



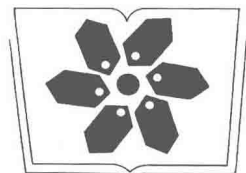
当代
杰出青年
科学文库

大型水生植物对藻类的 化感作用

吴振斌 等 著



科学出版社



中国科学院科学出版基金资助出版

当代杰出青年科学文库

大型水生植物对藻类的化感作用

吴振斌 等 著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书是作者近 20 年来在大型水生植物对藻类化感作用方面系统研究的专著,其主体部分是作者及其研究团队依托国内外重点项目所进行的研究成果总结。内容涉及国内外化学生态学的最新进展。

本书分为 9 章。第一章综述化感作用的定义、发展概况及其在不同生态系统中的研究与应用;第二章介绍不同体系水生植物对藻类的化感抑制效应;第三章介绍水生植物提取物及分泌的化感物质抑藻作用;第四章阐述水生植物及其化感物质对藻类生长的抑制作用机理;第五章介绍水生植物化感抑藻可能的作用模式;第六章分析影响水生植物化感作用的主要因素;第七章介绍水生植物化感物质分离鉴定常用的方法和马来眼子菜等沉水植物化感物质的分离鉴定实例;第八章介绍生态毒理学方法在化感抑藻研究中的应用;第九章展望水生植物化感抑藻作用研究中有待突破的问题。

本书的读者对象为水生态、化学生态学、水污染生态修复、环境科学、环境工程等领域的科研工作者和大专院校学生,对从事水污染治理和生态工程等方面的从业人员也具有重要的参考和借鉴意义。

图书在版编目(CIP)数据

大型水生植物对藻类的化感作用/吴振斌等著. —北京:科学出版社, 2016. 1
(当代杰出青年科学文库)

ISBN 978-7-03-043458-6

I. ①大… II. ①吴… III. ①水生植物—植物生物化学—作用—藻类—研究
IV. ①Q949.2

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2015) 第 037331 号

责任编辑: 韩学哲 贺密青 / 责任校对: 郑金红

责任印制: 肖 兴 / 封面设计: 陈 敬

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

中国科学院印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2016 年 1 月 第 一 版 开本: 720×1 000 1/16

2016 年 1 月第一次印刷 印张: 25 1/4

字数: 486 000

定价: 198.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

Allelopathy of Aquatic Macrophytes on Phytoplankton

by

Wu Zhenbin et al.

Science Press
Beijing

《大型水生植物对藻类的化感作用》

作者名单

吴振斌 张甬元 刘碧云 高云霓 陈芝兰
王 静 朱俊英 鲁志营 王红强 王亚芬
葛芳杰 张丽萍 吴晓辉 周巧红 贺 锋
张胜花 孙雪梅 胡陈艳 姚 远 张兵之
邓 平 何 燕 徐 栋 邱东茹等

序

水体富营养化是当前世界许多国家面临的重大环境问题之一。我国湖泊、水库、河流等水体富营养化日益严重，蓝藻水华频繁暴发。水华不仅影响水生生态系统功能和水环境的人文景观，而且还会通过给水系统危害公众身体健康。防治水体富营养化、控制藻类水华暴发已成为水环境研究的热点问题。

从生物多样性而言，一个健康的淡水生态系统中不仅有浮游植物、大型水生植物，还有浮游动物、底栖生物、微生物等类群，并且这些生物之间能通过各种复杂关系维持各类群的相对平衡，这正是大自然的神秘和奥妙之所在。作为水生生态系统的重要组成部分的大型水生植物和藻类，均为水生生态系统中的原初生产者。两者在光照和营养等资源上存在着互相竞争关系，沉水植物与藻类之间的竞争表现得更为强烈。水生植物通过释放化感物质来抑制藻类生长被认为是其获得竞争优势并保持水体清澈的重要机制之一。由于社会经济快速发展和人类对淡水湖泊不合理利用致使我国大量淡水水体自然生物多样性受到破坏，藻类水华频繁暴发。在此背景下，研究水生植物化感作用调控藻类群落结构变化具有非常重要的理论和实践意义，研究结果不仅可以为水生植物生态修复富营养化湖泊提供有效技术支持，而且为开发新型、高效、安全的抑藻剂和新工艺提供新的思路。

该书著者从“七五”期间就开始关注水生植物与藻类之间的消长关系，并开展了系列研究，包括化感抑藻作用水生植物的筛选、化感物质的分离鉴定、水生植物对藻类化感作用机理、影响水生植物对藻类作用因素分析等，研究结果指导了“十五”和“十一五”国家水专项课题中水生植物控制藻类的工程应用。该书全面、系统阐述和总结了其团队在该领域 20 余年的研究成果。从自然水体中水生植物与藻类消长关系及富营养化水体水生植物修复后藻类种群和群落结构变化等方面研究入手，通过水生植物与藻类共培养实验、水生植物种植水对藻类生长抑制实验等，分别阐述了水生植物对藻类的化感作用，并通过多种现代分析技术手段验证了水生植物能分泌化感物质进入周围环境抑制藻类生长，鉴定出了主要的抑藻化感物质；从不同研究尺度揭示了水生植物对藻类的作用机理。

该书旁征博引，以翔实的数据和图表为佐证，全面、系统地阐述了水生植物对藻类的化感作用，是一部不可多得的水生植物化感方面的研究专著。该书的出版对进一步充分利用水生植物对藻类化感抑制效应控制藻类水华，阐明水生植物与藻类之间的种间关系，开发水华藻类生物控制新技术具有重要意义。

该书的出版将为水生生态学、植物化学生态学、水体污染修复等研究提供科研资料，也为当前的富营养化水体水华防治和控制提供借鉴及参考。可以作为水

污染治理、生态工程等方面从业人员，以及水生态、化学生态学、水污染修复、环境科学、环境工程等相关学科领域科研工作者和大专院校学生的参考书。

中国工程院院士
国际欧亚科学院院士

金鉴明

2015 年初

前 言

20 世纪 80 年代以后,随着我国人口增长、经济快速发展,以及工业化、城市化进程加速,大量氮、磷等营养物质进入水体,水体污染加重。我国众多湖泊,包括多个大型湖泊,如滇池、太湖等均面临着不同程度的富营养化问题,水体富营养化导致藻类等水生生物异常增殖、大规模蓝藻水华频发,危及水体生态系统及居民用水安全,给国民经济和社会发展带来不可估量的损失。因此,如何有效控制水体富营养化,防治水华暴发已经成为目前环境领域的研究热点和前沿,也是城市水生态保护与修复不可回避的重要问题之一。

大型水生植物(简称为水生植物)和藻类是水生态系统的重要组成部分,均为原初生产者。两者为了光和营养在水生态系统中存在互相竞争关系,研究表明,水生植物可以通过释放化感物质来抑制藻类生长,借此使水生植物自身在种间竞争中取得优势地位。因此,越来越多的学者开始关注水生植物对藻类作用的相关研究,以期将水生植物及其释放化感物质的抑藻效应应用于水体生态修复,为防治湖泊富营养化导致的水华提供新的思路和方法。由于水生植物产生的化感物质属于次生代谢物质,具有在自然条件下易降解,在生态系统中不会积累的特点,因此利用水生植物及其产生的次生代谢物质(化感物质)控制水华藻类,具有重要的生态安全意义。研究水生植物对藻类的化感作用,揭示生态系统生物间化学生态作用机理不仅是基础研究的需要,更对富营养化水体的生态修复具有重要的实践指导意义。

中国科学院水生生物研究所从“七五”期间就开始关注水生植物与藻类之间此消彼长的关系,特别是关注沉水植物对藻类的生长抑制作用,并开展了一系列相关研究,包括化感抑藻作用水生植物的筛选、化感物质分离方法的建立及化感物质的分离鉴定、水生植物对藻类化感抑制的作用机理、影响水生植物对藻类化感作用的因素等方面。在“十五”和“十一五”国家水专项项目实施期间,利用沉水植物对藻类生长的化感抑制效应,成功控制了示范区的蓝藻水华,透明度明显提高,水体由浑浊的藻绿色转变成清澈透明。本书全面总结了中国科学院水生生物研究所净化与恢复生态学研究组在该领域 20 余年的研究成果和工作积累,包括 5 名硕士生、10 名博士生、5 名博士后的研究工作。这些成果汇成此书,抛砖引玉,以期为我国今后在此领域的基础理论研究和技术开发提供借鉴。

本书分为 9 章。第一章概述化感作用的定义、发展概况及其在不同生态系统中的研究与应用,简要介绍我国常见的水生植物,论述水生植物化感作用研究的意义及应用前景;第二章介绍通过大量野外观察和实验室实验证实的多种水生植

物,尤其是沉水植物对藻类的化感抑制效应;第三章介绍已知化感物质的主要类型,水生植物浸提物的抑藻活性及通过浸提从植物体内分离鉴定到的化感物质,水生植物分泌物的抑藻活性及从植物分泌物中检测到的化感物质和不同类别化感物质的抑藻活性等;第四章阐述水生植物及其化感物质对藻类光合作用的影响、氧化胁迫作用及水生植物化感抑藻可能的生理、生化作用机制;第五章从联合作用和持续作用两个方面探讨水生植物化感抑藻可能的作用模式;第六章介绍影响水生植物化感作用的主要因素,如氮磷营养、光照等;第七章从植物样品采集、提取、分离和鉴定等步骤系统介绍常用的水生植物化感物质分离鉴定方法,并以两种眼子菜科沉水植物为例,介绍水生植物体内化感物质的分离鉴定;第八章主要介绍藻种培养、常用的抑藻测试方法,以及生态毒理学中的生物标志物在化感抑藻机制研究中的应用;第九章展望今后在水生植物化感抑藻作用研究中有待突破的问题。

本书各章节的作者分别为第一章吴振斌、刘碧云等;第二章刘碧云、张甬元、高云霓、吴晓辉、姚远、张兵之、邓平、吴振斌等;第三章高云霓、王亚芬、胡陈艳、刘碧云、吴振斌等;第四章吴振斌、刘碧云、王静、朱俊英、鲁志营、孙雪梅、陈芝兰、张甬元等;第五章高云霓、朱俊英、葛芳杰、张甬元、吴振斌等;第六章刘碧云、葛芳杰、高云霓、吴振斌等;第七章吴振斌、王红强、张胜花、张丽萍、胡陈艳、张甬元等;第八章陈芝兰、高云霓、王静、鲁志营、葛芳杰、朱俊英、吴振斌等;第九章吴振斌、张甬元、刘碧云、周巧红、贺锋、邱东茹等;附表王亚芬、吴振斌等。本书内容引用了本研究组已出站博士后、毕业博士、硕士的相关研究结果,如刘碧云、高云霓、王静、朱俊英、陈芝兰、鲁志营、王红强、张胜花、吴晓辉、张兵之、邓平、胡陈艳、葛芳杰、孙雪梅、姚远、陈辉蓉等。书中的部分图表由葛芳杰、陈芝兰等制作,照片由高云霓、李柱、吴娟、魏华、左进城等提供,文献由孙雪梅、何燕、王艳云等整理。本书由刘碧云博士协助统稿,王德铭、刘保元、邓家齐等老先生对本书成稿给出了宝贵的修改意见和建议,在此一并表示感谢!

水生植物对藻类的化感作用仍然属于一个新兴研究领域,本书是基于本研究团队 20 多年来在水生植物对藻类化感作用研究工作的总结,并结合国内外相关研究资料整理总结而成,难免仍有疏漏和不足,希望能得到广大读者的建议和指正,并在此对所引用资料的作者表示感谢。

著者

2015 年 2 月

目 录

序

前言

第一章 绪论	1
1.1 化感作用概述	1
1.1.1 化感作用的定义及发展概况	1
1.1.2 化感作用的条件及有关理论假说	3
1.1.3 不同生态系统中的化感作用	3
1.2 中国淡水水体常见水生植物	5
1.3 水生植物化感作用研究的意义及应用前景	8
第二章 水生植物的化感抑藻效应	10
2.1 自然水体中水生植物的化感抑藻现象	10
2.2 共培养系统中水生植物的化感抑藻效应	19
2.2.1 小二仙草科沉水植物的化感抑藻效应	21
2.2.2 金鱼藻科沉水植物的化感抑藻效应	22
2.2.3 眼子菜科沉水植物的化感抑藻效应	22
2.2.4 水鳖科沉水植物的化感抑藻效应	32
2.2.5 其他生活型水生植物的化感抑藻效应	36
2.3 水生植物种植水的化感抑藻效应	36
2.3.1 眼子菜科沉水植物种植水的抑藻效应	37
2.3.2 水鳖科沉水植物种植水的抑藻效应	38
2.3.3 金鱼藻科沉水植物种植水的抑藻效应	40
2.3.4 其他生活型水生植物种植水的抑藻效应	40
第三章 水生植物的化感物质	44
3.1 常见化感物质及其结构	44
3.1.1 酚类	45
3.1.2 萜类	48
3.1.3 脂肪酸和酯类	49
3.1.4 杂环类	50
3.2 水生植物提取物的抑藻活性	51
3.3 水生植物体内分离的化感物质	56
3.3.1 沉水植物	57

3.3.2	挺水植物	63
3.3.3	漂浮和浮叶植物	64
3.4	水生植物分泌物的抑藻活性	64
3.5	水生植物分泌物中检测到的化感物质	69
3.6	化感物质的抑藻活性	76
3.6.1	酚酸类化感物质	76
3.6.2	脂肪酸类化感物质	79
3.6.3	其他类化感物质	80
第四章	水生植物化感抑藻机理	81
4.1	化感物质对光合系统的影响	81
4.1.1	对光合放氧的影响	81
4.1.2	对光合色素的影响	83
4.1.3	对藻类叶绿素荧光参数的影响	88
4.1.4	对光合电子传递链的影响	93
4.2	化感物质对藻类的氧化胁迫	95
4.2.1	藻类 ROS 的产生、清除及抗氧化系统	96
4.2.2	藻类的抗氧化酶对化感物质的响应	100
4.2.3	化感物质诱导藻细胞 ROS 产生	105
4.2.4	化感物质诱导 ROS 产生导致藻细胞 DNA 的损伤	114
4.2.5	ROS 导致藻类膜的脂质过氧化	118
4.3	化感物质触发藻类细胞程序性死亡	120
4.3.1	多细胞生物细胞凋亡的特征	121
4.3.2	浮游藻类死亡的形式	122
4.3.3	浮游藻类的 PCD	124
4.3.4	化感物质作用下浮游藻类的 PCD	131
4.3.5	藻类 PCD 的生态学意义	139
4.4	化感物质对藻类其他生理、生化过程的影响	140
4.4.1	对细胞膜及形态结构的影响	140
4.4.2	对营养元素吸收及氮、磷代谢的影响	143
4.4.3	对酯酶的影响	146
4.4.4	对呼吸作用的影响	148
4.4.5	对蛋白质的影响	150
第五章	水生植物化感抑藻作用模式	153
5.1	化感物质的联合作用	153
5.1.1	研究方法	153
5.1.2	研究现状	161

5.2	化感物质的持续作用	184
5.2.1	多次暴露与一次暴露化感物质抑藻效果的比较	184
5.2.2	化感物质低剂量持续多次暴露对铜绿微囊藻生长的抑制作用	187
第六章	影响水生植物化感作用效果的因素	198
6.1	藻类种类和数量	198
6.2	水生植物种类和状态	203
6.3	化感物质的浓度	204
6.4	微生物	204
6.5	营养水平	205
6.6	光照和温度	212
6.7	pH	214
第七章	水生植物化感物质分离鉴定	217
7.1	植物样品的采集及预处理	217
7.2	植物体内化感物质提取方法	218
7.2.1	已知化感物质的提取方法	219
7.2.2	未知化感物质的提取方法	220
7.3	水生植物种植水中化感物质的提取	221
7.3.1	液液萃取	222
7.3.2	固相萃取	222
7.4	水生植物化感物质的主要分离方法	223
7.4.1	柱色谱法	224
7.4.2	制备薄层色谱	225
7.4.3	高效液相色谱	226
7.4.4	一般分离方法	228
7.5	水生植物化感物质的鉴定方法	228
7.5.1	质谱法	228
7.5.2	核磁共振谱	230
7.6	水生植物化感物质分离鉴定实例	231
7.6.1	有机溶剂粗提物的制备	231
7.6.2	粗提物的初步极性分段	232
7.6.3	抑藻活性物质系统分离及其结构鉴定	234
7.6.4	抑藻活性组分的极性分段及 GC/MS 剖析	266
第八章	生态毒理学方法在化感抑藻作用研究中的应用	280
8.1	藻种培养及化感抑藻效果测试方法	281
8.1.1	藻类生长表征	281
8.1.2	藻种培养	282

8.1.3	常规抑藻效果测试方法	294
8.2	藻细胞光合色素	298
8.2.1	叶绿素含量的测定	298
8.2.2	光合色素的定性定量分析	299
8.3	藻细胞光合作用速率和呼吸作用速率	300
8.3.1	光能转化率的检测	301
8.3.2	光合速率和呼吸速率的检测	303
8.3.3	光合作用电子传递链功能的检测	304
8.4	藻细胞可溶性蛋白质	306
8.4.1	可溶性蛋白质的定量分析	306
8.4.2	可溶性蛋白质的分离鉴定	307
8.4.3	同工酶的测定	308
8.4.4	蛋白质组的检测	309
8.5	藻细胞活力	310
8.5.1	酯酶活性的检测	310
8.5.2	琥珀脱氢酶活性的检测	311
8.5.3	硝酸还原酶活性的检测	312
8.5.4	抗氧化酶酶活的检测	313
8.6	细胞内 ROS 水平的检测	315
8.7	藻细胞 DNA 损伤	316
8.7.1	细胞培养物 DNA 双链断裂的检测	316
8.7.2	DNA 梯度性断裂的检测	317
8.7.3	单细胞 DNA 损伤的检测	318
8.7.4	DNA 片段化的原位检测	319
8.8	藻细胞膜损伤	320
8.8.1	细胞膜脂质过氧化的检测	320
8.8.2	荧光法测定细胞膜的损伤	321
8.9	藻细胞程序性死亡	322
8.9.1	细胞程序性死亡形态的观察	322
8.9.2	caspase-3 酶活性的检测	324
8.9.3	磷脂外翻的检测	325
8.9.4	其他参数的检测	326
第九章	展望	327
	参考文献	330
	附表 已报道水生植物各类型的化感物质一览表	365
	附件	382

第一章 绪 论

1.1 化感作用概述

1.1.1 化感作用的定义及发展概况

化感作用的概念首先由德国科学家 Molish 于 1937 年提出,其英文 allelopathy 源于希腊语 allelon (相互) 和 pathos (损害、妨碍),用来描述植物(含微生物)之间生物化学物质的相互作用。Rice (1974) 在 *Allelopathy* 一书第一版中将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的或间接的有害作用。这一定义首次阐明化感作用的本质是植物通过向体外释放化学物质而影响邻近植物。Rice (1984) 在 *Allelopathy* 一书第二版中进一步将促进作用和自毒作用也补充到化感作用的定义中。1996 年国际化感作用学会 (International Allelopathy Society) 将化感作用定义为由植物、藻类、细菌和真菌产生的次生代谢产物影响农业和生物系统物种生长和发展的任何过程。Whittaker 和 Feeny (1971) 将植物产生并释放到环境中表现出化感效应的次生代谢产物 (secondary metabolite) 称为 allelochemic, 后来统称为 allelochemical, 即化感物质。根据化学结构和性质的不同,化感物质可以分为酚类、类萜类、酮类、醇类、醌类、生物碱和酯类等近 20 个类别 (Rice, 1984)。不同类别的化感物质在植物体内都有其独特的代谢途径,并在植物提高自身保护和生存竞争能力、协调与环境关系中充当重要角色。

虽然化感作用的定义在 20 世纪 30 年代才首次提出,但是人类对化感现象的观察却有较长的历史。早在公元前 3 世纪,就有植物间存在化学物质相互作用的记载 (Jelenic, 1987)。中国古代著名医学家李时珍 (1518~1593 年) 在《本草纲目》一书中举例说明了一些植物体内所含物质对生物,尤其是对人类具有有害和有益双重性质,并指出植物产生的物质会受到它们生活环境的影响。1832 年,瑞士植物学家 De Candolle 认为农业中的土壤导致的作物病害问题可能是由农作物的分泌物导致的 (Rice, 1984)。1881 年, Hoy 和 Stickney 报道黑胡桃树对附近植物生长有不利影响。Schreiner 和 Reed (1907, 1908) 发现土壤中一些抑制作物生长的有机酸是由植物根系释放的。这一阶段的化感作用研究主要集中在对化感作用现象的观察和描述上。

20 世纪 60 年代关于化感作用的研究有了一些进展,这与 Muller 和 Rice 的研究工作分不开。随着化感作用研究的深入,化感作用也被应用于植物生态学领域

以阐明植物相互干扰的机制，如植物优势种、群落演替和顶级植被形成（Muller, 1969）等。美国加利福尼亚州荆棘矮丛林植物鼠尾草（*Salvia leucophylla*）是当地常见的一种植物，该植物能够产生单萜类化感物质，如 α -蒎烯、 β -蒎烯、桉树脑、樟脑等抑制周围其他草本植物的生长，从而确保了自身在该区域成为优势群落（Muller, 1966）。在以后的研究中，Muller 和他的学生还发现其他丛林灌木，如一种蔷薇属灌木小下田菊（*Adenostoma fasciculatum*）（McPherson and Muller, 1969）和格兰乔杜鹃（*Arctostaphylos glandulosa*）（Chou and Muller, 1972）有同样的效应。

20 世纪 70 年代以后，随着化学，特别是有机化学和生物学（包括植物生理学、生态学、微生物学、土壤学、农学、园艺学、遗传学等）等不同学科的共同参与和合作研究，化感作用研究进展显著。1974 年，Rice 的专著 *Allelopathy* 第一版问世。与此同时，对化感作用研究也存在一些质疑。当时一位具影响力的生态学家 Harper（1975）针对这本专著及化感作用研究发表了如下论述：要找出实例证明化感作用的存在是特别困难的，从逻辑上说不可能不发生，但事实上可能几乎无法绝对证明。这些质疑也从侧面说明化感作用研究存在的困难。

近年来，随着现代分析技术的进步、生物技术的发展及其在化感作用研究中的运用使该领域的研究更为深入。化感作用研究已经不再是单纯的现象描述和表观实验，气相色谱、高效液相色谱、质谱、核磁共振等大型分离和检测仪器的应用及联用使植物产生的化感物质越来越多地被提取、分离和鉴定。同时，因分子生物学和毒理学研究的发展，化感作用机制的研究也取得了很大的进展。供体植物对受体植物的化感作用机制主要是影响受体植物细胞的分裂增殖、细胞及细胞器膜的完整性和渗透性，影响受体植物对营养元素的吸收、自身激素的调节，影响受体植物的呼吸作用、光合作用、一些关键酶的功能和活性及蛋白质合成和基因表达等，从而对植物的生长产生抑制作用。

另外，该领域研究者之间的交流也日益频繁，从 20 世纪 80 年代开始，每隔 3~5 年都会举办一次国际学术会议并出版论文集。1994 年在印度成立了国际化感学会，并出版了专业杂志 *Allelopathy Journal*。该学会召集了全世界大部分的化感作用研究者，每 3 年召开一次国际会议，已经成为化感研究领域的重要交流平台。到目前为止，国际化感学会已分别于 1996 年在西班牙、1999 年在加拿大、2002 年在日本、2005 年在澳大利亚、2008 年在美国和 2012 年在中国召开了 6 届世界植物化感大会，很大程度上推动了化感作用研究工作的开展。在化感作用的方式、途径和机制，化感物质的提取、分离和鉴定等方面的研究也有较大的进展。随着对化感作用在生态系统中功效认识的不断深入，化感作用也成为近年来生态学和环境科学研究的热点之一。

1.1.2 化感作用的条件及有关理论假说

虽然自然界的生物之间存在着各种制约关系，但不是所有的制约关系都可以解释为化感作用。一个完整的化感作用应该满足以下条件：①表观上存在一种植物抑制另一种植物的现象；②存在抑制作用的植物必须能产生化学物质；③这些化学物质要能以一定的方式从植物体释放到周围环境中；④释放的化学物质在环境中必须达到一定的浓度；⑤这些化学物质能够作用于受体生物；⑥所观察到的抑制效应不是由于其他物理或生物因素，尤其是竞争和捕食导致的(Willis, 1985)。目前的化感作用研究发现，植物的根、茎、叶、花、果、种子中均能释放出化感物质，其存在部位影响其释放方式，常见的释放方式有自身分泌、雨雾淋溶、挥发和残体分解 4 种途径(何池全和赵魁义, 1999)。

化感物质是供体植物在一定条件下的产物，也是植物体产生的次生代谢物，其形成受植物体遗传特性和环境条件双重因素决定。不同植物及同一植物的不同品种、同一品种的不同生育期及不同器官形成化感物质的数量及其种类均有所不同；光照、温度、周围的生物分布等外界环境条件的变化均会引起植物化感物质组成和含量的变化，目前这种诱导作用的机制仍存在很大的争议，一些假说试图从不同侧面解释次生代谢物的产生，如碳素/营养平衡(carbon/nutrient balance)假说(Chase et al., 1991; Bryant et al., 1983)、生长/分化平衡(growth/differentiation balance)假说(Wareing and Phillips, 1981; Loomis, 1932)、最佳防御(optimum defense)假说(Bazzaz et al., 1987; Chapin and Arnold, 1987)、资源获得(resource availability)假说(Chapin and Arnold, 1987; Coley et al., 1985)等。

4 种假说各有长处，从不同角度阐述了植物体内次生代谢物质的产生原因。植物生长在自然界中，会遇到各种各样的环境变化，而不同的变化可能适用不同的假说来解释。

1.1.3 不同生态系统中的化感作用

在植物的化感作用研究中，陆地生态系统的植物化感作用研究开展较早，化感作用与植物对光、水分、养分和空间的竞争共同构成植物间以及与其他生物间的相互作用。陆生植物化感作用在指导农林业的可持续发展方面已凸显其巨大的应用价值。在农业生态系统中，化感作用已被用于农作物增产及植物害虫和杂草的控制。植物产生的化感物质被直接用于除草和杀虫，或为新型除草剂、杀虫剂的研制提供化学结构等相关信息。捷利康公司(Zeneca)根据一种植物次生代谢产物纤精酮的活性作用原理，研发了一种称为环庚草醚的除草剂(Cinch[®])，可有效防除水稻田中大多数禾本科杂草，如稗、鸭舌草、异型莎草等(Lee et al., 1997)。植物体内广泛存在的化感物质壬酸被用于草坪杂草管理(Bradley and

Hagood, 2002; Irzyk et al., 1997; Pline et al., 2000)。化感作用在作物轮作、残体覆盖、培育新型抗虫害农作物、控制土壤病害、改良土壤肥力和性状以及解决自毒作用导致的再植问题等方面也有广泛的应用 (Gliessman, 1983; Duke and Lydon, 1988; Weston, 1996; Olofsdotter, 1998; Anaya, 1999; Birkett et al., 2001)。森林生态系统中的化感作用研究也取得了丰硕成果, 并广泛用于混交林的树种间作优化等以预防林木病虫害, 提高林产品产量和质量 (陶燕铎等, 1992; Reigosa and González, 2006; 王洁, 2006)。

相对于陆地生态系统, 水生生态系统的复杂性使水生植物的化感作用研究较为滞后。事实上, 水生生态系统物种的数量远比陆地生态系统庞大, 除了各类水生植物外, 还包含细菌、真菌、藻类、水生动物和珊瑚 (海洋) 等水生生物, 它们之间也存在着各种各样的关系, 而化感作用是其中一个重要的方面, 特别是水生植物的化感作用。水生植物的生活方式和生长形式不同 (有的生活在水面以下, 有的生活在水面以上), 因而在光照、营养及生存空间等方面存在激烈竞争, 化感作用作为一种有效的竞争策略在水生植物之间广泛存在。水生植物的化感作用包括水生植物间的化感作用、水生植物对水生动物的化感作用、水生植物对浮游植物的化感作用等, 这些相互关系对水生生态系统中水生生物群落的组成和分布起着非常重要的作用。其中, 水生植物对浮游植物化感作用的研究随着水体富营养化程度加剧备受关注。

浮游植物是一个生态学概念, 通常情况下是指浮游藻类, 即在水中浮游生活的进行光合作用的原核和真核微生物, 包括蓝藻门 (Cyanophyta)、绿藻门 (Chlorophyta)、硅藻门 (Bacillariophyta)、金藻门 (Chrysophyta)、黄藻门 (Xanthophyta)、甲藻门 (Pyrrophyta)、隐藻门 (Cryptophyta) 和裸藻门 (Euglenophyta) 8 门。其中, 大多数为单细胞生物。值得说明的是, 在传统植物学和藻类学中分类名为蓝藻门的原核生物, 近年来将其划归于原核生物界的蓝光合菌门, 这一门的浮游藻类也称为蓝细菌。在许多浅水湖泊中, 水生植物群落附近的浮游藻类数量均明显低于远离植物群落的敞水区, 其中除了营养和光照竞争等方面的影响外, 水生植物对藻类的化感作用也是一个重要方面, 而水生植物抑藻化感物质的提取、化感抑藻作用模式及作用机理的研究已取得了很大的进展。许多水生植物都具有化感抑藻活性, 化感作用被认为在调控浮游藻类种群的分布上发挥着作用, 并可能成为控制藻华的一个重要方式 (Keating, 1977)。20 世纪 80 年代以后, 水体富营养化日益严重并导致蓝藻水华暴发。一定盖度的水生植物, 特别是沉水植物存在时水体呈清水态以及水生植物消退导致藻类滋生的现象使对水生植物与藻类关系的研究日益受到关注, 其中水生植物对藻类的化感作用是其重要的研究内容之一。

化感作用作为生态系统生物之间的重要作用模式, 在水生生态系统与陆地生态系统作用方面有其共性。但是由于水生植物与陆生植物所处环境的差异, 水生植物与陆生植物化感作用在特征、作用方式等方面存在着差别。陆生植物主要通过