

作物化感作用研究现状及前景展望*

董章杭 林文雄

(福建农业大学作物科学学院 福州 350002)

摘要 作物化感作用研究是一个相对较新的研究方向,尽管2000年前就有关于植物间克生现象的描述,化感作用在农业生产实践中的应用很有潜力。从化感作用的概念着手总结了近20年来的研究成果,包括化感作用物质研究,作用机制研究,种质资源、生物检测方法和遗传特性研究等。并阐明了作物化感作用的研究意义、研究存在的困难以及应用途径与前景。

关键词 化感作用 作物 研究进展 应用潜力 前景展望

Current status and prospects of allelopathy research in agriculture. DONG Zhang-Hang, LIN Wen-Xiong (College of Crop Science, Fujian Agricultural University, Fuzhou 350002), *CJEA*, 2001, 9 (1): 80~83

Abstract As a science, allelopathy is relatively new, even though statements were made about the phenomenon over 2000 years ago. Allelopathy is also a potential research field. Beginning with the concept of allelopathy, this article mainly gives a review of allelopathic research in the recent 20 years. It includes matters, action mechanism, germplasm resource, method of bioassay, hereditary character of allelopathy. Once more, the importance of allelopathy, the ways to apply the research results in agricultural practice, the challenges for allelopathic research and the directions of future work in this field are also discussed in the paper.

Key words Allelopathy, Crop, Research development, Application potential, Prospect

化感作用(Allelopathy, 又称他感作用, 异株克生作用)的概念于1937年由Molisch H. 首次提出, 并定义为所有类型植物(含微生物)之间生物化学物质的相互作用, 包括抑制和促进两个方面。20世纪70年代中期Rice E. L. [8]根据Molisch H. 的原始定义和植物化感作用近40年研究成果, 将植物化感作用定义为植物(含微生物)通过释放化学物质到环境中而产生的对其他植物直接或间接的有害作用。80年代中期Rice E. L. 将有益的作用和自毒作用补充到植物化感作用的定义中。20世纪60~70年代以美国为代表的发达国家开始实施以投入大量物质和能量为标志的“石油农业”(工业化农业), 促使农业突飞猛进发展, 但同时带来能源枯竭、环境污染、生态失调等一系列严重的社会问题。80年代后期随着人们对化学物质防治作物病虫害提出疑问和寻求生物源农药(Biogenic Pesticides)呼声的加剧, 作物化感作用研究逐渐引起世界各国生态学家的普遍重视, 并已成为农业生态学和化学生态学研究的最活跃领域之一, 目前我国在这方面的研究刚刚起步。

1 作物化感作用研究进展

自20世纪70年代以来随着人们的不断探索, 特别是有机化学和生物学包括生理学、生态学、微生物学、土壤学、农学、园艺学、遗传学等不同学科研究者的共同参与及合作, 化感作用研究得以空前发展, 内容日趋深入。目前高等植物对高等植物(Roline)、高等植物对微生物(Phytonicide)、微生物对高等植物(Antibiotics)及微生物对微生物作用(Marasmin)的研究成为化感作用研究的主流, 其内容主要集中在化感作用物质(Allelochemicals)、化感作用生物检测方法、化感作用作物种质资源评价及化感作用遗传特性的研究等。

1.1 化感作用物质的研究

作物化感作用研究的关键内容是化感物质释放机制问题, 即植物为什么和在什么情况下释放化感物质[2]。要探明这一问题, 研究化感物质释放途径、类别与形成因素以及提取、分离和鉴定方法很有必要。目前已知的植物次生代谢物质已超过40万种[4], 但其中只有那些能通过自然途径进入环境并作用于其他生物的

* 福建省自然科学基金项目(C96016)和国家教育部骨干教师项目(2000-65)共同资助

收稿日期:2000-06-15 改回日期:2000-08-16

物质,才叫做化感作用物质。自然状况下化感物质进入环境主要有 4 种途径^[2],即植物向体外释放、挥发物质;雨雾从植物表面淋溶;植物从根部分泌;植物残株或凋落物分解。目前常用的化感物质分离方法有萃取法、重结晶法、柱色谱法、高压液相层析法、硅胶柱层析法、Sephadex LH-20 柱层析法、硅胶薄膜层析法和微晶纤维素薄膜层析法,这些方法可适时结合使用。目前主要的化感物质分子结构鉴定方法有原子吸收法、红外光谱(IR)法、核磁共振谱(NMR)法、质谱法、气相色谱法以及用 MT-3 型元素分析仪进行元素分析法等。

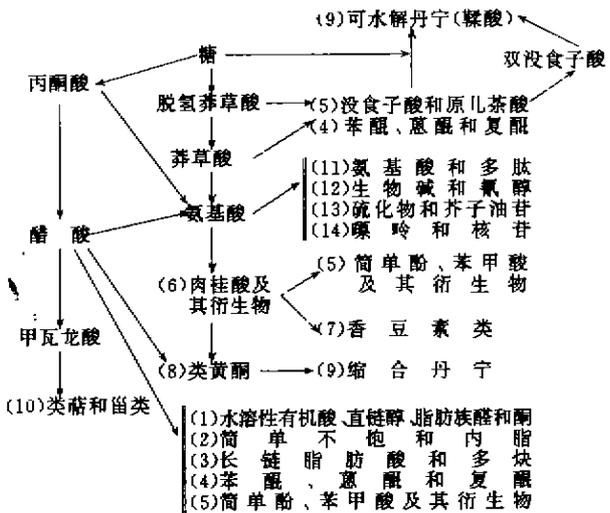


图1 各类化感化合物及其可能合成途径

Fig. 1 Probable major biosynthetic pathways leading to production of the various categories of allelopathic compounds

化感物质是在植物次生代谢过程中通过醋酸途径或莽草酸途径生成的。根据结构和成分不同,Rice E. L. 于 1974 年将其分为 14 大类,即水溶性有机酸、直链醇、脂肪族醛和酮;简单不饱和内脂;长链脂肪酸和多炔;苯醌、萘醌和复醌;简单酚、苯甲酸及其衍生物;肉桂酸及其衍生物;香豆素类;类黄酮;丹宁;类萜和甾类化合物;氨基酸和多肽;生物碱和氰醇;硫化物和芥子油苷;嘌呤和核苷,Rice E. L. 还将这些物质可能的生物合成途径综合成图 1 所示。由此可见,化感作用物质是化学性质极不相同的各种植物次生代谢物质。研究表明,化感物质的形成受作物遗传特性与环境条件双重因素的决定,在作物的不同品种或品系、不同生育期或不同器官中其形成数量显著不同。光质、光量与光照时间是控制化感物质形成的重要因素,在紫外光和长日照条件下其形成数量多,而在遮阳情况下其形成数量少。在病虫害、极端

温度、养分缺乏、温度改变以及辐射等环境胁迫下,作物化感物质产生数量将有所增加。

1.2 化感作用物质作用机制的研究

化感物质主要作用是干扰作物的一些高级代谢过程和生长调节系统,已知有些化感物质抑制细胞的分裂和伸长;使细胞核变形;使完整细胞器如线粒体等数目减少;使膜系统如核膜、线粒体膜、高尔基体膜等损伤,对膜的伤害可能是化感物质多种效应的起始点^[1]。膜功能的改变必然引起水分状况的变化,造成水分胁迫是产生克制作用的原因之一,如 ρ -香豆酸和阿魏酸可降低高粱和大豆幼苗的水势。有些化感物质使导管阻塞,干扰木质部液流;改变作物激素水平,影响激素平衡,如酚类化合物可通过阻止 IAA 的降解或刺激 IAA-氧化酶而改变 IAA 水平。有些多酚可通过束缚 GA 而降低生长,通过束缚 ABA 而刺激生长;影响作物对矿质元素的吸收,如苹果酸、肉桂酸抑制大麦根³²P-磷酸盐和 K⁺的吸收,阿魏酸抑制大豆 PO₄³⁺ 的吸收,还使高粱体内 PO₄³⁺、根中 K⁺和 Mg²⁺含量降低,其原因可能是抑制呼吸作用和氧化磷酸化水平,抑制质膜 ATPase;影响作物的呼吸作用,这在酶系统水平、分离的线粒体、离体器官或组织、整体水平试验中都可观察到,其机理是降低 ADP/O,使氧化磷酸化解偶联,降低氧化磷酸化水平;使气孔关闭并降低作物光合作用水平,如酚酸使高粱、大豆气孔关闭与光合下降相伴发生;抑制蛋白质合成,改变类脂和有机酸代谢,有些酚类化合物能改变植物主要成分的生物合成或改变碳(C)在细胞库中的分布,如肉桂酸阻止蛋白质的合成机构,阿魏酸使¹⁴C-醋酸盐引向类脂的合成,而不进入 Kerb 循环及蛋白质的合成;改变一些酶的合成和功能,如 10 μ mol/L 水杨酸可提高玉米硝酸还原酶的活性,而 100 μ mol/L 水杨酸则降低其作用。化感物质还会抑制蛋白酶、蛋白水解酶、接触酶、过氧化物酶、磷酸化酶、蔗糖酶、纤维素酶、琥珀酸脱氢酶等的合成和作用。Einheilling 总结酚类化合物对高等植物生长发育的作用见图 2。

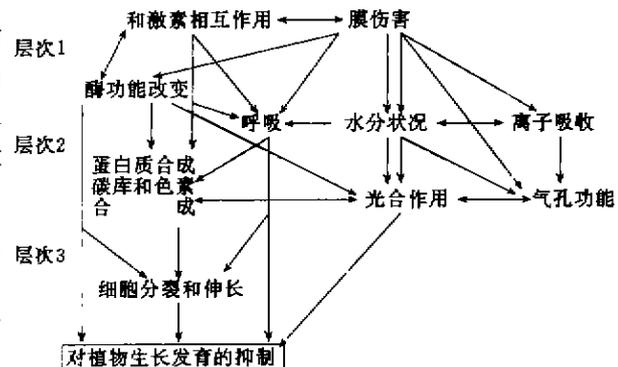


图2 酚类化感物质对高等植物的作用机制

Fig. 2 Mechanism of action of phenol allelochemicals on advanced plants

1.3 作物化感作用种质资源的研究

作物化感作用特性由遗传因素决定,不同品种或品系作物产生化感作用的对象范围和程度差别很大,只

有筛选出具有强化感潜势的作物品种,建立起化感作用种质资源库,才能更好地进行作物化感作用遗传机理、作用机制等方面的研究,从而充分利用作物化感特性,为农业生产和可持续发展服务。水稻方面化感作用种质资源研究最多,许多研究者已筛选出数百种有强烈化感作用的水稻品种,如我国台湾省 Chou C. H. 从 *Oryza perennis* Moench 的 24 份野生稻材料中发现一些具有化感作用;美国农业部 Dilday R. H. 进行的 1.2 万份材料对水生莴苣(Ducksalad)、5000 份材料对红茎草(Redstem)化感作用田间试验发现 412 份对水生莴苣、155 份对红茎草具有化感作用^[5]。日本 Fujii Y. 研究指出 189 个水稻品系对莴苣幼根有不同程度的化感作用,其中改良粳稻较弱,而某些印尼起源品系较强^[6]。我国方平平、林文雄教授等进行的 4 大类(5 份常规稻、8 份黑稻、18 份红稻、2 份籼型杂交稻)33 份水稻对稗草的化感作用研究表明,红稻化感作用较其他品种强。另外韩国 Kim K. U.、菲律宾国际水稻研究所(IRRI) Olofsdotter M.、日本 Shibayama、埃及 Hassan、泰国 Maneechote C. 和我国林文雄教授分别做了大量研究并发现了许多具有较强化感作用的水稻材料^[3]。

表 1 水稻化感作用研究常用的生物检测方法

Tab. 1 Methods of bioassay used in allelopathy research of rice

研究组 Research groups	生物检测方法 Bioassay	供试植物 Test plants	检测指标 Indexes
Chou C. H.	海绵-培养皿法	白菜种子	幼根长度
	海绵-培养皿法	莴苣种子	幼苗、胚轴长度
	改造型海绵-培养皿法	水稻种子	幼苗、胚轴长度
	海绵-试管法	绿豆胚轴	发根数量
Dilday R. H.	田间抑草圈实验	Ducksalad & Redstem	抑草圈直径
	植物根箱法	莴苣	杂草种群减少
Fujii Y.	田间筛选法	稗草、异型稗草	幼根伸长量
	田间实验法	杂草	生物量
Hassan S. M.	盆栽实验法	Monochoria	杂草数量
	植物根箱法	莴苣种子	杂草萌发率
Shibayama H.	田间实验法	稗草	根伸长量
	滤纸-培养皿实验	稗草种子	杂草密度、杂草生物量
Olofsdotter M.	滤纸-培养皿实验	稗草种子	幼根伸长量
	植物根箱法、田间实验法	莴苣、稗草	幼根伸长量、生物量

1.4 作物化感作用生物检测方法的研究

为提高作物化感作用研究的可靠性和可比性,生物检测手段必须规范化、标准化。有效的生物检测手段包括田间试验和室内试验 2 种,室内生物检测是 1 种快速、灵敏、适于大批量检测的手段,而田间检测是对室内检测结果在野外条件下的印证。常用的生物检测方法有发芽试验、幼苗生长试验、盆栽试验和田间试验 4 种,不同学者具体做法不同,以水稻为例,不同学者在水稻化感作用研究中所采用的生物检测方法见表 1^[3]。

1.5 作物化感作用遗传特性的研究

当前作物化感作用遗传机理方面的研究尚不够,许多结果是推测所得,尚缺乏在基因水平上的验证。Dilday R. H. 进行的 India T-43 与 Katy 2 种水稻品种杂交试验,通过观察亲本和后代抑草圈的大小、特点,分析说明了 India T-43 的化感作用是由多基因控制^[5]。多基因控制使得化感作用的基因定位以及育种工作存在许多困难。目前,化感作用遗传机制和基因定位方面的研究已成为世界性的热点,在分子生物学家和遗传学家的共同参与下,此项研究工作虽任务艰巨但前景看好。

2 作物化感作用研究的意义及其农业生产应用途径

印度学者 Narwal S. S. 指出,化感作用研究主要有三大作用,即提高粮食作物、蔬菜、水果和森林系统的生产力;减少现代农业生产的负面效应,包括多熟种植作物间的负相互作用、植物养分的流失和农药不合理使用造成的环境污染;为子孙后代保留未受污染的自然环境和具有高生产能力的土地资源。作物化感作用农业生产应用途径主要有 3 个方面^[1-2]:一是确立作物之间存在的化感作用关系,在作物栽培、人工造林等方面合理规划,设计出有效的作物间、套、混作种植模式。尽可能避免化感作用的有害影响,如大棚种植反季节蔬菜时应考虑挥发物的存在;水培种植方式中应考虑根系分泌物的作用;大豆的连作障碍;水稻茬口;人工林衰退及茶园老化等问题。尽可能利用化感作用的正面效应,如对杂草和病虫害有抑制作用的作物进行秸秆还田;利用具强烈化感作用的草本植物实行“以草治草”策略;利用螞蟥菊的化感作用与耐阴性使之成为绿化工程中的林下覆盖物;柑桔园种植胜红蓟不但可作为补食螨的寄主、抑制红蜘蛛发生数量,且可抑制其他杂草生长,收割后压青作绿肥;通过筛选,在田间增殖一些“伴生植物”等;二是通过对化感作用物质的提取、分离和鉴定,模拟其结构,可开发出拟天然选择性杀虫剂和除草剂,减少化学农药的大量使用。由于生物途径合成的天然除草剂具有低毒高效、易于吸收和降解且作用对象专一等特点,因此可减轻农业生产对环境的压力,降低农作物中化学农药残留量,有助于发展生态农业,实现可持续发展战略。这方面已有成功合成生物农药范例,如由振国以沙漠植物产生的化感物质 1,8-桉树脑为前导体,研制成功新型内吸性除草剂仙治(Cinmethlin)已应用于水稻、花生、大豆、棉花等作物;藤井义晴等根据棉花根系分泌物独脚金酮合成的独脚金酚已应用于防除大豆、花生、玉米、甘蔗田的寄生性杂草独脚金;三是在明确控制作物化感作用的遗传行为和机制后,可利用生物技术和基因工程手段,将控制化感性状的基因导入丰产优质作物品种基因组中,培育出既能实现高产优质高效,又能在田间条件下自动抑制杂草和病虫害的优良作物品种。目前培育抗草作物品种

的研究工作尚处于起步阶段, Dilday R. H. 通过研究推测, 水稻基因组中控制作物产量和其他一些优良性状的基因与控制化感作用的基因之间连锁关系较弱, 这为培育高产优质强化感作用的水稻品种创造了条件。

3 作物化感作用研究面临的困难及发展前景

化感作用研究的应用潜力很大, 但由于其整个过程的复杂性, 其研究尚存在许多困难, Bansal G. L.^[4]将化感作用研究面临的困难归结为七大挑战: 化感作用物质从植物体分泌之后以多种方式移动, 可能因物理过程和化学过程发生变化, 还会受到土壤微生物的作用。因此难以分辨化学物质的作用是原初的还是受作用之后的结果; 室内研究结果转移到大田中十分困难, 因为大田中面临各种复杂环境因子的干扰作用; 化感物质除具有化感功能外, 还有其他多方面的作用, 将这种专一效应与所有非专一效应完全区分清楚是很困难的。供体植物产生的许多化学物质(水或土壤中)尽管具有化感作用, 但其主要用途却不在于此。如许多植物根系分泌的草酸等物质, 主要用于吸收土壤中的无机营养或络合微量元素, 而不是抑制邻近植物的生长。若按目前化感作用的研究方法将这些酸类物质作用于受试植物证明其化感作用的存在显然是不科学的, 因为大多数酸类和碱类物质在一定浓度下都能抑制植物的生长; 作物自毒现象普遍存在, 许多对杂草具有抑制作用的作物, 对其本身也有毒害作用, 这就限制了作物化感作用优势的全面发挥和深入应用; 作物生长发育不同阶段产生化感物质的数量和质量存在差异; 缺乏恰当的实验方法确定和控制化感物质发生作用的临界水平(阈值), 只有在合适的浓度下化感物质才会产生最佳的抑制杂草效果, 而在其他浓度下效果较差, 有些浓度水平下甚至表现出促进作用; 难以在其他各种化学物质存在的情况下, 确定出化感作用物质。Rice E. L. 也曾指出, 生化化感作用具有隐蔽性和多态性, 隐蔽性即化感作用、竞争作用和微生物作用交织存在, 植物间的负相互效应除通过化感作用产生外, 还可通过资源竞争、潜在的有机生物(如病原物、食草动物等)实现(Fuerst & Putnam, 1983; Mwaja *et al.*, 1995), 很多时候各种干扰机制是经累加而起作用的(Mwaja *et al.*, 1995)。多态性即化感作用受环境条件和基因型的影响很大, 这种隐蔽性和多态性以及化感物质种类繁多且作用机制不尽相同等因素都给作物化感作用的研究增加了难度。

作物化感作用研究前景。化感作用是一个较新的研究领域, 以往开展的各项研究仍须全面深入进行, 且有些方面研究应着重探讨。Rice E. L.^[7]曾提出化感作用研究的八大方向, 根据已有的研究经验和成果, 化感作用未来的研究重点是继续寻求作物分泌的化感物质, 验证某些植物次生代谢物质是否具有专一的化感特性; 化感物质的全部移动途径为产生→释放→转移→吸收→作用, 未来的研究中需采用放射性同位素标记方法追踪化感物质由供体植物(Donor)产生并最终作用于受体植物(Receptor)的整个过程; 分离鉴定出化感物质之后, 测定计算供体作物能够提供的化感物质浓度、化感物质作用的有效浓度和临界浓度。目前已有的研究仅限于用单一的化感物质作用于受试植物, 而在自然条件下许多化学物质混合之后的作用有很大变化; 需加强研究化感物质释放后在环境中发生的变化和所受影响, 在紫外线辐射增强、气温逐渐升高、CO₂ 浓度日趋增高的全球生态环境下, 化感作用的研究将日趋复杂; 化感物质作用机制的研究目前尚浅显, 若能彻底揭示化感物质的主要作用和一系列次要效应, 这将有助于全面理解化感作用现象; 全面深入地研究化感作用的遗传基础, 对控制化感性状的基因进行基因定位, 找到其主效基因和辅助基因, 并探索控制化感作用的基因与控制其他优良性状的基因连锁关系, 为培育高产优质、强化感作用的作物新品种奠定基础; 探求适宜的有效途径将研究成果合理应用于农业生产实践中。总之, 化感作用是农作系统内一个古老且有崭新意义的研究领域, 近 20 年来的研究已取得一系列可喜的成绩, 但仍存在许多问题, 这些问题的最终解决仅靠传统农业知识是远远不够的, 必须同生态学、分子生物学、遗传学、农药学、土壤学等学科合作, 进行跨学科攻关, 才能挖掘化感作用的内在潜力, 更好地服务于农业生产实践。

参 考 文 献

- 1 余叔文, 汤章城主编. 植物生理与分子生物学. 北京: 科学出版社, 1998. 699~720
- 2 孔垂华. 植物化感作用研究中应注意的问题. 应用生态学报, 1998, 9(3): 332~336
- 3 王大力. 水稻化感作用研究综述. 生态学报, 1998, 18(3): 326~334
- 4 Bansal G. L. The science of allelopathy: Problems and prospects. *Allelopathy in agriculture and forestry*. Scientific publishers, Jodhpur India, 1994
- 5 Dilday R. H., *et al.* Identification of allelopathy in the USDA-ARS rice germplasm condition. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 1994
- 6 Fujii Y. The allelopathic effect of some rice varieties. *Proceeding of the international seminar*, 1992
- 7 Rice E. L. Overview of Allelopathy. *Allelopathy in agriculture and forestry*. Scientific publishers, Jodhpur India, 1994
- 8 Rice E. L. *Allelopathy* (Second Edition). Academic Press, INC, 1984