

文章编号: 1674-7054(2022)01-0095-05



植物化感作用及其在橡胶复合生态系统的应用

马振升^{1,2}, 吴志祥¹, 祁栋灵¹

(1. 中国热带农业科学院 橡胶研究所/农业农村部儋州热带作物科学观测实验站 海南 儋州 571700;
2. 海南大学 生态与环境学院, 海南 儋州 571700)

摘要: 植物化感作用在自然界中有着极其重要的地位, 在植物与其周围生物的信息传递之间起着至关重要的作用。本文简述了植物化感作用的概念, 综述了植物化感作用的4种类型, 即植物化感偏害作用、植物化感自毒作用、植物化感自促进作用、植物互惠作用, 介绍了近年来化感作用在橡胶树上的研究进展, 展望了植物化感作用在橡胶复合生态系统的利用方向。

关键词: 化感作用; 橡胶复合生态系统; 作用机制; 应用

中图分类号: Q 945; S 718 **文献标志码:** A

引用格式: 马振升, 吴志祥, 祁栋灵. 植物化感作用及其在橡胶复合生态系统的应用 [J]. 热带生物学报, 2022, 13(1): 95-99. DOI: [10.15886/j.cnki.rdsxb.2022.01.014](https://doi.org/10.15886/j.cnki.rdsxb.2022.01.014)

在农林生态系统, 农林作物之间生物化学作用普遍存在^[1], 农林生态系统群落里的作物可通过其器官比如茎叶的挥发与淋溶、根系器官分泌或者作物残体及凋落叶等方式向其生存的周边环境释放生物化学物质, 进而对周围邻近作物的生长和发育产生影响, 因此, 植物化感作用在自然界中有着极其重要的地位, 在植物与其周围生物的信息传递之间起着至关重要的作用。巴西橡胶树 (*Hevea brasiliensis*, 俗称橡胶树) 是世界范围内重要的热带产胶植物, 在南美洲、亚洲、非洲被广泛商业栽培, 橡胶树的主产品天然橡胶是重要战略资源和工业原料, 并被广泛应用于国防、工业、交通、卫生、医药等领域^[2]。随着橡胶农林复合生态系统模式的不断涌现和土地利用率的大幅提高, 橡胶农林复合系统绿色可持续发展越来越受到世界的关注和重视^[2]。近些年来, 在橡胶农林复合生态系统构建应用研究上, 已有的研究大多集中在复合系统的光热、水肥和病虫害方面, 而对橡胶复合生态系统内作物间生物化学作用方面的研究较

匮乏。深入开展植物化感作用在橡胶农林复合生态系统利用研究, 对发挥作物品种在植胶区的产量潜力、进一步稳定天然橡胶生产保护区的种植面积、保证植胶区天然橡胶的生产供给、助推乡村产业振兴、提高胶农收入以及改善环境生态均具有重要意义。为此, 笔者对植物化感作用的概念、类型及机制的研究发展及化感作用在橡胶树研究实践等方面的研究进展进行了综述, 以期为进一步深入开展橡胶农林复合生态系统化感作用研究提供参考。

1 植物化感作用的概念

奥地利学者 MOLISCH 最早提出“化感作用”的概念, 他认为, 植物的化感作用是植物经由体内分泌某种化学物质来对外界的环境造成影响。直到 1959 年, 关于其整体性的研究才陆续展开^[3]。在 RICE 的著作《Allelopathy》中给出了植物化感作用的定义, 即植物经由向环境中释放化学物质, 这些释放出来的化学物质对其他植物或微生物产

收稿日期: 2022-01-02

修回日期: 2022-01-16

基金项目: 海南省自然科学基金高层次人才项目 (320RC736); 国家天然橡胶产业技术体系建设专项项目 (CARS-33-ZP3); 国家重点研发计划 (2020YFD1000600)

第一作者: 马振升 (2001-), 男, 海南大学生态与环境学院 2019 级生态学专业本科生. E-mail: 3353425574@qq.com

通信作者: 祁栋灵 (1979-), 男, 副研究员. 研究方向: 农林生态和环境资源. E-mail: donglingqi@163.com

生影响的过程,上述影响可以是直接的,也可以是间接的,是有利的,也可以是不利的^[4],RICE在其著作中首次提出,植物化感作用的发生及其后续的影响进程,需要一定的化学物质作为媒介,这一观点为后续对化感作用的研究提供了努力方向,进而完善并推进了国内外对于化感作用的研究。

近年来,越来越多的研究者对化感作用以及化感物质的作用机理进行了研究。学者们从孔垂华等^[5]所著的《植物化感(相生相克)作用》一书中得到了他感作用的系统性定义,即:植物的死体或活体通过某种适当途径,向其生活的周围环境释放化学物质,从而影响(直接或间接方式)紧邻或下轮种植的同种或异种植物种子种苗萌发和植物后续生长的效应。由此可见,植物之间的互相作用是通过植物本身释放某种化学物质来实现的,这为之后化感物质的研究打下了基础^[6]。如今,植物他感作用成为生态学领域的重要研究方向,研究尺度上,从分子生态学水平上升到植物生态学水平,从区域尺度扩大到国际尺度^[7-9]。

2 植物化感作用的类型及机制

2.1 植物化感作用类型 作用的作用方式有如下4种^[10]。

2.1.1 根系释放 植物根系会成为化感物质到达外界的媒介,经由土壤传递给四周,某些化感物质具有毒性,从而对周围的植物生长造成影响。

2.1.2 淋溶 自然界中活体植株,经由地上部分茎叶、植物枯枝败叶解体,释放了一些化感物质,通过地表水的冲刷后,最终淋溶到泥土中,而这种化感物质被证实为香豆素类化合物。

2.1.3 腐蚀 植物的枯落物在腐败的过程中,受到土壤微生物或如水分、阳光等非生物资源的综合影响,会释放出化感物质,这类化感物质同样会影响周围植物。

2.1.4 挥发 植物在生长阶段,可以经由枯枝败叶或是其生长的部位产生乙烯等化感物质来直接或间接影响本身或四周植物的正常发展。

2.2 植物化感自毒作用及其机制 植物化感偏害作用亦称植物化感抑制作用,即植物经由淋湿溶解、根系释放、腐烂分解、挥发释放等作用分泌化学物质,以土壤为媒介作用于周围环境中生存的植物,从而影响其生长发育的一种现象^[11-12],如

水稻会对邻近其生长的杂草产生抑制效果一样。

在农作物与杂草间的抑制作用方面,研究较早,且其化感作用最终表现为对杂草抑制效果。化感水稻可以接受杂草生长过程中产生的信息,从而分泌可以抑制杂草生长的化感物质。其本身有一套相应的信号传递机制^[13],在这一过程当中,化感水稻会影响杂草体内功效基因的表达水平,致使杂草的生理生化防御机制发生变化,从而影响杂草的生长。

2.3 植物化感自促作用及其机制 在植物化感上,自毒作用也称为作物连作障碍(consecutive monoculture problems),指在正常作物种植管理下,同一农田区域、连续或者多年种植同种或亲缘关系相近的作物,造成该作物停滞发展、多发病虫害、产量逐年减少、质量逐年变差的现象。植物化感自毒作用已成为生态学研究比较活跃的研究领域^[13]。

2.4 植物互惠作用及其机制 这里所指的自促作用也可称为连作促进作用,指耐连作作物随着连续栽种同一种植物年限的延长,其产量不减反增,越发优质且病虫害相对减少^[15]。如牛膝(*Achyranthes bidentata* Blume)可以在进行重茬之后维持大量的增产,是为数不多的连作自促的一种药用植物^[14]。经分析发现,牛膝连作促进是因为连作增进牛膝根系土壤微生物群落布局。在根系分泌物的作用下,根际土壤微生物彼此利用,互相帮助,有益微生物与有害微生物处于一种巧妙的动态平衡,使得牛膝所处的土壤环境较为适中。因此,牛膝可以有效利用营养物质,进行生长以及增产。从而,使得其品质优于大部分连作药用植物^[13]。

2.5 植物互惠作用及其机制 植物间存在着多种多样的相互作用,但由于受到达尔文主义的影响,“适者生存”、“物竞天择”,将竞争作为物种演化的实质性原因。所以现代生态学者更多的是来研究竞争、捕食等负的种间相互作用类型^[13]。但是种间正相互作用也必不可少。植物间的正相互作用(positive interaction)也称互惠作用(facilitation),是指植物体之间或植物与动物之间的合作是有利的。仅一方有利称为偏利共生(commensalism),如兰花缠绕在乔木的枝干汲取阳光和营养。对双方都有利称为互利共生(mutualism),如有花植物依赖昆虫传粉。还有一

种是原始协作(proto cooperation),也可认为是互利共生的另一类型^[13]。

正相互作用的作用机理有:(1)营养补充说(nutrient supply);(2)遮盖保护说;(3)林冠截流说(canopy interception);(4)水作用力晋升说(hydraulic lift);(5)环境胁迫梯度说(stress gradient hypothesis, SGH)^[16];(6)植物和微生物相互作用说^[17]。

3 化感作用在橡胶树上的研究

曹潘荣等^[18]研究发现,橡胶树叶片水浸出液含有对茶树有影响的化感物质,高浓度时,抑制茶苗萌发以及幼苗生长,低浓度时则促进之,但抑制效果与抑制物浓度息息相关,这是关于橡胶树分泌化感物质浓度上的研究,橡胶树的化感作用随着品种的不同而不同,并推测,橡胶树体内含有影响受体植物生长发育的化感物质^[19],但是其分泌的化感物质的种类和数量尚不清楚,还有待于进一步的研究。

除了与周围植物的关系以外,橡胶树根系在活化土壤养分方面具有一定的作用,尹玉莲等^[20]利用 GC-MS 方法,对橡胶树的根际土壤进行分析,结果表明,在橡胶树土壤浸提液中,存在着十六醇、十六烷、2-甲基-4-乙基苯酚、邻苯二甲酸丁基辛酯、2,4-二硝基苯胺八醛等物质,上述物质具有化感作用,可能来源于橡胶树根系分泌。

根据化感作用的根系释放作用方式,在橡胶复合生态系统中,化感物质会从植物的根系释放到土壤中,进而影响到土壤微生物的群落布局,从而对土壤中致病菌的生长产生影响^[21]。已有研究发现,在橡胶木薯复合生态系统中,木薯会产生化感物质来影响橡胶树土壤根际真菌的群落布局^[22],但关于木薯分泌的化感物质对胶园土壤微生物群落的影响程度还有待于进一步的深入研究。

4 橡胶复合生态系统的发展与应用

复合生态系统是指:农林复合(栽培)在同一块区域上,根据植物不同的生长习性,划分不同的生长区域,将乔木、作物以及六畜结合在一起成为一个可以产生经济效益的生态系统。橡胶复合生态系统则是将橡胶树作为主要的乔木类型。其主要表现形式为胶园间作,我国的胶园间作可分为三个阶段^[23]。

第一阶段:经济作物间作阶段,从 20 世纪 50 年代初至 20 世纪 70 年代初,是我国胶园间作发展过程的摸索阶段。本阶段胶园间作主要以自发、分散的方式种一些农作物(或茶叶等经济作物,主要目的是生产农副产品,解决植胶初期职工的生活问题。

第二阶段:从 20 世纪 70 年代初至 20 世纪 80 年代,是我国胶园间作快速发展阶段。在这段时间里,由于橡胶园风寒自然灾害频繁,橡胶生产损失很大,为了提高橡胶生产的抗灾能力,发展“二线作物”生产,“以短养长”^[24-25],即胶园间作作为一项抗灾减灾的重要措施被提到生产日程上来,胶园间作以边发展、边研究的方式在我国各植胶区大规模迅速发展起来。

第三阶段:从 20 世纪 80 年代末至今,是我国胶园间作发展过程的调整和巩固阶段。在该阶段,胶园间作也曾一度有较快的发展,但随着市场经济的调整,胶园间作生产趋于平稳,虽然间作面积有所减缩,但一些综合效益较佳的胶园间作模式,如橡胶/茶间作模式等得到巩固和发展,并且朝着生态胶园的方向发展。生态胶园建设和研究成为该阶段的主要特点。胶园的合理间作,可增加橡胶树的产胶量并促进其生长^[26]。目前,我国橡胶园种植的主要间作物有豆科植物、益智和砂仁等^[26]。

5 展 望

5.1 利用化感作用防治橡胶复合生态系统的病虫害 植株在受到致病菌或害虫的攻击后,会形成一套独特的防御机制,即自身会产生抵御该种攻击的化学物质。这样的防御机制又分为直接防御和间接防御^[27]。西双版纳是我国的主要橡胶种植区,在种植期间难免发生病虫害。如当遭遇橡副珠蜡蚧(*Parasaissetia nigra* Nietner)时,橡胶树会减少乙烯利的分泌^[28],从而提高自身抗虫能力。或是通过释放一些挥发性气体(大多数属于芳香类化学物质),来引诱天敌(副珠蜡蚧阔柄跳小蜂)进行生物防治^[29-30],既减少了农药的喷洒,又促进橡胶树的生长^[31]。

5.2 利用化感作用来促进橡胶复合生态系统对养分的吸收 胶园里的营养主要来自于枯枝败叶的归还,其中涉及到化感作用影响橡胶复合生态

系统的营养方式。生物循环是森林物质系统中土壤与植物间重要生态过程,包括养分吸收、养分储存和养分归还3个环节。橡胶人工林生态系统中养分元素循环,主要涉及到橡胶树吸收(包括胶乳中的养分)、橡胶树保留、枯枝败叶归还。橡胶树从土壤中的养分吸收量,树体中养分存留量,凋落物中养分归还量,以及养分循环中总流通量大小顺序均为 $N>K>P$,说明了各元素在整个生物循环机制中的特定作用^[32]。不论是橡胶树活体释放还是根系分泌,亦或是枯枝败叶被腐蚀所产生的化感物质,在这其中,都起到了至关重要的作用。

5.3 化感作用可能刺激橡胶复合生态系统的增产 通过外源施用乙烯利的实验显示,橡胶树产胶量增大。乙烯利的存在,不但加剧了黄色体的稳定性,解除凝胶现象而且帮助促进了胶乳的代谢^[33]。范思伟和杨少琼^[34]发现,乙稀利刺激增产效应首要体现在2个方面。

第一个方面是产胶效益,包括:乙烯利可以调节胶乳的酸碱度,在碱化作用下,黄色体膜的ATP酶活性不仅可以得到提高,而且可以使黄色体内的酸碱性质发生变化,提高产胶量;乙烯促进酶的合成,调理部分酶的活性(如提高转化酶的转化能力);促进核酸合成;提高了胶管组织膜的通透性,使得糖类和水分的运输效率不断提升,保障产胶过程中能量的供给。

另一方面是排胶效应,包括:影响黄色体的稳固性,调节橡胶树内的离子浓度变化,维持胶乳的稳定;促进排胶;扩大排胶面。

5.4 化感作用可能通过调节橡胶复合生态系统中水汽通量来影响小气候 巴西野生橡胶树长期生长在南美洲亚马逊河流域的热带雨林,形成了独特生物学习性,如季节要求变化较小;气候要求终年高温;降雨要求较为丰沛;需要充足的光照以适应其生长;生物资源要求丰富多样以进行一系列的化感作用;土壤要求潮湿的红壤等^[35]。亚马逊河流域热带雨林面积占据全球雨林总面积的一半,为全世界面积最大、物种种类和数量最多的热带雨林。在如此丰富的生物资源环境下,橡胶树必然与其周围植物存在有一定的互作作用。但是,橡胶树作为植物,与动物相比较,其不能移动。所以为了完成互作,便只能通过释放或者是分泌化感物质来进行。植物化感作用通过影响有

关酶的分泌(如ATP酶的活性)影响植物活体蒸腾作用和呼吸作用来调节小气候。

目前,对于橡胶树的化感作用研究的还不够深入,只涉及到了根、茎、叶浸提液对作物的作用(促进或者抑制),但是,目前尚不清楚橡胶树所分泌的化感物质的种类和数量,有待进行深入的分析。今后通过对橡胶复合生态系统化感作用的深入研究,有望充分利用化感作用来指导植胶生产,进而发挥作物品种在植胶区的产量潜力、提高经营发展橡胶种植的综合收益、稳定天然橡胶种植面积、保证天然橡胶供给、促进乡村产业振兴。

参考文献:

- [1] 董卓杭, 林文雄. 作物化感作用研究现状及前景展望[J]. 中国生态农业学报, 2001, 9(1): 80-83.
- [2] 祁栋灵, 杨小波, 谢贵水, 等. 以橡胶为主的农林复合生态系统对调控资源利用和生态服务功能的影响[J]. 生态学杂志, 2020, 39(11): 3844-3852.
- [3] MUHAMMAD M S, AMZAD H M, HIKARU A, et al. Performance of Bangladesh indigenous rice in a weed infested field and separation of allelopathy from resource competition [J]. *Weed Biology and Management*, 2019, 19(2): 39-50.
- [4] RICE E L. Allelopathy [M]. 2nd ed. Orlando: Academic Press, 1984: 292-293.
- [5] 孔垂华, 胡飞, 王朋. 植物化感(相生相克)作用[M]. 北京: 高等教育出版社, 2016.
- [6] 朱丽珍, 田英, 王俊, 等. 植物化感作用及其在草地农业生态系统中的应用[J]. *土壤与作物*, 2021, 10(1): 1-17.
- [7] 平晓燕, 王铁梅. 植物化感作用的生态学意义及在草地生态系统中的研究进展[J]. *草业学报*, 2018, 27(8): 175-184.
- [8] 任元丁, 尚占环, 龙瑞军. 中国草地生态系统中的化感作用研究进展[J]. *草业科学*, 2014, 31(5): 993-1002.
- [9] MEINERS S J. Functional correlates of allelopathic potential in a successional plant community [J]. *Plant Ecology*, 2014, 215(6): 661-672.
- [10] 季琳琳. 淮北平原林农复合系统杨树化感作用研究[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2014.
- [11] LIN W X, FANG C X, CHEN T, et al. Rice allelopathy and its properties of molecular ecology [J]. *Frontiers in Biology*, 2010, 5(3): 255-262.
- [12] DUKE S O. Allelopathy: Current status of research and future of the discipline: A Commentary [J]. *Allelopathy Journal*, 2010, 25(1): 17-30.
- [13] 王建花, 陈婷, 林文雄. 植物化感作用类型及其在农业中的应用[J]. 中国生态农业学报, 2013, 21(10): 1173-1183.
- [14] 张重义, 林文雄. 药用植物的化感自毒作用与连作障

- 碍[J]. 中国生态农业学报, 2009, 17(1): 189 - 196.
- [15] MENDES R, KRUIIT M, BRUIJN I, et al. Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria [J]. *Science*, 2011, 332(6033): 1097 - 1100.
- [16] 徐瑾, 王刚, 肖洒. 植物群落中正相互作用的研究进展[J]. 中国科技论文在线, 2008(6): 1 - 12.
- [17] LI S M, LI L, ZHANG F S, et al. Acid phosphatase role in chickpea/maize intercropping [J]. *Annals of Botany*, 2004, 94(2): 297 - 303.
- [18] 曹潘荣, 邹元辉. 胶茶间作的他感作用现象[J]. 茶叶科学, 1997(2): 35 - 37.
- [19] 杨华庚, 颜速亮, 陈慧娟. 橡胶叶水浸提液对花生幼苗早期根系形态及其生理特性的影响[J]. *热带作物学报*, 2014, 35(2): 217 - 222.
- [20] 尹玉莲, 王文斌, 吴小平, 等. 根际土壤浸提液的 GC-MS 分析[J]. 中国农学通报, 2008(2): 437 - 440.
- [21] 袁飞, 刘子凡, 闫文静, 等. 木薯根系分泌物与土壤浸出液对橡胶树 2 种致病菌的化感效果[J]. *热带作物学报*, 2020, 41(8): 1708 - 1713.
- [22] 刘子凡, 刘培培, 闫文静, 等. 间作木薯对橡胶树根际土壤真菌群落结构的影响[J]. *热带作物学报*, 2020, 41(3): 609 - 614.
- [23] 梁玉斯. 橡胶园农林复合生态系统评价研究[D]. 宝岛新村: 华南热带农业大学, 2007.
- [24] 广东省农垦总局海南垦区胶园立体农业调查组. 海南垦区胶园立体栽培调查报告[J]. *热带作物研究*, 1988, 32(2): 1 - 5.
- [25] 中国热带作物学会考察组. 海南农垦国营农场立体农业考察报告[J]. *热带作物研究*, 1990, 41(3): 1 - 9.
- [26] 邓晓保. 热带胶茶人工群落中土壤动物季节变化的研究[J]. *生态学杂志*, 1994, 13(5): 31 - 34.
- [27] FOLLETT P A. Insect-plant interactions: host selection, herbivory, and plant resistance - an introduction [J]. *Entomological Society of America*, 1979, 25(1): 30 - 35.
- [28] 杨建发. 西双版纳州橡胶树重要害虫的发生及防治[J]. *安徽农业科学*, 2017, 45(3): 177 - 181.
- [29] 温丽娜, 符悦冠, 张方平, 等. 副珠蜡蚧阔柄跳小蜂 *Metaphycus parasais-setiae* Zhang and Huang 生物学特性[J]. *中国生物防治*, 2009, 25(2): 112 - 119.
- [30] 张方平, 符悦冠, 韩冬, 等. 斑翅食蚜蚜小蜂的生物学特性[J]. *生态学报*, 2010, 30(17): 4708 - 4716.
- [31] KIRAN S, KUJUR A, PATEL L, et al. Assessment of toxicity and biochemical mechanisms underlying the insecticidal activity of chemically characterized *Boswellia carterii* essential oil against insect pest of legume seeds [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2017, 139: 17 - 23.
- [32] 赵春梅, 曹建华, 蒋菊生, 等. 橡胶人工林生态系统养分积累、分配与生物循环[J]. *中国农学通报*, 2008, 24(10): 467 - 470.
- [33] D'AUZAC J, JACOB J L, PRÉVÔT J C, et al. The regulation of cis-polyisoprene production (natural rubber) from *Hevea brasiliensis* [J]. *Plant Physiology*, 1997, 115(1): 273 - 331.
- [34] 范思伟, 杨少琼. 乙烯利在橡胶树中的刺激增产机理及其副作用[J]. *热带作物研究*, 1986, 7(1): 12 - 19.
- [35] 李国华, 田耀华, 倪书邦, 等. 橡胶树生理生态学研究进展[J]. *生态环境学报*, 2009, 18(3): 1146 - 1154.

Plant allelopathy and its application in the complex rubber tree ecosystem

MA Zhensheng^{1,2}, WU Zhixiang¹, QI Dongling¹

(1. Rubber Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences / Danzhou Observation and Experimental Station of Tropical Crops of the Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Danzhou, Hainan 571700; 2. School of Ecology and Environment, Hainan University, Danzhou, Hainan 571700, China)

Abstract: Plant allelopathy is incredibly important in nature and plays a key important role in the transmission of information between plants and their surrounding organisms. A review was made of the concept of plant allelopathy, and the types and mechanisms of plant allelopathy in recent years such as inhibiting effect and its mechanism, toxic effect and its mechanism, self-promoting effect and its mechanism, and facilitation and its mechanism, as well as the research progress of allelopathy in rubber tree. And an outlook was made on the research in allelopathy in the complex rubber ecosystem.

Keywords: allelopathy; rubber agroforestry ecosystem; mechanism; application

(责任编辑: 谭正洪 责任编辑: 潘学峰)