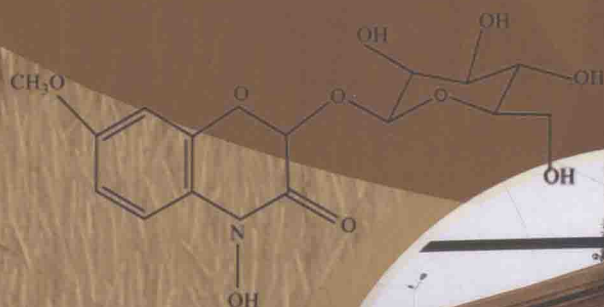


小麦化感作用

Allelopathic Effect of Wheat

左胜鹏 著



张外借



科学出版社

小麦化感作用

左胜鹏 著

国家重点研发计划重点专项 (2017YFC0405205)

安徽省自然科学基金 (1708085MC59)

高校优秀青年人才支持计划重点项目 (gxyqZD2016024)

安徽师范大学学术著作培育基金 (2010xszz005)

资助出版

科学出版社

内 容 简 介

利用农作物的化感作用(或化感潜势)可以实现环境友好和农业持续发展,从而建设生态文明。小麦化感作用为其活体或残体释放短链脂肪酸、酚(酸)类和羟胺类等化感物质,具有抑制杂草、控制病虫害的潜力。本书详尽介绍了随基因型、品种、生长部位或组织器官、生长期、受体等小麦化感作用的变异特征,全面系统地阐述了其中的次生代谢化学基础、荧光生理学基础、分子遗传学基础,重点描述了小麦的三种典型化感作用,科学客观地评价了小麦的综合化感作用。最后,归纳总结了小麦化感作用的生物和非生物环境影响因素,并对小麦化感作用的应用潜力进行了合理展望。

本书适合农业、植物保护、生态类等教学科研单位及其人员参考使用。

图书在版编目(CIP)数据

小麦化感作用/左胜鹏著. —北京:科学出版社, 2017

ISBN 978-7-03-054876-4

I. ①小… II. ①左… III. ①小麦-植物生物化学-研究 IV. ①S512.1

中国版本图书馆CIP数据核字(2017)第254707号

责任编辑:王腾飞 沈 旭/责任校对:彭 涛

责任印制:张 伟/封面设计:许 瑞

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>

北京建宏印刷有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2017年11月第 一 版 开本:720×1000 1/16

2017年11月第一次印刷 印张:17

字数:343 000

定价:99.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

序 一

农业的发展经历了原始农业、传统农业和现代农业不同阶段，到 20 世纪末，开始进入可持续农业的发展时期。化感作用是受到世界各国科学家重视的一个新的研究领域，针对农作物的轮作套种技术和农田杂草及虫害的控制，提出具有生态安全性的合理措施，为农业持续发展提供了新策略。农业生产中的间作套种轮作，以及连作障碍、秸秆覆盖、免耕少耕留茬等问题都涉及化感作用。除小麦以外，许多作物如水稻、玉米、高粱、大麦、黑麦、苜蓿等也都具有化感作用。

目前的农田杂草控制仍以人工和化学方法为主，大量化学除草剂的使用，不仅使杂草产生抗药性，还引起严重的环境问题，如何在生态安全的条件下实现农田杂草的可持续防治一直是关注的焦点。事实上，在众多的作物品种资源中有少数品种能自身合成并释放特定的化学物质来抑制伴生的杂草，即所谓的化感作用（allelopathy）。揭示并充分利用作物这种内在的化感抑草机制不仅能拓宽认识作物和伴生杂草间相互作用关系的视野，而且能开拓农田杂草治理的新途径。据美国农业部（USDA）估计，化感作用新技术的应用将给美国农业带来可观的经济效益。

小麦是世界第一大粮食作物，在农业生产中占有重要地位。小麦化感作用是利用小麦活体或残体向环境中释放次生代谢物质对自身或其他生物产生作用，它能克服除草剂和杀菌剂等引起的环境污染问题，具有抑制杂草、控制病害的潜力。

《小麦化感作用》从小麦进化材料到普通小麦品种的尺度介绍了小麦的化感作用演变历程、化感作用理论基础、化感作用模拟评价以及化学生态学应用等基础知识和研究进展。该书作者在近 15 年的小麦化感作用研究的基础上，紧跟国内外小麦研究前沿动态，通过具体的研究实例和调研结果，论述了小麦化感作用在农业生态系统中的功能意义及其应用前景，并提出未来研究领域的科学问题。该专著理论创新性强、观点明确、结构新颖，在作物化学生态学研究方面颇具特色。

该书将促进化感作用在作物生产中应用潜力的研究，包括主要粮食和经济作物相互之间及其与主要杂草间化感作用的特征与机理、化感品种的筛选、建立化感作用基因库和进行化感作用基因定位等研究。掌握和了解小麦的化感作用对于农业生产实践中合理栽培措施的实施也具有重要的指导意义，如在生产中如何趋利避害，充分发挥有益的化感促进效应，避免有害的化感负效应等。

该书作者左胜鹏博士是水土保持研究所的优秀毕业生，植物化感研究领域的

年轻学者，他已主持和作为课题主要人员完成多项国家及省部级科研项目，具有扎实的生态学、生物学、化学等相关学科的理论基础和丰富的研究经验。在小麦化感作用评价、化感抗草作用机制、化感种质资源筛选与化感遗传位点染色体定位等研究方面已取得丰富的研究成果，还对小麦整体抗逆、环境诱导与多抗性共进化方面做了有益探索。该书的出版无疑会推动国内植物化感作用这一研究领域的发展，并对农作物化感作用利用和农田杂草治理实践提供指导。

山仑 院士

二〇一七年二月二十八日

序 二

小麦是世界上最早栽培的作物之一,已遍及世界各大洲,耕种总面积 2.0 亿 hm^2 。世界上有 43 个国家以小麦为主要粮食作物。小麦在我国农业生产中占有重要地位,种植面积超过 $200 \times 10^4 \text{ hm}^2$ 的省有河南、山东、河北、四川、江苏等。我国常年麦田草害面积约 1.5 亿亩,麦田是除草剂使用的大户,给我国生态环境带来很大的压力。如何利用小麦自身抵御杂草的能力,减少农药的使用,科学家们开展了多年的研究。1937 年奥地利科学家 Molisch 提出植物化感作用这一概念,为作物生态控制田间杂草提出了一种途径。

关于小麦化感作用的研究是从小麦的自毒作用开始的。小麦连作后,产量逐年降低。后来发现小麦不仅对后茬作物如玉米、水稻、棉花、高粱、大麦、燕麦、马铃薯等有化感作用,对麦地的杂草也产生化感作用,如抑制马唐、播娘蒿、狼尾草、白车轴草、苋属、芸薹属、藜属、黑麦草、野燕麦等种子萌发和幼苗生长。不仅麦秸覆盖可以释放毒性物质,而且活体植株也可通过各种途径释放化感物质。

高等植物能够产生抗虫害的次生化合物早就被证实,其中羟胺类化合物是禾本科防御虫害的天然产物。有关小麦化感物质的研究有许多,不论是麦秸残体腐解,还是秸秆还田的土壤或活体植株根系分泌物中,都能发现一些化感物质,其中主要为酚酸类、羟胺类和短链脂肪酸类三类化感物质。小麦中的酚酸类物质主要有对羟基苯甲酸、香草酸、丁香酸、阿魏酸和香豆酸等,而羟胺类中最具代表性的物质是丁布(DIMBOA)。小麦的化感作用性状是品种正态分布、数量遗传,2B 染色体上已确定两个有关化感的 Quantitative Trait Loci (QTLs)。

目前,世界上陆续开展了小麦化感作用方面的研究工作,如中国马永清课题组研究的小麦秸秆覆盖对夏玉米生长、不同基因型小麦化感作用的进化演替趋势、小麦对列当属寄生植物的影响;澳大利亚的吴汉文(Wu Hanwen)和安民(An Min)课题组研究的小麦抑制黑麦草的化感物质与化感表达模型等。该书作者自博士阶段,不间断从事小麦化感作用研究多年,其博士论文工作涉及小麦化感作用科学评价与理论应用,特别探索了小麦化感作用的生物学、遗传学、进化学等理论基础。作者结合自己的研究成果,在充分、详细阅读国内外相关文献的基础上,完成了该专著,给我国读者一个相对比较完整的小麦化感作用研究描述。该书的出版将为研究作物化感作用提供重要参考。

该书从农业生态系统中的化感作用引出小麦化感作用,重点描述了不同基因

型小麦活体和残体的化感作用，特别关注了小麦不同生育时期化感作用随生活史的动态变化。同时，详细阐述了不同基因型小麦对四类典型受体物种的化感作用：麦地杂草、夏玉米、转基因马铃薯、列当属寄生杂草等。此外，该书还揭示了不同基因型小麦化感作用表达的理论基础，如次生代谢化学物质基础、生理生化基础、遗传进化分子学基础。该专著作者利用其扎实的数学功底，单独开辟一章，讨论分析和科学评价不同基因型小麦化感作用。

但小麦化感作用在理论研究和实践应用上还面临着许多挑战。一些问题还不十分清楚，如小麦化感作用的生理消耗值以及内部分子调控网络；新型小麦化感物质的发掘以及与其他植物化感物质的区别和联系；田间多种伴生杂草和多害虫并存，小麦是如何同时实施化感的；与化感有关的蛋白质组、核酸组和基因组的定位和应用管理等。值得指出的是，到目前为止还未真正筛选出一个高化感作用、可田间栽培、具高产高抗特性、有商业价值的小麦品种。该书以小麦为具体研究目标，系统阐明了小麦化感作用理论体系，对我国的植物化感作用研究和大田化感小麦品系开发具有重要指导价值。这是除《水稻化感作用》外的又一本系统描述一种作物化感作用的专著，该书的出版将会给我国植物化感作用研究者，尤其是年轻科技工作者提供一部重要的化感作用参考书。

马永清 教授

二〇一七年二月二十八日

目 录

序一	
序二	
第一章 自然生态系统中的化感作用	1
第一节 生态系统中的化感作用	1
一、陆生生态系统中的化感作用	1
二、淡水生态系统中的化感作用	3
三、海洋生态系统中的化感作用	6
第二节 农业生态系统中的化感作用	7
一、秸秆还田与免耕农业	8
二、自毒、土壤病与连作障碍	10
三、保护性耕作制度与化感抗性育种	12
四、化感除草与农药减施增效	18
第三节 主要作物的化感作用	20
一、水稻	20
二、玉米	24
三、高粱	28
第二章 不同基因型小麦的化感作用	34
第一节 不同基因型小麦发芽期和苗期化感作用	34
一、发芽期不同基因型小麦的化感作用	35
二、苗期不同基因型小麦的化感作用	36
三、苗期小麦的相关分析	37
四、不同基因型小麦的化感作用聚类分析	37
第二节 不同基因型小麦重要生长期化感作用	39
一、化感作用性状遗传变异分析	41
二、化感作用与农艺性状灰色关联分析	41
三、化感作用与农艺性状回归分析	42
四、化感作用的稳定性分析	43
第三节 不同基因型小麦成熟期的化感作用	46
一、成熟期地上部提取液化感作用	46

二、小麦染色体组进化过程中茎叶化感作用	48
三、小麦染色体组进化过程中颖壳化感作用	49
四、成熟期小麦地上部化感作用平衡指数	49
五、不同基因型小麦成熟期的化感作用	51
第三章 不同基因型麦茬和麦糠的化感作用	53
第一节 不同基因型麦茬对杂草的抑制作用	53
一、不同基因型麦茬对杂草生物量的影响	53
二、不同染色体组型麦茬对杂草生物量的影响	55
三、不同基因型麦茬对杂草生物量的影响与时间的相关性	56
四、作物残茬化感作用的可能机制	57
第二节 不同基因型麦茬对杂草生物多样性的影响	58
一、不同基因型麦茬的化感作用梯度	59
二、麦茬化感梯度对杂草总密度与优势杂草的影响	60
三、麦茬化感梯度对杂草物种多样性的影响	62
四、麦茬化感梯度下杂草物种多样性指数的相关性	63
第三节 不同基因型麦糠的化感作用	65
一、不同基因型麦糠化感作用	66
二、不同物种的麦糠化感作用	67
三、不同基因型麦糠化感作用的总体评价	68
第四章 不同基因型小麦化感作用的理论基础	71
第一节 不同基因型小麦化感作用的化学基础	71
一、小麦的主要化感物质	71
二、化感物质的分离、鉴定方法	74
三、化感物质的结构式	75
四、化感物质的生物活性	76
五、化感物质的代谢转化	77
第二节 不同基因型小麦化感作用的荧光学基础	78
一、抽穗期小麦的生长特征	79
二、不同遗传背景小麦的化感作用	81
三、小麦的荧光动力学参数差异	83
四、抽穗期化感作用的荧光动力学	84
五、抽穗期小麦化感作用的荧光学机制	85
第三节 不同基因型小麦化感作用的分子遗传学基础	88
一、小麦化感作用分子遗传学	89
二、黄土高原地区小麦品系化感作用的分子遗传学	90

三、小麦次生代谢物的有关生物合成基因	95
第五章 不同基因型小麦的典型化感作用	98
第一节 不同基因型小麦秸秆对夏玉米的化感作用	98
一、小麦秸秆对玉米种子萌发的化感作用	98
二、小麦秸秆对玉米幼苗的化感作用	100
三、小麦秸秆对玉米生长和产量的化感作用	101
四、不同玉米品种对麦茬化感作用的抗性	102
五、麦茬覆盖对玉米地中杂草生长的影响	103
第二节 不同基因型小麦对转基因马铃薯的化感作用	104
一、小麦对普通型马铃薯幼苗生长的影响	105
二、小麦对转基因型马铃薯幼苗生长的影响	106
三、小麦地上部材料对马铃薯幼苗生理的影响	107
四、小麦与转基因马铃薯连(间)作套种的可行性分析	109
第三节 不同基因型小麦对寄生杂草列当的化感作用	110
一、旱作冬小麦对寄生杂草小列当的化感作用	111
二、不同基因型小麦对向日葵列当种子发芽的诱导效应	115
三、不同基因型小麦对瓜列当种子发芽的诱导效应	117
第六章 不同基因型小麦化感作用的科学评价	120
第一节 不同基因型小麦化感作用的综合评价	120
一、作物品系化感作用的系统工程评价	121
二、半干旱区普通小麦化感作用的评价	122
三、小麦品种根、茎、叶各子系统之间化感作用的协调分析	124
四、小麦化感作用综合指数	126
第二节 不同基因型麦茬化感作用的数值分析	128
一、化感表达数值模拟	129
二、不同基因型麦茬化感表达的时间序列	132
三、麦茬化感表达中浓度(残体量)依赖关系	133
四、麦茬化感表达动态预测	134
五、麦茬化感表达预测模型比较与修正	137
第三节 不同基因型小麦化感作用的数学模拟	138
一、小麦活体化感作用的模拟分析	138
二、小麦秸秆腐解化感作用的模拟分析	144
三、基于受体生物的小麦化感作用模拟分析	154
第七章 不同基因型小麦化感作用的影响因素	157
第一节 土壤微生物对不同基因型小麦化感作用的影响	157

一、化感小麦根际微生物群落动态	159
二、土壤生物化学与根际化感作用	161
三、根际微生物与作物根系化感作用	163
第二节 杂草对不同基因型小麦的化感作用	164
一、杂草对小麦萌发和幼苗生长的影响	165
二、杂草对小麦植株生长的影响及其化感机制	167
三、杂草的化感物质	169
四、杂草对小麦化感作用的影响因素	170
第三节 植物化感作用的非生物环境影响因素	172
一、土壤环境	172
二、植物生境	175
三、气候与气象因子	176
四、胁迫性非生物环境因子	178
五、诱导信息物质	181
第八章 不同基因型小麦化感作用的应用潜力	183
第一节 不同基因型小麦化感作用的应用潜力	183
一、抗草潜力	183
二、抗害虫取食	185
三、抗病害	186
四、环境效应	187
五、化感型农药	188
第二节 农林系统中乔木对不同基因型小麦的化感作用	189
一、典型地区乔木对小麦的化感作用	190
二、典型乔木对小麦的化感作用	193
三、其他乔木对小麦的化感作用	195
第三节 不同基因型小麦的化学生态学	196
一、小麦与昆虫的化学关系	196
二、典型的信息化学物质	201
三、植物与昆虫或动物的协同进化和演化	204
四、小麦的化学诱导抗性	207
参考文献	212
后记	260

第一章 自然生态系统中的化感作用

第一节 生态系统中的化感作用

化感作用，又称化感潜力、化感潜势、相生相克、异株克生、生化他感、化学互感等，指的是生物之间通过化学物质发挥相互作用，如植物与植物、微生物与微生物、植物与微生物等，主要包括促进效应、抑制效应或无效应。1937年奥地利科学家 Molisch 首次提出化感作用的概念，1974年美国科学家 Rice 出版第一部世界化感专著 *Allelopathy*，1984年再版。我国第一部化感专著是2001年中国科学家孔垂华和胡飞在中国农业出版社出版的《植物化感（相生相克）作用及其应用》，2016年修订并以《植物化感（相生相克）作用》为名在高等教育出版社再版。化感作用在自然生态系统中普遍存在，其作为物种间相互作用形式和以化感物质作为信息载体影响着生态系统的组成与结构、物质循环、能量流动，并在生态系统演替和生物多样性维持方面扮演着重要角色。

一、陆生生态系统中的化感作用

草地植物的化感作用在草场演化、草地治理、草原管理以及维护草地生态平衡上扮演重要的角色。任元丁等（2014）综述了我国温带草原、南方草山草坡、高寒草甸以及荒漠草地等主要草地类型中的化感作用，其中菊科、豆科、瑞香科、玄参科等十多个科属植物均具有化感作用，如冷蒿（*Artemisia frigida*）、瑞香狼毒（*Stellera chamaejasme*）、扁穗牛鞭草（*Hemarthria compressa*）、香根草（*Vetiveria zizanioides*）、黄帚橐吾（*Ligularia virgaurea*）、细叶亚菊（*Ajania tenuifolia*）、甘肃马先蒿（*Pedicularis kansuensis*）、油蒿（*Artemisia ordosica*）、多裂骆驼蓬（*Peganum multisectum*）、白喉乌头（*Aconitum leucostomum*）、纳里橐吾（*Ligularia naryensis*）等，从中均鉴定出萜类、酚类、皂苷类、非蛋白质氨基酸等化感物质。王辉等（2011）发现铁杆蒿（*Artemisia sacrorum*）对4种伴生植物百里香（*Thymus mongolicus*）、大针茅（*Stipa grandis*）、本氏针茅（*Stipa bungeana*）和多枝赖草（*Leymus multicaulis*）的种子萌发及幼苗生长具有化感干扰作用。因此，在草地封育过程中，百里香群落向铁杆蒿群落的过渡，铁杆蒿的化感作用是草地演替的一个重要影响因子。许多牧草及饲料作物具有化感作用，利用饲草的化感作用防除杂草在草业生态系统中具有极好的应用前景。郭晓霞（2006）发现豆科牧草长

柔野豌豆(*Vicia villosa*)、紫花苜蓿(*Medicago sativa*)、白车轴草(*Trifolium repens*)、红车轴草(*Trifolium pratense*)和黄花草木犀(*Melilotus officinalis*)对波斯婆婆纳(*Veronica persica*)、一年生早熟禾(*Poa annua*)、稗草(*Echinochloa crusgalli*)的种子萌发和幼苗生长具有明显的化感抑制作用,且花期的化感作用明显强于分枝期,地上部水浸提液对杂草的化感抑制作用强于根水浸提液。其中,毛苕子和紫花苜蓿水浸提液处理对杂草种子萌发和幼苗生长抑制效应最强,其次是草木犀,最后是白车轴草和红车轴草。供试牧草水浸提液的化感作用具有选择性,即对波斯婆婆纳和稗草具有较强的化感抑制作用,而对一年生早熟禾的化感抑制作用相对较弱。Kobayashi 和 Kato-Noguchi (2015) 报道杂草 *Brachiaria decumbens* 水提物可抑制水芹(*Oenanthe* spp.)、生菜(*Lactuca sativa*)、梯牧草(*Phleum pratense*)、多花黑麦草(*Lolium multiflorum*)幼苗的生长,其化感物质为(6R,9S)-3-oxo- α -ionol。Zhang 等(2015)报道在中国北方退化草场,星毛委陵菜(*Potentilla acaulis*)为优势种,其水提物抑制了三种杂草克氏针茅(*Stipa krylovii*)、冷蒿、羊草(*Leymus chinensis*)的种子萌发和幼苗生长。

在结构复杂、物种繁多和功能强大的森林生态系统中,化感作用类型多样,如森林植物种内的化感作用、森林植物种间的化感作用、树种引种的化感作用、森林植物微生物之间的化感作用等。杉木(*Cunninghamia lanceolata*)是我国南方最重要的用材树种之一,连栽导致地力衰退。曹光球(2006)发现杉木的自毒作用是导致杉木林地力衰退、生产力下降的一个重要原因。如杉木纯林中的土壤、枯落叶、半分解枯落叶和杉木鲜叶、枝条、树皮、树根的水浸液对杉木种子的萌发具有不同程度的影响。此外,杉木枝叶水浸液对杉木幼苗的生长、生理及其各器官营养元素含量具有不同的影响。通过 GC-MS 鉴定,杉木枝叶水浸液的化感物质主要是二氢香豆精、顺式合欢醛、丙酸甲酯、肉桂酸、阿魏酸、1-环丁基乙醇。袁娜等(2012)发现黄土高原主要人工林树种樟子松(*Pinus sylvestris*)、华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、辽东栎(*Quercus wutaishanica*)等对豆科牧草胡枝子(*Lespedeza bicolor*)、沙打旺(*Astragalus adsurgens*)和绣球小冠花(*Coronilla varia*)等具有化感抑制潜势,因此在林草搭配时应该考虑人工林的化感作用。邵东华等(2011)研究发现油松(*Pinus tabulaeformis*)纯林、虎榛子(*Ostryopsis davidiana*)纯林、两者混交林根系均能分泌有机酸类、酯类、酚酸类化感物质。其中,有机酸是数量最多且比例最大的一类化合物,在3种林型中各占63.82%、71.05%、69.12%。酚酸类化合物主要包括羟基肉桂酸、*p*-羟基苯甲酸、4-羟基苯甲酸、邻苯二甲酸、3,4-二羟基苯甲酸、3,5-二羟基苯甲酸、*p*-香豆酸等7种,但在混交林中未检测出羟基肉桂酸。窿缘桉(*Eucalyptus exserta*)和尾叶桉(*E. urophylla*)是华南地区重要的人工引进树种。曾任森和李蓬为(1997)研究表明两种桉树水提物和挥发性物质

对萝卜(*Raphanus sativus*)、生菜(*Lactuca sativa*)、新银合欢(*Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit) 和马占相思(*Acacia mangium*) 的幼苗生长有显著抑制作用。Caboun 和 John (2015) 总结了林业生态系统中的化感作用及其研究方法, 指出林业化感作用影响受体种子萌发、幼苗生长、树木演替、植物群落结构、优势度、多样性、植物生产力等, 其中林业化感的研究方法主要有乔木活体和残体材料、种子萌发释放化感物质、幼苗化感互作、林业更新和保育化感、林业保护化感、多林种化感等。

二、淡水生态系统中的化感作用

湿地植物芦苇(*Phragmites australis*) 是一种根茎型乡土禾草, 其无性繁殖力极强, 具有极强的抗逆性和竞争能力, 群落能长期保持稳定。刘成(2014) 发现芦苇不同组织部位对伴生植物加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)、田菁(*Sesbania cannabina*)、小飞蓬(*Conyza canadensis*) 和蒲公英(*Taraxacum mongolicum*) 均具有化感作用, 且呈现“低促高抑”双重浓度效应的特征。以受体加拿大一枝黄花为例, 芦苇将导致其最大净光合速率、光饱和点、表观量子效率、色素含量、抗氧化性酶活性、丙二醛(MDA) 和可溶性蛋白含量、根系活力发生显著变化。芦苇不同组织部位对 4 种受体化感抑制程度比较为叶>茎>根, 叶片可能是化感物质贮存的重要部位, 其中可能的化感物质主要有棕榈酸甲酯、亚油酸、2-苯乙胺、2-甲基烯丙醇等。Uddin 等(2014) 发现芦苇秸秆化感抑制受体 *Poa labillardierei*、*Lactuca sativa*、*Melaleuca ericifolia* 种子发芽和幼苗生长, 且在厌氧的环境中抑制作用更强、更持久, 其中主要化感物质为水溶性酚酸, 释放浓度与秸秆量和土壤条件有关。普通野生稻(*Oryza rufipogon*) 是现代水稻遗传育种的基础, 已被列为濒危植物。基于种子萌发和幼苗生长测试, 普通野生稻与其常见伴生种慈姑(*Sagittaria trifolia*) 之间存在化感促进作用(汪秀芳等, 2011)。另外, 湿地外来植物互花米草(*Spartina alterniflora*) 也发现具有化感作用。如不同浓度的互花米草植株水浸液对受试植物海三棱藨草(*Scirpus mariqueter*)、黑麦草(*Lolium perenne*)、白车轴草种子的萌发和幼苗生长都有显著影响($P<0.05$), 且在高浓度条件下, 各水浸液对受试植物种子的最终萌发率、萌发速率、幼苗根长、苗长以及鲜重的抑制作用最大(朱细娥, 2014)。

挺水植物芦竹(*Arundo donax*) 叶、茎秆和地上部对铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*) 均有不同程度的抑制作用, 且分泌的抑藻化感物质具有较高的耐热性, 即使高温灭菌后的芦竹组织仍具有明显的抑藻作用(陈建中等, 2011)。荸荠(*Heleocharis dulcis*) 植株与铜绿微囊藻共培养, 种植水、浸提液均可抑制铜绿微囊藻的生长, 抑制率分别为 55.45%、91.40%、86.83%。一般, 荸荠能持续不断地向水体释放化感物质, 可有效持久地抑制铜绿微囊藻的生长(李江等, 2015)。

香蒲 (*Typha orientalis*) 为多年生宿根性沼泽草本挺水植物, 在中国分布广泛, 对受污染河水中的化学需氧量 (COD)、氨氮及总磷均具有较好的去除效果。王红强等 (2011) 发现香蒲挥发油对铜绿微囊藻具有化感抑制作用, 采用石油醚浸提的方法从挥发油中提取并分离鉴定出 β -紫罗兰酮、棕榈醛等 13 种活性成分。项俊等 (2008) 得出典型挺水植物菖蒲 (*Acorus calamus*) 种植水对铜绿微囊藻和鱼腥藻 (*Anabaena* spp.) 有显著抑制作用, 从种植水中鉴定出影响水华藻类生长的化感物质有咖啡酸、 β -香豆酸、没食子酸、甾醇、苯丙三醇等。水葱 (*Scirpus validus*) 和慈姑是中国水体环境中常见的两种挺水植物, 且对水体中的氮、磷有一定的吸收能力。张娉杨 (2014) 发现这两种挺水植物对铜绿微囊藻的生长均有抑制作用, 且水葱种植水、水葱茎浸提液、慈姑种植水、慈姑茎浸提液的藻抑制率分别达 25.32%、67.39%、53.54%、90.99%。慈姑对铜绿微囊藻的抑制作用强于水葱, 植物茎浸提液的抑藻作用强于种植水。Zhang 等 (2011) 报道挺水植物再力花根系分泌物对水华鱼腥藻 (*Anabaena flos-aquae*)、铜绿微囊藻和野外混合浮游植物具有显著抑制作用, 如再力花产生了大量 O_2^{2-} , 导致藻细胞膜脂质过氧化, 从而降低叶绿素含量、脱氢酶活性, 但丙二醛含量、过氧化氢酶 (CAT) 和谷胱甘肽过氧化物酶 (GPx) 活性升高。边归国和郑洪萍 (2013) 综述了国内外挺水植物化感作用抑制藻类的研究, 归纳了挺水植物化感抑藻机理: 影响藻细胞亚显微结构、酶体系活性、呼吸作用、光合作用、细胞膜和细胞内小分子物质的含量等, 指出了抑制藻类的应用方式主要有共培养、植物化感提取物、直接施加化感物质等。

由于浮水植物具有较强的净化水体能力, 所以成为淡水生态系统中不可缺少的抑藻水生植物。边归国 (2012) 综述了许多浮水植物对藻类具有化感抑制作用, 如漂浮植物: 凤眼莲 (水葫芦) (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms)、大藻 (*Pistia stratiotes*)、菱 (*Trapa bispinosa* Roxb.)、紫萍 (*Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid.)、浮萍 (*Lemna minor*)、槐叶苹 (*Salvinia natans* (L.) All.)、满江红 (*Azolla imbricata*)、萍蓬草 (*Nuphar pumilum* (Hoffm.) DC.)、喜旱莲子草 (*Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb.)、荇菜 (*Nymphoides peltatum* (Gmel.) O. Kuntze) 等对铜绿微囊藻、蛋白核小球藻 (*Chlorella pyrenoidesa*)、东海原甲藻 (*Prorocentrum donghaiense*)、塔玛亚历山大藻 (*Alexandrium tamarense*)、斜生栅藻 (*Scenedesmus obliquus*)、雷氏衣藻 (*Chlamydomonas reinhardtii*)、集胞藻 (*Synechocystis* sp.) 具有化感抑制作用。此外, 浮叶植物: 睡莲 (*Nymphaea tetragona*)、黄花水龙 (*Ludwigia peploides* (Kunth) Kaven)、水罨粟 (*Hydrocleys nymphoides*)、水蕹菜 (空心菜) (*Ipomoea aquatica* Forsk.) 等对铜绿微囊藻、蛋白核小球藻、斜生栅藻、微囊藻 (*Microcystis* spp.)、小球藻 (*Chlorella* spp.) 具有化感抑制作用。浮水植物化感物质抑制藻类的机理主要有改变藻细胞酶活性、对光合作用的影响、

破坏藻细胞结构、对细胞超微结构的影响等。张振业(2013)发现凤眼莲根系水提取物和甲醇浸提物能显著抑制铜绿微囊藻的生长,根系乙酸乙酯萃取物导致藻细胞光合速率与呼吸速率明显降低、超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性下降、藻蛋白含量和丙二醛含量均下降,其可能含有的化感抗藻物质为 *N*-苯基-1-萘胺和 *N*-苯基-2-萘胺。有趣的是,舒阳(2006)发现活体和干体凤眼莲浸出液对赤潮藻也有很好的抑制作用,并且随着浸出液浓度的升高,其对赤潮藻生长的抑制作用逐渐加强,且高温可使浸出液中化感物质的活性改变。研究得出活体凤眼莲浸出液对东海原甲藻、球形棕囊藻(*Phaeocystis globosa* Scherffel)、锥状斯氏藻(*Scrippsiella trochoidea*)生长的 96h 的半致死浓度(LC₅₀)分别为 0.93g/L、4.9g/L、9.8g/L。干体凤眼莲浸出液对三种赤潮藻生长的 48h 的致死浓度(LC₁₀₀)分别为 20g/L、30g/L、100g/L。Gutierrez 和 Paggi(2014)也指出凤眼莲和槐叶苹两类浮水植物可化感拒食水蚤 *Ceriodaphnia dubia*,并改变和降低水蚤的生命周期。温度越高,两类浮水植物的化感作用越强。

沉水植物因其完全水生的特点,对淡水生态系统中的环境胁迫反应最为敏感,不仅能吸收水体中大量的营养物质,而且是水体中的氧气泵,能增加水体的透明度,一些沉水植物还能释放化感物质抑制蓝绿藻的生长。鲜啟鸣等(2006)比较了两种淡水沉水植物金鱼藻(*Ceratophyllum demersum*)和苦草(*Vallisneria spiralis* (Lour.) Hara)中挥发性物质对铜绿微囊藻的化感抑制作用,发现在 100mg/L 浓度下,新鲜植物挥发油的抑藻作用非常显著,两种植物抑藻活性相近,但是在干粉材料中金鱼藻挥发油的抑藻活性明显强于苦草,且挥发油浓度与抑藻活性呈正相关。新鲜植物挥发油中含有 40%的邻苯二甲酸酯,而在干粉挥发油中 70%为脂肪族化合物和萜类物质。王红强等(2010)采用了 GC-MS 联用技术鉴定出伊乐藻(*Elodea nuttallii*)中的 9 种生物碱成分,发现添加总生物碱的处理组中铜绿微囊藻生物量均受到了抑制。在总生物碱的浓度为 62.0mg/L 时,3d 后铜绿微囊藻的抑制率为 44.0%。巨颖琳和李小明(2011)在对南四湖广泛分布的 3 种沉水植物菹草(*Potamogeton crispus*)、光叶眼子菜(*Potamogeton lucens*)和金鱼藻的化感抑藻研究时,发现 3 种沉水植物与铜绿微囊藻共培养时均能抑制铜绿微囊藻的生长。生物量为 10g/L 和 5g/L 时,菹草对低起始密度的铜绿微囊藻抑制作用较明显;光叶眼子菜生物量为 7g/L 和 4g/L 时,对铜绿微囊藻的生长有强烈的抑制作用,但金鱼藻仅对低起始密度的铜绿微囊藻抑制作用明显。3 种沉水植物对铜绿微囊藻的抑制作用强弱顺序依次为:光叶眼子菜>菹草>金鱼藻。闫志强等(2015)发现 5 种常见的沉水植物黑藻(*Hydrilla verticillata*)、伊乐藻、穗花狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)、苦草(*Vallisneria spiralis*)和皇冠草(*Echinodorus amabilis*)与斜生栅藻共培养抑藻效果最明显。除黑藻外,其他 4 种植物的浸提液培养斜生栅藻时均表现出对斜生栅藻明显的抑制效果。5 种植物的种植水则

表现出相对较弱的抑藻效果。Chang 等 (2015) 指出水生植物与藻类之间存在化感互动, 如沉水濒危物种海菜花 (*Ottelia acuminata*) 种植水对铜绿微囊藻有一定促进作用, 铜绿微囊藻分泌物对海菜花种子发芽影响不显著, 但能明显降低海菜花的幼苗活力、抑制海菜花幼苗生长, 如根系和第二真叶生长受阻。因此, 蓝藻对这一濒危物种的化感抑制, 将影响海菜花的建群, 甚至导致其消失, 或会阻碍其生态恢复。关于沉水植物的化感抑藻作用, 吴振斌等 (2016) 的著作《大型水生植物对藻类的化感作用》详尽介绍了不同科沉水植物的抑藻效应、化感物质及分离鉴定、抑藻机理、作用模式和影响因素等。

三、海洋生态系统中的化感作用

近年来, 海洋微藻间的化感作用越来越引起国内外学者的重视。其实, 微藻间的化感作用在解释有害赤潮的爆发、消散以及浮游植物群落结构演替方面起着关键性的作用。潘远健等 (2015) 发现湛江等鞭金藻 (*Isochrysis zhanjiangensis*)、青岛叉鞭金藻 (*Dicrateria inornata*) 胞外滤液对杜氏盐藻 (*Dunaliella salina*) 的生长有明显的抑制作用, 杜氏盐藻胞外滤液明显地抑制小球藻 (*Chlorella vulgaris*) 的生长。青岛叉鞭金藻、湛江叉鞭金藻 (*Dicrateria zhanjiangensis* Hu. Var. sp)、球等鞭金藻 (*Isochrysis galbana*)、小球藻胞外滤液萃取物分别至少由 6 种、8 种、6 种、6 种物质组成。孙颖颖等 (2009) 利用交叉培养的方法, 发现球等鞭金藻胞外滤液浓度大于 40% 时, 显著抑制三角褐指藻 (*Phaeodactylum tricornutum* Bohlin)、新月菱形藻 (*Cylindrotheca closterium*) 和牟氏角毛藻 (*Chaetoceros muelleri*) 的生长。当胞外滤液浓度大于 80% 时, 对纤细角毛藻 (*Chaetoceros gracilis*) 的生长也表现出抑制作用。纤细角毛藻、新月菱形藻、牟氏角毛藻的滤液浓度大于 40% 时, 对球等鞭金藻表现出显著抑制作用; 三角褐指藻胞外滤液浓度大于 80% 时, 才能抑制球等鞭金藻的生长。杨维东等 (2008) 发现利玛原甲藻 (*Prorocentrum lima*) 在共培养条件下对塔玛亚历山大藻 (*Alexandrium tamarense*)、海洋卡盾藻 (*Chattonella marina*) 和东海原甲藻 3 种赤潮藻生长有不同程度的抑制作用。利玛原甲藻无藻细胞滤液对东海原甲藻和海洋卡盾藻有抑制作用, 其中对东海原甲藻的抑制作用更明显。其产生的腹泻性贝类毒素 (diarrhetic shellfish poisoning, DSP) 粗提物对 3 种藻的影响最为明显, 甚至可完全抑制海洋卡盾藻的生长。Cai 等 (2014) 报道海洋微藻东海原甲藻与三角褐指藻 (*Phaeodactylum tricornutum*) 之间存在化感互动。在共培实验中, 两藻均释放化感物质, 从而互相影响。这种化感互动与初始藻密度、藻生长阶段等有关, 将影响赤潮的爆发和演替。

如何利用海洋环境中的生态因子进行赤潮的防控日益受到人们的重视, 其中利用大型海藻与微藻间的相互作用来预防或控制赤潮是一个新的研究方向。安蓁