

植物化感 (相生相克) 作用

ALLELOPATHY

孔垂华 胡飞 王朋 著



国家科学技术学术著作
出版基金资助出版

Q928.12
12
植物化感 (相生相克)
作用

ALLELOPATHY

孔垂华 胡飞 王朋 著

高等教育出版社·北京

内容简介

植物通过释放化学物质而对邻近同种或异种植物生长发育产生影响的化感作用 (allelopathy) 已经被发现记载 2 000 多年了, 但对这一自然生态现象进行系统深入的研究探讨则是近 50 年的事。目前, 植物化感作用已不再是植物种间和种内简单的抑制或促进关系, 而是涉及生态系统中各个层次的自然化学相互作用关系。本书从基本概念入手, 从陆生植物到水生植物、从地上到地下, 全面完整地阐述了植物化感作用的理论。在此基础上, 通过具体的研究实例和对自然现象的剖析, 展现了植物化感作用在农林生态系统中的应用潜力。本书适合从事植物学、生态学、化学、环境科学和植物保护学以及农学和林业等相关专业的科技工作者、科研院所和大专院校师生参考。

图书在版编目(CIP)数据

植物化感(相生相克)作用 / 孔垂华, 胡飞, 王朋
著. --北京: 高等教育出版社, 2016. 1
ISBN 978-7-04-044356-1

I. ①植… II. ①孔… ②胡… ③王… III. ①植物-
化学物质-相互作用-研究 IV. ①Q948. 12

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2015)第 287642 号

策划编辑	柳丽丽	责任编辑	柳丽丽 殷 鸽	封面设计	王凌波	版式设计	王艳红
插图绘制	邓 超	责任校对	陈旭颖	责任印制	韩 刚		

出版发行	高等教育出版社	咨询电话	400-810-0598
社 址	北京市西城区德外大街 4 号	网 址	http://www.hep.edu.cn
邮政编码	100120		http://www.hep.com.cn
印 刷	北京汇林印务有限公司	网上订购	http://www.landracom.com
开 本	787mm×1092mm 1/16		http://www.landracom.com.cn
印 张	30.5	版 次	2016 年 1 月第 1 版
字 数	620 千字	印 次	2016 年 1 月第 1 次印刷
购书热线	010-58581118	定 价	99.00 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题, 请到所购图书销售部门联系调换
版权所有 侵权必究
物 料 号 44356-00

ZHIWU HUAGAN(XIANGSHENG XIANGKE)ZUOYONG

序

2002 年孔垂华教授出席第三届世界植物化感作用大会(The 3rd World Congress on Allelopathy)时,送我一本中文书《植物化感(相生相克)作用及其应用》,我很快地浏览了这本书,它是一本综合论述植物化感作用的好书。十二年后,孔教授又出了新书,我读了目录及导论后,了解这本新书内容相当丰富,涵盖陆生到水生及海洋植物的化感作用。其中亦包括植物与土壤微生物、寄生植物、杂草和植物病害,以及植物化感作用在农林作物生态系统的角色,甚至谈到根系化学生态与地下化学生态系统信息传导及调节作用等。全书共 10 章,可以说是近代以中文介绍有关植物化感作用最完整的一本可供大学和研究所学生及专业同行研究的书籍。我非常高兴看到此书的出版,更荣幸地为本书写序。

植物化感作用的现象在 2 000 多年前就述及。其发展历史,孔教授在本书中写得很清楚,故不再赘言,然而 Allelopathy 一词却是在 1937 年由奥地利植物学家 H.Molisch 用希腊词 allelon(两个生物)及 pathos(痛苦、忍受对方)造成的。我在 1966 年当研究生时读到此词时甚为不解,读了许多文献,后来到美国加州大学在 C.H.Muller 教授门下攻读博士学位时才完全了解 Molisch 先生对 Allelopathy 下的定义。当时 Molisch 先生做乙烯(ethylene)对植物生长影响的研究。乙烯是植物生长调节剂,有促进及抑制植物生长的功能。早年,从事 Allelopathy 的学者都偏向植物释放有毒的物质以抑制邻近植物或自身植物的生长。Muller 教授是第一位将 Allelopathy 引进植物生态学界以解释植物群落形成优势植物,或作物经连作后生产力降低的原因及其机制。同时间美国俄克拉何马大学的 E.L.Rice 教授从事当地遗弃田野植物消长过程的研究,认为 Allelopathy 为植物消长(演替,succession)的机制。Rice 先生于 1984 年出版 *Allelopathy*(2nd ed., Academic Press)而将 Allelopathy 定义为植物及(或)微生物间的抑制及促进作用。此定义后来被广泛地接受。然而,从中国的古代文献来看,自然界的相生相克现象已普遍存在。1972 年我返中国台湾工作,就把此 Allelopathy 翻译为植物相生相克作用。个人认为此语很吻合 Molisch 当时创字的原意。另外 1971 年 Whittaker 和 Fenny 在 *Science* 发表一文“Allelochemicals”,其内容涵盖物种间及种内的化学交互作用,包括相生、相克、吸引、排斥、引诱及信息传递等作用。1982 年我与 G.R.Waller 教授在台湾举办一个国际研讨会时,提出 Allelochemical 一词。因为 Allelochemicals 不易让生物科学界了解。而生物间释出的化学信息物质均可视为 Allelochemicals,所以,我再次把此词译为“生物相生相克物质”,以与 Allelopathy 有别。20 世纪 80 年代中国大陆学者

译 Allelopathy 为植物化感作用,我也很认同。因为此译文较为中性,可涵盖更广的植物间化学物质的交互作用。中国植被丰富,多样性高,农林作物间存在植物化感作用的现象非常普遍,有利于中国生物学家致力此研究。尤其,孔教授将 Allelopathy 的研究带入中国植物生态及农业生态系统的研究已引起广泛的重视。近二十年来此领域的研究在中国蔚为风气,研究学者日益增多且快速发展成为亚洲研究的重心。

孔教授出身化学本科,又专攻天然产物化学,现转入植物化感作用领域非常适合,因为此领域需有坚实的化学基础。二十多年来孔教授在植物化感作用研究领域及应用生态学研究领域均做出了杰出的贡献,引领风骚。前些年他还出版一本中文书《化学生态学前沿》(*Frontiers of Chemical Ecology*),此书亦极大地推动了中国生物学界在化学生态学的研究。我一生从事植物相生相克作用的研究近五十年,未能撰写一部植物化感作用的专著引以为憾,今见孔先生已完成此巨著,也看见中国生态学界光辉的未来,我甚为高兴更感荣幸能为此书撰序。相信此书对广大华语学术界将做出重大贡献。

周昌弘

台湾“中央研究院”院士

发展中国家科学院(TWAS)院士

台湾“教育部”国家讲座

中国医药大学(台湾)讲座教授

前言

植物与邻近同种或异种植物的相生相克现象已经被发现记载 2 000 多年了,但确认这一自然生态现象是由植物释放的化学物质所致并给出植物化感作用(allelopathy)的明确定义则不足 100 年,而对植物化感作用全球性的关注并进行系统深入的研究则是近 50 年的事。事实上,植物化感作用是生态系统中自然化学调控机制之一,是植物对环境适应的一种化学响应。虽然植物化感作用在生态体统中的意义还有待进一步挖掘澄清,但植物化感作用的缺乏将难以阐释生态系统中植物种间或种内个体和种群及其群落的相互作用。不仅如此,植物化感作用的理论实践还能为实现农林业的可持续发展和达到对自然资源的保护提供新的视野和途径。

和其他学科的发展离不开学术著作的启蒙一样,植物化感作用理论和实践的发展主要归功于美国科学家 Elroy L.Rice 于 1974 年出版的专著 *Allelopathy* 及其 10 年后发行的第二版。必须指出的是,世界上第一部植物化感作用著作是由苏联科学家 Andrei M.Grodzinsky 于 1965 年出版,但由于使用俄文影响范围有限。这两部著作的出版发行,开启了植物化感作用研究和新发展的新篇章。自 20 世纪 70 年代以来,对自然和农林生态系统中的植物化感作用的关注和研究在世界各国蓬勃发展。中国的植物化感作用研究也一直处于前沿,1972 年周昌弘博士从美国 and 加拿大学成后回到中国台湾,即开始对热带亚热带农业生态系统中的植物化感作用进行深入系统的研究,目前还一直坚持在植物化感作用研究的第一线。中国大陆的植物化感作用研究虽然起步较晚,但近 10 年迅速崛起,至少目前每年发表的国际论文位居首位。2001 年 12 月第一本植物化感作用中文著作《植物化感(相生相克)作用及其应用》出版发行,随后分别于 2004 年和 2009 年重印,也是目前为止引用次数最多的植物化感作用中文文献,无疑推动了中国植物化感作用研究的发展壮大。

这本《植物化感(相生相克)作用》正是在《植物化感(相生相克)作用及其应用》基础上的扩展完善,经过 12 年,国内外植物化感作用的研究已经发生了翻天覆地的变化,许多原书中只是一提的概念和内容,如水生植物化感作用、入侵植物化感作用、植物化学识别与通讯、土壤因子对化感物质的效应和作物化感品种选育等,现在都成了植物化感作用研究的主旋律。而且这 10 余年来也有许多新的概念被提出并验证,如植物元素化感作用和植物亲属化学识别等。总之,对植物化感作用已经不再是植物间相互抑制或促进那样的简单认识,而是化学物质介导的植物

与同种和异种个体或种群相互作用的全貌,尤其是这些化学作用还涉及地上和地下生态互作以及动物和微生物等各个方面。同样,对植物化感作用的质疑和争论也一直没有消除,独立的植物化感作用的理论假说还在萌芽期。鉴于此,本书对上述内容均用专门章节阐述。

本书从植物化感作用的基本概念到陆生和水生植物种间和种内的化感作用;从植物化感作用的物质和分子基础到化感物质释放、迁移和作用机制;从植物和生态学的基本理论到植物化学防御及其在农林生态系统中的应用,文献跨度 50 年,力求完整地阐述植物化感作用的理论与实践。最后是作者对科学研究的一点感悟心得,也许对年轻的读者有所帮助。尽管本书期望能全面展现植物化感作用的全貌,但在具体阐述上,一些详细,一些点到为止,这与作者的兴趣和关注点有关,有些观点看法也是一家之言,期望读者不要过度解读,最好的方法是读者结合相关文献进一步研读,按自己的兴趣深入思考理解。如果一些读者能从本书发现有兴趣的研究线索甚至启迪,那将是作者出版这本书的最大收获。值得一提的是,虽然现在每年植物化感作用文献与 10 多年前相比剧增,但在研究意义、实验方法和结果的可靠和可信度等方面还不如早期的文献,经典和热点是完全不同的概念。因此,本书尽可能保留了原书稿的经典内容和文献,也期望读者不要只着眼热点前沿,而忽略所要探讨科学问题的来龙去脉。

本书共 10 章,由孔垂华统一撰写定稿。其中,华南农业大学胡飞撰写了第 3 章、第 7 章第 1 节、第 8 章第 3 节和第 9 章第 2 节初稿;中国科学院沈阳应用生态研究所王朋撰写了第 2 章第 4 节、第 4 章第 3 节、第 6 章第 3 节和第 8 章第 2 节初稿。本书涉及众多学科,作者知识背景有限,尤其是对植物学和生态学的理解还不到位,书稿中肯定有许多不足甚至错误,期望读者发现后及时批评指正。其实,作者是花了很大的决心和毅力才撰写完成这本书稿。如果 2001 年出版《植物化感(相生相克)作用及其应用》时还有点初生牛犊不怕虎的激情的话,那么在什么人都可以出书以及追求高影响因子期刊论文的今天,写这样一本花费巨大精力和时间而又没有绩效的书稿真是得不偿失的事。所以虽然自己知道原书许多内容过时,过了 10 年要更新再版,出版社编辑也经常催促,但一直就下不了决心。直到 2012 年当我批评许多论文还是上世纪的研究思路和实验方法时,一些年轻人说他们的论文依据来源于《植物化感(相生相克)作用及其应用》,这对我触动很大。细细想来,不管愿不愿意,自己这辈子与植物化感作用是脱不了干系的,出版植物化感作用著作不是为了绩效和名利,而是对年轻人的责任、对自己最好的纪念。这样,2012 年底开始整理写作提纲和梳理文献,但遗憾的是整个 2013 年竟然一个字也没有写。2014 年春节一个人在北京,面对窗外漫天的烟火,开始了这本书的写作。随后的 3—4 月开学,给本科生授课、论文基金评审和研究生招生毕业等日常事务,写作有所耽搁,但 5 月下旬后推辞一切事务,全力以赴写作,一直到 9 月中旬按出版社要求申报国家科学技术学术著作出版基金截止日期前完成全部书稿。紧跟着是逐章逐节地修改完善,终于在 12 月 30 日将全部书稿完成定稿,算是对自己

2014年有了一个交代。整个写作过程中充满酸甜苦辣,尤其是眼睛又近视又老花,打字读文献非常不容易,多少次在久坐得腰酸背痛之际都准备放弃,但最后还是自己说服自己坚持下来了。虽然书稿许多地方留有遗憾,但能完成就是最大的欣慰,因为我知道自己以后再也不能胜任这样高强度的文字工作了。

其实写作的辛劳不算什么,能写出这本书主要取决于许多单位和个人对我20多年植物化感作用研究的不懈支持。借此机会,衷心感谢华南农业大学庞雄飞院士(已故)、中国科学院沈阳应用生态研究所韩兴国所长和姬兰柱书记、中国农业大学张福锁教授和吴文良教授,没有他们的关照和帮助,我不可能有机会和条件一直从事植物化感作用研究,也就没有了这本书。

感谢植物化感作用前辈周昌弘院士,周先生一直关注大陆的植物化感作用研究发展,尤其是近年极力推动海峡两岸的植物化感作用的学术交流。对于本书稿,周先生不仅提出了很有见地的评论建议,而且欣然为本书作序,无疑提升了这本书的价值。

感谢国家自然科学基金委员会、中国科学院、中国农业大学和南开大学元素有机化学国家重点实验室等单位这些年对我研究的资助,尤其是感谢目前在研的国家自然科学基金项目(31171865)、科技部国际科技合作项目(2011DFA31180)和农业部公益性行业科研专项(201403030)的资助。感谢一路走来的国内外同行好友,我们一同见证植物化感作用发展和留下的记忆。感谢高等教育出版社的李冰祥编审和柳丽丽编辑,由于她们在书稿的立项、出版基金的申报和编辑排版等方面付出的辛勤劳动,使得本书得以迅速出版发行。最后要感谢国家科学技术学术著作出版基金资助。

年过半百写完这本书稿,明白了许多道理,尤其是对植物化感作用的理解和认识又上了一个台阶,许多问题和想法萦绕心头,只是这些问题和想法自己亲自解决和验证的时间和机会越来越少了。可喜的是,目前中国植物化感作用已经建立了世界上最大规模的研究队伍,每年还有许多有志青年的加入,研究经费也相对充裕。这本书的出版至少可以为年轻人提供植物化感作用的全貌和一点思考的线索,相信在同行们的共同努力下,未来10年中国的植物化感作用理论和实践必将领先于世界。

最后,谨以此书祝贺中国植物保护学会植物化感作用专业委员会创立十周年!



2014年9月14日初稿于中国农业大学东校区42楼住宅

2014年12月30日定稿于中国农业大学西校区新综合楼办公室

目 录

- 第 1 章 导论 (1)
 - 第 1 节 基本概念和术语 (2)
 - 第 2 节 历史发展 (7)
 - 第 3 节 挑战与机会 (14)
- 第 2 章 陆生植物化感作用 (20)
 - 第 1 节 植物种间化感作用 (21)
 - 1.1 森林生态系统的植物化感作用 (21)
 - 1.2 沙丘旱生和草地草原生态系统植物化感作用 (25)
 - 1.3 农业生态系统植物化感作用 (27)
 - 1.4 入侵植物的化感作用 (33)
 - 第 2 节 植物种内化感作用 (37)
 - 2.1 自然生态系统植物自疏现象 (37)
 - 2.2 人工生态系统的植物自毒作用及其连作(栽)障碍 (38)
 - 第 3 节 植物与微生物化感作用 (46)
 - 3.1 高等植物对微生物的化感作用 (47)
 - 3.2 微生物对高等植物的化感作用 (50)
 - 3.3 微生物与微生物间的化感作用 (52)
 - 3.4 地衣的化感作用 (54)
 - 第 4 节 植物元素化感作用 (56)
 - 4.1 元素化感物质及其作用 (56)
 - 4.2 元素化感作用的生态学意义与存在问题 (61)
- 第 3 章 水生植物化感作用 (64)
 - 第 1 节 淡水生态系统植物化感作用 (65)
 - 1.1 浮游藻类的化感作用 (65)
 - 1.2 大型藻类和水生植物的化感作用 (72)
 - 第 2 节 海洋生态系统植物化感作用 (76)

2.1 海洋藻类的化感作用	(76)
2.2 底栖藻类的化感作用	(85)
2.3 珊瑚和海绵与海底有机体的化感作用	(87)
第3节 陆地海洋交界带植物化感作用	(92)
第4章 植物化感作用的物质基础及其分子调控	(98)
第1节 植物次生代谢与次生物质	(99)
1.1 酚类次生物质	(100)
1.2 萜类次生物质	(106)
1.3 含氮次生物质	(109)
1.4 其他类型次生物质	(112)
1.5 植物次生物质和植物进化的关系	(115)
第2节 化感物质	(117)
2.1 化感物质的基本类型	(117)
2.2 酚类和萜类化感物质	(119)
2.3 含氮的化感物质	(122)
2.4 水生植物的化感物质	(124)
2.5 微生物的化感物质	(126)
2.6 化感物质的互作	(130)
第3节 化感物质的分子调控	(132)
3.1 小麦化感物质的分子调控	(132)
3.2 水稻化感物质的分子调控	(134)
3.3 高粱化感物质的分子调控	(137)
3.4 化感物质分子调控新技术	(139)
第5章 化感物质释放迁移和作用机制	(141)
第1节 化感物质释放途径	(142)
1.1 雨雾淋溶和自然挥发	(142)
1.2 根分泌	(145)
1.3 植株分解	(146)
1.4 种子萌发和花粉扩散	(149)
第2节 化感物质在环境中的迁移转化	(153)
2.1 化感物质在环境载体中的基本过程	(153)
2.2 化感物质在环境载体中的互作	(158)
第3节 化感物质与土壤微生物的相互作用	(160)
3.1 化感物质对土壤微生物的作用	(160)
3.2 土壤微生物降解化感物质	(167)
3.3 化感物质对土壤酶的作用	(170)
第4节 化感物质作用机制	(172)

4.1	化感物质影响植物生长调节	(173)
4.2	化感物质影响植物呼吸作用	(175)
4.3	化感物质影响植物蛋白质的合成与核酸代谢	(177)
4.4	化感物质影响植物养分和水分吸收	(179)
4.5	化感物质作用机制的层次与位点	(181)
第6章	植物化感作用和环境因子的关系	(185)
第1节	环境因子对植物化感作用的影响	(186)
1.1	环境非生物因子对植物化感作用的影响	(187)
1.2	环境生物因子对植物化感作用的影响	(190)
1.3	环境因子对水生藻类化感作用的影响	(195)
第2节	植物化感作用和植物-土壤反馈	(197)
2.1	土壤因子对植物化感作用的影响	(198)
2.2	植物-土壤反馈	(199)
2.3	植物-土壤反馈与植物化感作用的关联	(202)
2.4	化感物质介导的植物-土壤反馈	(205)
第3节	环境胁迫和全球变化下的植物化感作用	(210)
3.1	环境生物和非生物因子胁迫对植物化感作用的影响	(211)
3.2	全球变化对植物化感作用的影响	(214)
第7章	植物化学识别与通讯	(224)
第1节	寄生植物对寄主植物的化学识别	(225)
1.1	寄生植物及其化学识别	(226)
1.2	根寄生植物化学识别	(226)
1.3	茎寄生植物化学识别	(230)
第2节	共存植物的化学通讯	(236)
2.1	地上大气载体的化学通讯	(237)
2.2	地下土壤载体的化学通讯	(240)
2.3	植物化学通讯的生态学意义	(245)
第3节	植物自我及其亲属的化学识别	(247)
3.1	植物自我识别	(248)
3.2	植物亲属识别	(251)
3.3	植物自我和亲属识别的化学机制	(254)
第8章	植物与其他有机体的化学作用	(260)
第1节	植物与动物的化学作用	(261)
1.1	植物与昆虫在地上的化学作用关系	(261)
1.2	植物与昆虫在地下的化学作用关系	(265)
1.3	植物与高等动物和人类取食的化学关系	(269)
第2节	植物与微生物的化学作用	(272)

2.1 植物与病原微生物的化学作用	(272)
2.2 微生物群感效应及其信号物质	(273)
2.3 植物与微生物的化学通讯	(277)
第3节 水生生态系统化学作用及其海洋三级营养关系调节	(283)
3.1 海洋生物的化学作用关系	(284)
3.2 海洋浮游植物-取食者-捕食者三级营养关系中的化学作用	(287)
第9章 理论假说与观点争论	(292)
第1节 基本理论假说与评述	(293)
第2节 理论假说对植物化感作用的阐释	(306)
2.1 外来植物入侵与植物化感作用	(306)
2.2 水生藻类竞争与植物化感作用	(309)
2.3 植物种群和群落与植物化感作用	(311)
第3节 质疑争论和观点	(315)
3.1 植物化感作用与植物竞争	(315)
3.2 植物化感作用与植物种的生态相关性	(318)
3.3 化感物质研究方法	(320)
3.4 植物化感作用理论与实践	(325)
第10章 植物化感作用的应用潜力	(328)
第1节 杂草和植物病害调控	(329)
1.1 利用农作物化感作用调控杂草	(329)
1.2 利用农作物化感作用控制植物病害	(335)
第2节 农作物化感品种选育	(339)
2.1 农作物化感品种筛选鉴定	(340)
2.2 农作物化感新品种选育	(343)
2.3 农作物和人工林木引种	(348)
第3节 基于化感物质的除草剂和杀菌剂研发	(350)
3.1 研发思路和特点	(350)
3.2 研发实例和进展	(353)
3.3 研发中值得注意的问题	(359)
第4节 构建自然化学调控的农林生态系统	(360)
4.1 轮间套作系统	(361)
4.2 农林复合生态系统	(366)
4.3 水生生态系统	(369)
结束语:关于科学	(372)
参考文献	(379)
索引	(472)

导论

第 1 章

近 30 年来,人类赖以生存的自然环境发生了很大的变化,环境污染、人口膨胀、自然资源的衰退和枯竭三大全球性问题使得“生态平衡”不仅是科学家研究和探索的学术问题,也成为对政治家、经济学家和各国政府的严峻挑战。虽然生态学承载着社会经济和文明价值等内涵,但生态学本身是研究生物之间、生物与环境之间相互关系及其作用规律的科学,是生命科学的基础学科之一,属于自然科学范畴。因此,科学家所研究的生态学和政治家及经济学家等谈论的生态问题还是有根本区别的。正因为此,自 1866 年德国学者 Ernst H. Haeckel 提出生态学概念以来,无论用什么观点理解和运用它,这 100 多年来生态学都按它自身的规律发展壮大。不仅如此,现代生态学正以多维视野尺度与多学科融合形成许多边缘交叉学科,众多的交叉学科是生态学的显著特点,表现出生态学的强大生命力,并成为支撑 21 世纪可持续发展的核心学科之一。

生物和生物之间,以及生物和环境之间存在着众多的相互作用关系,构成了丰富多彩的自然界。在这众多的相互关系中,以化学物质为媒介的化学关系引人注目,并已形成了一个独立的学科体系——化学生态学。植物在生态系统中占有中心的位置,通过光合作用,植物将太阳能转化为生物能量,形成动物和微生物赖以生存的物质和能量基础。这样植物与其他有机体以及植物种间和种内群体和个体之间都要发生相互作用,尤其是化学物质介导的相互作用十分重要。本书所要阐述的正是化学生态学中一个古老而又年轻的领域——植物化感作用(allelopathy)。

第1节 基本概念和术语

在全面阐述植物化感作用之前,首先应当明确一些基本概念和术语,这对正确认识植物化感作用这一自然的生态学现象是重要和必需的。

基本代谢物质和次生代谢物质:新陈代谢是生命最基本的特征,生命通过基本代谢合成核酸、蛋白质、糖和脂等生长发育必需的物质,同时经由莽草酸或乙酰辅酶A次生代谢途径将蛋白质和糖等基本代谢物质转化成一系列非生长发育所必需的小分子有机物质,即次生代谢物质(secondary metabolites)。

核酸、蛋白质、糖和脂等基本代谢物质在每个生命体都存在,而且种类差异非常小。完全不同于基本代谢物质,次生代谢物质种类繁多、结构多样,随物种差异显著,而且生物合成和释放受环境影响。目前至少有10万个次生代谢物质的结构被确证,而且每年还能从生物体中鉴定得到新的次生代谢物质。次生代谢物质大多来源于植物(接近80%),其次是微生物,动物产生的次生代谢物质最少。来源于生物体的次生代谢物质分子结构往往包含多种有机官能团而且性质各异,难以用有机物的官能团进行分类。因此,次生代谢物质主要按照它们的性质、来源和生物合成途径被分成生物碱、非蛋白氨基酸、萜类和酚类等基本类型。

基本代谢物质为生命活动提供了所需要的物质和能量,保证生物的生长发育,而次生代谢物质原先一度被认为是生命活动过程中所不需要的“废物”。其实,任何生命在生长发育的同时都必须与其他生物体及环境发生相互作用,而正是次生代谢产物将生物和生物、生物和环境之间有机地联系起来。因此,次生代谢产物是生命体之间以及生命和环境之间相互作用的纽带,次生代谢物质与基本代谢物质相辅相成,也是生命活动的重要组成部分。正因为此,以次生代谢物质介导的生命体之间及其环境的相互作用关系已形成了一个独立的学科体系——化学生态学。

化学生态学(chemical ecology):化学生态学是研究生物种内和种间以及生物与环境之间通过次生代谢物质为媒介的相互关系及其作用规律的学科(孔垂华和娄永根,2010)。依据所研究的对象,一般可划分为动物(包括人类)化学生态学、植物化学生态学和微生物化学生态学。目前国内外化学生态学研究主要集中于以下四个方面。① 信息素(pheromone),主要指同种或异种动物个体之间能影响彼此的行为、习性、发育和生理活动的化学物质,主要包括种内的性引诱、报警、标记等化学物质(异种动物之间相互作用的化学物质称作种间信息素或异种信息素)。与动物体内影响生长发育的激素(hormone)不同,信息素是由动物腺体直接排出散发到体外,并依靠空气和水等环境介质传递给其他个体,故又称外激素。② 化学通讯(chemical communication),主要研究有机体之间通过化学物质进行的信息交流,包括动物-动物、植物-植物和微生物-微生物种间和种内的通讯识别。一般认为,同一物种的成员或个体之间在通讯中的化学信息是生命进化中最初的信号,生

物体的化学通讯功能与进化顺序刚好相反,愈低等的生物体的化学通讯功能愈强,最低等的微生物完全依赖化学通讯。③ 种间作用物质(allelochemical), allelochemical 最原始的定义是指除了仅作为第二种有机体食料的物质外,一种有机体产生的对另一种有机体生长发育、行为和种群生物学等产生影响的化学物质(Whittaker & Feeny, 1971)。从这一定义不难看出 allelochemical 是表示生物种间相互作用的化学物质,即不同动物、植物和微生物种间以及植物-动物和植物-微生物相互作用的物质。如上述的异种动物之间信息素和下述的植物化感物质都可以是 allelochemical,具体使用要依据有机体种间进行相互作用关系及相应的效应功能而论。④ 植物化感作用(allelopathy),这正是本书所要阐明的化学生态学中的一个重要领域。

植物化感作用:植物化感作用这一概念是由奥地利科学家 Hans Molisch 在 1937 年首次提出,主要是指植物之间相互作用的化学关系,并使用“allelon”(相互)和“pathos”(忍受痛苦)两个希腊词根构成“allelopathy”这一专有名词表达植物化感作用的概念(Molisch, 1937)。遗憾的是, Molisch 教授提出植物化感作用概念后不久就去世了,因而没能对这一概念作进一步的阐述。直到 1974 年,美国科学家 Elroy L. Rice 出版了植物化感作用的经典著作 *Allelopathy*, 并定义植物化感作用为一种植物通过向环境释放化学物质而对另一种植物(包括微生物)所产生的直接或间接的伤害作用。这一定义首次阐明,植物化感作用是通过向环境释放化学物质来实现的。Rice 的清晰定义,极大地推动了植物化感作用的研究。随后的 10 年,植物化感作用的研究在世界范围内得到重视,并取得了许多重要的成果。一些研究发现植物释放的化学物质不仅仅是对其他植物有害,对自身也有毒害作用,特别是在作物和人工林木方面表现明显,所以植物种内的自毒作用也被认为是植物化感作用的一个方面。同时许多植物释放的化学物质对一些植物也是有益的,即使同一种化学物质在不同浓度和条件下常常也能表现出有害和有益的两方面作用。在这些研究结果的基础上,1984 年 Rice 在他的著作 *Allelopathy* 再版中,将有益的作用补充到植物化感作用的定义中(Rice, 1984)。可是,由于 allelopathy 这一专有名词的原始意义(相互忍受痛苦),不少科学家坚持植物化感作用就是指植物之间相互有害的化学关系,而不应包括植物之间存在的相互有益的化学关系,尤其是在生态学中 allelopathy 被明确限定为一种负的相互作用(negative interaction)。目前普遍接受的植物化感作用基本定义是:一种活或死的植物通过适当的途径向环境释放特定的化学物质从而直接或间接影响邻近或下茬(后续)同种或异种植物萌发和生长的效应,而且这种效应绝大多数情况下是抑制作用。同种植物的种内发生的抑制常称作自毒作用(autotoxicity)。活的植物种间和种内的化感作用一般发生在共存期间,而死的植物的化感作用主要针对下茬或后续生长的同种或异种植物。需要注意的是,现在的植物化感作用不仅包括微生物,而且植物释放的活性物质必须在环境生物和非生物因子的作用下以有效的浓度到达作用的植物或微生物。

从上述植物化感作用的基本定义不难看出,植物化感作用具有三个基本特征:① 相互作用的主受体是植物或微生物,不包括植物和昆虫等其他动物种间的化学作用;② 相互作用的化学物质是次生代谢物质,而且必须有合适的途径进入环境中,不包括在植物或微生物体内变化运转的物质;③ 释放的作用物质主要用于影响自身或邻近植物的生长发育,若用于植物间的化学通讯(如报警)或污染环境(如一些树木释放挥发物和氧化氮形成烟雾等)也不属于植物化感作用的基本定义范围(孔垂华和胡飞,2001;Willis,1985,1994)。其实,植物化感作用是共存、伴生或生态相关植物种间和种内在环境因子作用下自然发生的一种生态学现象。近年来,随着植物化感作用的研究深入,愈发感到整个生态系统存在着复杂的化学关系网,不能孤立考虑植物之间的化学关系。因此,许多学者认为有必要增加植物化感作用的研究内容,扩充植物化感作用的定义。其实,国际植物化感作用学会(International Allelopathy Society, IAS)早在1996年就将植物化感作用定义扩展为由植物、真菌、细菌和病毒产生的化合物影响农业和自然生态系统中的一切生物生长与发育的作用。但这一定义范围太广,实际上是整个植物化学生态学的内容,已经远离了植物化感作用的本意。诚然,限定一个科学研究领域的范围是不足取的,虽然现在的植物化感作用研究已突破了其基本定义的内容,但作为一个严肃的科学概念,必须掌握其基本定义,否则会引起不必要的混乱。事实上一段时间,植物化感作用在国内外不被主流生态学家认可,一个根本原因就是将许多植物源农药,甚至从植物中寻找生物(理)活性天然产物的研究都冠以植物化感作用的名义。

最后说明一点,allelopathy一词在国内有过许多译称,如异株克生作用、他感作用、互感作用和化感作用等。克生作用仅考虑了有害的方面,他感作用又不能包含自毒效应,互感作用则不能表达相互作用植物间的主受体关系,所以化感作用更为科学规范。事实上,早在1992年,国家自然科学基金名词审定委员会就公布allelopathy的中文译称是“植物化感作用”(全国自然科学名词审定委员会,1992)。

相生相克:说到植物化感作用,自然会想到“相生相克”这个术语,如果从植物化感作用有害和有益的两方面考虑,可以认为化感作用就是“相生相克”作用。事实上,“相生相克”包含着丰富的内涵,生态系统甚至人类社会一直就贯穿着“相生相克”这一基本法则。虽然物种间的相互作用可以分解为中性作用(neutralism)、偏害作用(amenalism)、偏利共生(commensalism)、竞争作用(competition)、捕食作用(predation)、寄生作用(parasitism)和互利共生(mutualism)等类型,其实一个生态系统中物种间要么是“相生或相容”(含中性作用)要么“相克”,即所谓的正的相互作用(positive interaction)和负的相互作用(negative interaction)。就植物化感作用而言,allelopathy一词的原始意义“相互忍受痛苦”就是“相克”,而与之对应的专有名词allelobiosis(相互共生相容)就是“相生(allelobiosis)”。与allelopathy伤害植物不同,allelobiosis强调在没有受到伤害的植物间通过化学物质发生的相互作用,而且这一相互作用对受体植物而言大多数情况下是有益的(Pettersson et al.,

2003)。这样,植物的“相生相克”就是“allelobiosis 和 allelopathy”。Allelobiosis 这一术语的出现不仅避免了有害和有益化感作用的混乱,而且将植物种间的化学作用扩展到通讯识别,近年越来越受到重视(关于 allelobiosis 的进一步阐述参见第7章第2节)。

化感物质:化感作用是植物通过向环境释放化学物质而实现的,这些起作用的化学物质称为化感物质。只要明白了植物化感作用的基本定义,这一概念不难理解,而且在中文上也没有歧义,但在英文中化感物质这一概念却有许多词汇在表达,常用的有 allelopathic agent, allelopathic substance, allelopathic compound 和 allelochemical 等。allelopathic agent 是化感物质的泛称,常常针对不具体的物质;allelopathic substance 一般用来表示未经分离纯化鉴定的化感混合物质,而 allelopathic compound 则指经过分离鉴定的纯化感物质;allelochemical 是愈来愈广泛使用的化感物质词汇,但是必须明白,allelochemical 是表示生物种间相互作用的化学物质。这样,“allelochemical”不仅局限表示植物之间相互作用的化感物质,植物与动物、动物与动物之间相互作用的化学物质也用“allelochemical”表达。值得一提的是,allelochemical 是表示植物种间相互作用的化感物质,这样植物种内的化感作用物质,即自毒作用的物质一般不用“allelochemical”来表示,而用“autotoxin”。另外,微生物之间的相互作用的化感物质用“antibiotic”(抗生素)一词。事实上,关于植物(含微生物)之间相互作用的化学物质曾经存在着许多称谓(图 1.1),但经过数十年的实践,只有微生物之间相互作用的化学物质即抗生素一词被普遍接受和使用,其他的称谓现在均可以用“allelochemical”来表达。

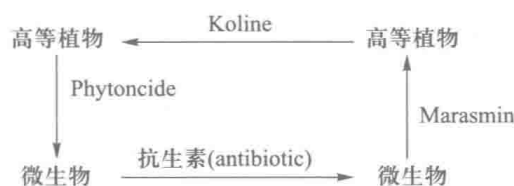


图 1.1 植物(含微生物)之间相互作用的化学物质称谓

低促高抑:化学物质对生物体的生物或生理活性与作用剂量或浓度有着直接的关系,一般而言,剂量或浓度越大,对靶标的活性效应越强。可是对一些活性物质,尤其是生物毒素在高浓度和低浓度时却表现出完全相反的作用效应,即低浓度时促进而高浓度时抑制靶标生长发育,这一低促高抑现象的专业术语称为“hormesis”(Calabrese & Baldwin, 2003)。长期以来,低促高抑(hormesis)被认为是一个悖论,其生物学和生态学意义没有得到应有的重视。近年越来越多的研究认为低促高抑在药剂和环境污染等方面普遍存在,具有潜在的理论和实践意义。在植物化感作用的研究中也经常发现一些化感物质对受体植物表现出低促高抑效应,即低促高抑在植物化感作用中同样存在,虽然其特异性和普遍性尚不明确。因此,在阐明一个生态系统中植物种间和种内的化感作用时不仅要充分考虑化感物质的低促高抑特性,而且要注意低促高抑可能导致的植物化感作用有害和有益两方面的相