飞), et al. Mechanism of allelochemicals inhibiting continuous cropping cucumber growth [J]. Sci Agri Sin(中国农业科学), 2002, 35(1): 106-109.(in Chinese)
- [10] Cao P R(曹晋荣), Luo S M(骆世明). Studies on the allelopathy of tea plant *Camellia sinensis* (L.) Kuntze [J]. J S China Agri Univ(华南农业大学学报), 1994, 15(2): 129-133.(in Chinese)
- [11] Luo Y S(罗云裳), Gao M C(高茂成). The relationships between the beefwood growth and the micronutrient in coastal sandy soil [J]. J S China Agri Univ(华南农业大学学报), 1989, 10(1): 71-76.(in Chinese)
- [12] Chen X Y(陈小勇), Lin P(林鹏). Depression of *Casuarina equisetifolia* plantations and its causes in China [J]. Fujian Environ(福建环境), 1997, 14(5): 37-39.(in Chinese)
- [13] Sha J Q(沙济琴), Zhen D X(郑达贤), Fang Z G(方祖光), et al. The decline in soil pH values under the *Casuarina equisetifolia* trees and its effect on availability of trace elements Cu, Zn, B, Mo [J]. J Fujian Norm Univ (Nat Sci)(福建师范大学学报:自然科学版), 1991, 7(4): 113-120.(in Chinese)
- [14] Kaupenjohann M. Mineral nutrition on root development in stands of *Casuarina equisetifolia* of differing rigour on coastal stands of the People's Republic of Benin [J]. West Afr Potash Rev, 1990(5): 5-10.
- [15] Deng L G(邓兰桂), Kong C H(孔垂华), Luo S M(骆世明). Isolation and identification of extract from *Casuarina equisetifolia* branchlet and its allelopathy on seedling growth [J]. Chin J Appl Ecol(应用生态学报), 1996, 7(2): 145-149.(in Chinese)
- [16] Lin W X(林武星), Hong W(洪伟), Ye G F(叶功富). Effects of water extract from *Casuarina equisetifolia* on its seeding growth [J]. Acta Agri Univ Jiangxi (Nat Sci)(江西农业大学学报:自然科学版), 2005, 27(1): 46-51.(in Chinese)
- [17] Zhang Z J(张振珏), Lin J Y(林锦仪), Chen Z R(陈忠仁), et al. The distribution of tannin in vegetative organs of three important

- tannin plants [J]. *J Trop Subtrop Bot* (热带亚热带植物学报), 1997, 5(2): 89–92. (in Chinese)
- [18] Guo Q R (郭启荣), Lin Y M (林益明), Zhou H T (周涵韬), et al. Relationship analysis among four plants of Casuarinaceae by RAPD [J]. *J Xiamen Univ (Nat Sci)* (厦门大学学报: 自然科学版), 2003, 42(3): 378–383. (in Chinese)
- [19] Zhang L H, Lin Y M, Ye G F, et al. Changes in the N and P concentrations, N:P ratios, and tannin content in *Casuarina equisetifolia* branchlets during development and senescence [J]. *J For Res*, 2008, 13(5): 302–311.
- [20] Kraus T E C, Dahlgren R A, Zasoski R J. Tannins in nutrient dynamics of forest ecosystems—A review [J]. *Plant Soil*, 2003, 256(1): 41–66.
- [21] Graham H D. Stabilization of Prussian blue color in the determination of polyphenols [J]. *J Agri Food Chem*, 1992, 40: 801–805.
- [22] Terrill T H, Rowan A M, Douglas G D, et al. Determination of extractable and bound condensed tannin concentrations in forage plants, protein concentrate meals and cereal grains [J]. *J Sci Food Agri*, 1992, 58(3): 321–329.
- [23] Lin Y M, Liu J W, Xiang P, et al. Tannin dynamics of propagules and leaves of *Kandelia candel* and *Bruguiera gymnorrhiza* in the Jiulong River Estuary, Fujian, China [J]. *Biogeochemistry*, 2006, 78(3): 343–359.
- [24] Hagerman A E. Tannin Chemistry. <http://www.users.muohio.edu/hagermae/tannin.pdf>, 2002.
- [25] Williamson G B, Richardson D. Bioassays for allelopathy: Measuring treatment responses with independent controls [J]. *J Chem Ecol*, 1988, 14(1): 181–187.
- [26] Tan F L (谭芳林). Study on litter decomposition and nutrient release in *Casuarina equisetifolia* protective plantation ecosystem [J]. *Sci Sil Sin* (林业科学), 2003, 39(S1): 21–26. (in Chinese)
- [27] Ye G F (叶功富), Huang B L (黄宝龙). Studies on geochemical cycling in *Casuarina equisetifolia* plantation ecosystems [J]. *J Nanjing For Univ (Nat Sci)* (南京林业大学学报: 自然科学版), 1998, 22(1): 5–8. (in Chinese)
- [28] Lin W X (林武星). Self-allelopathy from root solutions on chlorophyll and carbohydrate of *Casuarina equisetifolia* seedlings [J]. *J Zhejiang For Coll* (浙江林学院学报), 2007, 24(1): 12–16. (in Chinese)
- [29] Herms D A, Mattson W J. The dilemma of plants: To grow or defend [J]. *Quart Rev of Biol*, 1992, 67(3): 283–335.
- [30] Crankshaw D R, Langenheim J H. Variation in terpenes and phenolics through leaf development in *Hymenaea* and its possible significance to herbivory [J]. *Biochem Syst Ecol*, 1981(9): 115–124.