

DOI: 10.5846/stxb201311122718

马丹炜, 王亚男, 王煜, 张红, 廖颖, 何兵. 化感胁迫诱导植物细胞损伤研究进展. 生态学报, 2015, 35(5): 1640-1645.

Ma D W, Wang Y N, Wang Y, Zhang H, Liao Y, He B. Advance in allelochemical stress induced damage to plant cells. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(5): 1640-1645.

化感胁迫诱导植物细胞损伤研究进展

马丹炜*, 王亚男, 王煜, 张红, 廖颖, 何兵

四川师范大学生命科学学院, 成都 610101

摘要:化感胁迫(allelochemical stress)是指一种植物通过淋溶、挥发、根系分泌和残株腐解等途径释放化学物质,对另一种植物(包括微生物)产生直接或间接的伤害作用。有害化感物质对受体植物具有显著的细胞毒性,影响根边缘细胞的形成过程和活性,改变细胞壁和细胞膜的特性,破坏细胞内部结构,干扰细胞有丝分裂过程和基因表达模式;此外,化感胁迫往往伴随着氧化胁迫,受体植物细胞活性氧(ROS)水平升高,膜脂过氧化程度加剧,抗氧化系统被破坏,ROS影响与凋亡相关的信号调控过程,引起细胞大量死亡。因此,化感胁迫诱导的氧化胁迫可能是引起细胞凋亡的原因之一。阐明化感胁迫介导的氧化损伤和细胞损伤的相互关系以及根边缘细胞对化感胁迫的响应机制,是今后研究化感作用机制的一个方向。

关键词:化感胁迫;细胞损伤;氧化胁迫

Advance in allelochemical stress induced damage to plant cells

MA Danwei*, WANG Yanan, WANG Yu, ZHANG Hong, LIAO Ying, HE Bing

College of Life Science, Sichuan Normal University, Chengdu 610101, China

Abstract: Allelopathy is a common phenomenon in nature and can be defined as any direct or indirect effects of one plant on the other one (including microbes) through the release of plant produced secondary products (allelochemicals) into the environment by ways of leaching, volatilization, root exudation, and decomposition of residues. When the effect of the allelochemicals is to inhibit the growth and development of receptors, it is considered as a biotic stress called allelochemical stress. The allelochemical can result in the obvious cytotoxicity to receptor plants, affect the generation and survival of root border cells, a population of viable cells that are attached to the root apex in a one-cell layer in a manner similar to that of white blood cells functioning in the defense. Allelochemical-treated cells exhibit irregular arrangement and shape, and altered the structure of cell walls, plasma membrane, and certain organelles including mitochondria, chloroplasts, Golgi apparatus, vacuoles, etc. The allelochemical also has genotoxicity to receptor plants by interfering with DNA replication, cell division, and gene expression pattern. Chromosomal abnormalities, such as the break, lag, and conglutination of chromosomes, formation of micronucleus and nuclear buds and chromosomal bridges and rings, and three pole divisions was often observed. As a resultant, the mitotic index was significantly reduced in cells exposed to allelochemicals. The allelochemical causes the changes of DNA molecular marker genotype (DNA chain type) in terms of variation in band intensity, or the loss of bands and appearance of new bands. The gene expression pattern in allelochemical-treated plants is changed and different genes are up-regulated, down-regulated, transient-expressed, or continuous-expressed, respectively. Furthermore, allelochemical treatment enhances the production of reactive oxygen species (ROS), the toxic metabolic products in plants and other aerobic organisms. However, the activities of ROS scavenging enzymes such as catalase

基金项目:国家自然科学基金项目(31370549);四川省教育厅重点项目(11ZA097, 13ZA0143, 13ZA0144);四川师范大学校级重点培育项目(2013)资助

收稿日期:2013-11-12; **网络出版日期:**2014-07-14

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: danwei10ma@163.com

(CAT), superoxide dismutase (SOD), and peroxidase (POD) are decreased. Such imbalance results in the oxidative stress, which is regarded as a common phenomenon caused by allelochemical stress. The enhanced production of ROS leads to the peroxidation of lipid and damages to macromolecules such as proteins, nucleic acids and lipids. As a resultant, the membrane permeability and the content of malondialdehyde (MDA) are increased. The increased level of ROS can also be the signal to activate the relevant signaling cascade and ultimately to trigger genome-wide changes in gene expression. As a resultant, the apoptosis is induced and the cellular injury and plant growth inhibition are observed in receptor plants. Oxidative stress induced by allelochemical treatment might be a cause of apoptosis in receptor plants. In conclusion, allelochemical stress interferes with the defensive function of root border cells, induces cell damage, genetic damage, and oxidative damage of receptor plant cells. Elucidation of the relevance between the cell damage and oxidative damage induced and the mechanism of the response of root border cells to allelochemical stress would be expected to be a trend in the future to reveal allelopathic mechanisms.

Key Words: allelochemical stress; cell damage; oxidative stress

化感作用是一种植物通过向环境释放化学物质而对另一种植物(包括微生物)产生的直接或间接的伤害作用或有益作用^[1]。一般将化感作用的负面影响称为化感胁迫^[2]。当前,化感作用的研究大多集中在受体植物生长发育的形态指标和生理生化过程变化等方面^[3-5],这些特征只能揭示化感作用的表现现象。细胞是生物形态结构和功能活动的基本单位,一切生命关键问题都要在细胞中寻找。因此,化感作用的深入研究应该更关注细胞和分子水平的现象。近十几年来,细胞生物学和分子生物学的研究手段逐渐运用到化感作用的研究中,并取得了重要的研究进展。已经证实细胞毒性是化感物质的一个重要特性^[6]。化感物质通过淋溶、挥发、根系分泌和残株腐解等途径释放到环境^[7],作为化感胁迫信号与受体植物细胞表面相互作用,破坏细胞的内部结构,干扰有丝分裂过程和基因表达模式,导致受体植物生长发育受阻^[6-9]。本文综述了国内外有关化感胁迫诱导植物细胞损伤的研究进展,以期对化感作用的深入研究提供理论借鉴。

1 化感胁迫对植物防御结构根边缘细胞的影响

根边缘细胞又称为根冠脱落细胞,指从根冠表面脱落下来并聚集在根部周围的一群特化细胞^[10],它们在根和根周围环境之间构筑了一道化学、物理和生物的屏障^[11],具有类似于动物白细胞的防御功能^[12],在植物抵御生物和非生物胁迫中起着重要的作用^[13]。本研究室近几年工作^[14-17]表明,当受到化感胁迫时,受体植物的根边缘细胞活性降低,在胁迫初期和胁迫强度较低时,与根边缘细胞释放相关的根冠果胶甲基酯酶(PME)活性升高,随着处理强度增强和处理时间延长,化感胁迫对PME活性的这种促进效应减弱;移走根冠表面的根边缘细胞能够诱导根冠分生组织细胞进行有丝分裂并分化根边缘细胞^[18],而化感胁迫则加速了这一过程,如在土荆芥挥发油化感胁迫下,除去根边缘细胞的绿豆[*Vigna radiata*(Linn.) Wilczek]根边缘细胞的再生速率明显高于对照^[15-16];Qiao等^[19]的研究表明,较高活性的、具有稠密粘胶层的附着根边缘细胞能保护根尖免遭化感物质肉桂酸的毒害。本研究室^[17]发现,在土荆芥(*Chenopodium Ambrosioides* L.)根系分泌物作用下,大豆(*Glycine max* L.)游离的根边缘细胞周围聚集一些颗粒状物质,这种物质的多少与处理浓度和处理时间呈正相关,推测根边缘细胞通过释放某些物质整合化感物质,以缓解化感胁迫对植物根尖的伤害。

上述研究说明,根边缘细胞可能通过主动死亡、增加粘胶层或者分泌某些物质整合化感物质等以缓解化感胁迫,对化感胁迫具有一定的抵御功能;另一方面,化感物质对根边缘细胞具有明显的毒性,当处理时间和处理剂量超过一定的阈值后,根边缘细胞的产生和活性均受到抑制。由此推测,化感胁迫先解除根边缘细胞的保护功能,进而伤害根尖分生组织,抑制植物的生长发育。整体来看,有关根边缘细胞对化感胁迫响应的研究尚处于起步阶段,根边缘细胞对化感胁迫的响应机制尚待进一步研究。

2 化感胁迫对细胞结构的影响

2.1 对细胞壁的影响

木质素的积累能增强细胞壁的坚硬度^[20], 扩展蛋白是一种细胞壁蛋白, 与细胞壁伸展和植物抗逆性有关^[21]。化感胁迫下, 这些物质的合成受到影响。长柔毛野豌豆 (*Vicia villosa* Roth.) 释放的 Cyanamide (CA) 改变了番茄 (*Lycopersicon esculentum* Mill.) 扩展蛋白基因表达^[22]; 化感物质查尔酮 (Chalcone) 抑制了大豆细胞木质素的生物合成^[23], 降低了植物对化感胁迫的抵御能力。此外, 化感物质可破坏细胞壁的结构。*Sicyos deppei* 水浸提液导致菜豆 (*Phaseolus vulgaris*) 和黑籽南瓜 (*Cucurbita ficifolia*) 细胞壁的超微结构改变^[24], 大麦 (*Hordeum vulgare* L.) 释放的大麦芽碱 (hordenine) 和芦竹碱 (gramine) 破坏了白芥 (*Sinapis alba*) 胚根的细胞壁^[25]。

2.2 对细胞形态和膜性细胞结构的影响

化感物质导致受体植物组织紊乱, 细胞形态改变。三叶鬼针草 (*Bidens pilosa* L.) 水浸提液作用下, 蚕豆根尖横切面皮层和中柱鞘细胞明显变小, 细胞排列紧密, 径向细胞层数增加, 纵切面的细胞纵向长度明显变短^[26]; 紫茎泽兰 (*Eupatorium adenophorum* Spreng.) 主效化感物质 DTD 和 HHO 导致受体根尖组织混乱, 细胞萎缩, 细胞质稀薄, 高尔基体和线粒体数量减少^[27]; *Sicyos deppei* 水浸提液作用下, 受体植物根尖静止中心周围的细胞呈压缩状, 根冠细胞中出现无定形和无活性的细胞核、线粒体和内质网, 液泡内陷^[24]; 大麦根释放的生物碱使白芥胚根细胞液泡数量增加、体积增大, 细胞出现自噬作用, 细胞器瓦解^[25]; 化感物质 N-phenyl-2-naphthylamine 破坏了小球藻亚细胞结构, 导致核固缩, 叶绿体结构瓦解^[28]。

质膜和膜性细胞结构是化感物质的作用位点。化感胁迫下, 受体植物膜电位发生超极化和去极化, 膜透性增加, 膜 H^+ -ATPase 活性受到抑制^[29]。这类变化与化感胁迫触发活性氧 (ROS) 爆发有关。ROS 是需氧生物正常细胞代谢产生的有害的副产品^[30]。高浓度的 ROS 具有很强的氧化能力, 几乎能与所有的细胞成分发生反应, 破坏蛋白质的结构, 使 DNA 核苷酸链断裂、嘌呤氧化; 破坏蛋白质-DNA 交叉连接, 并引起膜脂过氧化, 导致膜结构的破坏^[20]。正常情况下, 细胞内的 ROS 含量被抗氧化系统控制在最低水平^[30-31]。但逆境胁迫会导致 ROS 增加, 并同时损害抗氧化系统, 造成 ROS 积累^[30]。研究表明, 化感胁迫往往伴随氧化胁迫的发生。随着化感物质剂量和处理时间的增加, 受体细胞的抗氧化酶活性先升高后降低^[30-36], 抗氧化酶谱发生变化^[37], 膜脂过氧化产物丙二醛 (MDA) 含量增加^[35-36], 叶绿体的光合作用和线粒体的呼吸作用降低, 导致更多的电子渗漏去还原分子氧 (O_2) 形成 ROS, 加之抗氧化酶活性受抑, 引起细胞内大量 ROS 积累, 膜巯基减少和膜脂过氧化, 破坏了膜的完整性^[38], 膜性细胞器如叶绿体、线粒体等结构瓦解。

3 化感胁迫诱导的遗传毒性

遗传毒性 (Genetic toxicity 或 Genotoxicity) 是指由遗传毒物引起生物细胞基因组分子结构特异改变或使遗传信息发生变化的有害效应, 包括 DNA 损伤、基因突变、染色体结构和染色体数目的改变等^[39]。化感物质可以抑制胸苷掺入或嵌入 DNA^[6], 抑制纺锤体装配, 降低有丝分裂指数^[9, 27, 40-42], 诱导产生微核及其各种类型的染色体畸变^[40-42], 具有强烈的遗传毒性。唇形科植物 *Salvia leucophylla* 释放的挥发性单萜抑制了芸苔 (*Brassica campestris*) 幼苗根尖顶端组织细胞增殖和 DNA 合成^[43]; 长柔毛野豌豆释放的 Cyanamide (CA) 引起番茄细胞分裂失衡^[22]; Kekec 等^[44]运用基于 PCR 扩增的 RAPD 技术根据条带亮度、条带缺失和新条带出现等现象, 证明荆芥 (*Nepeta meyeri*) 精油具有显著的遗传毒性; 一些入侵植物如土荆芥 (*Chenopodium ambrosioides*)^[9]、三叶鬼针草^[27]、银胶菊 (*Parthenium hysterophorus* L.)^[38]、辣子草 (*Galinsoga parviflora*)^[40]、白车轴草 (*Trifolium repens*)^[41]、胜红蓟 (*Ageratum conyzoides*)^[42]等释放的化感物质具有显著的遗传毒性和致畸效应, 导致蚕豆根尖细胞有丝分裂指数下降, 出现了各类染色体畸变, 如染色体断片、染色体桥、染色体环、染色体粘连、染色体滞后、微核、核芽以及三极分裂等。其中, 土荆芥挥发油将根尖分生区细胞阻止于有丝分裂

前期,表明挥发油抑制了纺锤体微管蛋白的装配^[9]。

4 化感胁迫诱导的细胞凋亡

细胞凋亡是指由自身特定基因控制的一种细胞死亡类型。由于这种死亡过程受控于遗传基因表达的程序性调控,也称为程序性细胞死亡(PCD)^[20]。在各种逆境中,植物部分细胞发生凋亡以求得整体生存。因此,植物细胞凋亡在抵御逆境胁迫中起着非常重要的作用^[45]。当受到某些高毒性的化感物质胁迫时,受体植物细胞出现细胞凋亡的特征,如细胞核缩小,染色质片断化和边缘化,细胞器崩解,线粒体固缩,线粒体膜电位减小^[46],DNA 电泳出现典型的凋亡特征——DNA Ladders^[9]。

化感胁迫诱导细胞凋亡的作用机制尚不完全清楚。根据现有的资料初步判断,化感胁迫触发了与凋亡相关的信号调控系统。Keller 等^[29]认为,化感物质 Hydroquinone 引起的膜电位变化与细胞凋亡信号转导起始有关;在抵御环境胁迫过程中,ROS 可作为一种重要的信号分子,诱导植物细胞对逆境的适应性反应^[47]。美国西部的入侵植物斑点矢车菊(*Centaurea maculosa*)释放的化感物质-catechin 引发拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)根分生区 ROS 爆发,激活 ROS 触发的 Ca^{2+} 信号通路,最终导致了植物细胞的快速死亡^[48];前期对土荆芥挥发油化感效应的研究表明,伴随着处理剂量增加和处理时间延长,蚕豆根尖细胞出现一定的氧化损伤和细胞凋亡,而凋亡现象的出现滞后于氧化损伤,说明土荆芥化感胁迫诱导的细胞凋亡与氧化损伤具有密切的关系^[36]。

5 化感胁迫对基因表达的影响

化感作用对基因表达影响的研究起步较晚。2003 年,Bais 等^[48]首次采用基因芯片技术从全基因组水平上研究化感物质影响敏感植物代谢和生长的分子机理。其基本思路是根据杂交信号筛选出表达明显上调的基因,再根据这些基因的功能判断化感物质影响受体植物生长发育的分子机理。此后,学者们陆续以拟南芥(*Arabidopsis thaliana* L.)为受体,运用基因芯片技术分析了不同化感物质对基因表达的影响,并进一步采用 qRT-PCR 等技术分析一些差异基因^[49-51]。这些研究发现,化感物质通过上调或下调某些基因,或诱导新基因的表达,影响受体植物相关基因的表达调控。如日本曲霉(*Aspergillus japonicus*)的化感物质 SAF 诱导拟南芥的多种调控细胞死亡相关基因、与防御反应相关基因以及生长素响应基因、编码乙烯反应敏感蛋白等基因的上调表达^[52]; *Sicyos deppei* 水浸提液使番茄种子和初生根的不同抗氧化酶基因表达水平上调或下调,但对细胞死亡指示物 metacaspase 和植物防御诱导指示物的 PR 蛋白 PR1(AW034667)的表达没有影响^[2]; cDNA-AFLP 技术分析和半定量 RT-PCR 验证发现,甜瓜(*Cucumis melo* L.)化感自毒作用相关基因的表达模式可以分为持续表达、瞬时表达、上调表达和下调表达,甜瓜自毒作用涉及到的基因表达情况较为复杂,与信号转导、能量代谢、蛋白合成、离子运输、逆境响应和转录调控等过程均有关系^[53]。

最近,Abrosca 等^[54]将基于核磁共振的代谢组学方法应用到化感作用的研究。他们用 6 种化感物质处理禾本科植物 *Aegilops geniculata*,当浓度最大时,这些化感物质强烈地改变了受体植物的代谢组。这一成果说明,代谢组学方法在化感作用机制的研究中具有较好的应用前景。

6 结语

综上所述,化感胁迫往往伴随着氧化胁迫,化感胁迫诱导产生的 ROS 作为信号分子,触发细胞凋亡相关途径,引起细胞凋亡以阻止胁迫造成的损害进一步扩大。本研究室前期工作表明,细胞凋亡现象的出现滞后于氧化损伤,由此推测氧化损伤是细胞凋亡的原因之一。但是这一推测是否成立,化感胁迫诱导的氧化损伤和细胞损伤之间是否存在必然联系,目前均缺乏有力的实验证据加以佐证。因此,运用现代细胞生物学和分子生物学的理论和方法,研究化感胁迫下 ROS 的信号转导途径和细胞凋亡的信号转导途径,以及二者之间的交叉对话,对揭示化感作用机制具有积极的意义。

根边缘细胞在根尖和外界环境之间构筑了一道保护屏障,可调节根部生态环境,抵御生物和非生物胁迫造成的根尖伤害。研究证明,化感胁迫可诱导根边缘细胞的再生和死亡,但是与此相关的内在机制尚不清楚。探讨化感胁迫下,受体植物调节根边缘细胞数量和特性的分子机制以及根边缘细胞死亡的调控机制,可从一个侧面了解化感胁迫如何突破根边缘细胞的保护屏障,抑制植物生长的机制。另一方面,植物通过淋溶、挥发、凋落物及残体分解、根系分泌等方式向环境中释放的化感物质绝大多数最终都要进入土壤^[55-56],以土壤为媒介对邻体植物产生影响。除直接干扰邻体植物的生长外,这些化感物质还可通过影响土壤结构、土壤微生物和土壤营养而改变土壤环境,间接作用于邻近植物^[57]。此外,释放到土壤中的化感物质还可通过土壤微生物的转化而间接作用受体植物的根系。因此,比较研究化感物质直接作用和经土壤系统间接作用对根边缘细胞和根系的影响,能更好地诠释植物化感作用的作用途径和作用机制。

参考文献 (References):

- [1] Rice E L. Allelopathy (2nd Edition). New York: Academic Press, 1984: 1-3.
- [2] Lara-núñez A, Romero-Romero T, Ventura J L, Blancas V, Cruz-Ortega R. Allelochemical stress causes inhibition of growth and oxidative damage in *Lycopersicon esculentum* Mill. Plant, Cell and Environment, 2006, 29(11): 2009-2016.
- [3] Cipollini K, Titus K, Wagner C. Allelopathic effects of invasive species (*Alliaria petiolata*, *Lonicera maackii*, *Ranunculus ficaria*) in the Midwestern United States. Allelopathy Journal, 2012, 29(1): 63-76.
- [4] 李晓娟, 王强, 倪穗, 阮晓, 王永红, 张焕, 王高峰. 栗与美国板栗化感作用的比较. 植物生态学报, 2013, 37(2): 173-182.
- [5] 缪丽华, 王媛, 高岩, 季梦成. 再力花地下部水浸提液对几种水生植物幼苗的化感作用. 生态学报, 2012, 32(14): 4488-4495.
- [6] Babula P, Vanco J, Kohoutkova V, Dankova I, Havel L, Kizek R. Cell signals as markers of cytotoxicity of new complexes of naphthoquinones. Analysis of Biomedical Signals and Images, 2010, 20: 259-263.
- [7] Oracz K, Bailly C, Gniazdowska A, Côme D, Corbineau F, Bogatek R. Induction of oxidative stress by sunflower phytotoxins in germinating mustard seeds. Journal of Chemical Ecology, 2007, 33(2): 251-264.
- [8] Li Z H, Wang Q, Ruan X, Pan C D, Jiang D A. Phenolics and plant allelopathy. Molecules, 2010, 15(12): 8933-8952.
- [9] 胡琬君, 马丹炜, 王亚男, 张红, 李群. 土荆芥挥发油对蚕豆根尖细胞的化感潜力. 生态学报, 2011, 31(13): 3684-3690.
- [10] Hamamoto L, Hawes M C, Rost T L. The production and release of living root cap border cells is a function of root apical meristem type in dicotyledonous angiosperm plants. Annals of Botany, 2006, 97(5): 917-923.
- [11] Driouich A, Durand C, Vitré-Gibouin M. Formation and separation of root border cells. Trends in Plant Science, 2007, 12(1): 14-19.
- [12] Hawes M C, Curlango-Rivera G, Xiong Z G, Kessler J O. Roles of root border cells in plant defense and regulation of rhizosphere microbial populations by extracellular DNA 'trapping'. Plant and Soil, 2012, 355(1/2): 1-16.
- [13] Hawes M C, Brigham L A, Wen F, Woo H H, Zhu Y. Function of root border cells in plant health: pioneers in the rhizosphere. Annual Review of Phytopathology, 1998, 36(1): 311-327.
- [14] 刘爽, 马丹炜. 不同发育期反枝苋对黄瓜根缘细胞的化感作用. 生态学报, 2009, 29(8): 4392-4396.
- [15] 何兵, 汪利沙, 王亚男, 张红, 李群, 马丹炜. 土荆芥挥发油对豌豆根边缘细胞的诱导和胁迫作用. 生态环境学报, 2013, 22(6): 991-995.
- [16] 汪利沙, 何兵, 马丹炜, 王亚男, 张红, 李群. 土荆芥挥发油化感作用下根边缘细胞对豌豆根尖的保护效应. 四川师范大学学报: 自然科学版, 2013, 36(5): 754-758.
- [17] 李安奇, 王亚男, 张红, 汪利沙, 马丹炜. 大豆根边缘细胞对土荆芥组培根分泌物的响应. 生态环境学报, 2012, 21(1): 84-87.
- [18] 徐根娣, 刘鹏, 周志华. 植物边缘细胞发育和功能的研究进展. 农业生物技术科学, 2004, 20(5): 28-32.
- [19] Qiao Y X, Zhang Y P, Zhang H X, Tian Y Q, Gao L H. Developmental characteristics and cinnamic acid resistance of root border cells in cucumber and figleaf gourd seedlings. Journal of Integrative Agriculture, 2013, 12(11): 2065-2073.
- [20] 简令成, 王红. 逆境植物细胞生物学. 北京: 科学出版社, 2009: 227-227.
- [21] 赵美荣, 李永春, 王玮. 扩展蛋白与植物抗逆性关系研究进展. 植物生理学报, 2012, 48(7): 637-642.
- [22] Soltys D, Rudzińska-Langwald A, Gniazdowska A, Wiśniewska A, Bogatek R. Inhibition of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) root growth by cyanamide is due to altered cell division, phytohormone balance and expansin gene expression. Planta, 2012, 236(5): 1629-1638.
- [23] Chen W J, Yun M S, Deng F, Yogo Y. Chalcone suppresses lignin biosynthesis in illuminated soybean cells. Weed Biology and Management, 2011, 11(1): 49-56.
- [24] Cruz-Ortega R, Anaya A L, Hernandez-bautista B E, Laguna-Hernández G. Effects of allelochemical stress produced by *Sicyos deppei* on seedling root ultrastructure of *Phaseolus vulgaris* and *Cucurbita ficifolia*. Journal of Chemical Ecology, 1998, 24(12): 2039-2057.
- [25] Liu D L, Lovett J V. Biologically active secondary metabolites of barley. II. Phytotoxicity of barley allelochemicals. Journal of Chemical Ecology, 1993, 19(10): 2231-2244.
- [26] 杜凤移, 于树华, 马丹炜, 张苗苗. 三叶鬼针草对蚕豆根尖遗传毒性的研究. 生态环境, 2007, 16(3): 944-949.
- [27] Yang G Q, Wan F H, Guo J Y, Liu W X. Cellular and ultrastructural changes in the seedling roots of upland rice (*Oryza sativa*) under the stress of

- two allelochemicals from *Ageratina adenophora*. *Weed Biology and Management*, 2011, 11(3): 152-159.
- [28] Qian H, Xu X Y, Chen W, Jiang H, Jin Y X, Liu W P, Fu Z W. Allelochemical stress causes oxidative damage and inhibition of photosynthesis in *Chlorella vulgaris*. *Chemosphere*, 2009, 75(3): 368-375.
- [29] Keller C P, Barkosky R R, Seil J E, Mazurek S A, Grundstad M L. The electrical response of *Phaseolus vulgaris* roots to abrupt exposure to hydroquinone. *Plant Signaling & Behavior*, 2008, 3(9): 633-640.
- [30] Gechev T S, Breusegem F V, Stone J M, Denev I, Laloi C. Reactive oxygen species as signals that modulate plant stress responses and programmed cell death. *BioEssays*, 2006, 28(11): 1091-1101.
- [31] Bogatek R, Gniazdowska A. ROS and phytohormones in plant-plant allelopathic interaction. *Plant Signaling & Behavior*, 2007, 2(4): 317-318.
- [32] García-Sánchez M, Garrido I, De Jesús Casimiro I, Casero P J, Espinosa F, García-Romera I, Aranda E. Defence response of tomato seedlings to oxidative stress induced by phenolic compounds from dry olive mill residue. *Chemosphere*, 2012, 89(6): 708-716.
- [33] Weir T L, Park S W, Vivanco J M. Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004, 7(4): 472-479.
- [34] Hamilton C E, Gundel P E, Helander M, Saikkonen K. Endophytic mediation of reactive oxygen species and antioxidant activity in plants: a review. *Fungal Diversity*, 2012, 54(1): 1-10.
- [35] 刘爽, 张红, 马丹炜, 李书娟, 李杉, 刘锋, 彭强. 反枝苋水浸提液与挥发油对黄瓜根尖的影响. *西北植物学报*, 2010, 30(3): 569-574.
- [36] 胡琬君, 马丹炜, 王亚男, 张红. 土荆芥挥发油对蚕豆根尖细胞的氧化损伤. *应用生态学报*, 2012, 23(4): 1077-1082.
- [37] 吴晓辉, 张兵之, 邓平, 张胜花, 吴振斌. 马来眼子菜化感作用对斜生栅藻同工酶的影响. *武汉植物学研究*, 2007, 25(5): 479-483.
- [38] Raoof K M A, Siddiqui M B. Allelotoxic effect of parthenin on cytomorphology of broad bean (*Vicia faba* L.). *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences*, 2013, 12(2): 143-146.
- [39] 张天宝. 遗传毒理学的若干进展. *毒理学杂志*, 2007, 21(4): 279-279.
- [40] 马丹炜, 范雪涛, 葛方兰, 张红. 低温胁迫对辣子草水浸提液化感作用的影响. *热带亚热带植物学报*, 2008, 16(6): 526-530.
- [41] 何杨艳, 马丹炜, 李群, 王亚男, 田佳乔, 成为为. 温度胁迫对白车轴草水浸提液化感作用的影响. *植物研究*, 2010, 30(2): 243-247.
- [42] 吴亚娟, 何兴金. 利用蚕豆根尖微核试验研究入侵植物胜红薊的化感作用潜力. *植物保护*, 2012, 38(1): 24-30.
- [43] Nishida N, Tamotsu S, Nagata N, Saito C, Sakai A. Allelopathic effects of volatile monoterpenoids produced by *Salvia leucophylla*: inhibition of cell proliferation and DNA synthesis in the root apical meristem of *Brassica campestris* seedlings. *Journal of Chemical Ecology*, 2005, 31(5): 1187-1203.
- [44] Kecek G, Mutlu S, Alpsoy L, Sakçali M S, Atici Ö. Genotoxic effects of catmint (*Nepeta meyeri* Benth.) essential oils on some weed and crop plants. *Toxicology and Industrial Health*, 2013, 29(6): 504-513.
- [45] De Pinto M C, Locato V, De Gara L. Redox regulation in plant programmed cell death. *Plant, Cell and Environment*, 2012, 35(2): 234-244.
- [46] Babula P, Adam V, Kizek R, Sladky Z, Havel L. Naphthoquinones as allelochemical triggers of programmed cell death. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, 65(2/3): 330-337.
- [47] Pan J W, Chen H, Gu Q, Zhu M Y. Environmental stress-induced programmed cell death in higher plants. *Hereditas*, 2002, 24(3): 385-388.
- [48] Bais H P, Vepachedu R, Gilroy S, Callaway R M, Vivanco J M. Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interactions. *Science*, 2003, 301(5638): 1377-1380.
- [49] Baerson S R, Sánchez-Moreiras A, Pedrol-Bonjoch N, Schulz M, Kagan I A, Agarwal A K, Reigosa M J, Duke S O. Detoxification and transcriptome response in *Arabidopsis* seedlings exposed to the allelochemical benzoxazolin-2(3H)-one. *The Journal of Biological Chemistry*, 2005, 280(23): 21867-21881.
- [50] Golisz A, Sugano M, Fujii Y. Microarray expression profiling of *Arabidopsis thaliana* L. in response to allelochemicals identified in buckwheat. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(11): 3099-3109.
- [51] Golisz A, Sugano M, Hiradate S, Fujii Y. Microarray analysis of *Arabidopsis* plants in response to allelochemical L-DOPA. *Planta*, 2011, 233(2): 231-240.
- [52] 李明, 曾任森, 骆世明. 应用基因芯片技术研究日本曲霉(*Aspergillus japonicus*)化感物质 SAF 抑制植物生长的分子机理. *生态学报*, 2008, 28(8): 3891-3897.
- [53] Zhang Z Z, Sun Z H, Chen W H, Lin W X. Gene expression profiling in response to allelopathic autotoxicity in melon by cDNA-AFLP. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2012, 20(11): 1514-1520.
- [54] Abrosca B D, Scognamiglio M, Fiumano V, Esposito A, Choi Y H, Verpoorte R, Fiorentino A. Plant bioassay to assess the effects of allelochemicals on the metabolome of the target species *Aegilops geniculata* by an NMR-based approach. *Phytochemistry*, 2013, 93: 27-40.
- [55] 王朋, 王莹, 孔垂华. 植物挥发性单萜经土壤载体的化感作用——以三裂叶豚草(*Ambrosia trifida* L.)为例. *生态学报*, 2008, 28(1): 62-68.
- [56] 侯玉平, 柳林, 王信, 闫晓宇, 门航, 李伟杰, 徐维明. 外来植物火炬树水浸液对土壤微生物生态系统的化感作用. *生态学报*, 2013, 33(13): 4041-4049.
- [57] Weidenhamer J D, Callaway R M. Direct and indirect effects of invasive plants on soil chemistry and ecosystem function. *Journal of Chemical Ecology*, 2010, 36(1): 59-69.