

全球 CO₂ 浓度变化与植物的化感作用*

127-127

王大力

2348 112 9

(中国科学院生态环境研究中心 环境水化学国家重点实验室 北京 100085)

摘要 CO₂浓度升高会使植物同化物在体内的含量和分配发生变化,这种变化会影响到植物的某些生理代谢功能,进而影响植物次生代谢物质的形成和分泌。就大气 CO₂浓度升高和温度增加将如何影响植物叶片及根系次生代谢物、化感物质、植物残体腐解以及化感作用进行了论述,同时针对目前研究现状和未来可持续农业的需要提出了大气 CO₂浓度变化下植物化感作用的优先研究领域。

关键词 大气 CO₂浓度,植物化感作用,影响。

CO₂ ENRICHMENT AND ALLELOPATHY

WANG Da-Li

(SKLEAC, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China)

Abstract CO₂ enrichment has a series of effects on plant growth and development such as photosynthesis and carbon allocation etc. Allelopathy is a relatively new area. This paper gives an overview about the relation between CO₂ enrichment and allelopathy, and describes the current status of the research about the effects of CO₂ enrichment on leaf secondary metabolites, root exudates, residue degradation and allelochemicals. The priorities, which should be addressed on the global change and allelopathy, were discussed.

Key words CO₂ enrichment, allelopathy, effects, review.

由于人类活动的影响,大气 CO₂浓度已由工业革命前的 280 μmol/mol 上升到目前的 355 μmol/mol 左右,并继续以每年约 1.8 μmol/mol 的速度上升^[1],预计在 21 世纪末将达到 650~700 μmol/mol^[2,3]。对于多数 C₃植物,CO₂浓度增加会使其光合速率提高,碳同化物在植物体内积累增加;在多数情况下,还将导致同化物在植物体内的分配以及植物生理代谢过程的变化。

化感作用(allelopathy)指一个活体植物(供体植物)通过茎叶挥发、淋溶、根系分泌等途径向环境中释放一些化学物质,从而影响周围植物(受体植物)的生长和发育^[4]。这种作用包括促进和抑制两个方面。广义的化感作用还包括植物对周围微生物和以植物为食的昆虫等的作用,以及植物残株的腐解所带来的一系列影响。植物的化感作用广泛存在于自然界中,与植物间光、水分、养分和空间的竞争一起构成了植物之间的相互作用。化感作用在自然植被演替、森林树种格局、植物种群分布、土壤系统中微生物的区系组成和分布等方面扮演着较为重要角色。在人工生态系统,特别是农业生产中也具有较为重要的作用,如:轮作、间作和套种中农作物的合理搭配、农田杂草控制、以及作物的虫害和病害的防治。正是由于这些重要作用,化感作用近十多年来逐步成为受世界各国科学家重视的一个新研究领域。同时由于减少有害化学品投入,

国家自然科学基金项目(39570133)以及中国科学院“九五”特别支持项目(KZ95T020218)资助。

收稿日期:1997-12-29,修改稿收到日期:1998-09-16。

增加农业生态系统良性循环和可持续性,提高环境安全是当今可持续生态农业的重要课题,所以,深入研究化感作用以及发展在农业上的应用,就更具有实际意义。

有关资料表明,到2000年我国对粮食的基本需求是5.2亿t,21世纪中叶将达6.4亿t,年增长量至少应在35亿kg^[5],因此农业良性发展依然是我们的立国之本。由于全球气候变化会给农业生产带来一系列影响,如何正确预测和调整21世纪我国农业生产模式是当前研究的一个研究热点。作为在可持续农业中具有应用潜力的化感作用,在未来的全球气候变化条件下将如何反应,有关研究应该先行一步。本文将重点讨论在未来全球气候变化条件下,植物化感作用的可能变化,及其在全球气候变化条件下的发展和应用。

1 大气 CO₂浓度变化对植物化感作用的影响

Rice^[6]认为植物的化感物质(allelochemical)主要来源于植物的次生代谢物,大致分为11类。图1显示了这几大类化感物质的来源和合成路线。影响这些化感物质产生的因素是多方面的,包括植物遗传特性、器官年龄、生长状况、病菌侵染以及昆虫采食等生物性因素,以及光质、光强、日照长度、矿质养分、水分以及温度等非生物性因素。大气 CO₂可以通过植物光合作用形成碳水化合物而间接影响植物的化感物质组成和数量。

1.1 大气 CO₂浓度升高对植物叶片次生代谢物和化感物质的影响

未来的全球气候变化包括大气 CO₂浓度、温度、降水等一系列环境因子的变化,其中 CO₂浓度的变化会对 C₃植物的光合作用以及次生代谢等生理过程产生影响。Lavola^[7]指出垂枝桦(*Betula pendula* Roth.)幼苗叶片含碳次生代谢物(CBSC)对 CO₂浓度和施肥条件十分敏感,而且“过量”的同化碳和养分将用于加强植物体的防御功能。Lincoln^[8]等指出薄荷(*Mentha piperita* cv. Mitcham)在 CO₂倍增条件下,叶片生物量显著增加,叶片 N 含量降低;叶片挥发性化感物质如单萜和倍半萜烯的总量虽然升高,但是单位叶片干重的释放量变化不明显,因此 CO₂浓度增加没有显著影响薄荷化感物质形成。Johnson 等^[9]发现三齿蒿(*Artemisia tridentata*)的叶片挥发性萜烯的含量仅在高浓度 CO₂的低 N 处理下有所增加;昆虫采食量在 CO₂倍增条件下明显增加,在低 N 处理下有所降低,这种现象可能是由于 CO₂倍增导致叶片 C/N 提高,使昆虫采食量增加,而低 N 处理使化感物质释放量增加,增强了植物抗食性。这也说明 CO₂倍增条件下同化碳的分配受土壤养分尤其是 N 供应的影响较大。Fajer^[10]也发现低营养条件下,长叶车前(*Plantago lanceolata*)叶片含碳化感物质(CBA)的含量明显高于高营养状态,但是 CO₂倍增加(700μmol/mol)下的车前 CBA 并不比正常 CO₂(365μmol/mol)下高,某些甚至明显低于正常 CO₂浓度下的含量。同时车前的基因型对 CBA 也有很大的影响,但实验并未发现基因型与 CO₂的交互作用。所以 Fajer 认为 CO₂浓度增加不会刺激植物 CBA 的产生,同化物的含量增加虽然可以提高植物 CBSC 含量,但不会造成 CBSC 成分的根本变化。Julkunen-Tiitto 等^[11]发现柳属的 *Salix myrsinifolia* Salisb. 在 CO₂倍增条件下,叶片的 N 含量呈降低趋势,生长在养分充足土壤上的幼苗酚类化合物含量明显降低,柳树对采食者的防御能力下降。Lindroth^[12]等的实验证明,CO₂倍增会改变树木叶片初级代谢和 CBSC 的含量,表现在白杨(*Populus tremuloides*)的淀粉储存量上升和糖槭(*Acer saccharum*)叶片的防御性化合物(单宁)含量大大增加,这种影响是有种间特异性的。Peñuelas^[13]观察发现高 CO₂浓度下的小麦灌浆期旗叶的酚类化合物含量明显高于对照,而橙树无变化,松树叶片酚类化合物浓度反而呈下降趋势。Lawler^[14]有关细叶桉(*Eucalyptus tereticornis* Smith)的实验说明,CO₂浓度升高可使叶片的总酚类化合物浓度上升,但这种促进作用仅在高光照-高营养或低光照-低营养的处理中表现的较为显著;而 CO₂浓度升高对萜烯的浓度影响不大,但在养分充足条件下光照增强会提高其浓度。Kinney^[15]指出高 CO₂(650μmol/mol)或低 NO₃⁻的条件都会使落叶树叶片 N 和可溶性蛋白浓度降低,而淀粉、缩合单宁以及鞣花单宁的浓度上升。Stuhlfauth^[16]发现1000μmol/mol CO₂对毛地黄(*Digitalis lantata*)单位重量总卡烯内酯的含量没有明显影响,但是不同卡烯内酯的同系物含量却有差别。Penue-las^[17]指出一些有限的的数据也表明在工业革命前大气 CO₂浓度约为280μmol/mol,植物的生物量和 CBSC 同现在相比都相对较低,而在700μmol/mol 的 CO₂浓度下,17种植物 CBSC 的浓度提高了约14%,因此总体上 CO₂倍增会诱发植物 CBSC 含量的增加。

植物含氮次生代谢物也包括一些重要的化感物质,例如 glucosinolate 就是一种含 N 次生代谢物,对植

物抗食性有重要作用, Karowe^[18]发现 CO_2 倍增 ($724\mu\text{mol/mol}$) 下的芥子 (*Brassica juncea* var. Florida Broadleaf) 叶片总 glucosinolate 含量明显降低, 而芜菁 (*B. rapa* var. Purple-top) 和萝卜 (*Raphanus sativus* var. French Breakfast) 的叶片总 glucosinolate 含量变化不大, 但叶片含氮量降低了, 不仅植物的叶龄对 glucosinolate 含量影响较大, 而且种间的差异更为明显。故 Karowe 认为由于植物在 CO_2 浓度升高环境中, N 的限制将更加明显, 因此与 C 相反, 植物 N 素在防御中的份额将减少, 并且也具有种间特异性。

从上面的论述, 可以看到 CO_2 倍增对植物叶片次生代谢物或化感物质的影响是多方面的, 不仅对不同防御性物质有不同影响, 而且具有种间特异性。

1.2 大气 CO_2 浓度升高对植物根系分泌物的影响

CO_2 浓度升高可能导致不同植物器官生长差异, 而且植物体内 CBSC 的积累会影响同化碳的分配, 同时 CO_2 浓度升高同其它环境因子水分、养分对植物同化碳分配的交互影响是很大的, 因此进一步的研究是十分必要的。植物同化碳在植物体内分配, 特别是向根系分配增加是 CO_2 浓度升高对植物生长影响的一个重要方面。Stulen 等^[11]认为在养分充足和灌溉条件下, CO_2 倍增虽然使根系生物量有所增加, 但是不会对植物的根/冠比 (R/S) 产生影响。Norby 等^[20]指出 CO_2 倍增使栎树 (*Quercus alba*) 的细根数目和主根干重有较大的增加。

植物根系不仅担当着固定植物、吸取水分和养分的功能, 而且其分泌物在活化土壤营养元素、植物化感作用以及调节根系微生态系统中的微生物区系组成中扮演着重要角色, CO_2 倍增通过增加植物同化碳而影响植物根系生长和分泌物的产生, Norby^[21]发现在 CO_2 倍增条件下无菌培养的松树幼苗根系释放的可溶性碳有所增加, 其增加与幼苗细根生物量成正比, 而单位细根的释放量没有变化。Attwell^[22]的研究表明在砂培条件下, CO_2 倍增使桉树 (*Eucalyptus rostrata*) 幼苗的生物量增加, 而且重要的是单位根干重的柠檬酸释放量也有所增加。

有关 CO_2 浓度升高条件下, 根系分泌物中化感物质的变化, 是一个研究弱点, 未见有相关研究报告, 故对 CO_2 浓度升高的效应还无法给出一个实验性结论。因此研究植物根系在 CO_2 浓度升高条件下, 是否会通过利用过量的同化碳源调节根系分泌物组成和数量来活化土壤中的营养元素、利用共生菌获得植物所需的 N、P 等营养元素, 以适应营养胁迫的生长条件^[23]; 植物是否会改变根系化感物质的数量和组成, 抑制周围植物生长, 从而减少对养分等的竞争, 满足植物自身生长的需要等都是非常有意义的。

1.3 大气 CO_2 浓度升高对植物残体腐解的影响

植物残体不仅是土壤的重要有机碳源, 而且也是土壤微生物重要的底物来源, 同时也是土壤中化感物质一个主要来源。Gorissen^[24]的研究显示出 $700\mu\text{mol/mol}$ CO_2 下生长的植物根系腐解速率要比 $350\mu\text{mol/mol}$ CO_2 下的低许多, 甚至2个生长季后依然低13%, 这种速率的降低可能是由于残体中 C/N 提高造成的。

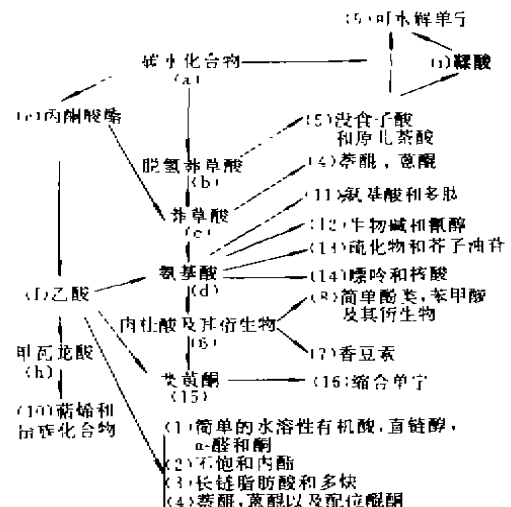


图1 主要化感物质的生物合成途径
(引自 E. L. Rice, 1984)

Fig. 1 The biological synthetic pathway of major allelochemicals (E. L. Rice, 1984)

(a) Carbohydrate, (b) Dehydroshikimic acid, (c) Shikimic acid, (d) Amino acid, (e) Pyruvate, (f) Acetate, (h) Mevalonic acid, (i) Digallic acid.

① Water-soluble organic acids, straight chain alcohols, aliphatic aldehydes and ketones, ② Simple unsaturated lactones, ③ Long-chain fatty acids and polyacetylenes, ④ Naphthoquinones, anthraquinones and complex quinones, ⑤ Gallic acid and protocatechic acid, ⑥ Cinnamic acid derivatives, ⑦ Coumarins, ⑧ Phenols, benzoic acid and derivatives, ⑨ Hydrolyzable tannins, ⑩ Terpenoids and steroids, ⑪ Amino acid and polypeptides, ⑫ Alkaloids and cyanohydrins, ⑬ Sulfides and mustard oil glycosides, ⑭ Purines and nucleosides, ⑮ Flavonoides, ⑯ Condensed tannins

Cotrufo^[11]也报告了桦树细根在CO₂倍增下腐解速率降低的现象。Lambers^[12]认为在营养胁迫的环境中,CO₂倍增会导致植物C/N比的增加,间接地使植物残体的腐解速率降低,同时也降低了营养元素在生态系统中的循环速率。因此CO₂浓度升高条件下,由于植物残体腐解速率的降低,植物残体(枯落物、根系等)可能会成为一个缓释的土壤化感物质库,而这种变化是否会加强植物的化感作用、某些化感农作物对杂草的抑制期是否会延长、当前的秸秆还田方式是否应有所调整以降低秸秆化感物质对作物的抑制等问题就成为未来农业生产中的重要问题。

同化碳在地上、地下部分的分配,以及在生长和防御系统形成之间的分配是复杂和重要的问题,外界因子对这个动态分配过程影响很大,例如光线、水分、养分、碳源以及植物体共生菌等。在未来的全球变化中,CO₂浓度升高使植物体内同化碳含量增加,因此植物的生长和防御如何变化,便成为科学家们所关注的问题。同时同化碳向防御物质形成分配的变化及机制是研究植物化感作用在未来全球气候变化下效应的根本所在。从上面的研究可看出这方面还没有一个较为统一的结论。一种观点认为在营养胁迫下,CO₂浓度增加,含碳次生代谢物浓度将上升,而含氮化合物将下降,这是由于营养胁迫造成生长受抑制,而多余的同化碳向防御系统分配造成的。另一种认为CO₂倍增并不影响含碳次生代谢物(包括化感物质)浓度的变化。同时研究也发现CO₂倍增对植物次生代谢物和化感物质的影响具有种间特异性。由于根际微生物生态系统的复杂性及根系分泌物的分离、鉴定等手段的滞后,目前主要研究集中于叶片潜在化感物质与食草昆虫之间的关系,有关CO₂倍增对植物-植物、植物-微生物之间的化感作用、根系化感物质变化等的研究几近空白。

2 温度变化对植物化感作用的影响

随着大气CO₂浓度升高,大气温度也将有所上升,因此温度对植物化感作用的影响也应该作为全球变化和植物化感作用关系的一个重要方面。温度的效应可以分为两个方面,一方面是温度对植物化感作用产生影响,另一方面则是在温度变化的条件下,植物对化感物质的反应或化感物质的作用强度变化。但是这方面的研究还不多。

Martin^[37]发现在30℃下生长72h的橡树苗的萜烯含量比19℃下生长135h的高7.5倍。Einhellig^[26]在实验中发现29℃下,阿魏酸对高粱幼苗的抑制阈值是0.4mmol/L,而37℃时为0.2mmol/L;23℃条件下,0.25mmol/L阿魏酸对大豆幼苗产生抑制作用;34℃时,0.1mmol/L的阿魏酸对大豆幼苗的抑制明显强于前者。这些实验说明,在相对较高的温度环境下,化感物质的作用强度可能会有所提高。

3 植物化感作用在全球气候变化条件下的研究方向

从上面的论述可以看出,CO₂浓度增加对植物化感作用有一定的影响,但在很多方面还未开展研究。例如在全球气候变化下,植物化感作用的变化、具有化感抗逆特性的优良农作物品种是否会降低或丧失其化感特性、化感生物控制对策应如何调整以及化感作用在未来可持续农业上的地位等问题,因此深入开展以下研究是十分必要的。

(1) CO₂对植物根系化感物质产生的影响 CO₂浓度升高对植物根系分泌物中化感物质影响的研究还未有研究报告。由于根系化感作用在植物的化感作用中的重要地位,深入的研究是非常必要的。

(2) CO₂和温度对植物化感作用的影响 由于CO₂浓度升高,会带来温度的变化,因此CO₂和温度将同时作用于植物的代谢过程,研究CO₂、温度以及CO₂和温度的交互作用将有助于人们更好地了解全球变化对植物化感作用的影响。

(3) CO₂和养分胁迫对植物化感作用的协同影响 无论CO₂浓度升高与否,未来农业生产上土壤养分供应都是一个重要的问题,因此,总体上CO₂浓度升高和养分胁迫在未来的全球变化中,将是农业生产必须面临的环境条件,作物的化感作用在这种条件下如何变化以及人们应采取何种措施调节作物的化感作用都将对未来的农业产生重要影响。

(4) CO₂浓度升高对农田生态系统中作物及杂草化感作用的影响 强调CO₂浓度升高对作物-杂草化感作用的影响,目的在于研究在未来全球变化条件下如何加强农业杂草化感控制措施,降低有害化学品的使用,保护环境和人类生存安全。

参考文献

- 1 Neftel A, Moor E, Oeschger H *et al.* Evidence from polar ice cores for the increase in atmospheric CO₂ in the past two centuries. *Nature*, 1985, 315: 45~47
- 2 叶笃正, 陈洋勤. 中国的全球变化预研究. 北京: 地震出版社, 1992
- 3 Tiegart W J McG, Sheldon G W and Griffiths D C editors. *Climate Change*. The IPCC impacts assessment. *Australian Government Publishing Service*, 1990, 2: 1~2: 21
- 4 王大力. 豚草属植物化感作用研究综述. 生态学杂志, 1995, 14(4): 48~53
- 5 刘爱民, 徐丽明. 影响我国粮食有效供给的制约因素分析. 中国农业大学学报, 1997, 2(2): 13~19
- 6 Rice E L. Chemical nature of allelopathic agents. In: Rice, E. L. ed., *Allelopathy*, 2nd ed., Academic Press, Inc., 1984. 267~291
- 7 Lavola A and Julkunen-Tutto R. The effect of elevated carbon dioxide and fertilization on primary and secondary metabolites in birch, *Betula pendula* (Roth). *Oecologia*, 1994, 99: 315~321
- 8 Lincoln D E and Couvet D. The effect of carbon supply on allocation to allelochemicals and caterpillar consumption of peppermint. *Oecologia*, 1989, 78: 112~114
- 9 Johnson R H and Lincoln D E. Sagebrush carbon allocation patterns and grasshopper nutrition: the influence of CO₂ enrichment and soil mineral limitation. *Oecologia*, 1991, 87: 127~134
- 10 Fajer E D, Bowers M D and Bazzaz F A. The effect of nutrients and enriched CO₂ environments on production of carbon-based allelochemicals in *Plantago*: A test of the carbon/nutrient balance hypothesis. *Am. Nat.*, 1992, 140(4): 707~723
- 11 Julkunen-Tutto R, Tahvanainen J and Silvola J. Increased CO₂ and nutrient status changes affect phytomass and the production of plant defensive secondary chemicals in *Salix myrsinifolia* (Salisb.). *Oecologia*, 1993, 95: 495~498
- 12 Lindroth R L, Kinney K K and Platz C L. Responses of deciduous trees to elevated atmospheric CO₂: Productivity, phytochemistry, and insect performance. *Ecology*, 1993, 74(3): 763~777
- 13 Penuelas J, Estiarte M, Kimball B A, *et al.* Variety of responses of plant phenolic concentration to CO₂ enrichment. *J. Exp. Bot.*, 1996, 47(302): 1463~1467
- 14 Lawler L R, Foley W J, Woodrow I E, *et al.* the effects of elevated CO₂ atmospheres on the nutritional quality of *Eucalyptus* foliage and its interaction with soil nutrient and light availability. *Oecologia*, 1997, 109: 59~68
- 15 Kinney K K, Lindroth R L, Jung S M, *et al.* Effects of CO₂ and NO₃⁻ availability on deciduous trees: Phytochemistry and insect performance. *Ecology*, 1997, 78(1): 215~230
- 16 Stuhlfauth T, Klug K and Fock H P. The production of secondary metabolites by *Digitalis lanata* during CO₂ enrichment and water stress. *Phytochemistry*, 1987, 26(10): 2735~2739
- 17 Penuelas J, Estiarte M and Llusa J. Carbon-based secondary compounds at elevated CO₂. *Photosynthetica*, 1997, 33(2): 313~316
- 18 Karowe D N, Seimens D H and Mitchell-Olds T. Species-specific response of gluconosinolate content to elevated atmospheric CO₂. *J. Chem. Ecol.*, 1997, 23(11): 2569~2582
- 19 Stulen I and den Hertog J. Root growth and functioning under atmospheric CO₂ enrichment. *Vegetatio*, 1993, 104/105: 99~115
- 20 Norby R J, O'Neill E G and Luxmoore R J. Effects of atmospheric CO₂ enrichment on the growth and mineral nutrition of *Quercus alba* seedlings in nutrient-poor soil. *Plant Physiol.*, 1986, 82: 83~89
- 21 Norby R J, O'Neill E G, Hood W G, *et al.* Carbon allocation, root exudation and mycorrhizal colonization of *Pinus echinata* seedlings grown under CO₂ enrichment. *Tree Physiol.*, 1987, 3: 203~210
- 22 Attiwell P M and Leeper G M. *Forestry Soil and Nutrient Cycles*. Melbourne University Press, Melbourne, Australia, 1987
- 23 Cardon Z G. Influence of rhizodeposition under elevated CO₂ on plant nutrition and soil organic matter. *Plant and Soil*, 1996, 187: 277~288

- 24 Gorissen A. elevated CO₂ evokes quantitative and qualitative changes in carbon dynamics in a plant/soil system: mechanisms and implications. *Plant and Soil*, 1996, **187**: 289~298
- 25 Cotrufo M F and Ineson P. Effects of enhanced atmospheric CO₂ and nutrient supply on the quality and subsequent decomposition of fine roots of *Betula pendula* Roth. and *Picea sitchensis* (Bong) Carr. . *Plant and Soil*, 1995, **170**: 267~277
- 26 Lambers H. Rising CO₂, secondary plant metabolism, plant-herbivore interactions and litter decomposition; theoretical considerations. *Vegetatio*, 1993, **104/105**: 263~271
- 27 Martin P. Die Abgabe von organischen Verbindungen insbesondere von Scopoletin aus den Keimwurzeln des Hafers, *Z. Bot.* 1957, **45**: 475~506
- 28 Einhellig F A. Interactions among allelochemicals and other factors of the plant environment. In: Waller G R editor, *Allelochemicals: Role in Agriculture and Forestry*, American Chemical Society, Washington, DC. , ACS330, 1987. 343~357