

植物与微生物的化感作用

连 宾^{1, 2}, 王进军², 陆 玲^{1, 2}

(1 江苏省生物多样性与生物技术重点实验室, 江苏 南京 210097)
(2 南京师范大学生命科学学院微生物工程重点实验室, 江苏 南京 210097)

[摘要] 化感作用是化学生态学的一个研究热点, 涉及植物学、化学、生态学、生理学和微生物学等学科. 目前有关植物化感作用的研究报道较多, 且大多偏重于植物化感作用的有害方面, 而微生物与植物间的化感作用研究报道较少. 为此从微生物与植物的化感作用角度, 介绍化感作用的概念、化感物质的实质及作用机理、化感作用的应用, 同时就微生物与植物的化感作用今后的研究重点提出一些看法和展望.

[关键词] 微生物, 植物化感作用, 概念, 作用机理, 应用

[中图分类号] Q 948.12 S435 [文献标识码] A [文章编号] 1001-4616(2007) 01-0088-08

Research Progress of Allelopathy on Microorganism to Plant

Lian Bin^{1, 2}, Wang Jinjun¹, Lu Ling^{1, 2}

(1 Jiangsu Key Laboratory for Biodiversity and Biotechnology, Nanjing 210097, China)
(2 Key Laboratory of Microbial Engineering, School of Life Science, Nanjing Normal University, Nanjing 210097, China)

Abstract Allelopathy is a hot research spot in the field of chemical ecology, which is related to many subjects, such as botany, chemistry, ecology, physiology, microbiology and so on. At present there are many researches concerning about plant allelopathy, but there are few researches about allelopathy happened between microorganism and plant. This article gives a brief summary on the conception of allelopathy, allelochemicals, action mechanism of allelopathy and application of allelochemical. At the same time, it is put forward some opinions and prospects about research focus between microorganism and plant in the field of allelopathy.

Key words microorganism, plant allelopathy, conception, mechanism of action, application

0 引言

植物化感作用在自然界普遍存在. 早在古希腊, 人类已了解并记载了植物对周围其他植物生长产生影响的现象. 早在 2 000 多年前, 人们就已发现, 在黑胡桃树下其他高等植物及杂草不能生长. 然而, 直到 20 世纪 70 年代, 人们才开始真正对化感作用进行研究.

化感作用的研究虽然起步晚, 但是发展迅速, 现已形成相对独立的学科体系. 近年来, 国内外学者在植物化感作用方面做了大量研究工作, 取得许多重要研究成果^[1]. 但是, 有关微生物的化感作用研究报道相对较少, 微生物的化感作用在生物链或生态系统中同样起着相当重要的作用. 很多病原微生物通过产生毒素而使植物感病^[1, 2], 有些微生物产生的分泌物能促进作物发育并抑制杂草生长^[3, 4]. 自然界中的蘑菇圈现象就是微生物抑制杂草生长的典型实例. 如红汁乳菇 (*Lactarius hatsudake*) 周围有特殊蘑菇圈现象: 它常与白茅 (*Imperata cylindrica*)、黄茅 (*Heteropogon contortus*) 和狗牙根 (*Cynodon dactylon*) 等伴生, 其周围少见双子叶和其它单子叶的草本植物^[5]. 本文对有关微生物与植物的化感作用概念、化感物质的实质、作用机理以及化感作用在实际中的应用进行综述, 并就今后的研究重点提出一些看法和建议, 期望收到抛砖引玉之效.

收稿日期: 2006-07-18 修回日期: 2006-10-11
基金项目: 江苏省高校产业化项目 (JB04-017)、南京师范大学人才引进科研基金 (184070H2B39) 资助项目.
作者简介: 连 宾 (1964-), 教授, 博士生导师, 主要从事环境微生物与地质微生物的教学与研究. E-mail: bin2368@vip.163.com

玉的效果。

1 化感作用

1.1 化感作用的概念

化感作用的英文为“Allelopathy”,源于希腊语“Allelon(相互)”和“Pathos(损害、妨碍)”^[1-6]。1937年 Molish首先将其定义为:某种植物(包括微生物)生成的化学物质,对其他植物产生某种作用的现象^[7]。随着科学研究的迅速发展,对其认识也在不断深化。1984年 Rice在《Allelopathy》第二版中将其较完整地定义为:植物或微生物的代谢分泌物对环境其他植物或微生物的有利或不利的作用^[1]。化感作用(化学他感作用, allelopathy)也称异株克生、相生相克、化学互感^[8]。其中,用于传递信息或作为媒介的化学物质被称为化感物质(Allelochemicals)或化学信息物质(Semiochemicals)^[9]。

1.2 化感作用的普遍性

根据目前报道,动物、植物与微生物均可产生化感作用,各主要生物类群之间的化感作用可简单的用图 1 表示。

化感物质不仅作用独特而且来源广泛,其中植物及微生物之间化感作用物质可由以下几条主要途径^[10]产生:

根系分泌物:根系分泌物中包括初生代谢和次生代谢产物,其中次生代谢产物中很大一部分是化感物质。如黑胡桃(*Juglans nigra*)树能分泌具有毒性的胡桃醌(juglone),当胡桃醌的浓度为 20 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 时就能抑制其他植物种子的发芽。

植物体内由茎叶等部位产生的挥发性化学物质。如柠檬桉(*Eucalyptus citriodora* Hook)树叶中挥发出蒎烯等化感物质能强烈抑制萝卜(*Raphanus sativus*)种子的发芽。

植物地上部受雨、雾和露水淋洗的化学物质。如桉属(*Eucalyptus* spp)植物叶中被水冲洗下来的化感物质主要是酚类,它们对亚麻类(*Linum* spp)植物的生长有明显的抑制作用。

微生物分解植物残体并释放到土壤里的化学物质。如草本植物蕨(*Pteridium aquilinum*)植物的化感物质就是由枯死的枝叶被微生物分解释放出的。

2 化感作用物质的功能

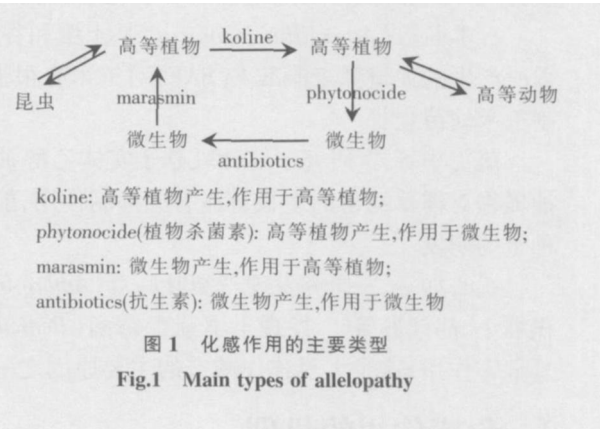
迄今为止所发现的化感物质大多是植物或微生物的次生代谢物质,一般相对分子质量较小,结构较简单,大致可分为:水溶性有机酸、直链醇、脂肪族醛和酮;简单不饱和内酯;长链脂肪酸和多炔;醌类;苯甲酸及其衍生物;肉桂酸及其衍生物;香豆素类;内黄酮类;单宁;内酯;氨基酸和多肽;生物碱和甾醇;硫化物和芥子油苷;嘌呤和核苷等 14类^[11]。其中,最常见的是低分子量有机酸、酚类和内酯类化合物^[12-13]。

斑点矢车菊(*Centurea maculosa*)根分泌的(±)-儿茶素-catechin有两种对映异构体,实验证明只有(-)-儿茶素表现出抑制多种植物生长的化感作用,而(+)-儿茶素则表现为抑制土壤细菌的能力^[14]。

Trichocarane A~D是从木霉属真菌 *Trichoderma virens*中分离到的胡萝卜烷型倍半萜。Trichocarane D在黄化小麦(*Triticum aestivum* L)胚芽鞘生长实验中无活性,但 Trichocarane A和 B在 10^{-4}mol/L 浓度下对黄化小麦的生长抑制率达 40%,而 Trichocarane C在 10^{-3}mol/L 浓度下达到 86%^[15]。

Breviones A~E是从真菌短密青霉(*Penicillium brevipactum*)中分离得到新的二萜衍生物^[16]。Brevione C和 E在抑制黄化小麦胚芽鞘生长实验中表现活性很好,在 10^{-4}mol/L 浓度下对黄化小麦的生长抑制率分别达 80%和 100%,而 Brevione A和 B活性次之(在 10^{-3}mol/L 浓度下达到 40%)。

彩色豆马勃(*Pisolithus tinctorius*)是一种大型真菌,能与松树和桉树形成外生菌根,其子实体中分离得到的化合物豆马勃内酯(pisolactone)和麦角甾醇(ergosterol)在 400 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 浓度下均可显著抑制稗草(*Echinochloa crusgalli*)幼苗根生长^[17]。



刘秀芬等^[8]在减压条件下,用带有多孔陶头的塑料管原位收集土壤溶液,在根际区土壤和土壤溶液中鉴定出 50 多种化合物.研究了其中 3 种化感物质苯甲酸、阿魏酸和以前未见报道的对-叔丁基苯甲酸,后者对玉米 (*Zea mays*) 和小麦 (*Triticum aestivum*) 生长发育的抑制作用明显强于前两者.马瑞霞等^[18]研究了小麦根区土壤细菌、真菌所产生的化感物质对小麦、玉米根长的影响.韩丽梅等^[19]采用气相色谱-质谱技术鉴定了用无水乙醇浸提的结荚期重迎茬大豆根际土壤有机化合物,主要含有机酸类、酯类、醇类、酮类、醛类、苯类、酚类、烃类及萘、呋喃类等,其中的一些化感物质可能与大豆重迎茬障碍有关.

骆世明等^[20]研究发现柠檬桉的挥发油对受体植物有明显的抑制作用.周志红等^[21]发现番茄 (*Solanum lycopersicum*) 的挥发物对白菜苗高及根长有明显的抑制.孔垂华等^[22]发现胜红蓟 (*Ageratum conyzoides*) 的挥发物使所有受试植物的幼苗生长均受到显著抑制,而且挥发物对苗高的抑制强于对根长的抑制.并证实挥发油中的主要成份是早熟素 I 和早熟素 II 认为胜红蓟化感作用的有效物质主要来源于其挥发物质,即胜红蓟主要通过挥发释放化感物质.

日本曲霉 (*Aspergillus japonicus*) 是土壤和谷物种子表面的一种常见真菌.曾任森^[23]研究表明,日本曲霉所产生的大量黑麦酮酸 F (SAF) 对玉米有很强的化感作用,低浓度显著促进玉米幼苗生长,高浓度则抑制玉米幼苗生长.

莫美华等^[24]研究了红汁乳菇子实体乙醇抽提物对水稻、稗草的化感影响,结果表明:红汁乳菇乙醇抽提物对稗草幼苗的生长有显著的抑制作用,能够导致稗草叶片发黄,缩短稗草的根和苗,甚至延迟部分种子的萌发.

祝心如等^[25]研究发现三裂叶豚草 (*Ambrosia tritida*) 水浸液抑制大豆根瘤的生长,使根瘤数目减少,体积缩小.胡江春等^[26]发现土壤紫青霉菌 (*Penicillium pupurogerum*) 分泌毒素对连作大豆全生长发育过程具危害作用,这是大豆连作减产的主要原因之一.

3 化感作用的机理

研究表明^[1]化感物质主要通过影响激素的合成和利用、改变细胞的分裂并使亚显微结构伸长、从而通过影响膜的透性以及影响蛋白质合成等方式来对植物种子萌发和胚根生长产生作用.化感物质通过存在部位释放出来后,利用其自身所具备的高度选择性和专一性作用于受体植物.首先是对受体植物细胞膜的伤害,通过细胞膜上的靶位点,将化感物质胁迫的信息传送到细胞内,从而使植物对激素和离子的吸收等产生影响.而激素、离子吸收以及水分状况等变化必然引起植物细胞分裂、光合作用等随之变化,从而抑制受体的吸收、合成、光合等各种功能,并对植物的生长产生抑制作用^[27].现对化感物质的作用机制分类概述如下:

3.1 影响细胞膜的透性,抑制植物对养分的吸收

化感物质可使植物细胞膜的透性增加,选择透性能力降低,电解质外溢.水稻化感物质降低了稗草 (*E. crusgalli*) 幼苗生长中超氧化物歧化酶和过氧化氢酶的活性,从而使稗草体内活性氧增多,启动膜质过氧化,破坏膜的结构,增加膜透性, K^+ 溢出,最终导致植物生长受阻,这是水稻化感物质的作用机制之一^[28].

3.2 影响细胞分裂、伸长和根尖的细微结构

化感物质可以抑制有丝分裂过程中纺锤丝的形成,从而抑制细胞分裂.化感物质还可以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.1,8-桉叶素可以抑制有丝分裂整个过程,而 1,4-桉叶素只对有丝分裂前期有抑制作用^[29].葫芦 (*Lagenaria siceraria*) 所产生的化感物质使菜豆苗期根的一些细胞和组织结构发生了改变,细胞挤压且组织紊乱明显影响细胞的分化,在根冠细胞中产生了不定型和无活性的细胞核、线粒体和内质网,并且液泡发生内陷^[30].

3.3 影响矿质离子的吸收

化感物质会影响植物对钙、钾、磷和氨基酸等物质的吸收,质膜上的 ATP 参与离子的运输与吸收,化感物质可能通过抑制 ATP 酶的活性来抑制钾、钠离子的吸收.酚酸类是根系吸收离子的有效的抑制剂.苹果酸和肉桂酸可以抑制大麦 (*Hordeum vulgare*) 根对磷酸根离子和钾离子的吸收,在高浓度下水杨酸可以完全抑制燕麦 (*Avena sativa* L.) 根对钾离子的吸收^[31].Booker 等^[32]用阿魏酸处理黄瓜幼苗 3 h 后,发现阿

魏酸显著抑制了植物对硫酸根离子和硝酸根离子的吸收,并促进钾离子的外流。

3.4 对植物呼吸作用的影响

化感物质对呼吸的影响是多方面的,它们一方面可能减少氧气的摄入,阻止 NADH 的氧化,抑制 ATP 酶的活性,从而抑制呼吸作用;另一方面也可刺激二氧化碳的释放,促进呼吸作用。高粱酮 (sorgoleone) 和胡桃醌在很低浓度 ($0.5 \mu\text{mol/L}$) 下就能抑制线粒体的呼吸,高粱酮阻断了线粒体细胞色素 b 和 c 间的电子传递,胡桃醌诱导正常呼吸途径发生改变^[33]。由鼠尾草 (*S. leucophylla*) 叶片所释放的单萜桉叶素 (cineole) 和二戊烯 (dipentene) 可显著抑制燕麦 (*A. sativa*) 和黄瓜线粒体悬浮液对氧的吸收,这种抑制作用发生在 Krebs 循环中琥珀酸或延胡索酸向苹果酸转化的过程中,降低植物氧化磷酸化作用^[30]。

3.5 对植物光合作用的影响

化感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。咖啡酸、香豆酸和阿魏酸等使大豆 (*Glycine max*) 叶片叶绿素含量显著降低,从而严重阻碍叶片的净光合作用和气孔传导^[30]。高粱酮是叶绿体中二氧化碳伴体氧释放的抑制剂,它通过抑制光合系统中 Q_A 和 Q_B 位置之间的转移^[34],在马铃薯等植物光合作用中有效地抑制氧的释放。

3.6 影响蛋白质的合成和核酸的代谢

化感物质通过抑制氨基酸运输及蛋白质的合成来影响植物的生长。Baziran akenga 等^[35]在研究大豆幼苗根对磷酸盐和甲硫氨酸吸收时指出,苯甲酸、肉桂酸和香豆酸增加了其对 ^{32}P 和甲硫氨酸的吸收。所有的酚酸类物质都降低了 ^{32}P 向 DNA 和 RNA 的整合,除香豆酸和香草酸外,其他酚酸类物质均对甲硫氨酸向蛋白质整合起抑制作用。

3.7 影响酶的活性

化感物质对许多酶的数量和活性都有影响。种子萌发所需的关键酶 λ -磷酸化酶被绿原酸、咖啡酸和儿茶酚抑制;过氧化酶、过氧化氢酶、纤维素酶可被单宁抑制,单宁也能减少淀粉酶和酸性磷酸化酶在胚乳中的合成^[37]。Maffei 等^[36]指出苯甲酸苯环的羟基取代物通常提高黄瓜萌发时异柠檬酸裂解酶的活性,二甲基取代物则降低该酶的活性。酚酸类物质可以提高丙氨酸解氨酶和 β -葡糖苷酶的活性,降低酚基- β -葡糖转移酶的活性,并抑制根的生长。

3.8 对植物激素的影响

化感物质绿原酸、咖啡酸、阿魏酸等能阻止吲哚乙酸的降解,增强吲哚乙酸诱导生成能力;而香豆酸、香草酸、丁香酸、对羟基苯甲酸等则能刺激吲哚乙酸的活性,从而阻止吲哚乙酸、赤霉素等诱导的幼苗生长^[37]。阿魏酸能够引起吲哚乙酸、赤霉素和细胞分裂素含量的积累,并造成脱落酸含量的提高^[38]。

细菌因其庞大的种类和数量、高速的繁殖力、复杂的代谢活动、对病原物作用方式多样、易于人工培养,在天然和人为生物防治活动中,拮抗细菌及其代谢产物都起到重要作用。目前应用较多的生防细菌主要有芽孢杆菌 (*Bacillus* spp.)、假单胞杆菌 (*Pseudomonas* spp.)、土壤放射杆菌 (*Agrobacterium radiobacter*) 等^[39]。

枯草芽孢杆菌通过成功定殖至植物根际、体表或体内,同病原菌竞争植物周围的营养、分泌抗菌物质抑制病原菌生长,同时诱导植物防御系统抵御病原菌入侵,从而达到生防的目的。主要防治对象大部分为丝状真菌所引起的植物病害,如水稻纹枯病、番茄叶霉病、大豆根腐病、苹果霉心病、棉花立枯病、棉花枯萎病等,具体来说枯草芽孢杆菌的生防机制主要为竞争、拮抗和诱导抗性 3 个方面。

竞争作用是生防微生物发挥作用的重要机制之一。微生物竞争作用主要包括营养竞争和位点竞争。营养竞争只在少数菌株中发现,如:枯草芽孢杆菌通过产生一种铁载体与植物病原菌竞争铁元素,抑制病原菌的生长,从而使其占据一定的生态位^[40]。枯草芽孢杆菌以位点竞争占优势,位点竞争方式是在植物根际、体表或体内及土壤中定殖。

拮抗作用主要指微生物的同化作用产生抗菌物质,抑制有害病原物的生长或直接将病原物杀灭。自 1952 年从枯草芽孢杆菌培养液中分离出抗真菌肽以来,枯草芽孢杆菌产生的拮抗物质不断被发现,并已在生防中起到重要作用^[41]。

诱导植物抗病性作用,是生防菌发挥生防作用的一个重要方面。枯草芽孢杆菌不但能抑制植物病原菌生长,而且能通过诱发植物自身抗病机制从而增强植物的抗病性能。

化感物质除具备以上作用机制外,还具有以下几个特点:

(1) 选择性和专一性:如黑胡桃产生的胡桃醌抑制苹果树 (*Malus pumila*),但不抑制梨 (*Pyrus sp.*)、桃 (*Pyrus persica*)、李树 (*Prunus salicina*) 生长. 弯叶画眉草 (*Eragrostis curruka*) 产生的化感物质刺激向日葵 (*Helianthus annuus*) 和豇豆 (*Vigna sinensis*) 的生长,但却抑制玉米 (*Zea mays*) 和小麦的生长^[42].

(2) 化感物质的浓度效应:化感物质对同一植物,浓度高时产生抑制、浓度低时产生促进作用.如从根际土壤分离的化感物质对 - 叔丁基苯甲酸在高浓度时抑制小麦、玉米的根系生长,在低浓度时则产生促进作用^[43].

(3) 化感物质的复合效应:化感物质常含有多种成分,各成分之间会产生复合效应.把这些混合物分离提纯后,单个成分的活性反而不如混合物强.

(4) 其他作用:许多化感物质除对植物产生作用外,还具有多种其他功能.如冬麦产生的异羟肟酸、酚类化合物和吲哚生物碱等具有抗蚜虫作用.有些化感物质则抑制与促进作用并存,如:豚草 (*Ambrosia artemisiifolia*) 根水浸液对小麦幼苗根的生长抑制率为 21%,而对其幼芽促进率达 23%^[44].

4 化感作用的实际应用

在生态系统中,植被的形成和演替、种子萌发和衰败的抑制,农业生产中的间作、混作、套作、轮作、前后茬搭配、残茬的处置或利用,以及作物和杂草的关系等,都存在化感作用,它在作物增产、森林抚育、植物保护和生物防治等方面有广阔的应用前景^[38].

4.1 寡糖在植物体内及植物与微生物相互作用中发挥重要作用

来源于植物和病原体细胞壁的寡聚糖具有激发植物抗性反应的作用,可作为激发子诱导植物细胞产生抗性反应.寡聚糖信号被植物细胞识别后,可迅速引起质膜去极化、离子通道开放、胞外培养基碱化等瞬间反应,还可通过硬脂酸代谢途径合成茉莉酸等信号分子,诱导相关抗性基因的表达.在植物的抗病机制中,植物在受到微生物感染或诱导物 (elicitor) 处理后会合成并积累抗微生物的植保素 (phytoalexin).如大豆疫霉感染大豆时,病原体细胞壁上的寡糖可被大豆苗各种器官细胞膜上的专一性受体识别并以非共价键结合,诱导大豆苗积累植物防御素.据报道 1 g 七碳糖可以使几百吨正在生长的植物产生足够的抵御病原菌侵害的植保素.许多真菌的细胞壁和无脊椎动物外骨骼中的几丁质和脱乙酰几丁质 (chitosan) 中的寡糖片断也能在多种植物中诱发抗病反应,其可能的机制是:植物本身的几丁质酶将感染的真菌或无脊椎动物病原体细胞壁或外骨骼中的几丁质或脱乙酰几丁质,降解为至少由 4 个 β -N 乙酰氨基葡萄糖或脱乙酰化的残基构成的寡糖片断,而某些特定的寡糖片断能够象“抗原”一样激活植物的防御系统,并诱发其产生植保素,也就是说只要通过有效手段调动植物自身的防御系统,植物就可以合成一些“生物农药”来对付病原菌的侵害^[45].

根瘤菌与豆科植物共生的信息分子固氮结瘤因子即 lipo-chitin-oligosaccharides 也是一种寡聚糖,是由根瘤菌产生的一种信号分子,在根瘤形成过程中起着十分重要的作用^[46, 47].近期的研究表明^[48, 49],在细菌与植物相互作用过程中,结瘤因子的有益作用主要包括以下几方面:诱导新根毛的形成;诱导结瘤基因的启动;诱导根毛变形及弯曲;细胞膜势能的去极化;根部皮层中根瘤分生组织的形成;侵染线的生成等.有资料证明^[50-52],某些结瘤因子不仅对豆科作物有效,在促进非豆科作物种子发芽和植株生长方面也有一定功效,从而使结瘤因子的应用范围扩大,前景也更为诱人.近几年,固氮结瘤因子大分子骨架的不同侧链基团对结瘤因子在生物固氮作用过程中的影响、固氮结瘤因子的基因分析及克隆、固氮结瘤作用过程中结瘤因子对宿主植物生理代谢变化的影响以及固氮结瘤因子的诱导等已有许多报道^[48, 49, 51].利用有效的诱导剂诱导根瘤菌产生较高浓度的结瘤因子,并进而用以提高作物产量 (主要是豆科作物) 的研究已经开始并取得进展^[47, 53].

4.2 化感作用与生态系统

首先,化感作用作为信息过程,化感物质作为信息载体影响生态系统的物质循环和能量流动;其次,化感物质作为影响动物食物口味的信息载体之一,以取食引诱剂形式决定食物链之类型;第三,化感作用以控制演替速度和产生演替效应的信息传递方式,对生态系统的演替施加影响;第四,化感物质作为信息载体,通过影响植被的物种多样性和种间协调性,进而影响生态系统多样性.相信,随着化感作用研究的不断

深入,人们对化感作用作为信息传递形式、化感物质作为信息载体在生态系统中扮演的角色会有更加科学和完善的认识。

4.3 化感作用与可持续农业

近年越来越多的证据表明,长期高剂量使用化肥、农药和生长调节剂等会严重影响农业的可持续发展。人工合成的化学物质自然降解十分困难,对原位环境造成直接污染,并通过人为运输、动物活动、气候条件和食物链造成远程污染与次生污染^[54, 55]。使用化学合成物质带来的环境和社会问题主要包括严重污染地表水和地下水、毒害非目标有机体、滋生害虫、化学物质对目标有机体作用效果的丧失和其抗药性的增强、食物化学物质残留并影响人类健康等。此外,使用化学物质还会导致农业投入增加以及对于化学物质的生产与使用管理等多种问题。这些危害迫使人们去探索和寻求新的农业发展途径,以减少和消除农业对人工化学合成物质的依赖。

在农业生态系统中充分利用化感物质的正效应,避免负效应,应用化感作物抑制杂草,开发天然农药和生长调节剂,对于有效利用资源,保护生态环境,发展可持续农业具有重要的理论价值和现实意义。

化感作用是农业生态系统复合体的组成部分,与其他因子密切相关,如控制土壤侵蚀,改善有机质和土壤养分管理,减少化肥和农药投入,建设长期稳定的生产能力以及提高环境质量等。充分利用化感作用的潜力,加强作物秸秆与残茬管理,实行合理作物轮作、间作,改善氮素营养状况,开发新一代无公害农药与作物生长调节剂,将有效保护生态环境,促进农业增产和农业可持续发展。

4.4 化感作用与林业发展

在人工林经营过程中普遍存在着连栽障碍问题,如近年来国内研究报道较多的杉木、桉树人工速生丰产林连栽引起地力衰退、生产力下降等,传统上认为这种现象是由于轮伐期、采伐利用方式、采伐剩余物清理和造林前的植被清理、耕作和整地、固氮植物和肥土植物的利用等造林技术不合理而引起的,但忽略了人工林生态系统本身的问题。现有研究表明,引起这种不良结果的另一主要原因就是林内某些有机物质的积累,造成“土壤中毒”,即化感作用物质的存在^[13]。化感作用是森林生态系统中普遍存在的一种现象,它对森林群落的结构、功能、效益及发展均有重大影响,是一类不可忽视的生态化学因子。因此,对森林植物间化感作用的研究现状进行总结,在今后森林经营过程中把造林技术以外的这种林木之间的化感作用考虑进去,对于解决人工林经营过程中出现的连栽障碍、地力衰退等问题以及进一步促进化感作用在林业中的研究与开发利用具有重要意义。

5 展望

化感作用的研究是一项相当复杂的工作,它涉及植物学、生理学、生态学、天然产物化学、微生物学等多个领域,需要这些领域的科学工作者进行联合攻关。目前,化感作用研究的深度和广度还远远不够,尚有许多实际问题等待人们去进一步探讨。为了深入开展化感作用研究,作者提出以下几方面建议:

5.1 建立规范的化感作用物质的检测方法

为了便于研究结果的交流和比较,应当建立一套简洁、快速、针对性强和结果可比性好的化感作用物质的检测体系和方法,并加速其在生产实践中的应用。

5.2 化感物质的研究

现代的分析手段和传统的分离检测方法的结合,对于化感作用机制以及化感物质研究是非常必要的。新的化感物质的分离鉴定以及这些物质在生态系统中的迁移形式等方面亟待深入研究。

5.3 化感物质作用机理的研究

化感物质作用机理的揭示可以使人们对化感作用有更全面的理解,进而促进化感作用的研究。通过研究环境因素对化感作用的影响,化感物质在受体植物生物膜上的作用位点,化感物质的交互作用和遗传机理,可以找出不同植物化感作用机理上的异同点,并进一步研究和开发化感作用、培育化感物质多产系和抗性品系等,为化感作用在生产实践中的应用开辟道路。

5.4 化感作用的应用研究

化感作用与生产实践的结合是化感研究的最终目的。以下研究尤其值得重视:(1)有效化感物质的生物和化学合成以及工业化生产工艺。(2)微生物与植物相互有益的化感作用物质的鉴定与作用机理研究。

(3) 全球气候变化对微生物与植物之间化感作用影响的评价。(4) 主要粮食、经济作物对杂草的控制, 轮作套种技术以及化感物质基因育种技术的深入研究。(5) 建立化感种质资源信息库及化感物质资源库。

综上所述, 微生物与植物间的化感作用为纷繁的生物界增添了许多神秘色彩, 其中许多科学问题有待于人类去深入研究和探讨。为此, 结合多学科的研究方法与成果, 深入研究微生物与植物化感作用的理论与实践, 发掘化感作用的应用潜力, 将更好地为人类的生产和生活服务。

[参考文献]

- [1] Rice E L. Allelopathy[M]. 2nd ed. Orlando Florida Academic Press Inc. 1984. 119
- [2] Rice E L. Allelopathy[M]. New York Academic Press. 1974. 15-19.
- [3] Sturz A V, Christie B R, Matheson B G. Association of bacterial endophyte populations from red clover and potato crops with potential for beneficial allelopathy[J]. Carr J Microbiol. 1998. 44 (2): 162-167
- [4] Frank A E, Genard R L. Potentials for exploiting allelopathy to enhance crop production[J]. J Chem Ecol. 1988. 14 (10): 1829-1844.
- [5] 刘建成, 陈先玉, 李文艺. 湘西红汁乳菇的分布及生态研究[J]. 中国食用菌, 1995, 14(6): 36-37
- [6] 阎飞, 杨振明, 韩丽梅. 植物化感作用 (Allelopathy) 及其作用物的研究方法[J]. 生态学报, 2000, 20(4): 692-696
- [7] E L R ice 著. 天然化学物质与有害生物防治[M]. 胡敦孝, 译. 北京: 科学出版社, 1988. 9-10
- [8] 刘秀芬, 马瑞霞, 袁光林, 等. 根际区他感化学物质的分离、鉴定与生物活性的研究[J]. 生态学报, 1996, 16(1): 1-10
- [9] 王海燕, 蒋展鹏. 化感作用及其在环境保护中的应用[J]. 环境污染治理技术与设备, 2002, 6: 86-89.
- [10] 李绍文. 生态生物化学 (二): 高等植物间生化关系[J]. 生态学杂志, 1989, 8(1): 66-70
- [11] 王大力, 祝心如. 三裂叶豚草的化感作用研究[J]. 植物生态学报, 1996, 20(4): 330-337.
- [12] 余叔文, 汤章城. 植物间的相互作用——相生相克现象[M] //植物生理与分子生物学. 北京: 科学出版社, 1992. 376-394.
- [13] 孙文浩, 余叔文. 相生相克作用及其应用[J]. 植物生理学通讯, 1992, 28(2): 81-87.
- [14] Minorsky P V. Different roles for Catechin enantiomers secreted into rhizosphere[J]. Plant Physiol. 2002, 128(4): 1163-1164
- [15] Macías F A, Varela R M, Simonet A M, et al. Bioactive cantharins from *Trichoderma viridis*[J]. J Nat Prod. 2000, 63 (9): 1197-1200
- [16] Macías F A, Varela R M, Simonet A M, et al. Novel bioactive brevianone spiroditerpenoids from *Penicillium brevicompactum* Dierckx [J]. Org Chem. 2000, 65 (26): 9039-9046
- [17] 曾任森, 曾强, 骆世明, 等. 彩色豆马勃子实体的化感作用及其化感物质的分离鉴定[J]. 应用生态学报, 1999, 10(2): 206-208
- [18] 马瑞霞, 刘秀芬, 袁光林, 等. 小麦根区的化感物质及其生物活性的研究[J]. 生态学报, 1997, 17(4): 449-451.
- [19] 韩丽梅, 阎飞, 王树起, 等. 重迎茬大豆根际土壤有机化合物的初步鉴定及对大豆种子萌发的化感作用[J]. 应用生态学报, 2000, 11(4): 582-586
- [20] 骆世明, 林象联, 曾任森, 等. 华南农区典型植物的他感作用研究[J]. 生态科学, 1995, (2): 114-128
- [21] 周志红, 骆世明, 牟子平. 番茄的化感作用研究[J]. 应用生态学报, 1997, 8(4): 445-449
- [22] 孔垂华, 徐涛, 胡飞. 胜红蓟化感作用研究: 主要化感物质的释放途径和活性[J]. 应用生态学报, 1998, 9(3): 257-260
- [23] 曾任森, 骆世明, 施月红. 日本曲霉产生的黑麦酮酸 F 对玉米的化感作用[J]. 应用生态学报. 2004, 15(1): 145-148
- [24] 莫美华, 马红梅, 肖启福, 等. 红汁乳菇醇提物对水稻、稗草的化感影响[J]. 生态学报, 2004, 24(12): 2951-2954
- [25] 祝心如, 王威, 赵国镇, 等. 三裂叶豚草 (*Ambrosia trifida*) 对大豆根系生长及其结瘤的影响[J]. 生态学报, 1997, 17 (4): 407-411
- [26] 胡江春, 薛德林, 王书锦. 大豆连作障碍研究: 大豆连作减产机理及对土壤紫青霉菌毒素的调控对策[J]. 应用生态学报, 1998, 9(4): 429-434
- [27] 王日明, 卢发富. 园林植物化感作用与园林植物配植[J]. 忻州师范学院学报, 2003, 10(5): 80-83
- [28] 林文雄, 何华勤, 郭玉春, 等. 水稻化感作用及其生理生化特性研究[J]. 应用生态学报, 2001, 12(6): 871-875.
- [29] Romagni J G, Allen S N, Dayan F E, et al. Allelopathic effects of volatile cineoles on two weedy plant species [J]. Journal of Chemical Ecology. 2000, 26 (1): 303-313.
- [30] 李寿田, 周健民, 王火焰, 等. 植物化感作用机理的研究进展[J]. 农村生态环境, 2001, 17(4): 52-55.

- [31] 孔垂华,胡飞.植物化感(相生相克)作用及其应用[M].北京:中国农业出版社,2001.
- [32] Booker F L, Blum U, Fisk E L. Short-term effects of ferulic acid on ion uptake and water relations in cucumber seedlings [J]. J Experimental Botany, 1992, 43(5): 649-655.
- [33] Hejl A M, Einhellig F A, Rasmussen J A. Effects of juglone on growth, photosynthesis and respiration[J]. Chem Ecol, 1993, 16(6): 2039-2055.
- [34] Strebbig J, Dayan F E, Rimando A M, et al. Joint action of natural and synthetic photosystem II inhibitors[J]. Pestic Sci, 1999, 55(2): 137-146.
- [35] Baziramakenga R, Leroux G D, Simard R R, et al. Allelopathic effects of phenolic acids on nucleic acid and protein levels in soybean seedlings[J]. Can J Bot, 1997, 75(3): 445-450.
- [36] Maffei M, Berteaux M C, Giner J, et al. Effects of benzoic acid hydroxy- and methoxy-ring substituents during cucumber (*Cucumis sativus* L.) germination. I. Isocitrate lyase and catalase activity[J]. Plant Sci, 1999, 141(2): 139-147.
- [37] 李绍文.生态生物化学[M].北京:北京大学出版社,2001:195-190.
- [38] Politycha B. Phenolics and the activities of phenylalanine ammonia-lyase, phenyl-beta-D-glucosyltransferase and beta-D-glucosidase in cucumber roots as affected by phenolic allelochemicals [J]. Acta Physiologica Plantarum, 1998, 20(4): 405-411.
- [39] 程亮,游春平,肖爱萍.拮抗细菌的研究进展[J].江西农业大学学报,2003,25(5):732-737.
- [40] Shoda M. Bacterial control of plant diseases [J]. Journal of Bioscience and Bioengineering, 2000, 89(6): 515-521.
- [41] 刘颖,徐庆,陈章良.抗真菌肽 LP- I 的分离纯化及特性分析[J].微生物学报,1999,39(5):441-447.
- [42] 孙文浩,余叔文.相生相克效应及其应用[J].植物生理学通讯,1992,28(2):81-87.
- [43] 刘秀芬,马瑞霞,袁光林,等.根际区化感化学物质分离鉴定与生物活性的研究[J].生态学报,1996,16(1):1-10.
- [44] 王大力,祝心如.豚草的化感作用研究[J].生态学报,1996,16(1):11-19.
- [45] 连宾,臧金平,袁生.微生物肥料科学研究中几个热点问题[J].南京师大学报:自然科学版,2004,27(2):65-69.
- [46] Nakakuki T. Development of functional oligosaccharides in Japan [J]. Trends Glycosci Glyc, 2003, 15(82): 57-64.
- [47] 连宾,刘从强,Smith D L. 固氮结瘤信号分子 lipo-chito-oligosaccharides 的研究进展[J].云南植物研究,2002,24(3):321-332.
- [48] Spaink H P. Regulation of plant morphogenesis by lipo-chitin oligosaccharides [J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 1996, 15(5/6): 559-582.
- [49] Denariè J, Debellé F, Pruné J C. Rhizobium lipo-chito-oligosaccharide nodulation factors: signaling molecules mediating recognition and morphogenesis [J]. Ann Rev Biochem, 1996, 65: 503-535.
- [50] Koizumi S. Large-scale production of oligosaccharides using bacterial functions [J]. Trends Glycosci Glyc, 2003, 10(5): 536-541.
- [51] Lian B, Souleimanov A, Zhou X M, et al. In vitro induction of lipo-chitin oligosaccharides production in Bradyrhizobium japonicum cultures by root extracts [J]. Microbiological Research, 2002, 157(3): 157-160.
- [52] Lian B, Prithiviraj B, Souleimanov A, et al. Evidence for the production of chemical compounds analogous to nod factor by silicate bacteria GY92 [J]. Microbiological Research, 2001, 156(3): 289-292.
- [53] Stacey G, Carlson R W, Spaink H P. Pentasaccharide phytohormones and methods for their use [P]. Patent Application US 92822925 920121; Priority US 91771356 911004; CAN 121 104372 AN 1994 504 372.
- [54] 张明阳,谢志仁,刘会玉.浙江省农业现代化与农村经济发展的灰色关联分析[J].南京师大学报:自然科学版,2004,27(2):103-106.
- [55] 刘彦随,吴传钧.国内外可持续农业发展的典型模式与途径[J].南京师大学报:自然科学版,2001,24(2):119-124.

[责任编辑:孙德泉]