

植物之间生化他感作用的研究及其应用*

方绮军¹ 傅 昀² 程世清³

(1 云南农业大学基础部, 昆明 650201)

(2 中国科学院西双版纳热带植物园森林生态研究室, 昆明 650223)

(3 云南烟草质量监督检测站, 昆明 650106)

摘要 简要评述了植物之间生化他感概念、存在的普遍性、作用机理等方面的研究进展.

关键词 生化他感作用; 植物

中图分类号 Q 504

十九世纪三十年代, 科学家就观察到某些植物通过根系分泌物对其它的植物产生毒害. 此后, 许多人相继发现这种现象存在的普遍性, 并引起了更多的科学工作者极大的兴趣, 并用“Allelopathy”一词用来泛指所有类型的植物(包括微生物)之间的生化他感作用(包括相互排斥和促进). 并准确地定义为: 一种植物(包括微生物)通过其本身产生的、并释放到周围环境中的化学物质对另一种植物(或微生物)直接或间接的相互排斥和促进的效应. Rice^[1]等人的研究工作推动了这一领域的发展. 当今植物间的生化他感现象正在日益引起全世界各国科学工作者的重视, 并在理论和应用上取得了激动人心的成果. 我国在这方面的研究并不多, 本文简要评述了植物间的生化他感概念、存在的普遍性、作用机理等方面的研究进展.

1 植物间的生化他感现象存在的普遍性

植物间的生化他感现象在自然界是普遍存在的, 它存在于植物与植物之间, 植物与微生物之间, 微生物与微生物之间.

1.1 天然生态系统中的生化他感现象

1.1.1 植被类型形成中的生化他感作用 Rice1974 年就指出: 生存竞争是造成植物种类区域性优势分布的一个重要因素, 更基本的原因可能是由于物种之间的生化他感作用^[1]. Rice 并在 1985 年认为生化他感效应的生态学意义可能是通过影响植物的分布区域从而决定植被的类型^[2]. 因为通过实验的方法很容易排除其它条件(如营养、光照等)的影响, 从而排除生存竞争的可能. 例如: 美国 Oklahoma 州的弃耕地演替过程中的先锋群落中, 以向日葵为优势种的周围草本植物的分布模式就是由于向日葵与这些草本植物之间的生化他感作用所至. 向日葵的根系分泌物以及地表的淋落物对加拿大飞蓬(*Erigeron canadensis*)和金光菊属植物(*Rudbeckia hipta*)抑制作用较强, 因而这 2 种植物在其周围分布甚少, 对雀麦(*Bromus japonicus*)抑制作用较弱, 所以雀麦分布较多, 对巴豆属植物

* 1998- 12- 17 收稿

(*Croton*) 有促进生长作用, 故分布多且生长旺盛^[1]. 长命种的单一分布类型的产生和维持最能说明生化他感现象在植被类型形成中的作用^[3].

1.1.2 植物群落演替中的生化他感作用 植物的演替, 除了气象因子以外, 在相同的气候带内, 其土壤肥力起着巨大的作用. 植物次生阶段的演替, 是非常缓慢的, 原因是由于土壤中氮素的自然增长速度极其缓慢. 如果说硝化作用使氮素成为植物生长的有效氮是必要的, 那么抑制了硝化作用将有助于先锋植物的生长, 因为先锋植物对氮素需求量较少, 从而也阻止了顶极植物的生长. 一方面, 如果硝化作用可使植物生长所需的氮源成为可阻止那些需氮量高的新物种的侵入, 从而减缓演替的速度. 另一方面, 如果硝化作用的抑制有利于 NH_4^+ 的积累, 则对需氮量较高的顶极群落植物起到了保存氮源和节省能量的作用 (因为 NO_3^- 在土壤中易流失, 由 NO_3^- 还原成 NH_4^+ 需能量). 为新的物种迁入提供条件, 从而加速演替的进程, 这在一定程度上解释了群落演替进程的快慢. 后来大量的工作证明, 硝化作用的抑制在群落演替中的作用属于后者^[4].

1.2 人工生态系统中的生化他感现象

1.2.1 农业中的生化他感现象

1.2.1.1 作物与作物之间 作物与作物之间即可通过根系分泌、地表的淋溶等方式产生直接的相互作用, 也可通过作物收获后的残体经土壤微生物分解释放的化学物质而间接地产生相互作用. 如小麦根系分泌物对小麦、玉米、燕麦的生长有抑制作用; 大麦、黑麦、小麦、燕麦的水提液可抑制小麦根系的生长; 某些豆科植物与玉米混作时, 玉米的生长受到抑制; 甜菜、西红柿、土豆、萝卜、烟草等的叶和根可分泌挥发性的抑制物^[1]; 小麦、水稻、玉米、高粱、黑麦等残株在田间经微生物分解后可产生有毒物质, 进入土壤对后作物产生不利的影响; 并且分离鉴定出许多抑制物, 其中较多的为香草酸、香豆素、丁香酸、肉桂酸以及一些短链脂肪酸^[5].

1.2.1.2 作物与杂草之间 作物对杂草、杂草对作物都可产生相克作用. 据报道, 大约 75 种杂草有相克作用^[6]. 常见的例子: 狗尾草、藜属植物对玉米幼苗的生长抑制; 白猪殃殃 (*Galium mollugo*) 对小麦、萝卜、洋葱生长的抑制; 另外马齿苋、野豌豆、车前草、蒿等杂草的提取液大都有抑制某些作物种子萌发、幼苗生长的抑制物质^[7]. 农作物对杂草的抑制作用的研究在农业上具有重要意义, 利用相克作用除草是研究的重要方向之一, 也是目前生物防治杂草的新动态.

1.2.1.3 作物与微生物之间 作物可以产生相克物质抑制细菌、真菌的生长^[1], 目前研究的重点在作物对固氮菌的相克作用. 已发现水稻、小麦等作物的残株提取液对豆科根瘤菌的生长能力、固氮活性均有抑制作用^[1].

1.2.2 林业和园艺中的生化他感现象

1.2.2.1 林业 很多木本植物对其它植物有相克作用, 如栎属、刺柏属、桉属、松属、杉属中的某些种类, 它们的叶、根可产生相克物质抑制周围其它植物的生长^[1], 因此在林业中造林地的选择、混交林的栽培应充分地考虑相克作用带来的危害.

1.2.2.2 园艺 在园艺中是某些果树, 如桃、苹果、李枣、桔树等的再植问题. 很早人们就发现再植后生长状况和产量都会受到影响. 但总把它归结为土壤肥力的衰竭. 现在人们已认识到其根本原因是由于前植果树产生相克化学物质分泌到土壤中, 或者它们的残体经分解后将相克化学物质释放到土壤中, 而对再植的果树产生相克作用^[1].

2 植物生化他感作用的主要物质及其在植物中的部位和埋入环境的途径

生化他感物质大多是次生代谢物质, 根据其性质和生物合成途径, Rice 将其分为 14 类^[1]。(1) 简单的水溶性的有机酸、直链醇、脂肪醛和酮; (2) 简单不饱和内酯; (3) 长链脂肪酸; (4) 萘醌、葱醌、复合苯醌; (5) 萜类; (6) 单酚、苯甲酸及其衍生物; (7) 肉桂酸及其衍生物; (8) 香豆素类; (9) 类黄酮; (10) 丹宁; (11) 氨基酸和多肽; (12) 生物碱; (13) 硫化物和芥子油苷; (14) 卟啉和核苷。目前已鉴定出来的相克化学物质大都见于 (1), (3), (6), (7), (8) 类^[5, 8]。生化他感物质在植物的根、茎、叶、花、果、种子中均已发现, 其存在部位影响其释放方式。常见的释放方式: (1) 挥发: 如萜类、萹属的植物即按此方式^[1], 直接被周围植物吸收或溶于雨水、露水进入环境。(2) 淋溶: 水溶性的物质经雨水、露水冲洗后, 从活的或死的植物表面淋溶到土壤中。(3) 根的分秘: 如小麦、燕麦、玉米、黄瓜、西红柿的根可分泌抑制性的物质; 狗尾草、湿地松、石楠等的根部也能分秘相克物质^[1], 进入土壤后被分解成氢氰酸、苯甲醛、间苯三酚等对植物有害的物质。(4) 植物残株的腐烂中释放: 如水稻、油菜、小麦、高粱、玉米作物的残株腐烂后可释放出体内相克物质, 或通过微生物作用将原来无毒物质变化为有毒物质后进入土壤环境中^[1]。

3 生化他感作用的机理

生化他感作用机理的研究仅刚刚开始, 由于许多因素的干扰, 很难将它们的直接作用和间接作用分开。然而, 这方面的工作已做了很多, 综合为以下几个方面。

3.1 影响细胞分裂、伸长和根尖的细微结构 相克物质可抑制有丝分裂过程中纺锤丝的形成, 从而抑制细胞分裂^[1]。这些物质可通过抑制细胞壁中多糖类物质(如纤维素)的合成, 而抑制细胞的伸长, 同时使根加粗^[9, 10]。相克物质可减少细胞器(线粒体、高尔基体、肉质网)的数目, 破坏核膜、线粒体膜、质膜和高尔基体膜^[11]。

3.2 影响由激素所诱导的生长 相克物质使 IAA 脱羧, 或者作为 IAA 氧化酶或过氧化物酶的活化剂, 从而阻止 IAA, GA₃ 等诱导的幼苗生长^[12]。

3.3 影响膜的透性 相克物质可使细胞膜的透性增加, 选择透过能力降低, 电解质外渗^[13]。许多学者都认为这是受相克物质伤害的最普遍的早期征兆^[14]。

3.4 影响矿质的吸收 相克物质对氮、磷、钾、氨基酸等吸收有影响^[1], 质膜上的 ATP 参与离子的运输与吸收, 相克物质可能通过抑制 ATP 酶的活性来抑制钾、钠离子的吸收^[1]。

3.5 抑制光合作用 相克物质通过增加气孔的扩散阻力, 导致气孔关闭, 减少叶片叶绿素含量; 降低叶片的水势等途径抑制光合作用减低光合效率^[1, 15]。

3.6 影响呼吸作用 相克物质对呼吸的影响是多方面的, 它们一方面可能减少氧气量的摄入, 阻止 NADH 的氧化, 抑制 ATP 酶的活性, 降低 ADP/O 的比率, 使氧化磷酸化偶联, 从而抑制呼吸作用, 另一方面也可刺激 CO₂ 的释放, 促进呼吸作用。

3.7 抑制蛋白质合成、改变酯类和有机酸的代谢 相克物质有的直接抑制蛋白质的合成, 有的则使丙酮酸不能正常进入 TCA 循环(提供蛋白质合成的原料), 而是使其进入脂肪合成的代谢中去^[16]。

3.8 抑制或刺激某些酶的活性 果酸酶、纤维素酶、过氧化氢酶和过氧化物酶、磷酸化

酶、淀粉酶、苯丙氨酸转氨酶等酶数量或活性都易受到相克物质的影响^[17]。

3.9 木质分子的木栓化和堵塞 某些相克物质可使木质部导管褐化甚至堵塞, 从而影响水分的输导^[18]。

3.10 影响氮的固定 相克物质通过抑制土壤中固氮微生物的生长活性, 或通过抑制植物体内蛋白质的合成, 影响根瘤的形成, 最后影响氮的固定。

相克相作是由几种物质共同参与, 当它们分别存在时, 其浓度和毒力不足以达到伤害植物的程度。因此, 相克物质的协同作用是理解作用机理的重要方面^[19, 20]。

4 影响相克物质产生的因素

影响相克物质产生的因素有遗传因素和环境因素两方面。遗传因素在相克物质产生的量和种类上起着重要的甚至是决定性的作用。植物种类或品种不同, 对环境胁迫的敏感程度不同, 产生相克物质的能力及种类也可能不同。

环境因素对相克物质产生的影响, Rice 的“Allelopathy”一书^[1]作了较为详细的概括。它们包括: (1) 光质的影响: 离子辐射、紫外线、红外和远红外光照射都能刺激植物体内毒物的产生。(2) 可见光强的影响: 光照下生长的植物产生的相克物质大于黑暗中生长的植物, 但相对低的光照强度有利于这些物质的产生。(3) 日照长度的影响。(4) 水分胁迫的影响: 植物严重缺水时可刺激相克物质的合成和释放, 但水分胁迫常常与其它的影响因素有协同作用, 在田间尤其如此, 大大加剧相克效应的程度。(5) 温度的影响: 温度过高或过低都可能引起相克物质的产生, 并且也具有协同效应。(6) 植物器官年龄的影响: 相克物质产量随植物的年龄增加而增加, 随植物器官的衰老而减少。

5 我国的研究现状及其展望

张宝琛等初步研究了青藏高原上的马先蒿属植物斑唇马先蒿对一些作物的相克抑制作用^[21]。近年来对农业生化他感作用的研究日益深入广泛。开展了农作物的相克研究, 还对几种杂草、几种木本植物的生化他感作用进行了初步研究, 试图找出有效的天然除草剂。然而, 生化他感作用的研究是涉及面很广, 综合性较强的领域, 需要植物生理学、植物学、微生物学、病理学、生物化学、园艺学、林学、土壤学、分类学等各种学科的科学工作者的紧密合作, 去共同探讨许多急待解决的问题。如: (1) 继续探索提取、分离、鉴定(化学和生物鉴定)相克物质的有效方法, 并使之模式化。(2) 深入研究天然农业系统中的生化他感作用等等。

总之, 对于植物间的生化他感作用的研究, 有助于人类解决许多理论与实践的问题。如生物防治杂草、抗虫植物的化学防御机制、消除化学除草剂对环境的污染、寻找新的无公害植物农药、合理的耕作制度、保持生态平衡等问题, 都会在研究进展中逐步得到解决, 这样, 生化他感作用的研究将会尽快造福人类。

参 考 文 献

- 1 Rice E L. Allelopathy. New York, Academic Press, 1974. 166~ 179
- 2 Rice E L. In Chemically Mediated Interactions Between Plant and other Organisms. New York, Gillian, 1985. 223~ 276.
- 3 Chu-Chou. Effects of root residues on growth of Pinus radiata and a mycorrhizal fungus. Ann. Appl. Biol., 1978, 90: 407~ 416

- 4 Fisher R F. Allelopathy in Plant Diseases an Advanced Treatise. New York, Academic Press, 1979, 300 ~ 330
- 5 Shilling D G, Louis A J, Worsham A D, et al. Isolation and Identification of Some Phytotoxic Compounds from Aqueous Extracts of Rye. J. Agric & Food chem, 1986, 34: 633.
- 6 Rice E L. Allelopathy second Edition. Florida, Academic Press orlande, 1984. 185~ 202
- 7 Einhellig F A, Leather G R. Potentials for exploiting allelopathy to enhance crop production. J. Chem. Ecol. 1988, 14: 1829~ 1844
- 8 Akaadawi I S, Rice E L. Allelopathic effects of *Citrus aurantium* L. J. Chem. Ecol, 1985, 11 (11): 1515~ 1534
- 9 Hogetsu T, Shibaoka H, Masamis S. Involvement of cellulose synthesis in actions of gibberellin and Kinetin on cell expansion Gibberellin-coumarin and Kinetin-coumarin interaction on stem elongation. Pl, Cell Physiol, 1974, 15: 265~ 272
- 10 Hsø Feng yuan. Proceedings of the seminar on Allelochemicals and pheromones. I A IPEI, 1982
- 11 Peter L, Muller W H. Volatile Growth Inhibitors Produced by *Salvia Leucophylla*: effects on seedling root tip ultrastructure. Amer, J, 1976, 63: 196~ 200.
- 12 Putnam A R. The science of allelopathy. New York, John Wiley & Sons, 1986. 232~ 246
- 13 Einhellig F A. The chemistry of Allelopathy, U. S. A, Thompson, A. C. ED, 1985, 252~ 278
- 14 Qwens L D. Toxins in plant disease: structure and mode of action. Science, 1969, 165: 18~ 25
- 15 Mary K S, Frank A E. Allelopathic Effects of Cultivated Sunflower on Grain Sorghum. Bot. GAI., 1982, 143: 505~ 510
- 16 Dank S M L, Fletcher J S, Rice E L. Influence of Ferulic Acid on Mineral Depletion and Uptake of ⁸⁶Rb By Paul's scarlet Rose Cell-suspension Cultures. Amer, J. Bot, 1975, 62: 749~ 755
- 17 Chalutz E. Ethylene-induced Phenylalanine Ammonia Lyase Activity in Carrot Roots. Pl. Physiol (Laneaster), 1973, 51: 1033~ 1036
- 18 Bogdan G P. In interactions of plants and microorganisms in phytocenose. Naukova Dumka. Kiev. A. M. Grodzin-sky, ed, 1977. 36~ 43
- 19 Rasmussen J A, Einhellig F A. Synergistic Inhibitory Effects of P-coumaric and Ferulic acids on Germination and Growth of Grain Sorghum. J. Chem. Ecol. 1977, 3: 197~ 205
- 20 Williaws R D, Robert E H. The Effects of Naturally Occurring Phenolic Compounds on Seed Germination. Weed Sci, 1982, 30: 206~ 212
- 21 张宝琛, 何素霞. 斑唇马先蒿提出物生化相克作用的初步研究. 生态学报, 1981, 1 (3): 227~ 233

Study on Phytoallelopathy and its Application in Forestry Ecology, Eco-agriculture and Chemical Ecology of Plant

Fang Qijun¹ Fu Yun² Cheng Shiqing³

(1 Bases Department of Yunnan Agricultural University, Kunming 650201)

(2 Department of Forest Ecology, Xishuangbana Tropical Botanical
Garden Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223)

(3 Yunnan Provincial Tobacco Quality Supervision Station, Kunming 650106)

Abstract The goal of this paper is to give a brief introduction to the concept, catholicity and mechanism of phytoallelopathy. The history and present situation of this research field are reviewed in this paper. The prospect of study on phytoallelopathy and its possible application in forestry ecology, ecoagriculture and chemical ecology of plant are also discussed.

Key words Phytoallelopathy; Plants