

植物化感

相生相克

作用及其应用

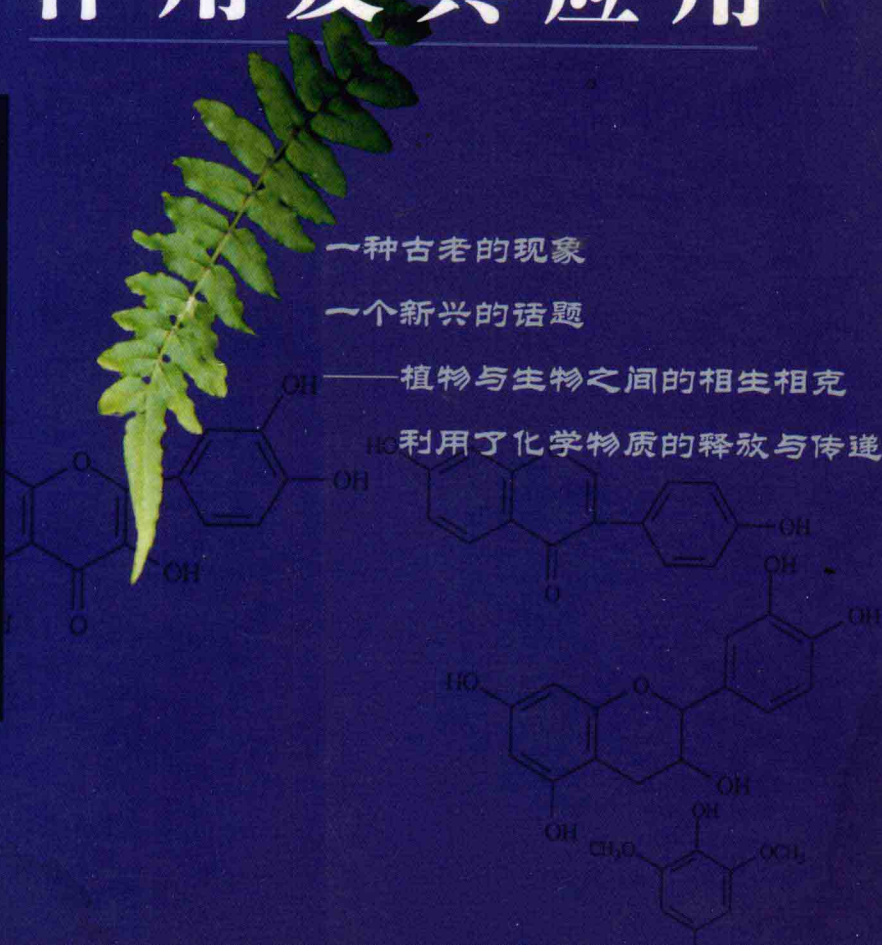
● 孔垂华
● 胡飞著
中国农业出版社

一种古老的现象

一个新兴的话题

——植物与生物之间的相生相克

利用了化学物质的释放与传递



图书在版编目 (CIP) 数据

植物化感 (相生相克) 作用及其应用 / 孔垂华, 胡飞
著. —北京: 中国农业出版社, 2001.12

ISBN 7-109-07459-5

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

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2002) 第 002652 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100026)

出版人: 沈镇昭

责任编辑 张洪光 杨金妹

中国农业出版社印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

2001 年 12 月第 1 版 2001 年 12 月北京第 1 次印刷

开本: 850mm×1168mm 1/32 印张: 10.75

字数: 268 千字 印数: 1~1 000 册

定价: 19.20 元

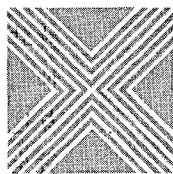
(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

内 容 简 介

植物化感（相生相克）作用（Allelopathy）已经被发现有二千多年，但真正进行系统、深入的研究则是近三十年的事情。由于植物化感作用的理论和实践能实现农林业的持续发展和达到对自然资源的保护，近年植物化感作用成为科学研究的前沿之一。本书全面系统地阐述了植物化感作用这一新兴边缘学科的理论和应用，从基本概念到国内外最新进展都给予了详尽的介绍。

本书适合从事农林、环境生态、植物和化学的科技工作者及相关院校师生参考。





在生物群落中，相互依存、相互斗争、相互联系、协同发展的现象是普遍存在的。首先，植物是第一生产者，通过光合作用形成有机物，其他生物依赖这些有机物取得营养而生存发展。营养代谢产物的联系，形成营养链、营养网的基础。与此同时，在生物群落协同进化过程中，通过次生化合物形成的各种联系，参与物种形成和分化的过程，形成当今丰富多彩的生物世界。植物次生化合物的研究和应用已有长远的历史。植物与植物、植物与其他生物之间的化感作用及其应用，更是近年来国际上愈来愈受到重视和不断取得进展的研究领域。本书作者专长植物化学生态学，在植物化感作用的研究中取得不少成果，特别是在植物化感作用物质的应用上提出了新的思路。并在此基础上，综述了国际上近年来的文献资料，完成了本书。本书的出版将会促进中国学者对该领域研究的发展。

大约三十五万种植物中，不同分类类群（科、属、种）都有特殊的次生化合物。次生化合物的进化和分化，与防御其他生物的危害有密切的关系。假如一种生物没有这些起防御作用的次生化合物，各种生物（微生物、昆虫及其他生物）都来侵袭和干扰，这种生物将难以继续生存和发展。例如一种植物的根分泌物，对大多



数其他植物根的生长有抑制作用，对绝大多数微生物有抑制作用；然而一些植物和微生物却通过生理机制适应与这些防御化合物，形成专一性的共生、寄生关系。在微生物的研究中，每一种植物都有特殊的根际微生物群。病原微生物寄主的专一性和非寄主抗性的形成，与这些微生物对植物次生化合物组合的适应有密切的关系。具有发达神经系统的植食性动物类群，对植物次生化合物的适应方式更为复杂。例如植食性昆虫对植物的一个分类单元（科、属、种、以至种下的类群）的次生化合物组合有不同的适应方式：一是通过解毒作用的生理机制，适应于这些防御化合物，并与这些防御化合物及其伴生的化合物形成信息联系，藉以找寻寄主；一是对这些防御化合物形成警戒信息联系，避免误食中毒。这些特殊的信息联系形成各种昆虫的本能行为。

植食性昆虫与植物次生化合物的协同进化经历了漫长的历史。显花植物与传粉昆虫的关系，是昆虫与植物协同进化的明显例子。这类协同进化关系的形成，与次生化合物有关，但不能完全以上述昆虫对防御化合物的适应方式进行解释。花的色、香、味成为吸引传粉昆虫趋近或采粉、采蜜的信号，显花植物依赖传粉昆虫访花授粉。从这种联系可以看到植物次生化合物在其中的重要作用。在传粉昆虫中，蝶类是重要的类群。蝶类幼虫取食植物，幼虫的食性相当专一。每一种蝶成虫产卵于其幼虫嗜食的植物上，且常常选择在幼虫嗜食的植物部位上。这是保护子代的本能行为。这种本能行为与嗜食植物的次生化合物有密切的关系。蝶类在产卵过程中，活动于多种植物的空间。很少采访非嗜食植物，而在远方也能直接趋向于嗜食寄主。这种行为与非嗜食植物次生化合物的驱避作用和寄主植物次生化合物的吸引作用

有密切的关系。如何利用非嗜食植物次生化化合物的驱避作用和一些次生化化合物的引诱作用，以及模拟合成这些化合物生产植物保护剂，是保护植物免受害虫为害的新课题。

本书对栽培植物种间和种内的化感作用物质的利用进行详细的讨论，特别是一些作物的化感作用物质对杂草的抑制作用，以及利用这些次生化合物防治杂草的各种途径。从轮作、间作对杂草抑制的经验出发，研究根系分泌的化感物质的关系。也介绍了作物品种间抑制杂草的化感能力差异。其中一些水稻品系的化感作用物质对伴生的杂草具有强烈的抑制作用，这些品系成为抗草育种的重要种质资源。作者提出利用这些抗原，采用相应的次生化合物作为标志，在杂交的后代中进行筛选。这一设想对抗性品系选育具有理论的意义和现实的可能性。

植物病原微生物对寄主的专一性是普遍存在的。植物病原微生物对寄主的选择，与寄主的物理防御有关，同时与寄主特有次生化合物也有密切的关系。在植物病理学的研究中，非寄主抗性的研究认为，各种植物特有的次生化合物也起着重要的防御作用。依据本书介绍的水稻对伴生杂草抗原研究的思路，植物病害的抗原品系中，特有的次生化合物是值得加强研究的问题。

在无脊椎动物中，昆虫具有发达的神经系统。昆虫与植物次生化化合物的联系常常形成自身的本能行为，对植物次生化化合物的反应更加明显。植食性昆虫对嗜食寄主的选择作用，以及对非嗜食寄主的驱避作用，往往与各种植物的特有次生化合物相联系。植物品种对害虫产生抗性的原因是多种多样的，其中有耐害性、抗性，在抗性中还包括来源于组织结构的抗性和来源于生理

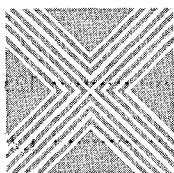


生化的抗性。在作物品种杂交选育中，在保留高产、优质的特点，同时提高抗虫性的要求下，抗原的特有次生化合物成为重要的可供利用的对象。以次生化合物标志育种的设想也有一些报道。但仍在探讨之中。这也是次生化合物利用的一个重要问题。

次生化合物及次生化合物的利用在医药方面，传统的医药，近代的抗生素，以及近年来各国关于防癌、抗癌以及治疗爱滋病药物的研究已经成为一个热点，而且不断取得显著的成果。

本书从植物化感作用及其利用的领域介绍次生化合物的基础知识，从植物抗性的角度讨论植物化感作用物质的应用，对当前的有关研究将有促进作用。

2001年9月28日



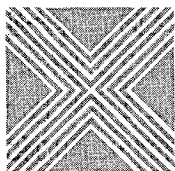
目 录

序

● 第 1 章 导论	1
第 1 节 基本概念	2
第 2 节 历史与发展	8
第 3 节 挑战和机会	16
● 第 2 章 植物的化感作用	20
第 1 节 陆生植物的化感作用	20
第 2 节 高等植物与微生物的化感作用	30
第 3 节 水生植物的化感作用	42
● 第 3 章 作物的化感作用	53
第 1 节 作物种间和种内的化感作用	53
第 2 节 作物与杂草的化学关系	61
第 3 节 作物品种和化感能力	70
第 4 节 水稻的化感作用	77
● 第 4 章 化感物质	94
第 1 节 植物次生代谢与次生物质	94
第 2 节 高等植物的化感物质	98
第 3 节 微生物的化感物质	109
第 4 节 化感物质间的相互作用	115



● 第5章 植物化感物质的释放途径、 迁移转化和作用机制	125
第1节 化感物质的释放途径	126
第2节 化感物质在环境中的迁移转化	143
第3节 化感物质的作用机制	152
● 第6章 植物化感作用和环境的关系	168
第1节 植物化感作用的影响因子	168
第2节 化感作用和植物竞争	182
第3节 环境胁迫下的植物化感作用	191
● 第7章 理论与假设	202
第1节 基本理论与评述	202
第2节 假设、观点和争论	215
● 第8章 植物化感作用的应用潜力	227
第1节 植物化感作用在农林生态系统中的应用	228
第2节 化感作用对杂草和植物病害的防治	238
第3节 新一代除草剂的开发	251
第4节 作物化感品种的开发、改良和引种	264
● 第9章 21世纪的植物化学生态学	273
第1节 植物次生物质的生态学意义	274
第2节 21世纪植物化学生态学值得关注的前沿领域	278
第3节 从理想走向现实	286
参考文献	289
后记	329



第 1 章

导 论

近 20 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的问题使得“生态平衡”不再是科学家研究和探索的学术问题，也成了政治家、经济学家和社会学家不得不考虑的问题。因此，“生态危机”不仅是对科学家，也是对各国政府的严峻挑战。

生态学是研究生物之间、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社会学家等谈论的生态问题还是有区别的。正因为如此，生态学自 19 世纪创立，经历 20 世纪的发展壮大，面对 21 世纪，无论用什么观点理解和运用它，生态学都将按它自身的发展规律运行。这 100 年来生态学经历了从简单的野外观察定性描述，到以定量的科学实验结果表征，从对个体和群体的研究到生态系统研究的发展过程，更为重要的是：生态学的研究不仅借助其他学科迅猛发展的先进技术手段，而且能和其他学科相融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。

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，构成了我们这个丰富多彩的自然界。在这众多的相互关系中，以化学物质为媒介的化学关系近 30 年来引人注目，已形



成了一个独立的科学体系——化学生态学。如昆虫之间的化学通讯、植物对动物的化学防御等，而在生态系统中占有重要地位的植物之间，同样存在着化学关系。本书所阐述的就是近年来十分引人注目的一个植物化学生态学研究领域，植物和植物之间的化学相互作用关系——化感作用（Allelopathy）。

第1节 基本概念

在进入植物化感作用研究领域之前，了解和明确一些基本概念是重要和必需的。

植物化感作用（Allelopathy）：植物化感作用这一概念对许多人来说可能是一个陌生的术语，但若说植物的“相生相克作用”则会更易理解。1937年，奥地利科学家 Molish 首次提出化感作用这一概念，指出化感作用是指植物之间（包括微生物）作用的相互生物化学关系，这种生物化学关系包括有益和有害的两个方面。除此之外，Molish 没能对这一概念作进一步的阐述。由于使用 Allelon（相互）和 Pathos（忍受痛苦）两个希腊词根组成 Allelopathy 专有词汇表达植物化感作用的概念，使得在以后很长一段时期里，科学家们一直关注着植物之间相互有害的化学关系，而很少考虑植物之间存在的相互有益的化学关系。1974年，Rice 出版了植物化感作用的经典著作《Allelopathy》。他集植物化感作用研究近40年的成果，定义化感作用为：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 的专著和对化感作用清晰的定义极大地推动了植物化感作用的研究。随后的10年，化感作用的研究在世界范围内得到重视，取得了许多重要的成果。研究发现植物释放的化学物质不仅仅是对其他植物有害，对自身有时也有毒害作用，特别是在作物、人工再生林方面表现明显，所以

自毒作用也认为是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,10年以后,Rice在他的专著《Allelopathy》再版中,将有益的作用补充到化感作用的定义中^[341]。自此,Rice关于植物化感作用的定义被普遍接受,只是部分学者认为植物化感作用应局限在高等植物范围,而不应包括微生物^[27]。

从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^[3]:①相互作用的主客体均是植物,不包括植物和动物及其他有机体的相互作用;②相互作用的化学物质是植物的次生物质,而且必须有合适的途径进入环境中,不包括在植物体内变化运转的次生物质;③化感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)也不属于化感作用的基本定义范围。诚然,限定一个科学研究领域的范围是不足取的,而且现在化感作用已突破了其基本定义内容,但作为一个严肃的科学概念,我们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,植物化感作用的研究在国内外不被一些科学家认可,一个原因就是许多化感作用研究者混淆了一些基本概念,而将植保素、抗生素,甚至从植物中寻找生物(理)活性天然产物的研究都冠以化感作用的名义。

值得一提的是:近年来,随着植物化感作用的研究深入,愈发感到,不能孤立考虑植物与植物间的化学关系,整个生态系统存在着复杂的化学关系网。因此,许多学者认为有必要增加化感作用的研究内容,扩充化感作用的基本定义。成立不久的国际化感学会(International Allelopathy Society, IAS),1996年提出一个定义:“由植物、真菌、细菌、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”,并将这一定义向全世界的学者征求意见,但目前并无定论。就作者而言,这一



定义范围太广,实际上是植物化学生态学的全部内容。

最后说明一点,“Allelopathy”一词在国内有过许多译称,如克生作用、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客体关系,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“化感作用”^[20]。

化感物质和植物化学生态物质:化感作用是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。只要明白了化感作用的定义,这一概念不难理解,而且在中文上也没有歧义,但在英文上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, 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,但是我们必须明白:除了表达化感物质外,Allelochemical 还包含着丰富的内涵。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^[428]。所以,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,如昆虫种间的化学传导物质就称作 Allelochemical。值得注意:Allelochemical 是表示种间作用的化学物质,同种植物个体间相互作用的化学物质不包括在其中。所以植物种内的化感作用,即自毒作用的物质一般不用 Allelochemical 来表示,而用 Autotoxic Chemical。另外,Allelochemical 在表示非植物与植物之间化学关系的情况时,并不要求一定是进入环境的化学物质,一些有机体体内的化学物质也称作

Allelochemical, 这与植物与植物之间的化感物质是有区别的。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。通过图 1-1 可以直观地表达^[150]。

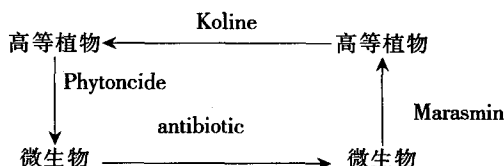


图 1-1 植物(含微生物)之间相互作用的
化学物质称谓

经过数十年的实践, 只有微生物之间相互作用的化学物质 antibiotic (抗生素) 被普遍接受和使用, 其他的称谓现在均可以用 Allelochemical 来表达。然而, Allelochemical 的中文译称, 将随着具体的作用关系而不同, “化感物质”、“他感物质”、“信息传导物质”等等, 常常引起误解。作者认为: 生物种内或种间、生物和环境间通过化学物质媒介形成了化学相互作用关系, 这些相互作用的媒介物质应当统称“化学生态物质”。除了特定和明确的化学关系使用相应的惯用中文名称, 其他的化学作用物质一律称作“化学生态物质”为好。

植物化感作用与化学生态学: 化学生态学是研究有机体种内或种间以及与环境之间以化学物质为媒介的相互关系及其作用规律的学科。根据所研究对象, 一般可划分为动物化学生态学、植物化学生态学以及微生物化学生态学。很显然植物化感作用包括在植物(含微生物)化学生态学范围内, 是植物化学生态学中的一个重要的研究领域。国际化学生态学会(International Society of Chemical Ecology, ISCE) 目前关注的化学生态学研究主要有四个方面: ① Pheromones (信息素), 主要指有机体种内个体产生的信息物质, 它包括有机体种内的性引诱、报警、标记等化学物质; ② Chemical Communication (化学通讯), 主要研究有机体



之间通过化学物质进行的信息交流,目前对昆虫之间的化学通讯的研究已经非常系统且深入;③ Allelopathy (植物化感作用);④ Allelochemical, 这里是指有机体种间进行相互作用的化学物质及其效应功能,是 Allelochemical 广泛的定义,而不是指化感物质。

应当说明,化学生态学的研究,特别是上述四个主要方向的研究并非限制在陆地生物,水生生物的化学生态学也是研究的内容。水生植物之间同样也存在着化感作用,而且是植物化感作用中应加强研究的领域。

化感作用与植物竞争:任何一种植物,无论是在自然生态系统还是在人工生态系统,不受到其他有机体或环境的影响是不可能的。这种环境和其他有机体对植物的影响作用称作 interference (干涉)。经典的生态学理论认为 interference 是由于植物对空间和资源的竞争所引起的。事实上,许多植物在生态系统中,不仅具有获得空间和资源的能力,而且还能释放特定的化学物质影响其他植物,或被其他生物释放的化学物质所影响。除此之外,自然状况下,植物还要受到病原微生物、昆虫和植食性动物等侵害(食)。这样如果通过人为条件排除病原微生物和动物的侵害(食),植物的 interference 至少是由竞争作用和化感作用共同造成的。曾有学者认为,化感作用是植物竞争的一部分,但是竞争作用主要是植物为了生存而从环境中摄取资源,而化感作用则刚好相反,是植物向环境中释放化学物质,所以化感作用不能认为是植物竞争的一部分^[212]。那么,植物竞争和化感作用能够分离显示吗?虽然许多学者试图通过实验证明这一点,但到目前并没有获得成功的数据和结论。现在普遍认为植物竞争和化感作用是造成植物 interference 的两个不同作用机制,二者有着密切的联系,既不相同,也难以区别,只是在某些特定的条件下,竞争和化感作用的某一方面能表现得更显著些。而作者认为,化感作用是植物竞争的手段之一。

化感作用和植物化学通讯：生物之间（特别是种内）的以化学物质为媒介的通讯方式非常普遍，昆虫之间通过性化学物质通讯而进行交配繁殖的理论和实践都已取得实质性的突破。但是植物种内和种间也存在着化学通讯手段吗？数十年前，这还是一个不可思议的问题。但近 20 年的研究已经证实了这一点。当一些植物受到昆虫侵食甚至机械损伤时，会立即释放出挥发性的化学物质通知其他同种植物，这些植物接受信号后，会迅速在体内产生抗虫害的化学物质以抵抗侵袭^[72]。一些寄生和共生的植物和微生物之间也会在共同生长的不同阶段发出相应的化学讯号告知另一方^[102]。但植物的化学通讯由于植物主客体之间的传导效应和昆虫相比有很大的不同，目前在研究方法和技术上却都存在着不足，突破这一方面的研究还需时日。

根据以上所述和植物化感作用的基本定义，植物化学通讯应当包括在植物化感作用之中，即植物化学通讯也是一种植物释放化学物质到环境中而且对邻近植物产生了影响。但由于植物化学通讯的特殊性，目前很少见到植物化学通讯和化感作用相关联的文献，Allelopathy 也很少和 Plant Communication 或 Chemical Signal 同时作为关键词出现在一篇文献中。

化感物质和天然产物及植物化学：植物化感作用是通过化感物质来实现的，化感物质是植物的次生物质，但并不是说植物的次生物质就是化感物质。而所谓的天然产物主要是植物包括微生物的次生代谢物，少部分是动物的次生代谢物质。如果不能深刻领会植物化感作用和化感物质的科学意义，往往会将化感物质和天然产物混为一谈，尤其是将化感物质和有植物毒素性的（phytotoxic）天然产物混为一谈。这样如果完全用研究天然产物的方法来研究化感物质，往往会导致错误的结论。应当说许多化感物质是具有不同程度的植物毒性，但它们必须是植物中有合适途径进入环境的天然产物。而且这些物质仅仅在很小范围内产生效应，如根际、叶冠范围。然而，大部分天然产物是不能有合适的



途径进入环境的，它们主要是在植物体内运转。而植物化学的研究内容主要是分析、分离、鉴定植物体内的化学成分以及这些成分的生理（物）作用，而且这些生理（物）作用主要是为人类服务而考虑的，如药品、香料等，很少考虑植物次生物质的生态学意义。有时虽然植物化感作用的化学问题被认为是微环境的植物化学（the microenvironmental chemistry of plant），但绝不是植物化学（Phytochemistry）。

化感物质和植物激素及生长调节剂：化感物质和植物激素是两个根本不同的概念。植物激素是明确的物质，到目前为止植物激素只有吲哚乙酸（生长素）、赤霉素、脱落酸、细胞分裂素、乙烯五种化合物，多胺是否作为第六种植物激素，目前还在争论和证实之中^[6]。而植物生长调节剂确实是对植物生长发育产生影响的物质，这与化感物质是一致的，但必须注意目前所指和所应用的植物生长调节剂很少是植物次生物质，大部分是人工合成的化学品。所以，和化感物质是不同的概念。但我们可以认为：那些从植物体内产生的，而且能够有合适途径进入环境的植物生长调节物质可以认作化感物质。

第2节 历史与发展

植物化感作用是一个既古老又年轻的学科。说其古老是因为在公元前希腊学者就记载了这一现象，说年轻是因为植物化感作用直到20世纪初才被人们认识，而进行系统和深入的研究则到20世纪60年代末期。

关于植物化感作用的历史，Rice在他的著作《Pest Control with Nature's Chemicals》^[37]已作了详尽的说明，这里不再重复。仅对一些重要的发现给予介绍，这对认识植物化感作用的意义和将来的研究是有所启迪的。

在公元1世纪，罗马博物学家Pliny在他编撰的百科全书