

酚酸类物质和植物连作障碍的研究进展

王 闯¹, 徐公义¹, 葛长城¹, 毛志泉²

(1. 聊城职业技术学院, 山东 聊城 252000 2. 作物生物学国家重点实验室, 山东农业大学 园艺科学与工程学院, 山东 泰安 271018)

摘 要: 酚酸物质是植物根系分泌物中的重要组分, 连作障碍中酚酸物质发挥着重要的作用, 研究酚酸的作用机理对连作障碍的减缓或克服都有很大的理论与实践意义。现将酚酸物质的来源, 以及酚酸对植株伤害的机理进行综述。

关键词: 酚酸; 连作障碍; 离子吸收; 保护性酶; 激素; 分生组织; 蛋白质

中图分类号: Q 946.81⁺9 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2009)03-0134-04

连作障碍已成为制约一些地区蔬菜、果树等生产可持续发展的重要因素, 它的发生不仅同土壤传染性病害和土壤理化性状变劣有关, 也同根系分泌物和残茬分解物等引起的自毒作用有关^[1-3]。许多研究表明, 根分泌物中酚酸类化感物质能够通过多种途径对一些植物产生不利影响, 并被认为是根分泌物中的主要化感因子^[4-6]。

1 酚酸的来源

根系分泌是酚酸的重要来源之一, 关于植物根系分泌的机理, 许多学者的观点并不一致。但从代谢角度来考虑, 基本是两条途径, 即植物的代谢途径和非代谢途径。代谢途径产生的根分泌物又可分为初生代谢和次生代谢产生的分泌物^[7]。初生代谢为植物的生长、发育和生殖提供物质能量及信息, 在代谢过程中会有部分物质以根分泌物的形式释放到根际, 其释放强度与根的生长能力、根际微生态环境有关^[8]。但现在人们发现次生代谢产物特别是酚类物质, 在植物抵制不良环境的侵袭、防御外来因素干扰方面具有重要的生态学意义越来越多的证据证明, 根系的次生代谢产物—酚酸是重要的化感物质, 这些酚酸物质主要是通过莽草酸途径产生的, 根系分泌物在连作障碍中起到了直接或间接的作用^[9]。总的来说, 植物的化感物质必须有适合的途径进入土壤环境, 在自然状况下主要有 4 种途径。

1.1 植物向体外释放挥发物质

黄瓜能挥发特殊芳香气味, 刘春香等^[10]分析了新鲜黄瓜的挥发性成分, 共分离到 36 种芳香物质, 已准确鉴定的成分有 29 种, 其中含有大量从根系及植株残体中分离鉴定的芳香酸、酚酸类和烯醛类等物质。植株挥发物质作用时间短, 抑制作用一般在较临近的植物个体上发生。

1.2 植物受雨、露、雾等淋洗作用, 洗下化感物质

植物受雨、露、雾等的作用, 把其代谢过程中所分泌的、粘附于表面的一些有机酸、酚类化合物等影响植物生长的化感物质从植物体淋洗下来, 带入土壤或直接落在其他植物上, 对其他植物产生影响。

1.3 植物从根部分泌

大豆根系分泌的香草酸、香草醛、邻苯二甲酸等酚酸类物质, 对大豆种子萌发和胚根生长有极显著的抑制作用^[11]。根系分泌物质又常常与土壤病原微生物、虫害等共同作用, 导致植物连作障碍的发生。

1.4 植物残体或凋落物分解

Guenzi 等^[11]发现燕麦、小麦、高粱和玉米的残茬中含有酚酸类化感物质。甘蔗残株腐烂释放出的羟基苯甲酸、香豆酸、丁香酸、阿魏酸、香草酸、甲酸、乙酸、草酸、丙二酸、酒石酸、苯甲酸抑制其截根苗萌发和生长。玉米、燕麦和高粱残体产生咖啡酸、绿酸、肉桂酸、阿魏酸抑制大豆、向日葵、烟草等作物的生长^[12-14]。韩丽梅等^[15]证明大豆根茬腐解产生的有机化合物中有些是化感物质, 其中某些组分抑制大豆种子萌发和胚根生长, 根茬腐解产物在大豆连作障碍中起一定作用。

2 酚酸的作用机理

2.1 酚酸对营养离子吸收的影响

根际矿物营养的有效性在很大程度上受到根系分泌物的种类和数量的影响^[16], 但两者之间的确切关系仍不十分清楚。有关酚酸类物质对离子吸收的影响已进

第一作者简介: 王闯(1980-), 男, 硕士, 现主要从事园艺植物逆境研究。E-mail: chuanguang2004@163.com.

通讯作者: 毛志泉(1963-), 男, 山东新泰人, 副教授, 主要从事果树根系和土壤环境关系的研究工作。E-mail: mzhiquan@sdaa.edu.cn.

收稿日期: 2008-10-29

行了大量的研究^[17]。许多结果表明,根系分泌物和酚酸类物质抑制了根系对离子的吸收,抑制程度受物质浓度和 pH 的影响。肉桂酸能抑制黄瓜幼苗对 NO_3^- 、 SO_4^{2-} 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Fe^{2+} 等离子的吸收,但不影响黄瓜对 H_2PO_4^- 的吸收^[18]。酚酸抑制燕麦对 K^+ 的吸收,是由于改变了细胞膜透性,造成 K^+ 大量外渗。咖啡酸、丁香酸、3,4-二羟基苯甲酸降低豇豆体内 N、P、K、Fe、Mo 的含量, Mn 含量不受影响。Baziramakenga^[19] 等在研究大豆根对磷酸盐和甲硫氨酸吸收式指出,苯甲酸、肉桂酸、香草酸以及阿魏酸降低了大豆根对³²P 和甲硫氨酸的吸收,而香草酸和对羟基苯甲酸增加了对³²P 和甲硫氨酸的吸收。余叔文研究表明,酚酸可引起大麦根细胞膜去极化,无论是阴离子或阳离子的透性均增加^[20]。

2.2 酚酸对植株保护性酶和膜透性的影响

大豆根系分泌物和水浸提液降低了大豆幼苗的超氧化物酶的活性^[21]。对羟基苯甲酸和苯丙烯酸影响了黄瓜体内的 POD, CAT, SOD 活性^[22]。Politycka^[23] 研究发现,酚酸类物质可以使黄瓜根系中苯丙氨酸解氨酶(PLA)和 β -葡萄糖苷酶(GLD)的活性升高,使酚基 β -葡萄糖基转移酶(PGT)的活性降低,从而抑制黄瓜根系的生长。Tang 等^[24] 发现苯甲酸及肉桂酸等羧基化合物能显著抑制以邻苯二酚等酚类化合物为底物的多酚氧化酶的活性。

一般认为酚酸的作用位点可能在膜上^[25]。植物根系分泌物破坏细胞壁,增加了膜透性,细胞内容物大量外溢,造成植物根系生长缓慢或死亡。Baziramakenga^[19] 在研究酚酸对作物生长发育影响时发现,用肉桂酸与苯甲酸处理增加了大豆电解质离子的渗透量,降低根细胞外疏基的含量,诱导类脂的过氧化作用,抑制 POD、 H_2O_2 活性,从而破坏细胞膜的完整性,影响大豆对营养物质的吸收。肉桂酸和苯甲酸及其衍生物会改变细胞膜的渗透势,影响植物的矿质吸收,叶绿素的含量、光合产物、碳的流动性及激素的活性,这些均由于酚酸物质引起根系细胞膜的紊乱所致^[26]。吴凤芝^[22] 等也分别报道了化感物质对原生质体膜的完整性和渗透性都有干扰和影响。

2.3 酚酸对激素的影响

植物激素水平受到化感物质的强烈影响,主要有促进和抑制两方面,但各种抑制物质对不同激素代谢的影响效果不同。对羟基苯甲酸等可以影响 IAA 和 GA 的分解。Politycka 等^[26] 用酚类物质处理生长 7 d 的黄瓜幼苗发现,黄瓜幼苗根中只存在腐胺和亚精胺,而且在处理后 1 h 两者的含量均发生大幅度下降,同时多胺氧化酶活性增加。刘秀芬等^[27] 指出,阿魏酸能引起生长

素、赤霉素和细胞分裂素含量的积累,并造成脱落酸含量的升高。大豆根系分泌物和组织水浸液对下茬幼苗的生长及某些生理活性的影响可能是由于其中的化感物质干扰了 IAA 和 GA 的代谢,使根、茎细胞的伸长生长受到影响^[28]。许多丹宁抑制由 GA 诱导矮化豌豆苗的生长,减少大麦胚中淀粉酶和酸性磷酸酶的合成。可见,化感物质也能通过干扰植物体内的激素代谢平衡的作用方式来影响植物生长发育。

2.4 酚酸对植物根系的分生组织的影响

Chon 等^[29] 研究发现,香豆素对黄瓜、玉米、菜豆根系的伸长具有明显的抑制作用,使皮层细胞厚度显著增大,并可增加细胞液内内质网状物片断,减小高尔基体的数量、降低细胞活性。香豆素处理时洋葱有丝分裂停止。酚酸、香草醛、*o*-香豆酸、咖啡酸和丁香酸对菜豆主根和次生根的生长都具有抑制作用,用一定浓度的酚酸处理时,根系细胞的分裂显著受抑制。葫芦具有化感作用,是受体植物的根系发生形态变化,根尖变粗,静止中心的细胞呈扁圆状,没有明显的组织分化,扫描和投射电镜观察到质膜和细胞壁的改变,核膜、线粒体和内质网结构都被破坏。

2.5 酚酸对蛋白质合成的影响

根据同位素示踪发现,肉桂酸和阿魏酸能抑制葡萄糖参与蛋白质合成过程。Callaway^[30] 报道,50 $\mu\text{mol/L}$ 肉桂酸和 4-羟基-3-甲氧基肉桂酸降低了莴苣幼苗体内蛋白质的合成。Meyer^[31] 等利用¹⁴C CO_2 和¹⁴C 标记亮氨酸,研究香豆酸、阿魏酸、绿原酸、香草酸对天鹅绒细胞悬浮液蛋白质合成的影响,发现各种酚酸对蛋白质合成的影响作用不同,表现为低浓度的促进和高浓度的抑制作用。Baziramakenga 等^[19] 研究了大豆根对磷酸盐和甲硫氨酸的吸收时指出,苯甲酸、肉桂酸、香草酸、阿魏酸降低了大豆对³²P 的吸收,而香豆酸、对羟基苯甲酸促进³²P 的吸收,所有酚类都降低了³²P 向 DNA 和 RNA 的整合。化感物质可能通过抑制氨基酸的运输以及蛋白质的合成而影响植物生长。

2.6 酚酸对植株生长状况的影响

酚酸是报道最多的一类化感物质,酚酸物质过多积累会影响植物生长发育。表现在抑制种子的萌发,抑制幼苗的离子吸收,破坏膜结构,影响酶类的代谢,激素代谢,干扰 DNA 复制和 RNA 转录等生理生化过程^[32]。香草醛和对羟基苯甲酸能抑制叶绿素 a、b 的含量,即酚类物质抑制了叶绿素对光能的收集和转化,减少了光合作用所必须的能量,削弱了能量的转换,从而影响干物质的合成,降低生产力。Naguib^[33] 表明苯甲酸和对羟基苯甲酸通过使大麦叶片失绿严重抑制根系的呼吸速率

和蔗糖的吸收。

3 酚酸是连作障碍的主导因素

不同种类的植物在连作条件下, 对土壤条件和微生物群落的影响不同, 表现在分泌的酚类物质和数量存在差异 Chou^[34] 发现中国杉的凋落物质浸提液对其他植物产生毒性, 可应用于杂草防治。Szajdak^[35] 研究了黑麦在连作和轮作情况下根际土壤中酚酸的含量, 分离和鉴定出香草醛、芥子酸、阿魏酸、对羟基苯甲酸等物质, 连作土壤中酚酸含量为轮作土壤的 4 倍。豌豆是一种易受土壤病害侵染的作物, 据报道, 种植一茬的豌豆减产 50%, 同时表明, 植物毒性在豌豆连作障碍中起了重要作用。作物的老根死亡后残留在土壤中, 在生物与非生物因素的作用下不断的分解转化, 生成新的产物, 其中酚酸是重要物质, 连作条件下土壤微生物区系的变化与根系分泌物的酚类物质有着极密切的关系。

3.1 酚酸类物质对植物的直接自毒作用

目前已在豌豆、番茄、黄瓜、西瓜和辣椒等多种作物组织和根系分泌物中分离出包括苯甲酸、肉桂酸和水杨酸在内的十余种酚酸物质, 这些酚酸物质通过影响细胞膜的通透性、离子吸收、水分吸收、光合作用、蛋白质和 DNA 合成等多种途径来影响植物生长。Yu 等^[4] 研究证明, 黄瓜根系分泌物中含有苯甲酸、对羟基苯甲酸、苯丙稀酸等 11 种酚酸物质, 其中 10 种具有生物毒性, 当黄瓜连续种植时, 根系分泌释放的酚酸物质积累达到一定浓度, 就会抑制下茬黄瓜的生长而造成减产。Wang 等在研究甘蔗连作时发现, 甘蔗生长时可释放 5 种酚类物质, 溶液培养条件下酚类物质抑制甘蔗生长的作用浓度为 50 mg/kg; 同时也可以释放 5 种脂肪酸 即酒石酸、柠檬酸、草酸和琥珀酸等^[36]。

3.2 酚酸类对植物的间接毒害作用

土壤养分含量与化感效应间存在互作关系已得到了许多学者的认可, 据 Einhellig^[37-38] 研究, 酚酸对矿质营养的吸收具有干扰作用, 并使得植株体内的营养物质浓度降低, 养分胁迫可以提高化感作用的效力。Hall 等^[39] 和 Fisher 等^[40] 发现, 增施 P 肥可以有效降低化感物质对作物生长的抑制作用, 同样证明了养分浓度与化感作用之间的负相互作用, 同时, 植物根系分泌物的组成成分及数量与土壤养分状况有关, 根分泌物中也包含了植物释放的质子和各种养分离子。Janzen 研究表明^[41], 小麦整个生育期内, 植株吸收总氮量的 18%~33% 以根分泌物的形式释放到根际; 根分泌物中的有机酸大部分是三羧酸循环的中间产物, 对根际 pH、矿质养分的活化、根际微生物活性影响较大, 它们在活化和吸收根际难溶性养分方面起着十分重要的作用^[42]。因此化感物质不仅

可以直接影响土壤养分状况, 而且也可通过改变土壤微生物活性和病虫害而间接地影响植物生长。

4 展望

对连作障碍机理的研究, 是现代农业可持续生产的热点课题之一。而根系分泌物特别是酚酸类物质与环境污染的关系, 根系分泌物在土壤中的去向, 以及根分泌的什么物质引起病原菌增殖, 连作障碍各因子间的相互关系等问题将是今后研究的新热点。

参考文献

- [1] 范小峰, 俞诗源, 范亚娜, 等. 黄土高原大棚黄瓜不同年限连作对土壤主要理化性状的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2006(6): 20-22.
- [2] Pramanik M H R, Masayuki, Toshiki A, Yoshihisa, et al. Effect of temperature and photoperiod on phytotoxic root exudates of cucumber (*Cucumis sativus*) in hydroponic culture[J]. Journal of Chemical Ecology, 2000(8): 1953-1966.
- [3] 薛成玉, 吴凤芝, 王洪成, 等. 浅论酚酸与土壤微生物之间的相互作用[J]. 黑龙江农业科学, 2005(3): 45-47.
- [4] YU J Q, Matsui Y. Effects of root exudates of cucumber and allelochemicals on ion uptake by cucumber seedling[J]. Chemical Ecology, 1997(23): 817-827.
- [5] Y E S F, YU J Q, Peng Y H, et al. Incidence of Fusarium wilt in *Cucumis sativus* L. is promoted by cinnamic acid an autotoxin in root exudates[J]. Plant and Soil 2004 263: 143-150.
- [6] Schutter M E, Sandeno J M, Dick R P. Seasonal soil type alternative management influences on microbial communities of vegetable cropping systems[J]. Biology Fertility Soils, 2001, 34: 397-410.
- [7] Shozo K, Haruo S. Behavior of phenolic substances in the decaying process of plants: Identification and Quantitative Determination of Phenolic Acids in Rice Straw and its decayed Product by Gas chromatography[J]. Soil Sci. Plant Nutr, 1973, 19(3): 219-223.
- [8] Erichson J, Schott D, Reverri T, et al. GC-MS analysis of Hydrophobic Root Exudates of Sorghum and Implications on the Parasitic Plant *Striga asiatica*. [J]. Agric Food Chem, 2001, 49: 5537-5542.
- [9] Wu H W, Haig T, Pratley J, et al. Allelochemicals in wheat (*Triticum Aestivum* L): variation of phenolic acids in shoot tissues[J]. Chemical Ecology, 2001, 21(7): 125-135.
- [10] 刘春香. 黄瓜香气成分的顶空固相微萃取气质联用分析[J]. 园艺学报 2002 29(6): 581-583.
- [11] Guenzi W D, McCalla. Phenolic acids in oats wheat sorghum, and corn residues and their phytotoxicity [J]. Agro. J. 1966, 58: 303-304.
- [12] Cochran V L, Elliott L F, Papendick R I. The production of phytotoxins from surface crop residues[J]. Soil Sci. Soc. Am. J. 1977, 41: 903-908.
- [13] Hisashi K N. Isolation and identification of an allelopathic substance in *Pisum sativum* [J]. Phytochemistry, 2003, 62: 1141-1144.
- [14] Tsuchiya K, Lee J W, Hoshina T. Allelopathic potential of red pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. JARQ, 1994, 28: 1-11.
- [15] 韩丽梅, 王树起, 鞠会艳, 等. 大豆根分泌物的鉴定及其化感作用的初步研究[J]. 大豆科学, 2000, 19(2): 119-125.
- [16] Bowengn, Roviraad. The rhizosphere: the hidden half of the hidden half. In: Waisel Y, Eshel A, Kafafi U. Root: The hidden half/[C]. New York:

Marcel Dekker Inc., USA, 1992: 641-64.

- [17] 陈秀华, 李传涵, 何绍红. 酚酸在土壤-杉木间运移的初步探讨[J]. 华中农业大学学报, 2002, 21(3): 235-237.
- [18] Yu J Q, Matsui Y. Effects of root exudates of cucumber (*Cucumis sativus*) and allelochemicals on ion uptake by cucumber seedlings[J]. Chem. Ecol, 1997, 23: 817-827.
- [19] Baziramakenga R, Leroux G D, Simard R R. Effects of benzoic and cinnamic acids on membrane permeability of soybean roots[J]. Chem Ecol, 1995, 21: 1271-1285.
- [20] 余叔文, 汤章城. 植物生理与分子生物学[M]. 北京: 科学出版社, 1998.
- [21] 杜颖君, 靳月华. 连作大豆植株化感作用的模拟研究[J]. 应用生态学报, 1999, 10(2): 209-212.
- [22] 吴凤芝, 黄彩虹, 赵凤艳. 酚酸物质对黄瓜幼苗生长及其保护酶活性的影响[J]. 中国农业科学, 2002, 35(7): 821-825.
- [23] Politycka B. Free and glucosylated Phenolics, phenol-beta-glucosyltransferase activity and membrane permeability in cucumber roots affected by derivatives of cinnamic acid[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 1997, 19(3): 311-317.
- [24] Tang C, Young C. Collection and Identification of Allelopathic Compound from the Undisturbed Root system of bigalita Limpograss[J]. Plant Physiol, 1982, 69: 155-160.
- [25] Einhellig F A. Mechanism of action of allelochemical in allelopathy[J]. Allelopathy, 1995(1): 97-115.
- [26] Politycka B. Peroxidase activity and lipid peroxidation in roots of cucumber seedlings influenced by derivatives of cinnamic and benzoic acids[J]. Acta Physiol. Plant, 1996, 18: 365-370.
- [27] 刘秀芬, 胡晓军. 化感物质阿魏酸对小麦幼苗内源激素水平的影响[J]. 应用生态学报, 2001(1): 235-238.
- [28] 杜英君, 靳月华. 连作大豆植株化感作用的模拟研究[J]. 应用生态学, 1999, 2: 257-261.
- [29] Chon S U, Jang H G, Kim Y M, et al Allelopathic potential in lettuce (*Lactuca sativa* L.) plants[J]. Scientia Horticulture, 2005, 106(3): 309-317.
- [30] Callaway R M, Aschehoug E T. Invasive plant versus their new and

- old neighbors: a mechanism for exotic invasion[J]. Science, 2000, 290(5): 21-23.
- [31] Meyer M C, Paschke M W, Melendon T, et al D. Decreases in soil microbial function and functional diversity in response to depleted uranium[J]. Journal of Environmental Quality, 1998, 27(6): 1306-1311.
- [32] Rice E L, Ir, Putnam A R, Tang C S. The Science of Allelopathy[C]. John Wiley & Sons New York, 1986.
- [33] Naguib M I. Effect of benzoic acid and its hydroxyl derivative on respiration of starved and sucrose-fed etiolated barley leaves[J]. Bull. Fac. Sci. Cairo Univ, 38: 61-72.
- [34] Chou C H, Leu L L. Allelopathic substances and activities of *Delonix regia* Raf [J]. Chem. Ecol, 1992(18): 353-367.
- [35] Szajdak L. Phenolic acids in brown soils under continuous cropping of rye and crop rotation[J]. Polish Journal of soil science, 1994, 27(2): 113-121.
- [36] Wang T S C, Kao M M, Li S W. The exploration and improvement of the yield decline of monoculture sugarcane in Taiwan, In: Chou, C. H. (ed). Tropical plant[J]. Inst. of Bot. Academia Sinica, Monographs Taipei, Taiwan, 1984(5): 1-9.
- [37] Einhellig F A. Interaction among allelochemicals and other stress factors of plant environment[J]. ACS Symp Ser, 1987, 330: 343-357.
- [38] Einhellig F A. Mechanism of action of allelochemicals in allelopathy. In: indeit et al. (ed.) Allelopathy: organisms processes, and applications[M]. ACS Symp. Ser. 582 Am. Chem. Soc. Washington DC, 1995: 96-116.
- [39] Hall A B, Blum U, Fites R C. Stress modification of Allelopathy of *Elaeagnus annuus* L. debris on seed germination[J]. Am. J. Bot, 1983, 69: 776-783.
- [40] Fisher N H, Willianson G B, Weudenhamer J D, et al. In search of Allelopathy in the Florida scrub: The role of terpenoids[J]. J. Chem. Ecol, 1994, 20: 1355-1380.
- [41] Janzen H H. Deposition of nitrogen into the rhizosphere by wheat roots[J]. Soil Biol. Biochem, 1990, 22: 1155-1160.
- [42] 张福锁. 根系分泌物及其在植物营养中的应用(综述)[J]. 北京农业大学学报, 1992, 8(4): 353-356.

Progress on the Phenolic Acid Substances and Plant Soil Sickness

WANG Chuang¹, XU Gong-yi¹, GE Chang-cheng¹, MAO Zhi-quan²

(1. Liaocheng Vocational and Technical College, Liaocheng, Shandong 252000, China; 2. State Key Laboratory of Crop Biology, College of Horticultural Science and Engineering, Shandong Agricultural University, Taian, Shandong 271018, China)

Abstract: The phenolic acid, secreting or releasing from root in course of crop growth, were generally regarded as an important factor inducing continuous cropping obstacles. The study of mechanism of the phenolic acids to relaxed or overcome the soil sickness had the theoretical and practical significance. This paper summarized the sources and the injury mechanism of phenolic acids.

Key words: Phenolic acids; Soil sickness; Ion absorption; Anti-oxidant enzyme; Hormone; Meristem; Protein