

植物的生化互作现象

李 杨 瑞

(广西农学院)

Molisch(1937)首先将“Allelopathy”定义为“所有植物类型, 包括微生物之间抑制和促进的生化互作”^[1], 但后来大多数研究者的工作集中在植物、微生物的代谢产物对其它植物、微生物的抑制效应方面, 因此, 许多人习惯于将“Allelopathy”理解为“由一种植物(或微生物)释放到环境中的代谢物质引起的直接或间接的不利效应。Rice(1974)在他编写的“Allelopathy(第一版)”一书中, 将其定义^[1]为“异株克生现象”或“植物间毒素抑制现象”。

70年代中期以来, 这方面的研究迅速发展。有些研究表明, 在某种浓度下表现为抑制作用的有机化合物在较低的浓度下却可能表现为促进作用。而且, 在许多情况下, 对某些物种表现为抑制效应的, 但对另一些物种却表现为促进效应。因此不少人认为, 采用 Molisch 原来具有广泛意义的定义, 似乎更加合理。这样, Rice(1984)在他的“Allelopathy(第二版)”中重新定义为, 植物或微生物的代谢分泌物对环境其它植物或微生物的有利或不利的效应, 即生化互作^[1]。

有不少人常将“生化互作”与“竞争”混淆起来。实际上它们是有区别的。竞争是指植物(或其他生物)在生长发育过程中对光照、水分、养分等生活必需因素的吸取所造成的个体间相互制约的关系。而在“生化互作”中起作用的是植物体分泌的代谢产物, 如有机酸、醛类、生氰糖苷、硫氰酸、内酯、香豆素、醌类、黄酮类、单宁类、生物碱、类萜烯、甾类以及其他有机化合物。它们可以由植物的各个器官, 如叶、花、果、茎、根、地下茎和种子等, 通过挥发、根系分泌、浸析和植物残体分解等方式释放到环境中^[2]。

一、植物生化互作的研究方法及其进展

早在公元前 300 年, Theophrastus 就曾记述, 鹰嘴豆(*Cicer arietinum*)和其它近缘的豆科植物不同, 它不但不能肥田, 而且会消耗地力, 杀死杂草, 抑制其他植物如棘(*Tribulus terrestris*)的生长。公元 1 年, Pliny 指出, 有些植物的气味和汁液对其他植物有害, 如萝卜和月桂对葡萄有害。但是, 以后关于植物生化互作方面的研究停滞不前。因此, 生化互作研究的主要进展是在本世纪获得的^[1]。

植物生化互作的研究长期以来进展缓慢, 主要是受到研究方法的制约。因为提取、分离和鉴定生化互作物质需要一整套的实验程序、技术和各种仪器设备。因此, 植物生化互作研究的早期工作主要是调查一些植物群落的消长情况以及物种间的相互影响等, 通常无法确定是哪一类或那一种化合物在起作用。

本世纪初以来, 由于纸层析、柱层析、气相色谱、高效液相色谱和质谱等分析手段的广泛应用, 才在分离、鉴定生化互作物质方面获得了较大的进展。特别是70年代以来, 普遍采用电脑控制分析程序, 使植物生化互作研究获得很大的发展。

除了分析手段的现代化外,如何收集生化互作物质也是很重要的。这里主要介绍美国夏威夷大学唐崇实教授实验室发展的一种“根系分泌物连续收集系统”。这种方法是将容量约为4L的棕色试剂瓶切去底部,倒转过来,底部垫上一薄层玻璃纤维,然后盛满石英砂,作为植物根系生长的介质。瓶口下接一根一定长度的玻璃层析柱,内装一定量的XAD-4聚合吸收树脂,通过一个循环泵装置,不仅可以供应植物生长发育所需的水分和养分,而且可以在不干扰根系生长的情况下将根系分泌的疏水有机化合物吸附到装有树脂的柱中,而水和无机盐则再泵到培养体的石英砂表层。每隔一定时间将树脂柱换下,用不同的介质进行洗脱,洗脱液在旋转蒸发器中浓缩后,再选用适宜的仪器进行分析、鉴定各种成分。由于许多生化互作物质是疏水性的次生代谢物,因此用这种方法已分离、鉴定了不少生化互作物质。如Tang和Young(1982)最先用这个系统,以牛鞭草(*Hemarthria altissima*)为材料,收集其根系分泌物,用酒精洗脱柱内吸附物质,并将洗脱物分成中性、酸性和碱性3个部分,用纸层析、薄层层析和GC-MS以及生物杆定等多种方法结合起来进行分析,鉴定出若干种有机化合物,主要是酚类化合物,其中对羟基氢化肉桂酸、苯甲酸、苯乙酸和氢化桂皮酸是已知具有生长调节活性的根圈化合物^[3]。与传统的试剂提取法相比,这种方法不干扰根系正常生长,并且提取物的污染较少,较易分离,因此洗脱物的回收率较高。如果用两个培养钵连接成一个互通的系统,在两个钵中培养不同的植物,可以较好地研究一种植物的根系分泌物对另一种植物生长的影响,排除植株间对光照、养分竞争的影响,还可调节溶液的pH值。

利用这一系统,已先后从三叶鬼针草(*Bidens pilosa*)、木瓜(*Carica papaya*)、芥菜(*Sinapis alba*)、香符子(*Cyperus rotundus*)、绿豆(*Vigna radiata*)、辣椒(*Capsicum frutescens*)和芝麻(*Sesamum indicum*)等植物中分离、鉴定出多种活性物质。

现在,寻找有效的生化互作物质的提取,分离和鉴定方法仍然是这方面研究的重要内容。

二、植物生化互作的机理

植物生化互作的机理比较复杂,因为在生化互作中起作用的化合物很多,作用的机制也可能是各种各样的。现根据已有的资料,归纳为以下几个方面。

(一)引起植物细胞膜透性的改变 据报道,在嫌气、低pH值和30℃条件下,用水杨酸处理能使酵母的 K^+ 外渗损失,葡萄糖利用受到抑制;当把细胞的水杨酸洗去时,酵母的功能得到恢复^[4]。然而,这一方面的资料仍极有限,需要进一步研究。

(二)影响植物激素的作用 据认为,香豆酸、阿魏酸、4-甲基伞形酮抑制束缚态IAA的形成,因此促进了游离态IAA的积累。报道还将酚类分为两类:IAA破坏的抑制剂(如绿原酸、咖啡酸、阿魏酸和原儿茶酸)和IAA氧化酶的促进剂(香豆酸、羟基苯甲酸、香草酸、丁香酸和根皮酸等)^[5]。

有些多酚可以和赤霉素结合而抑生长,而有些则可与脱落酸结合而促进生长,许多单宁物质可以抑制GA的活性^[6]。

(三)影响酶活性 研究表明,玉米的硝酸还原酶可被 $10\mu\text{mol/L}$ 水杨酸所促进,而被 $1000\mu\text{mol/L}$ 水杨酸所抑制,据认为,这主要是影响到酶的合成^[7]。最近,我们分别用0.05%异丁酸、丁酸和异戊酸溶液以及此3种酸的混合液处理莴苣种子,结果这几种有机酸处理在抑制发芽和幼苗生长的同时,ATD酶、多酚氧化酶活性大大受到抑制,而过氧化物酶的活性则大大提高,以有机酸混合物抑制的程度最大,说明这几种有机酸的作用具有协合作用或累加作用。

(四)影响有机物的合成和贮藏物质的分解利用 用 ^{14}C 示踪的试验表明, $100\mu\text{mol/L}$ 阿魏酸或 $10\mu\text{mol/L}$ 香草酸处理植物后, 碳素向蛋白质库的流动量减少; 阿魏酸促进标记碳掺合到可溶性类脂中, 但却使有机酸和可溶性氨基酸合成减少; 香草酸则可促进可溶性氨基酸的合成而对类脂合成无促进作用^[8]。我们最近的分析表明, 0.05% 异丁酸、丁酸或异戊酸处理可以严重抑制莴苣种子中贮藏蛋白的水解利用。

(五)影响呼吸代谢 从鼠尾草一个种 *Salvia Leucophylla* 中分离的挥发性单萜(如桉树脑、二戊烯等)是线粒体悬浮液 O_2 吸收的强烈抑制剂, 抑制的部位是 Krebs 环中琥珀酸后的一步, 还抑制氧化磷酸化作用^[9]。许多醌类、黄酮类和酚酸类物质对线粒体的功能有干扰作用。胡桃醌处理(10^{-5}mol/L)使欧州桤木(*Alnus glutinosa*)幼苗根系的呼吸作用和固氮活性都受到严重抑制^[10]。

(六)对光合作用及有关过程的影响 Patterson(1981)报道, 用 $1000\mu\text{mol/L}$ 香豆酸、咖啡酸、阿魏酸、五倍子酸、肉桂酸或香草酸处理大豆使光合作用严重下降^[2]。Arntsen 等(1974)发现 $25\mu\text{mol/L}$ 槲皮素处理抑制豌豆叶绿体的偶联电子传递以及环式和非环式光合磷酸化, 而二氢苯基苯乙烯甲酮葡萄糖苷和根皮苷则抑制叶绿体膜的 ATP 酶活性^[11]。另外的报道指出, 用阿魏酸、香豆酸、香草酸处理大豆植株, 在降低植株重量的同时, 也降低叶片的叶绿素含量, 据认为主要是阻止了 Mg-卟啉的合成。Rice(1984)指出, 生化互作对结瘤豆科植物的干扰经常引起瘤的血红蛋白减少和叶子失绿, 而血红蛋白和叶绿素都是含有卟啉的化合物^[1]。

另有不少试验证明, 用抑制性的生化互作物如东莨菪、甘原和酚酸等处理大豆、高粱、向日葵、烟草等植物时, 在光合作用期间叶子的膨压下降, 气孔关闭, 叶子阻力增加等^[6]。

(七)影响植物对营养元素的吸收及养分平衡 用 0.5mol/L 阿魏酸处理黄瓜幼苗, 对磷、钾和水分的吸收均有强烈的抑制作用^[12]。玉米和偃麦草一起种植时, 玉米植株的氮、钾水平大大降低, 增施化肥也无法恢复^[6]。一般认为, 生化互作物对植物吸收矿质营养元素的干扰可能主要是根系膜细胞透性改变的结果。如微摩尔水平的苯甲酸和丁酸处理使燕麦胚芽鞘细胞膜发生去极化作用, 而较高浓度($10\mu\text{mol/L}$)的丁酸则引起过极化作用^[13]。Balke(1985)发现水杨酸处理能降低离体根的 ATP 含量, 引起 K^+ 从组织中渗漏出来, 但对 ATP 酶活性影响很小; 而胡桃醌和几种黄酮类化合物处理则抑制细胞膜的 ATP 酶活性^[14]。

生化互作物还影响到植物与水分的平衡关系。Patterson(1981)报道, 用 $1000\mu\text{mol/L}$ 咖啡酸、阿魏酸或五倍子酸处理大豆, 引起植株水势降低, 导致水分胁迫, 生长受到抑制^[2]。

(八)影响细胞分裂和伸长 用花楸酸、香豆素和东莨菪、甘原处理可使根细胞有丝分裂减慢甚至停止^[1]。Klein 等(1990)报道, 附着黄瓜根系与阿魏酸的接触面增大, 叶面积扩展受抑制的程度增大。当将阿魏酸从根际环境中除去时, 黄瓜幼苗的根系生长和叶面积扩展迅速得到恢复^[15]。

除上述方面外, 生化互作物还影响到根际微生物活动, 因而改变土壤的保肥和供肥能力, 影响土壤养分的有效性, 间接对高等植物的生长发生影响。

对生化互作机理研究的困难之一是较难区分哪些是直接效应, 哪些是次级效应^[6]。同时, 应当指出, 在分子生物学水平上对生化互作机理的研究尚比较缺乏。这些作用效应与环境条件的关系如何, 也需要作更深入的研究。

三、植物生化互作现象在农业上的应用及其前景

(一)采取适当措施消除由于生化互作引起的不良连作效应 如甘蔗是一种宿根性作物,一般连作数年,但宿根甘蔗产量逐年显著下降。据分析,甘蔗连作产量下降的原因是多方面的,其中生化互作是一个重要原因。在渍水条件下,土壤中的甘蔗叶分解产生许多对植物有毒的物质,其中有羟基苯酸、香豆酸、丁香酸、阿魏酸、香草酸、甲酸、乙酸、草酸、丙二酸、酒石酸和苹果酸等。这些有毒物质还使得土壤有害微生物增加,如宿根蔗土壤中 *Fusarium oxysporum* 产生次生代谢物萎蔫酸,对甘蔗的生长有毒害作用。我国台湾省通过采用蔗地淹水处理,使这种有害微生物数量大量减少,有毒物质也被洗去,使甘蔗产量显著提高。水稻残体在淹水条件下也产生许多有毒的酚酸类物质,通过改良排灌系统使有毒物质大大减少,产量提高 30% 以上^[6]。

(二)合理轮作 单作系统造成的问题可能有土壤微生物失衡、有毒物质积累、养分缺乏和土壤 pH 异常等,从而使作物生长受到抑制,产量下降。在这方面与生化互作有关的报道极有限。俯仰马唐 (*Digitaria decumbens*) 是一种高产牧草,但种植多年后产量下降,主要是因为该草能产生一些有毒物质,抑制自身的生长。经与西瓜轮作后,有毒物质减少,使牧草产量提高 40%^[6]。从理论上来说,不同的植物对某一生化互作物质的敏感性不同,对某一敏感植物生长产生抑制作用的浓度,可能对另一种植物的生长具有促进作用。不同植物根、叶等器官的分泌物有较大的差异,合理轮作可以有效地利用生化互作物质的作用效应中有利的一面。

(三)合理间套种 从生化互作的观点看,在农业上通过比较试验应能找出合理的作物搭配,尽可能地利用作物之间在生化互作方面的互利作用,促进作物生长,提高光能利用率,提高产量。虽然合理间、套种可以增产的报道很多,如豆科作物或蔬菜与玉米、甘蔗间、套种可以增产,但缺乏与生化互作相联系的特定例子。看来这应当是一个相当有前途的研究方向。

(四)防治杂草和病虫害 甘蔗砍收后蔗叶和蔗梢留田,不但可以保持土壤水分,而且可以有效地抑制杂草的生长,可能与蔗叶、蔗梢渗出物对杂草种子萌发和杂草生长的抑制作用有关。白菜、芥菜等也可以很有效地抑制杂草生长。这些可以在作物栽培上加以利用。事实上,间、套种可以有效地抑制杂草生长,其中生化互作应是重要内在原因之一。高粱、大麦、小麦、燕麦等残体也可以有效地抑制杂草生长^[6]。因此,通过间、套种或用作物残体覆盖而实行少耕法是有可能的。

有些植物分泌的次生代谢物有异味,可以驱走昆虫,以免受害;有些则有毒,可以杀死昆虫和线虫;有些植物通过抑真菌作用和抗生作用而表现抗病性^[10]。这些特性在农业上也应尽可能地加以利用。如用芝麻茎、叶干粉防治土壤线虫,在美国已作为一项专利技术公布。

(五)对生化互作物质进行筛选,直接在生产上应用 如赤霉素和乙烯利作为生长调节剂已得到广泛应用。对其它的植物次生代谢产物进行筛选,还可能发现更多具有高生物活性的物质。如松针提取物可以作为农药,同时松针分泌物可严重抑制农作物和杂草生长。而且有用松针进行水果贮藏保鲜,效果良好的报道。能否将其中的活性物质提取出来直接利用,应是有价值的问题。

此外,生化互作还可能是植物化学信息传递的一种形式^[16]。

总之,植物生化互作现象是普遍存在的,与农、林业的关系密切,有些还可能具有应用上的价值,开展这方面的研究是有前途的。

(下转第 259 页)

果表明, 其水溶性小分子分泌物与镉的络合作用较强。镉与根系分泌物的这种络合特征有利于它在根际的移动, 可能是导致它比其它重金属较易向植物体迁移的原因之一。

土壤中镉的吸附性, 扩散性受到根系分泌物的影响, 且与根系分泌物的分解程度有关, 因此, 在不同的根区, 不同的生长时间, 根系分泌物所起的作用是有差异的。

根际环境的理化性状, 如 pH, 受到施肥的影响, 也必然会影响到重金属的生物有效性。因此, 重金属对食物的污染程度或解毒机制与植物因素和农业措施有关, 我们应当加以考虑和利用。

参 考 文 献

- [1] 高拯民主编, 土壤—植物系统污染生态研究, 中国科学技术出版社, 1986。
- [2] Adriano, D. C., Trace Elements in Terrestrial Environments, Springer-Verlag INC., New York, 1986.
- [3] Morel, J. L. et al., Biol. Fert. Soils, 2: 29—34, 1986.
- [4] Morel, J. L. et al., Oecol. Plant, 4: 363—376., 1983.
- [5] Porath, J. and P. Flodin, Nature, 183: 1657—1659, 1959.
- [6] Wu, Q. T., Biodisponibilité du Cadmium dans les Systèmes Solplante, Thèse de Doctorat de l'INPL, p.101, Nancy, France, 1989.
- [7] Wu, Q. T. et al., C. R. Acad. Sci., Serie III, 309: 215—220, 1989.

(上接第 251 页)

参 考 文 献

- [1] Rice, E. J., Allelopathy (second edition), Academic, Orlando, FL., 1984.
- [2] Patterson, D. T., Weed Sci., 29: 53, 1981.
- [3] Tang, C. S. and C. C. Young, Plantphysiol., 69: 155, 1982.
- [4] Scharff, T. G. and A. C. Perry, Proc. Soc. Exp. Biol., 151: 72, 1976.
- [5] Lee, T. T. et al., phytochem., 21: 517, 1982.
- [6] Putnam, A. R. and C. S. Tang, ed. The Science of Allelopathy, John Willey and Sons, New York.
- [7] Jain, A. and H. S. Srivastava, physiol. plant., 51: 339, 1981.
- [8] Danks, M. L. et al., Am. J. Bot., 62: 311, 1975.
- [9] Lorber, P. and W. H. Muller, Compar. physiol. Ecol., 5: 68, 1980.
- [10] Neave, I. A. and J. O. Dawson, J. Chem. Ecol., 15: 1823, 1989.
- [11] Arntzen, C. J. et al. Plant physiol., 52: 569, 1974.
- [12] Lyu, S. W. and U. Blum, J. Chem. Ecol., 16: 2429, 1990.
- [13] Bates, C. W. and M. H. N. Goldsmith, Planta, 159, 231, 1983.
- [14] Balke, N. E. In: A. C. Thompson ed. The Chemistry of Allelopathy. American Chemical Society, Washington, D. C., 9161, 1985.
- [15] Klein, K. and U. Blum, J. chem. Ecol., 16: 455, 1990.
- [16] Lovett, J. V. et al., J. Chem. Ecol., 15: 1193, 1989.