蕨类植物的化感作用及其对生物多样性的影响

张开梅 石 雷* 李振宇

(中国科学院植物研究所, 北京 100093)

摘要: 植物化感作用是植物通过向环境中释放化学物质从而对同种植株和繁殖体或与其他植物之间产生的直接或间接、有益或有害的作用,它影响植物分布、群落形成与演化、作物间作等,与生物多样性保护以及农林和园艺生产实践关系密切,在国际上受到越来越多的关注。但国内这方面的研究起步相对较晚,研究范围有限,对蕨类植物化感作用的报道更少。本文系统介绍了蕨类植物化感作用的研究进展,包括蕨类植物种内的化感作用(即自毒效应)、常见的蕨类植物种间的化感作用(即孢子体对配子体的化感作用和配子体对配子体的化感作用)及蕨类植物对种子植物的化感作用(蕨类植物可通过化感作用与种子植物争夺更多的资源和生长空间)。还介绍了种子植物对蕨类植物的化感作用(主要表现为抑制作用)以及蕨类植物化感作用与动物侵食、微生物侵染的关系,研究发现昆虫侵食能增强或减弱蕨类植物的化感作用,微生物的活动可能增强某些蕨类植物的化感作用。本文从上述不同角度说明蕨类植物化感作用对生物多样性的影响,希望有助于促进我国学者对该领域的深入研究。

关键词: 蕨类, 自毒效应, 种间关系, 孢子体, 配子体, 生态系统, 化感作用

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 1005 - 0094(2004)04 - 0466 - 06

Fern allelopathy and its impact on biodiversity

ZHANG Kai-Mei, SHI Lei*, LI Zhen-Yu

Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

Abstract: Allelopathy is a phenomenon of direct or indirect, beneficial or adverse effects of a plant on its own or another plant through the release of chemicals into the environment. It affects plant distribution, community formation, and intercrop evolution. It has a consanguineous relationship with biodiversity conservation, agriculture, forestry, and horticulture and is now arousing further international interest. In China, research on plant allelopathy began relatively late and thus has been limited, particularly studies of fern allelopathy. We introduce recent advances in fern allelopathy, including studies of autotoxicity of ferns, and of allelopathic interactions occurring in two ways: (1) sporophytes acting on gametophytes and (2) gametophytes acting on gametophytes. Fern autotoxicity is a type of intraspecific allelopathy, whereby a fern species inhibits the growth of its own kind through the release of toxic chemicals into the environment. Sporophytes acting on gametophytes and gametophytes acting on gametophytes are common phenomena of interspecific fern allelopathy. In addition, allelopathic effects between ferns and seed plants are discussed. Some ferns can compete with seed plants by fern allelopathy to obtain more resources and space, while some seed plants can inhibit the growth of ferns by allelopathy. Fern allelopathy also has relationships with consumption by animals and microbial infection. Insect herbivory can amplify or dampen the effects of fern allelopathy. Activity of microbes may amplify the allelopathic effects of some ferns. Impacts of fern allelopathy on biodiversity are discussed from the different perspectives described above.

Key words: fern, autotoxicity, interspecific relationship, sporophyte, gametophyte, ecosystem, allelopathy

植物通过向环境中释放化学物质从而对同种植株和繁殖体或与其他植物之间产生的直接或间接、有益或有害的作用统称为植物化感作用,这些起作用的化学物质称为化感物质。Molisch (1937) 首次

提出化感作用这一概念,后来,Rice (1984) 对这一概念作了进一步阐述。由于植物化感作用的理论和实践与农林业的可持续发展以及自然资源保护关系密切,近年来已成为生命科学研究热点。蕨类植物

* 收稿日期: 2004 - 04 - 13; 接受日期: 2004 - 05 - 23
基金项目: 中国科学院知识创新重大项目 (KSCX1-SW-13)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: shilei67@263.net

是植物界中的一个特殊类群,其生活周期从孢子开始,孢子在适宜的外界环境条件下,经休眠或不休眠萌发,长出假根,首先形成丝状体,继而形成片状体,再进一步发育形成具有性器官分化的配子体。配子体形态结构简单,生活期短,多为有背腹分化的绿色叶状体,因此配子体又叫做原叶体。成熟的配子体产生精子器和颈卵器,精子器产生精子,颈卵器产生卵子,受精的卵子再进一步发育成孢子体,到孢子体产生新的孢子完成一个生活周期。由于孢子体和配子体各自独立生活,蕨类植物化感作用的独特性日益为人们所关注。

人们观察植物化感作用的现象已有很长的历史,也进行了大量的科学实验和研究,其中蕨类植物化感作用的研究工作引人注目。研究表明,蕨类植物可通过不同形式的化感作用对生物多样性产生影响。本文介绍了蕨类植物之间的化感作用,包括蕨类植物的自毒效应、不同蕨类植物之间孢子体对配子体的化感作用、配子体对配子体的化感作用以及蕨类植物与种子植物之间的化感作用,还介绍了蕨类植物化感作用与动物侵食、微生物侵染的关系。

1 蕨类植物种内的化感作用(自毒效应)

通常,植物化感作用是植物种间的作用,但是当植物化感作用的供体和受体属于同一种类,它便成为植物种内的化感作用,这种化感作用也称之为自毒效应。因此,当一种植物向环境中释放有毒化学物质抑制同种植物的萌发和生长时,自毒效应便随之产生(Miller, 1996)。某些蕨类植物中也存在自毒效应,目前报道草香碗蕨(*Dennstaedtia punctilobula*)、紫萁属(*Osmunda*)植物以及沼泽蕨属(*Thelypteris*)植物都报道有自毒行为存在,但是它们的作用机理并不完全一致。草香碗蕨、紫萁属植物[如绒紫萁(*Osmunda claytoniana*)和分株紫萁(*O. cinnamomea*)]的自毒效应是通过释放有毒化学物质抑制它们的孢子萌发和早期配子体发育来实现的(Munther & Fairbrothers, 1980; Elakovich & Wooten, 1995)。值得一提的是,草香碗蕨所释放的化感物质是极少在蕨类植物中出现的香豆素(Dustin & Cooper-Driver, 1992)。其实香豆素在其他高等植物中是一类非常普遍存在的化感物质,在许多植物体内以香豆素甙的形式存在。当进入环境后,在土壤媒介的作用下,香豆素甙的内酯环打开而

形成盐或羧基,从而在自然和人工生态系统中显示化感效应,这种化感效应使一些香豆素类化感物质能表现出很好的除草活性,可以作为新一代除草剂开发前体(孔垂华和胡飞, 2001)。而沼泽蕨属植物,如 *Thelypteris normalis* 及辣味沼泽蕨(*T. kunthii*)的自毒效应则是通过根和叶产生的两种化感物质 thelypterin A 和 B 抑制其配子体的细胞分裂来完成的(Davidonis & Ruddat, 1973)。另外,草香碗蕨、绒紫萁和分株紫萁在自毒效应上还存在地理差异,这一点已通过它们叶的水提取物及沥出液对孢子萌发数量影响的实验得到证明(Munther & Fairbrothers, 1980)。自毒效应或许是蕨类植物种群通过竞争处理过剩的孢子和保持合理密度的主要方式。

2 蕨类植物种间的化感作用

植物种间的化感作用有以下 4 种作用方式:(1)孢子体作用于孢子体;(2)孢子体作用于配子体;(3)配子体作用于孢子体;(4)配子体作用于配子体。但在蕨类植物中,因为其配子体阶段只需要很少的化学物质就可以被排除出各种资源的竞争,因而在整个生活周期中最容易受到影响与制约。所以,在蕨类植物种间的化感作用中,以孢子体对配子体的化感作用、配子体对配子体的化感作用更为常见(Raymond & Fairbrothers, 1980)。由于蕨类植物繁殖体(孢子)的散布方式和生境条件相对集中,化感作用可能成为蕨类植物之间生态位竞争的重要内容。

2.1 孢子体对配子体的化感作用

分株紫萁的孢子体不仅对 3 种鳞毛蕨属(*Dryopteris*)植物配子体的生长速度有化感抑制,还影响其配子体的数量(Holliday & Karen, 1991)。分株紫萁孢子体内的化感物质是苯乙酸和安息香酸的衍生物,这些物质的很多生理学行为都与膜干扰有关,它们使细胞膜去极化,可能影响到膜 ATP 酶的活性,并使离子的流入和保存力相应地发生变化(Rice, 1984; Einhellig, 1995, 2002)。辣味沼泽蕨的根和叶产生的两种化感物质 thelypterin A 和 B 抑制长叶凤尾蕨(*Pteris longifolia*)和粗脉蕨(*Phlebodium aureum*)配子体的细胞分裂。Thelypterin A 为一种吲哚衍生物(Davidonis & Ruddat, 1973, 1974)。粉叶蕨属(*Pityrogramma*)植物孢子体的分泌物抑制粉叶蕨(*P. calomelanos*)的孢子萌发和配

子体发育,抑制物为一种查尔酮和一种黄酮醇化合物。大量的研究都揭示黄酮类物质在植物化感作用中占有重要位置。大多数黄酮类化感物质主要抑制线粒体中 ATP 的产生,黄酮类化感物质的结构变化可对 ATP 的活性产生影响。黄酮类化感物质对植物呼吸作用的影响机制应当进行深入的研究,因为在植物中 ATP 的产生,哪怕受到细微的干扰都能对植物的生长产生显著的效应(Raymond & Fairbrothers, 1980; 孔垂华和胡飞, 2001)。

2.2 配子体对配子体的化感作用

欧洲鳞毛蕨(*Dryopteris filix-mas*)配子体的水提液能促进玻里鳞毛蕨(*D. borrieri*)的孢子萌发与原叶体生长,但当欧洲鳞毛蕨的配子体碎片与琼脂培养基混合后,会抑制玻里鳞毛蕨的孢子萌发(Bell, 1958)。分株紫萁配子体和中间鳞毛蕨(*D. intermedia*)配子体之间存在相互化感作用现象,它们是通过释放具有抑制作用的化合物,从而抑制彼此配子体的细胞分裂来实现相互化感,这是配子体之间相互化感作用现象的首次发现(Raymond & Fairbrothers, 1980)。关于蕨类植物配子体对配子体的化感作用的研究工作尚未广泛开展。

3 蕨类植物对种子植物的化感作用

目前国内在这方面做了一些工作,但研究的范围较窄,只局限于几种蕨类植物如芒萁(*Dicranopteris dichotoma*)、狗脊(*Woodwardia japonica*)和里白(*Hicriopteris glauca*)对种子植物化感作用的研究(叶居新等, 1987; 罗丽萍等, 1999; 王祥荣和宋永昌, 1993)。芒萁植株浸出液对天蓝苜蓿(*Medicago lupulina*)、葛藤(*Pueraria lobata*)、红车轴草(*Trifolium pratense*)、牛尾草(*Festuca elatio*)等均有抑制作用,对稗草(*Echinochloa crusgalli*)等杂草及白菜(*Brassica pekinensis*)、萝卜(*Raphanus sativus*)的种子萌发有显著或极显著的抑制作用,对水稻(*Oryza sativa*)、刺苋(*Amaranthus spinosus*)等幼苗根生长和某些植物幼苗苗高有显著抑制作用,并且对根生长的抑制作用强于对茎叶生长的抑制作用。芒萁地上部分的化感作用强于地下部分,其化感作用还具有选择性和阶段性,受其抑制的植物幼根在形态上发生畸变,全株干重均大于对照(叶居新等, 1987; 罗丽萍等, 1999)。狗脊和里白浸出液对木荷(*Schima superba*)等 10 种植物的种子发芽、幼

芽伸长生长和幼苗生长有不同程度的影响;狗脊浸出液对木荷等 6 种植物的种子发芽无显著影响,而对茅栗(*Castanea seguinii*)、檫木(*Sassafras tsumu*)、油茶(*Camellia oleifera*)的种子发芽和幼苗生长具有显著的抑制作用,对马尾松(*Pinus massoniana*)的种子发芽虽有抑制作用,但会随幼苗的生长进程而减弱甚至消失;对木荷的幼苗生长则略有促进作用。狗脊和里白浸出液中的主要作用物质——烯醇类物质可能是使这两种蕨类植物产生化感作用的原因(王祥荣和宋永昌, 1993)。

国外则主要研究欧洲蕨(*Pteridium aquilinum*)对其他植物的化感作用。欧洲蕨对周围植被具有毒害作用,如它影响野黑樱桃(*Prunus serotina*)、欧洲山杨(*Populus tremula*)和欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)等植物的种子萌发和幼苗生长(Gießman & Muller, 1972; Horsley, 1977; Caronni, 1993; Dolling *et al.*, 1994);在南加利福尼亚草地上,它产生的毒素严重影响了一些种类的药用植物和一年生小草的生长,但对其他植物则不产生影响,或仅有很小的影响。从欧洲蕨分离出的很多酚类植物毒素均强烈抑制其他植物的生长发育。酚类化感物质由于分子结构中至少有一个苯羟基,因而在生物体中容易和糖配体结合形成糖甙分子,所以酚类化感物质在植物体内或刚进入环境时往往是以糖甙形式存在的;另一方面,苯羟基与碱或金属离子也容易形成盐,糖甙和盐都能增加酚类化感物质的水溶性。正因为酚类化感物质具有水溶性和成盐性,很容易在自然条件下被雨雾淋溶和土壤吸收,进而经历膜干扰、呼吸作用、营养水分吸收、光合作用、细胞分化等 3 个不同水平的影响实现其对高等植物的作用,使欧洲蕨能排斥其他草本植物而形成纯粹的小群落联合体(Gießman & Muller, 1978; Inderjit *et al.*, 1999; 孔垂华和胡飞, 2001)。但无论是活的还是腐烂的欧洲蕨,通过雨雾淋溶产生的苯乙烯和安息香酸的衍生物都是最具活性的化感物质,这些化合物在其他蕨类植物中也存在或可能存在于(Glass, 1976; Rice, 1984)。此外,欧洲蕨对欧洲山杨和欧洲赤松的化感抑制作用也是通过挥发和淋溶途径实现的,这种作用在 5、6 和 9 月表现得最为强烈。5、6 月是当地生长季节的开始时期,此时欧洲山杨和欧洲赤松最易受化感物质抑制,因而欧洲蕨通过增加化感物质的释放量来获得更多的资源和生

长空间。实际上,欧洲蕨在这个时期最容易受其他物种的影响,因此它的化感作用对自身的生长是十分有利的。它的化感作用在 9 月份较强,这与它所含有的化感物质的转化和富集有关。由此可见植物化感作用的影响因素是多方面的,其中季节变化对化感作用的影响是显著的(Dolling *et al.*, 1994; 孔垂华和胡飞, 2001)。

其他蕨类植物如乌毛蕨(*Blechnum orientale*)、蹄盖蕨(*Athyrium filix-femina*)等也有化感作用方面的报道。经实验证实,乌毛蕨有较强的化感作用,而且其叶的抑制作用比茎、根都强(Hong *et al.*, 2003),对控制稻田杂草、促进水稻生长、提高水稻产量有着非常积极的意义。当乌毛蕨干物质的施用量为 2 t/hm^2 时,就能大大降低稻田内杂草的生长(Hong *et al.*, 2004)。蹄盖蕨也能对其他植物产生化感作用,例如它的腐殖质等内含酚类物质,会延迟云杉(*Picea asperata*)种子的萌发,并抑制其幼苗的生长。所以伴生在云杉林下的蹄盖蕨会生长良好,而云杉林则很难自然更新(Francois, 1994)。中间鳞毛蕨的滤出物质能降低红云杉(*Picea rubens*)种子的萌发和幼苗根的生长,它的提取物在 pH 值为 4 时明显抑制红云杉种子的萌发,在 pH 值为 3 时明显抑制红云杉主根的伸长和侧根的数量,而红云杉的根和芽的鲜重均能被 pH 值为 3、4 和 5 的中间鳞毛蕨的提取物所抑制,因此中间鳞毛蕨的化感作用可能是造成红云杉幼苗种群矮的一个因素(Richard *et al.*, 1991)。除上述蕨类具有化感作用外,野雉尾金粉蕨(*Onychium japonicum*)也具有化感作用,它可以抑制凤仙花(*Impatiens balsamina*)根的生长(Raymond & Fairbrothers, 1980)。此外,在 Guadeloupe 热带雨林里生长的粗糙桫欏(*Cyathea muricata*)可能对其他木本植物有化感作用,因为尽管它没有对整个木本植物的密度产生影响,但在一定程度上延缓了木本植物的生长(Franck *et al.*, 2001)。如果这种粗糙桫欏的确对其他植物有化感作用,那么它的化感物质及其化感作用机理等还有待于研究。

蕨类植物配子体微小,而孢子体由于受原始维管系统和不定根的局限,在个体大小上与相同生活型的种子植物比较通常不占有优势。但上述研究表明,一些蕨类植物可通过化感作用与种子植物争夺更多的资源和生长空间。

4 种子植物对蕨类植物的化感作用

马缨丹(*Lantana camara*)根、茎、叶、花的提取物对齿牙毛蕨(*Cyclosorus dentatus*)孢子外壁的破裂、假根生成及丝状体的早期发育有抑制作用,其中以叶提取物的抑制作用最为明显。研究证明,马缨丹中所含苯酚和生物碱是孢子毒害物质(Wadhwani & Bhardwaja, 1981)。苯酚是酚类化感物质的一种,目前发现的大量酚酸类化感物质在自然条件下难以显著控制杂草。但值得注意的是,最近的研究发现虽然单一酚酸有较低的除草活性,但数种特定的酚酸混合往往产生协同和加合效应。这不仅符合植物一般释放多种化感物质而共同作用于其他有机体的自然规律,而且启示我们利用简单化感分子间相互作用的途径来开辟新一代除草剂的思路(孔垂华和胡飞, 2001)。生物碱是一类重要的植物次生物质,具有显著的生理生物活性,但就化感效应而言,其活性并不明显,因为它们一般在植物体内转运而难以进入环境。但一些糖甙生物碱是可以进入环境中而显示化感效应的,具有化感作用的生物碱有一半以上均能影响 DNA 的插入,抑制 DNA 聚合酶的活性,影响蛋白质的生物合成及膜的稳定性。

总之,绝大多数此类化合物的主要作用模式是影响 DNA 复制和转录。其实酚酸和生物碱类化感物质都可以影响到核酸和蛋白质的代谢,这也是植物化感物质的一种重要作用机制,遗憾的是由于涉及到太多的分子生物学技术和方法,目前对于植物化感物质对核酸和蛋白质代谢的作用机制还没有进行广泛的研究(孔垂华和胡飞, 2001; Wink *et al.*, 1999; Einhellig, 2002)。银胶菊(*Parthenium hysterophorus*)的根、茎、叶、花可对槐叶萍(*Salvinia molesta*)产生不同程度的抑制,该植物中所含的化感物质对羟基安息香酸能使一些植物的根细胞膜损伤,叶内的叶绿素丢失,溶解物漏出,对羟基安息香酸的用量在 50 ppm 时对槐叶萍和尼罗满江红(*Azolla nilotica*)是致命的(Pandey, 1994, 1996)。这方面的研究主要集中在来自美洲的入侵种对旧大陆土著种的化感作用,显示出人们对入侵种生态效应的关注。

5 蕨类植物化感作用与动物侵食、微生物感染的关系

植物在生态系统中常常受到动物和微生物的侵袭,最主要的是昆虫侵食和病原微生物的侵染。毫无疑问,植物对昆虫的侵食和微生物的感染会产生相应的防御机制,利用次生物质的化学防御机制是一个主要的办法。最近的研究揭示:植物防御昆虫侵食的次生物质可以释放到环境中,如释放昆虫天敌引诱剂、排斥剂等,毕竟植物具有在体内贮存次生物质的功能,而化感物质的一物多用功能已经揭示。这样,植物可以根据具体情况而释放次生物质以抵御昆虫、微生物和抑制邻近植物的生长。因此,当植物受到动物和微生物侵袭时,其产生和释放的次生物质必然也对邻近植物的生长发育带来一定的影响(孔垂华和胡飞, 2001)。生物碱、黄酮、酚酸类次生物质不仅是植物抵抗昆虫侵食的物质,也是常见的抑制其他植物生长的化感物质,这些物质在一些蕨类植物中也都存在。无论是蕨类植物的化感作用还是昆虫侵食,都会影响这些次生物质的变化。如果昆虫侵食导致这些次生物质增加,那么此时受害植物的抗害虫侵食和化感能力会同时增强。反之,如果昆虫侵食导致这些次生物质含量降低,植物的化感能力就可能被削弱。总之,昆虫侵食通过对蕨类植物体内次生物质的影响而对其化感作用产生增强或减弱效应。

微生物对植物化感作用的影响,最初的认识来源于植物残株分解:腐根菌往往加速植株的分解,而且分解后的化感物质毒性更强,有效地增强了化感作用。有些腐烂的蕨类植物对其他植物也产生化感作用,如前文所述的欧洲蕨,它的腐烂过程势必会有微生物的参与,而它在腐烂的过程中能对其他植物产生很强的化感作用,可见其化感作用与微生物的活动存在一定联系。

遗憾的是,关于动物侵食、微生物侵染和植物化感作用三方面相互关系的研究还未引起足够的重视,这是植物化学和生态学研究的难点,也是最富有探索性和挑战性的领域(孔垂华和胡飞, 2001)。目前人们对于蕨类植物化感作用的研究尚不够深入,对于动物侵食、微生物侵染和蕨类植物化感作用三者关系的研究更是欠缺。

6 小结与展望

由于研究植物化感作用对农林业的可持续发展和自然资源的保护具有重要意义,很多实验室致力

于这方面的研究。与种子植物相比,蕨类植物化感作用的研究起步较晚,研究的类群有限,在很多方面的研究仍不够深入,如植物表现化感作用的原因和条件、植物释放化感物质的方式、化感物质的分离鉴定、化感物质对受体的作用机制(尤其是化感物质如何通过土壤及土壤微生物与受体接触并发生作用,并保持足够的浓度等)。除此以外,质膜将是以后的主要研究对象。因为在化感作用的生物鉴定过程中发现许多植物产生的化感物质,如酚类物质、生物碱等都能改变其他植物根的形态。尽管细胞膜是化感物质的一个较早的接触面,与膜相关的作用及它们的分子作用机理却没有引起足够的重视。然而膜完整性的细胞泄漏检验已开始应用,探查质膜和液泡膜结构和生理学的工具还需加大应用力度,以更好地解决化感物质的作用机理问题。另外,在不同的生活型中,附生蕨类和沉水型蕨类与其他植物的化感作用尚不清楚。蕨类植物化感作用与动物侵食、微生物侵染的关系更需要深入研究。随着视野的扩大,新思路、新方法、新技术的出现,相信我们对蕨类植物化感作用及其对生物多样性的影响的了解将不断深入。

参考文献

- Bell, P. R. 1958. Variations in the germination rate and development of fern spores in culture. *Annals of Botany*, **22**: 503 - 511.
- Caronni, F. 1993. Some chorologic and ecologic aspects of the diffusion of Black Cherry, *Prunus serotina* Ehrh. in Italy. *Informatore Botanico Italiano*, **24**: 8 - 18.
- Davidonis, G. H. and Ruddat, M. 1973. Allelopathic compounds: thelypterin A and B in the fern *Thelypteris normalis*. *Planta*, **111**: 23 - 32.
- Davidonis, G. H. and Ruddat, M. 1974. Growth inhibitor in gametophytes and oat coleoptiles by the thelypterin A and B released from roots of the fern *Thelypteris normalis*. *American Journal of Botany*, **61**: 925 - 930.
- Dolling, A., Zackrisson, O. and Nilsson, M. C. 1994. Seasonal variation in phytotoxicity of bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn). *Journal of Chemical Ecology*, **20**: 3163 - 3172.
- Dustin, C. D. and Cooper-Driver, G. A. 1992. Changes in phenolic production in the hay-scented fern (*Dennstaedtia punctilobula*) in relation to resource availability. *Biochemical Systematics and Ecology*, **20**: 99 - 106.
- Einhellig, F. A. 1995. Mechanisms of action of allelochemicals in allelopathy. In: Inderjit, Dakshini, K. M. M. and Einhellig, F. A. (eds.), *Allelopathy: Organisms, Pro-*

- cesses, and Applications. American Chemical Society, Washington, DC, 96 - 116.
- Einhellig, F. A. 2002. The physiology of allelochemical action: clues and views. In: Reigosa, M. J. and Pedrol, N. (eds.), *Allelopathy from Molecules to Ecosystems*. Science Publishers, Inc., New Hampshire, 5 - 6.
- Elakovich, S. D. and Wooten, J. W. 1995. Allelopathic herbaceous vascular hydrophytes. In: Inderjit, Dakshini, K. M. M. and Einhellig, F. A. (eds.), *Allelopathy: Organisms, Processes, and Applications*. American Chemical Society, Washington, DC, 58 - 73.
- Franck, P., Alaim, R. and Monique, B. D. 2001. Spatial occupation of *Cyathea muricata* Willd. (Cyatheaceae) in Guadeloupean tropical rain forest. At the population level. *Acta Botanica Gallica*, **148**: 81 - 91.
- Francois, P. 1994. Effect of phenolic compounds in humus on the natural regeneration of spruce. *Phytochemistry*, **36**: 865 - 867.
- Glass, A. D. M. 1976. The allelopathic potential of phenolic acids associated with the rhizosphere of *Pteridium aquilinum*. *Canadian Journal of Botany*, **54**: 2440 - 2444.
- Geissman, S. R. and Muller, C. H. 1972. The phytotoxic potential of bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn). *Madrono*, **21**: 299 - 304.
- Geissman, S. R. and Muller, C. H. 1978. The allelopathic mechanisms of dominance in bracken (*Pteridium aquilinum*) in southern California. *Journal of Chemical Ecology*, **4**: 337 - 362.
- Holliday, B. W. and Karen, E. L. 1991. Allelopathic effects of *Osmunda cinnamomea* on three species of *Dryopteris*. *American Fern Journal*, **81**: 134 - 138.
- Hong, N. H., Xuan, T. D., Tsuzuki, E. and Khanh, T. D. 2004. Paddy weed control by higher plants from Southeast Asia. *Crop Protection*, **23**: 255 - 261.
- Hong, N. H., Xuan, T. D., Tsuzuki, E., Terao, H., Matsuo, M. and Khanh, T. D. 2003. Screening for allelopathic potential of higher plants from Southeast Asia. *Crop Protection*, **22**: 829 - 836.
- Horsley, S. B. 1977. Allelopathic inhibition of Black Cherry by fern, grass, goldenrod, and aster. *Canadian Journal of Forest Research*, **7**: 205 - 216.
- Inderjit, Cheng, H. H. and Nishimura, H. 1999. Plant phenolics and terpenoids: transformation, degradation, and potential for allelopathic interactions. In: Inderjit, S., Foy, C. L. and Dadshini, K. M. (eds.), *Principles and Practices in Plant Ecology: Allelochemical Interactions*. CRC Press, Boca Raton, FL, USA, 255 - 266.
- Kong, C. H. (孔垂华) and Hu, F. (胡飞). 2001. *Allelopathy and the Application* (植物化感(相生相克)作用及其应用). China Agricultural Press, Beijing. (in Chinese)
- Luo, L. P. (罗丽萍), Ge, G. (葛刚), Tao, Y. (陶勇) and Ye, J. X. (叶居新). 1999. The allelopathy of the extract from *Dicranopteris pedata* on several weeds and crops. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), **16**: 591 - 597. (in Chinese with English abstract)
- Miller, D. A. 1996. Allelopathy in forage crop systems. *Agronomy Journal*, **88**: 854 - 859.
- Molisch, H. 1937. *Der Einfluss Einer Pflanze auf die Andere-Allelopathie*. Gustave Fischer Verlag, Jena, 106. (in German)
- Munther, W. E. and Fairbrothers, D. E. 1980. Allelopathy and autotoxicity in three eastern north American ferns. *American Fern Journal*, **70**: 124 - 135.
- Pandey, D. K. 1994. Inhibition of *Salvinia* (*Salvinia molesta* Mitchell) by *Parthenium* (*Parthenium hysterophorus* L.). Relative effect of flower, leaf, stem and root residue on salvinia and paddy. *Journal of Chemical Ecology*, **20**: 3123 - 3131.
- Pandey, D. K. 1996. Relative toxicity on allelochemicals to aquatic weeds. *Allelopathy Journal*, **3**: 241 - 246.
- Raymond, L. P. and Fairbrothers, D. E. 1980. Reciprocal allelopathy between the gametophytes of *Osmunda cinnamomea* and *Dryopteris intermedia*. *American Fern Journal*, **70**: 73 - 78.
- Rice, E. L. 1984. *Allelopathy* (2nd edn.). Academic Press, New York, 1 - 2.
- Richard, M. K., Timothy, D. P., Jeffrey, T., Adrian, O. and Karen, C. 1991. Factors affecting red spruce regeneration in declining areas of Camels Hump Mountain, Vermont. *American Journal of Botany*, **78**: 1191 - 1198.
- Wadhvani, C. and Bhardwaja, T. N. 1981. Effect of *Lantana camara* L. extract on fern spore germination. *Experientia*, **37**: 245 - 246.
- Wang, X. R. (王祥荣) and Song, Y. C. (宋永昌). 1993. Studies on the allelopathy of the maceration extracts of *Woodwardia japonica* and *Hicriopteris glauca*. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), **17**: 143 - 154. (in Chinese with English abstract)
- Wink, M., Latz-Bruning, B. and Schmeller, T. 1999. Biochemical effects of allelopathic alkaloids. In: Macias, F. A., Galindo, J. G. G., Molinillo, J. M. G. and Cutler, H. G. (eds.), *Recent Advances in Allelopathy*, Vol. 1. *A Science for the Future*. Servicio de Publicaciones, Universidad de Cadiz, Cadiz, Spain, 411 - 422.
- Ye, J. X. (叶居新), Hong, R. C. (洪瑞川), Nie, Y. R. (聂义如) and Liu, W. Y. (刘文演). 1987. The effect of the maceration extract of *Dicranopteris dichotoma* on the growth of several plant species. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), **11**: 203 - 211. (in Chinese with English abstract)