

根系分泌物中的化感物质研究概述

李彦鹏, 郭红霞, 代丹丹, 郝西, 杨铁钢^{*}
(河南省农业科学院 经济作物研究所, 河南 郑州 450002)

摘要: 根系分泌物在根际区域与外界进行物质、能量、信息交流过程中扮演着不可缺少的角色, 其中的化感物质是一类具有重要生理功能的物质。为此, 重点阐述了根系分泌物的种类、产生机制与分泌机理, 总结了根系分泌物化感作用以及研究方法, 并对化感物质的研究做了进一步的展望。

关键词: 根系分泌物; 化感物质; 连作障碍

中图分类号: Q945.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-3268(2009)09-0094-05

Advances of Research on Allelopathy of Root Exudates

LI Yan-peng, GUO Hong-xia, DAI Dan-dan, HAO Xi, YANG Tie-gang^{*}
(Institute of Industrial Crops Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002 China)

Abstract: Root exudates play an important role in interaction with environment through material, energy and information in the rhizosphere. Allelochemical of root exudates is a kind of important physiological compound. This review described the composition, the generation mechanism and release of root exudates and summarized the allelopathy of root exudates and research method of allelopathy. Moreover, the prospects of the studies of allelochemicals were discussed.

Key words: Root exudates; Allelochemical; Continuous cropping obstacle

植物根系向环境中释放分泌物是根系重要特性之一。最早根系分泌物的研究始于1904年德国微生物学家 Hilten 提出的根际 (rhizosphere) 概念^[1]。根系分泌物是指植物根系向周围环境释放的各种化学物质。在根系分泌物中, 研究较多的是化感物质。化感作用 (allelopathy) 是由德国 Molisch 在1937年提出来的, 指的是所有类型植物之间的生物化学作用, 微生物也包括其中。Rice 定义的化感作用为: 一种植物, 包括微生物, 通过释放到周围环境中的化学物质直接或者间接 (有害或者有益) 影响另一种植物^[2]。这是个很广泛的定义, 几乎覆盖了植物生态化学的所有方面^[3]。也有学者认为, 化感作用仅指有害的影响^[4]。后来 Rice 把自毒作用——连作障碍也认为是化感作用。在各种根系分泌物中, 有一部分或者其进一步的分解产物具有化感作用。另外, 化感作用在植物中广泛存在, 如: 高粱^[5~7]、水

稻^[8, 9]、小麦^[10, 11]、大豆^[12]、玉米^[13]、黄瓜^[14]、棉花^[15, 16]等。化感作用是根系分泌物研究中的重要一方面, 研究化感作用对农业生产有着理论和实践上的意义。鉴此, 主要对根系分泌物中的化感作用进行了综述并做了进一步展望。

1 根系分泌物的种类

根系分泌物的种类很多, 包括无机离子、 H^+ 、电子, 更主要的是有机物质。根系分泌物的类别如表1所示^[17], 主要有糖类、氨基酸与氨基化合物、有机酸、多酚化合物、甾醇、生长因子、酶、类黄酮等。低分子量根系分泌物, 如有机酸和氨基酸, 能够通过分解、螯合、氧化—还原等作用来改变重金属在土壤中的溶解性、被吸附、被解吸附作用以及迁移^[18~20]。根系分泌的酚酸类物质是重要的化感物质, 如对羟基苯甲酸、阿魏酸、丁香酸、肉桂酸、苯甲酸等, 能够

收稿日期: 2009-06-09

作者简介: 李彦鹏 (1979-), 男, 河南郑州人, 硕士, 主要从事棉花栽培生理生化研究。

通讯作者: 杨铁钢 (1967-), 男, 河南长垣人, 研究员, 博士, 主要从事棉花栽培生理和发育调控研究。

表 1 根系分泌的有机化合物

根系分泌物类别	种类	功能
单糖和多糖	阿拉伯糖、葡萄糖、果糖、半乳糖、麦芽糖、蜜三糖、鼠李糖、核糖、蔗糖、木糖、甘露糖、各种成分的粘质(mucilages of various compositions)、寡糖	给微生物提供有利的生长环境
氨基酸和氨基化合物	包括 20 种氨基酸、氨酪酸(aminobutyric acid)、高丝氨酸(homoserine)、 γ -氨基丁酸(γ -aminobutyric)、 β -丙氨酸(β -alanine)、丁氨酸硫醚(cystathionine)、麦根酸(mugineic acid)、脱氧麦根酸(deoxymugineic)、植物铁载体(phytosiderophores)、瓜氨酸(citrulline)、胱硫醚(cystathionine)、胱氨酸(cystine)、氨基乙酸(glycine)、鸟氨酸(ornithine)、苯基丙氨酸(phenylalanine)、	抑制线虫类和不同植物根的生长
脂肪酸	甲酸(Formic)、乙酸(acetic)、丁酸(butyric)、丙酸(propionic)、乌头酸(aconitic)、苹果酸(malic)、抗坏血酸(ascorbic)、顺丁烯二酸(maleic)、柠檬酸(citric)、异柠檬酸(isocitric)、草酸(oxalic)、反丁烯二酸(fumaric)、丙二酸(malonic)、丁二酸(succinic)、酒石酸(tartaric)、草酰乙酸(oxaloacetic)、丙酮酸(pyruvic)、草酰戊二醛(oxaloglutaric)、乙醇酸(glycolic)、莽草酸(shikimic)、 α -羟基异丁酸(acetonic)、正戊酸(valeric)、葡萄糖酸(gluconic)	植物生长调节剂或者抑制剂
芳香族酸	苯甲酸(benzoic)、对羟基苯甲酸(p-hydroxybenzoic)、咖啡酸(caffeic)、对-香豆酸(p-coumaric)、阿魏酸(ferulic)、没石子酸(gallic)、龙胆酸(gentisic)、原二茶酸(protocatechuic)、水杨酸(salicylic)、芥子酸(sinapic)、丁香酸(syringic)、香草酸(vanillic)	依赖于浓度来发挥刺激作用
多酚化合物	黄烷醇(Flavanol)、黄酮(flavones)、类黄酮醇(flavanones)、花色苷(anthocyanins)、异黄酮(isoflavonoids)	植物生长抑制剂或者依赖于浓度来发挥刺激作用
长链脂肪酸	亚油酸(Linoleic)、亚麻酸(linolenic)、油酸(oleic)、软质酸(palmitic)、硬脂酸(stearic)	植物生长调节剂
甾醇	菜油甾醇(Campesterol)、胆固醇(cholesterol)、谷甾醇(sitosterol)、豆甾醇(stigmasterol)	植物生长调节剂
生长因子(growth factors)	对氨基苯甲酸(p-amino benzoic acid)、生物素(biotin)、胆碱(choline)、N-甲基烟酸(N-methyl nicotinic acid)、烟酸(niacin)、泛酸(pantothenic)、维生素 B ₁ (thiamine)、维生素 B ₂ (riboflavin)、维生素 B ₆ (pyridoxine)	促进植物生长
酶	淀粉酶(Amylase)、转化酶(invertase)、过氧化物酶(peroxidase)、酚酶(phenolase)、磷酸酶(phosphatase)、多聚半乳糖醛酸酶(polygalacturonase)、蛋白酶(protease)	
类黄酮	栎素(Quercitrin)、槲皮黄酮(quercetin)、芸香苷(rutin)、山奈酚(kaempferol)	
二氢黄酮和核苷酸	腺嘌呤(Adenine)、二氢黄酮(flavonone)、鸟嘌呤(guanine)、胞嘧啶核苷(uridine)、尿嘧啶核苷(cytidine)	
其他	茁长素(auxins)、7-羟基-6-甲氧基香豆素(scopoletin)、氢氰酸(hydrocyanic acid)、糖苷(glucosides)、没有鉴定的与茛三酮阳性反应物质(unidentified ninhydrin-positive compounds)、没有鉴定的水溶性蛋白质、还原物质、乙醇、氨基乙酸(glycinebetaine)、肌醇(inositol)、肌醇类似化合物(myoinositol-like compounds)、铅诱导多肽、苯二酚(dihydroquinone)、高粱酮内酯(sorgoleone)、异羟肟酸(hydroxamic acids)	植物生长抑制剂或者依赖于浓度来发挥刺激作用

抑制一些植物根系的萌发、生长^[10, 11, 13, 14, 21]。

2 根系分泌物的产生机制与分泌机理

植物根系分泌物质是根系一种固有的生理现象,从代谢角度来考虑,根系分泌物的产生基本上有 2 条途径,即植物的代谢途径和非代谢途径^[2]。代谢途径又可分为初级代谢和次生代谢,初级代谢为植物的生长、发育、繁殖提供能量及信息,次生代谢的产物不参与植物的生长、发育、繁殖。在根细胞产生的初级代谢产物一部分参与循环的同时,在不同的环境下分泌特定化合物可以分泌到根际区域。而次生代谢产物是在植物抵制外来环境的侵袭、防御外来因素干扰时等产生的。酚类化合物、萜类(terpenoids)化合物是两类研究的比较清楚的化感物质。植物中酚类物质

来源于莽草酸途径,萜类物质来源于甲羟戊酸(mevalonic acid)途径。在更高等植物中,有 2 条途径来形成 C₅ 萜类单体,即异戊二烯基焦磷酸(isopentenyl diphosphate): (1)在质体中的 3-磷酸甘油醛-丙酮酸(glyceraldehyde-3-phosphate/ pyruvate pathway)途径; (2)在细胞质中的乙酸-甲瓦龙酸途径(acetate/ mevalonate pathway)^[23]。现在的研究认为,根系分泌物主要是通过 3 种途径分泌到根际区域:扩散、离子通道、小泡运输(vesicle transport)^[24],而后通过土壤吸附作用转运到其他地方。扩散主要分泌低分子有机化合物,如糖、氨基酸、羧酸(carboxylic acids)、酚类(phenolics)等,是根据根细胞细胞质浓度(毫摩尔级)与根际区域浓度(微摩尔级)的差别被动分泌到体外的。第 2 种方式是离

子通道。一些化合物,特别是羧酸(如:柠檬酸、苹果酸、草酸),在营养缺陷或者铝毒下分泌的浓度很高,不能通过根细胞膜进行扩散作用,这时候需要阴离子通道介入来控制这些羧酸的释放^[25]。如在铝胁迫下,耐铝菜豆品种根系分泌的柠檬酸比敏感品种高 10 倍^[26]。第 3 种方式是小泡运输,小泡主要运输高分子化合物^[27],酚类^[28, 29]、植物铁载体^[30](phytosiderophores)也可以通过小泡储存和释放,但是其详细的机制还不清楚。根系分泌物种类繁多,不同种类化合物分泌的方式可能不同,同时同种化合物的分泌量也受到养分胁迫、发育阶段、微生物数量、光强度、温度、等因素的影响^[31]。

3 根系分泌物的化感作用

Rice^[32]把化感物质分成了 14 大类,然而在根系分泌物中,只有一部分具有潜在的化感作用。其实在自然界中,根系分泌物具有化感作用的是很少一部分,是因为某一种化合物在自然界中可以“扮演”多个角色,包括作为化感物质,这依赖于植物所处的特定环境^[3],也就是说一种化合物在一种情况下具有化感作用,在另一种情况下可能不具有化感作用。是否具有化感作用主要取决于其在环境中的释放模式、植物性毒性的作用(phytotoxic action)、生物活性浓度、持久性及其最终形式。这是因为化合物的浓度、滞留时间、最终形式是受土壤中诸多因素控制的^[33]。表 1 中所列的根系分泌物,绝大多数化合物不具有化感作用。Vaughan^[34]认为,酚酸类物质也不能认为是化感物质,因为很难在自然界中证明它的化感效应,如:水稻根分泌的酚酸在田间达不到显示化感效应所需的浓度^[35],但是,有大量的研究认为,在合适的浓度和条件下,酚酸类物质是具有化感作用的^[10, 11, 13, 14, 21, 36, 37]。萜类物质,特别是单萜,比酚酸类物质有更低的水溶性,其稀释和没有完全溶解的溶液也具有潜在的化感作用^[38]。一些氨基酸和糖类物质可以修饰诸如酚酸类等化感物质的化感效应,如:在研究牵牛花(*Ipomoea hederacea*)时发现,甲硫氨酸、葡萄糖、硝酸盐能够修饰香豆酸的化感效应^[39]。

4 根系分泌物化感物质的分离与鉴定

根系分泌物中化感物质的分离与鉴定,是化感作用研究的重要方面。根系分泌物的化感作用研究包括:根系分泌物的收集、根系分泌物中化感物质的分离、根系分泌物中化感物质的鉴定、根系分泌物中化感物质的生物测定等。根系分泌物收集方法主要

有:溶液培养收集、基质培养(蛭石培、沙培、琼脂培)收集、土培收集、自动连续收集系统等^[40]。其中,自动提取根系分泌物装置能全面的、不受干扰的收集样品的根系分泌物,这种方法是把供试植株种植在容器中,下端连接层析柱,并与恒流泵连接,恒流泵把营养液重新回流到容器中,在特定的时间内对根系分泌物进行收集,最后用甲醇等溶液浸泡凝胶,得到的浸提液过滤浓缩^[41]。这种方法能够较全面的收集植物的根系分泌物。根系分泌物收集后,需要对化感物质进一步分离,常用的方法有萃取法、离子交换法、分子膜与超速离心法^[40]等。离子交换法对根系分泌物分离的较好,这种方法是利用根系分泌物待测组分与杂质的极性差异,采用特定的填料作为固定相(主要是树脂),利用待测组分和杂质在固定相上的交换能力的不同,从而达到分离的目的。分离好的化感物质需要进一步鉴定,以了解掌握其结构与性质。用于化感物质鉴定的仪器有:气相色谱-质谱仪(GC/MS)、液相色谱-质谱仪(LC-MS)、核磁共振仪等。目前常用的是 GC/MS^[42],其成本较低,适合大规模检测,但是对于热稳定性差、易分解以及具有生理活性的物质,GC/MS 不能检测。根系分泌物化感物质的生物测定主要是种子发芽试验。通常发芽试验是在培养皿中进行,将经挑选的种子放入已被根系分泌物饱和的基质上,在合适的条件下培养。ECAM(equal-compartment-agar-method)方法对于大规模检测化感作用十分有利,该方法是用白色的纸板把容器(如:烧杯等)分成 2 个相等的小隔间,但距离琼脂表面大约 1cm 左右,这样排除了上部光资源竞争问题,而先种的一面植物的根系分泌物能够自由扩散另一面,从而作用于晚种的植株^[43]。

5 展望

根系分泌物中化感物质的研究已成为当前研究的热点之一,国内外研究的重点在于化感物质的分离与鉴定以及抑制杂草与连作障碍的研究等。分离与鉴定大多是在实验室中完成的,然而在大田中鉴定出的化感物质是否真的有化感作用,是该方面研究的难点,因为土壤中影响化感物质的因素很多,是处在植物根系、根际区域、微生物相互作用共同体这个环境中的;另一方面,化感效应的影响因素解析也很复杂,而且涉及化学、物理学、生态学、微生物学、土壤学等诸多学科,无疑给化感作用的研究带来了巨大困难。抑制杂草的研究取得了一定成果,减少

了除草剂的使用,净化了环境,但是连作障碍的研究却遇到了很多难题。虽然鉴定出了很多的化感物质,但怎么消除化感作用没有得到解决,目前用的较多的方法是微生物降解、作物轮作,效果不是很明显,没有从根本上解决问题。

植物受到自身或者它种植物的化感作用,是一种自然现象,有其深刻的产生机制,是经过多年进化的结果,我们应该从这个认识平台上来解决问题,比如可以主动诱导其产生抗化感作用的“抗体”,就像动物中产生的抗体以及微生物中的耐药性。采取的措施是在植物幼苗期给予它抗化感作用的机制,然后移栽到大田中。同时可以深入研究这种机制,依靠植物自身的适应机制从根本上解决化感作用,而不是从消除化感物质这个途径来解决。如果能够阐明这种机制,将在生产上具有重要的意义,利用这个理论我们可以采用移栽的方式,把具有“抗性”的幼苗移栽到大田中,从而能够解决连作障碍问题。

参考文献:

- [1] Hartmann A, Rothballer M, Schmid M. Lorenz hiltner, a pioneer in rhizosphere microbial ecology and soil bacteriology research[J]. *Plant and Soil*, 2008, 312(1): 7—14.
- [2] Rice E L. Allelopathy[M]. Academic Press Inc, 1984: 320—343.
- [3] Inderjit, Duke S O. Ecophysiological aspects of allelopathy[J]. *Planta*, 2003, 217(4): 529—539.
- [4] Lambers H, Chapin F S, Pons T L. Plant physiological ecology [M]. New York: Springer-Verlag, 1998: 413—415.
- [5] Alsaadawi I S, Al-Uqaili J K, Alrubeaa A J, *et al.* Allelopathic suppression of weed and nitrification by selected cultivars of *Sorghum bicolor* (L.)moench[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1986, 12(1): 209—219.
- [6] Einhellig F A, Rasmussen J A. Prior cropping with grain sorghum inhibits weeds[J]. *Plant and Soil*, 1989, 115(3): 951—960.
- [7] Roth C M, Shroyer J P, Paulsen G M. Allelopathy of sorghum on wheat under several tillage systems[J]. *Agronomy Journal*, 2000, 92(5): 855—860.
- [8] Dilday R H, Lin J, Yan W. Identification of allelopathy in the USDA-ARS rice germplasm collection[J]. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 1994, 34(7): 907—910.
- [9] Sadhu M, Das T. Root exudates of rice seedlings. The influence of one variety on another[J]. *Plant and Soil*,

1971, 34(1): 541—546.

- [10] Al Hamdi B, Inderjit, Olofsson M, *et al.* Laboratory bioassay for phytotoxicity: An example from wheat straw[J]. *Agronomy Journal*, 2001, 93(1): 43—48.
- [11] Guenzi W D, Mccalla T M. Phenolic acids in oats, wheat, sorghum, and corn residues and their phytotoxicity[J]. *Agronomy Journal*, 1966, 58(3): 303—304.
- [12] 阎飞, 韩丽梅, 孙衍, 等. 大豆连作土壤中化感物质浸提剂的生物筛选[J]. *吉林农业科学*, 2000, 25(1): 8—12.
- [13] 柴强, 冯福学. 玉米根系分泌物的分离鉴定及典型分泌物的化感效应[J]. *甘肃农业大学学报*, 2007, 42(5): 43—48.
- [14] 胡元森, 李翠香, 杜国营, 等. 黄瓜根分泌物中化感物质的鉴定及其化感效应[J]. *生态环境*, 2007, 16(3): 954—957.
- [15] 李彦斌, 刘建国, 李凤, 等. 棉花植株水浸提液化感效应的研究[J]. *中国生态农业学报*, 2008, 16(6): 1489—1494.
- [16] Liu J G, Li Y B, Jiang G Y, *et al.* Allelopathic effects of cotton in continuous cropping[J]. *Allelopathy Journal*, 2008, 21(2): 299—306.
- [17] U N C. Types, amounts, and possible functions of compounds released into the rhizosphere by soil-grown plants[M] // R Pinton Z V, Nannipieri P. *The Rhizosphere: Biochemistry and Organic Substances at the Soil-Plant Interface*, second edition. New York: Marcel Dekker, Inc, 2000: 19—40.
- [18] Mench M, Morel J L, Guckert A, *et al.* Metal binding with root exudates of low molecular weight[J]. *European Journal of Soil Science*, 1988, 39(4): 521—527.
- [19] Clemens S, Palmgren M G, Krämer U. A long way ahead; understanding and engineering plant metal accumulation[J]. *Trend Plant Science*, 2002, 7(7): 309—315.
- [20] 旷远文, 温达志, 钟传文, 等. 根系分泌物及其在植物修复中的作用[J]. *植物生态学报*, 2003, 27(05): 709—717.
- [21] Debbie J R, Cherney J A P J. Fibre and soluble phenolic monomer composition of morphological components of sorghum stover[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1991, 54(4): 645—649.
- [22] 吴凤芝, 赵凤艳. 根系分泌物与连作障碍[J]. *东北农业大学学报*, 2003, 34(1): 114—118.
- [23] Lichtenthaler H K, Rohmer M, Schwender J. Two independent biochemical pathways for isopentenyl

- diphosphate and isoprenoid biosynthesis in higher plants[J] . *Physiologia Plantarum*, 1997, 101 (3): 643—652.
- [24] Bertin C, Yang X, Weston L A. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere[J] . *Plant and Soil*, 2003, 256(1): 67—83.
- [25] Samuels A L, Fernando M, Glass A D M. Immunofluorescent localization of plasma membrane H^+ -AT-Pase in barley roots and effects of K nutrition [J] . *Plant Physiology*, 1992, 99(4): 1509—1514.
- [26] Miyasaka S C, Buta J G, Howell R K, *et al.* Mechanism of aluminum tolerance in snapbeans; root exudation of citric acid[J] . *Plant Physiology*, 1991, 96(3): 737—743.
- [27] Battey N H, Blackbourn H D. The control of exocytosis in plant cells[J] . *New Phytologist*, 1993, 125(2): 307—338.
- [28] Chrispeels M J, Raikhel N V. Short peptide domains target proteins to plant vacuoles[J] . *Cell*, 1992, 68 (4): 613—616.
- [29] Rougier M. Secretory activity of the root cap[M] // Tanner W, Leowus F A. *Plant carbohydrates II, extracellular carbohydrates; encyclopedia of plant physiology*. Berlin: Springer, 1981: 542—574.
- [30] Nishizawa N, Mori S. The particular vesicle appearing in barley root cells and its relation to mugineic acid secretion[J] . *Journal of Plant Nutrition*, 1987, 10(9): 1013—1020.
- [31] 陈龙池, 廖利平, 汪思龙, 等. 根系分泌物生态学研究[J] . *生态学杂志*, 2002, 21(6): 57—62.
- [32] Rice E L. *Allelopathy* [M] . New York: Academic Press Inc 1974.
- [33] Inderjit, Weiner J. Plant allelochemical interference or soil chemical ecology[J] . *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2001, 4(1): 3—12.
- [34] Vaughan D, Ord B G. Excretion of potential allelochemicals and their effects on root morphology and nutrient contents[M] // Atkinson D. *Plant root growth: an ecological perspective*. Oxford: Blackwell, 1991: 399—421.
- [35] Olofsdotter M, Rebulanan M, Madrid A, *et al.* Why phenolic acids are unlikely primary allelochemicals in rice[J] . *Journal of Chemical Ecology*, 2002, 28(1): 229—242.
- [36] Blum U. Allelopathic interactions involving phenolic acids[J] . *Journal of Nematology*, 1996, 28 (3): 259—267.
- [37] Blum U, Shafer S R, Lehman M E. Evidence for inhibitory allelopathic interactions involving phenolic acids in field soils; Concepts vs. an experimental model[J] . *Critical Reviews in Plant Sciences*, 1999, 18 (5): 673—693.
- [38] Weidenhamer J D, Macias F A, Fischer N H, *et al.* Just how insoluble are monoterpenes[J] . *Journal of Chemical Ecology*, 1993, 19(8): 1799—1807.
- [39] Blum U, Gerig T M, Worsham A D, *et al.* Modification of allelopathic effects of p-coumaric acid on morning-glory seedling biomass by glucose, methionine, and nitrate[J] . *Journal of Chemical Ecology*, 1993, 19(12): 2791—2811.
- [40] 朱国鹏. 根系分泌物研究方法(综述)[J] . *亚热带植物科学*, 2002, 31(S1): 16—22.
- [41] Tang C, Young C. Collection and identification of allelopathic compounds from the undisturbed root system of bigalta limpgrass (*Hemarthria altissima*) [J] . *Plant Physiology*, 1982, 69(1): 155—160.
- [42] 周艳丽. 大蒜(*Allium sativum* L.) 根系分泌物的化感作用研究及化感物质鉴定[D] . 杨凌: 西北农林科技大学, 2007.
- [43] Wu H, Pratley J, Lemerle D, *et al.* Laboratory screening for allelopathic potential of wheat (*Triticum aestivum*) accessions against annual ryegrass (*Lolium rigidum*) [J] . *Australian Journal of Agricultural Research*, 2000, 51(2): 259—266.