

## 水稻化感作用的研究进展\*

向彦 贺浩华\*\* 傅军如

(江西农业大学农学院 南昌 330045)

**摘要** 综述了水稻化感作用的研究进展,包括水稻与其他植物相互间的化感作用、水稻化感物质的分离鉴定及其特征特性、水稻化感育种、水稻化感作用与农业可持续发展等方面进展。

**关键词** 水稻 化感作用 化感育种 农业可持续发展

**Research progress of allelopathy in rice.** XIANG Yan, HE Hao-Hua, FU Jun-Ru(College of Agronomy, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China), *CJEA*, 2005, 13(3):108~111

**Abstract** The research progress of rice allelopathy including the allelopathy between rice and other plants, allelochemicals isolation and identification, allelopathic physiobiochemical characteristics of rice, allelopathic breeding, rice allelopathy and sustainable development of agriculture is summarized in this paper.

**Key words** Rice, Allelopathy, Allelopathic breeding, Sustainable development of agriculture

(Received March 30, 2004; revised May 9, 2004)

随着水稻直播方式在水稻生产的推广应用,田间杂草的控制更显重要<sup>[1]</sup>。据 Candler J. M.<sup>[14]</sup>报道美国仅杂草 1 项每年带来的损失约占水稻潜在产量的 17%,约合 2 亿美元;泰国水稻生产中每年杂草带来 25%~75% 的产量损失。目前杂草控制仍主要通过利用人工除草和化学除草两种途径。由于大量施用化学药剂,对原位生态环境造成直接污染,并通过人为运输、动物活动、气候条件和食物链造成远程污染与次生污染。随着对新的除草途径探索和寻找,有关学者已开始对水稻化感作用进行各种研究并寄予厚望。

### 1 植物间化感作用

水稻对其他植物的化感作用。1989 年 Dilday R. H. 等<sup>[15]</sup>首先在 1.2 万份水稻材料中发现,有 412 份材料对沼生异蕊花(*Ducksalad*)、155 份材料对耳叶水苋(*Redstem*)具有化感作用。Hassan S. M. 等(1996)研究水稻-稗草的化感关系发现,约有 30 份材料可以控制田间稗草 50%~90% 的生长,10 多份材料对异型莎草有抑制作用。Shibayama H. 等<sup>[16]</sup>通过盆栽试验证明水稻幼苗对某些杂草具有抑制作用,特别是对鸭舌草的作用更为明显。汤陵华等<sup>[2]</sup>从近万个水稻种质资源中随机抽取 700 个,初步筛选出 35 个稻种对白菜生长有抑制作用,表明水稻种质资源中确实存在具有化感潜力的品种,且其中存在具有抑制杂草化感作用的水稻品种。

其他植物对水稻的化感作用。Rizvi S. J. H. 等<sup>[17]</sup>对烟碱化感作用的研究表明,烟碱对水稻发芽及幼苗生长均有不利影响,这说明水稻与烟草不宜间种套作。王大力等<sup>[3]</sup>研究发现豚草对水稻具有一定化感作用,并通过多种方式向周围环境释放化感物质影响其生长发育,从而保证豚草自身蔓延生长。聂呈荣等<sup>[4]</sup>研究螞蟥菊的化感作用结果表明,螞蟥菊浸提液可使水稻植株变矮小且生长缓慢,叶子枯黄并出现病斑和虫害;并对其种子萌发也有抑制作用,使发芽势和发芽率降低,胚根和胚芽变短甚至种子腐烂,因此用螞蟥菊作绿肥的传统是不可取的。胡飞等<sup>[5]</sup>研究花生对作物的化感作用时发现,4 叶期前花生根分泌物对水稻生长有明显促进作用,并发现花生根分泌物中含有三十烷醇等植物生长促进物质。这说明花生苗可作水稻的绿肥,且可与水稻轮作。深入研究其他植物对水稻的化感作用,将有利于合理施用绿肥,合理安排间种套作,并对目前的传统绿肥加以评价,避免化感作用对水稻生产的负面影响,并充分利用其正效应。此外对那

\* 江西省科技攻关项目资助

\*\* 通讯作者

收稿日期:2004-03-30 改回日期:2004-05-09

些化感能力强的恶性杂草(如豚草),则需选育出既抗化感能力强又农艺性状好的水稻品种。

水稻间的化感作用。Chou 报道按照台湾 1910~1970 年的数据表明,二茬水稻产量比头茬低 25%,特别是在排水不良地区表现更为突出,一些试验研究发现水稻残株的腐解和自毒作用是其主要原因,水稻茎秆腐烂产生的各种次生物质不同程度地抑制了水稻幼苗生长,且这种自毒作用受温度、光照、土壤湿度、土壤肥力以及排水条件等环境因素的影响<sup>[18]</sup>。不同水稻品种间混种也产生化感现象<sup>[19]</sup>。目前对水稻的自毒现象和品种间化感作用的研究尚较少,且筛选水稻化感品种及化感物质的鉴定时均着重于对受体进行对白试验,而忽视了对供体的对白试验。且已有的研究往往仅限于用单一化感物质作用于受体植物,而未考虑到自然条件下多种化学物质混合后的作用也有很大变化。

## 2 水稻化感作用物质及其作用机制

目前人们普遍认为化感物质多数为次生物质,而在众多次生物质中只有那些可以通过自然途径(茎叶挥发、叶片淋洗、根系分泌物释放和秸秆腐解等)进入环境并作用于其他生物的物质,才是真正的化感作用物质。但水稻化感物质因水稻遗传特性与环境条件的不同,其类型及化学结构也不同,因此对水稻化感物质各方面的研究更显重要。

水稻化感物质的分离鉴定。目前常用的化感物质分离方法有萃取法、重结晶法、柱色谱法、硅胶柱层析法、Sephadex LH-20 柱层析法、硅胶薄膜层析法、微晶纤维膜层析法、高压液相色谱法和色相色谱-质谱联用分析法等,对主要化感物质分子结构的鉴定方法有原子吸收法、红外光谱法、核磁共振谱法、质谱法、气相色谱法以及 MT-3 型元素分析仪进行元素分析法等。Dilday 等<sup>[20]</sup>利用高压液相色谱仪筛选鉴定水稻化感作用种质资源时发现,化感作用较强的水稻其叶片提取物的吸收波峰及其逗留时间往往相似,这预示今后的研究可以借鉴化学指纹法综合分离鉴定化感作用潜力及其综合特性。孔垂华等<sup>[6]</sup>成功利用这类方法对水稻化感物质进行了分离和结构鉴定。目前化感物质分离鉴定存在的“瓶颈”问题一是分离化感物质时如何极大程度地保持其生理生化活性;二是自然条件下如何识别根系分泌物与其降解物究竟那个是真正的化感作用物质;三是如何在分离出的诸化感作用物质中确定其主导作用物质;四是在诸多专家都认同化感物质对受体植物抑制作用是多种化合物作用的结果现状下,应该如何衡量计算各种化合物各自效应等。

水稻化感物质的生理生化特性。水稻化感作用是由许多化感物质共同作用的结果,化感作用物质是化学性质极不相同的各种植物次生代谢物质,其形成受作物遗传特性和环境条件双重因素所决定,它在不同水稻品种、同一品种不同生育期以及水稻不同器官中形成的数量及其种类均有所不同,外界光、温、气和肥等对化感物质的形成均有一定影响,如强光和长日照可增加其数量,而遮荫条件下则减少;逆境胁迫下其数量也相应增加。何华勤等<sup>[7]</sup>研究发现水稻对稗草的化感作用具有密度依赖效应,表现为杂草密度大,化感物质对杂草单株抑制效果小,这与资源竞争结果恰恰相反。徐正浩等<sup>[8]</sup>研究指出水稻化感物质抑草作用主要是其抑制杂草种子发芽,水稻化感物质通过抑制杂草种子发芽所需的关键酶类,而影响杂草发芽生长;破坏杂草膜的完整性,水稻化感物质通过抑制植物体内对自由基有重要清除作用的超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性,从而使杂草膜的完整性受损;影响其光合作用,水稻化感物质通过使受体杂草叶绿素含量下降,三磷酸腺苷合成酶活性受抑,光能和电子传递受阻等过程影响其光合作用,从而降低其光合作用效率等;干扰杂草体内激素平衡,水稻化感物质通过使杂草体内激素平衡,破坏杂草的生长调节系统,使杂草细胞分裂和生长受阻,影响杂草的呼吸作用,水稻化感物质通过抑制质膜三磷酸腺苷合成酶的水解作用而降低其呼吸作用;影响杂草对养分的吸收,酚酸类化感物质是植物根部对矿质元素吸收的有效抑制剂等。

## 3 水稻化感育种

种质资源的评价与筛选。目前世界各国化感作用的评价方法主要有水浸提测试法、植物根箱法、平皿对峙培养法、迟播共养法、田间抑制圈法和化感-竞争法等,这些方法虽有一定作用,但其效果尚不理想,利用它们筛选出一些化感品种材料,但进一步进行杂交和基因导入却难以突破,其原因在于育种不仅要确定品种的化感能力,更要在未伤害前提下从化感品种植株中选育出表现最优化感特性的单株,以便提供优良的杂种一代或基因供体。而且即使杂交或基因导入成功,如何对其后代植株化感特性的评价同样是难题<sup>[9]</sup>。作物的化感作用通过向环境释放化感物质来实现,不同作物品种及其单株化感潜力取决于它们产生和释放特定次生物质(化感作用物质或其前体)的能力,具有显著化感特性的作物品种及其单株必然产生和释放特定的高浓度化感物质,而不具有或只有弱化感特性的作物品种及其单株显然不能产生化感物质或只释放低

浓度化感物质。基于此,孔垂华等<sup>[6]</sup>于 2002 年以特征次生物质为标记仅 1 年就评价了 3000 个水稻品种及部分杂交子代 F<sub>3</sub> 和 F<sub>4</sub> 植株的化感潜力,而传统田间评价方法则需要 10 年,这一新方法有望用于指导和监控水稻化感品种选育全过程。

化感基因的遗传与定位。随着研究领域各方面日趋完善,大量化感品种被筛选出来,为开展化感作用的遗传研究创造了条件。美国遗传学家 Dilday<sup>[20]</sup>最早开展水稻化感作用的遗传研究,采用具化感作用潜力的“PI312777”品种与不具化感作用潜力的“Lemont”品种进行杂交,运用经典遗传方法研究化感作用性状的遗传规律,并提出水稻化感作用是由多个基因控制的数量性状,Louise Bach Jensen 等<sup>[21]</sup>研究也得出类似结论。Courtois B. 等<sup>[22]</sup>研究发现化感作用水稻对受体稗草种子胚根呈抑制作用的广义遗传率高达 85%。另有研究发现化感作用水稻品种间的农艺性状(如粒型、株高、全生育期等)差异很大,由此推断携带化感作用基因与控制农艺性状的基因之间连锁较弱,这进一步预示培育既抗草又高产优质的水稻品种是可行的。水稻品种产生和释放化感物质的特性既然受基因控制,那么寻找、定位水稻化感基因就成为当前的首要工作。Louise Bach Jensen 等<sup>[23]</sup>运用 1 个来自粳稻“IAC165”(具化感作用)和籼稻“C039”(不具化感作用)的重组自交系(Recombinant inbred lines, RILs)进行 QTL 定位,鉴定出 4 个与化感作用有关的 QTL 位点,能解释 35% 化感作用活性的表型变异。Ebana K. 等<sup>[24]</sup>利用水稻幼苗叶片水溶性提取物,建立以莠苣为生物检测手段的水稻化感研究体系,开展对化感作用的遗传分析,检测到 7 个与水稻化感作用有关的 QTL 位点。我国学者曾大力等<sup>[10]</sup>以典型籼粳杂交“DH”群体为材料,用上述方法也检测到 4 个与化感作用相关的 QTL 位点。然而这种运用表型性状进行 QTL 定位尚有其局限性。

化感品种的选育。美国育种专家<sup>[25]</sup>于 1998 年用强化感水稻品种“PI1338046”分别与“Alan”、“Katy”和“Lemont”进行杂交并得到子代中的“PI1338046/Katy”,在田间试验中与“Katy”相比,其伴生杂草减少了 70%,而产量增加 25.6%,证明选育既抗草又高产的水稻新品种是可行的。Kim K. U. 等<sup>[26]</sup>以强化感品种“Koubetsumochi”为基因供体,强恢复系“IR24”为轮回亲本,通过回交将化感特性转入“IR24”中,在“B<sub>2</sub>F<sub>6</sub>”中得到优良的强化感“IR24”恢复系。今后水稻化感品种的选育一是应注重选育出抗化感抑制的水稻,这在减少杂草对其影响的同时可提高其产量;二是选育出非自毒,甚至有促进自身或其他品种生长的新品种,这对适应农业机械化生产,克服作物连作障碍具有重要意义;三是选育出对病虫害有化感作用的水稻新品种;四是选育出对人体健康有特殊疗效的“口服疫苗”型水稻新品种;五是选育出能除草的水稻新品种。目前水稻化感品种的选育只有抗杂草方面进入了实质性阶段。

#### 4 水稻化感作用与农业可持续发展

近年来农业生产由追求短期高产和高利润的目标行为转向建设具有长期稳定的生产能力、可持续发展农业生产系统。我国可持续发展农业的重要课题之一是如何提高现有粮食作物产量,同时解决由此带来的一系列环境问题。农作物化感作用的研究可针对农田杂草控制、轮作套种技术提出科学的生态措施。

秸秆还田。秸秆还田是植物营养元素循环利用的有效措施,也是保证我国农业持续稳定发展的重要途径,故秸秆还田面积正在逐年扩大<sup>[11]</sup>。有关作物秸秆还田的产量效应和土壤培肥作用目前已开展了深入研究,而秸秆还田的抑制效应研究尚未引起足够重视。Narwal S. S.<sup>[27]</sup>研究稻麦轮作时发现水稻残株或秸秆还田对杂草有一定抑制作用,且早期的作用比后期更明显,并指出这种差异可能是由于后期化感物质被降解等原因而降低作用所致。如何使秸秆还田有益必将是今后该方面研究的重点之一。

栽培技术与耕作制度。世界农业生产中由于化感抑制作用所造成的损失每年达数十亿美元,故应根据水稻与不同作物化感作用的性质和特点,特别是利用化感作用中的有益效应,在农业生产中合理布局,改变或调整水稻与某些作物不合理间、混、套作等栽培技术和耕作措施,趋利避害,变害为利,如豆科与谷类作物间作可明显提高谷类对 P、K 和 Ca 营养元素的吸收,而水稻与烟草不宜间种套作等<sup>[12,13]</sup>。

无公害农药与植物生长调节剂。Putnam A. R.<sup>[28]</sup>认为植物化感物质是天然的除草剂,Rice E. L.<sup>[29]</sup>也指出化感物质有可能取代化学农药,至少可使其使用量大大减少,这是由于它利用植物体在生态系统中的自身防御或抗逆能力,而未向系统中引入难以降解的化学物质,无残毒遗留,不会带来环境污染,且具有广谱作用、易内吸传导、对非靶生物毒性较小和不易产生抗药性等优点。目前已开发成功的化感除草剂有桉树脑、大豆根瘤生物毒素、独脚金酚和麦仙翁素等,此外还有一些杀虫剂如除虫菊酯、皂角苷、生物碱和黄酮化合物等。最近有研究发现许多化感物质低浓度时能刺激植物生长,是天然的植物生长调节剂,如麦仙翁

素可提高小麦的产量和品质<sup>[30]</sup>,三十烷醇可促进水稻生长等,是有效的具有极大潜力的生物调控措施,应大力研究与开发应用。

### 参 考 文 献

- 1 王大力.水稻化感作用研究综述.生物学报,1998,18(3):326~334
- 2 汤陵华,孙加祥.水稻种质资源的化感作用.江苏农业科学,2002(1):13~14
- 3 王大力,祝心如.豚草的化感作用研究.生态学报,1996,16(1):12~19
- 4 聂华荣,黎华寿,黄京华等.螞蟥菊对花生和其他作物的化感作用.花生学报,2002,31(1):30~32
- 5 胡 飞,孔垂华.花生对作物的化感作用.华南农业大学学报,2002,23(1):9~12
- 6 孔垂华,徐效华,胡 飞等.以特征次生物质为标记评价水稻品种及单植株的化感潜力.科学通报,2002,47(3):203~206
- 7 何华勤,林文雄.水稻化感作用潜力初报.中国生态农业学报,2001,9(2):47~49
- 8 徐正浩,郭得平,余柳青等.水稻化感物质抑草作用机理的分子生物学研究.应用生态学报,2003,14(5):829~833
- 9 孔垂华,胡 飞,陈雄辉等.作物化感品种资源的评价利用.中国农业科学,2002,35(9):1159~1164
- 10 曾大力,钱 前,滕 胜等.水稻化感作用的遗传分析.科学通报,2003,48(1):70~73
- 11 阎 飞,杨振明,韩丽梅.论农业持续发展中的化感作用.应用生态学报,2001,12(4):633~635
- 12 何华勤,林文雄.水稻化感作用潜力研究初报.中国生态农业学报,2001,9(2):47~49
- 13 李寿田,周健民,王火焰等.植物化感作用研究概况.中国生态农业学报,2002,10(4):68~70
- 14 Chandler J. M. Estimated losses of crops to weeds. Handbook of Pest Management in Agriculture. Inc, Boca Raton, FL: CRC Press, 1981. 95~109
- 15 Dilady R. H., Nastasi P., Smith Jr. R. J. Allelopathic observations in rice (*Oryza sativa* L.) against ducksalad [*Heteranthera Limosa* (Sw.) Willd]. Proceedings Arkansas Academy of Science, 1989, 43: 21~22
- 16 Shibayama H., Matsuo M. Some studies on allelopathic effects of rice varieties to paddy weeds in Wagner pot, plant-box and petridish experidish experiments. Workshop on Allelopathy in Rice, Philippines: IRRI, 1996
- 17 Rizvi S. J. H., Mishra G. P., Rizvi V. Allelopathic effects of nicotine on maize, its possible importance in crop rotation. Plant Soil, 1989, 116(2): 289~291
- 18 Chou C. H., Lin H. J. Autointoxication mechanism of *Oryza sativa* L. Phytotoxic effects of decomposing rice residues in soil. J Chem. Ecol., 1971, 2: 353~367
- 19 Sadhu M. K., Das T. M. Root exudates of rice seedlings: the influence of one variety on another. Plant and Soil, 1971, 34: 541~546
- 20 Dilday, Mattice, Moldenhauer. An overview of rice allelopathy in the USA. Rice Allelopathy. Korea: Chan-Suk Park Pulish, 2000. 15~26
- 21 Louise Bach Jensen, Olofsdotter Maria, Brigitte Courtios. Genetic control of allelopathy in rice. Korea: Chan-Suk Park Pulish, 2000. 27~40
- 22 Courtios B., Olofsdotter M. Incorporating the allelopathy trait in upland rice breeding programs. Olofsdotter M. Allelopathy in Rice. Philippines: IRRI, 1998. 57~68
- 23 Louise Bach Jensen, Olofsdotter Maria, Shen L., et al. Locating genes controlling allelopathic effects against baryardgrass in upland rice. Agron. J, 2001, 93: 21~26
- 24 Ebara K., Yan W. G., Robert H., et al. Analysis of QTL associated with the allelopathic effect of rice using water-soluble extracts. Breeding Science, 2001, 51: 47~51
- 25 Olofsdotter M. Allelopathy in Rice. Philippines: IRRI, 1998
- 26 Kim K. U., Shin D. H. Rice allelopathy. Korea: Kyungkook National University Press, 2000
- 27 Narwal S. S. Allelopathic strategies for weed management in rice-wheat rotation for sustainable agriculture. Workshop on Allelopathy in Rice. Philippines: IRRI, 1996
- 28 Putnam A. R. Allelopathic chemicals, Nature's herbicides in action. Chem & Eng News, 1983, 61(14): 34~45
- 29 Rice E. L. Allelopathy (Second Edition). Oklahoma: University of Oklahoma Press, 1984
- 30 Gajic D. S., et al. Study of the quantitative and qualitative improvement of wheat yield through agrosystem as an allelopathic factor. Frugm Herb Jugoslavica, 1976, 63: 121~141