

低磷诱导水稻化感抑草能力增强的分子生理特性*

王海斌^{1,2} 何海斌^{1,2} 邱龙² 沈荔花^{1,2} 方长旬² 林瑞余^{1,2} 林文雄^{1,2**}

(¹福建农林大学生物农药与化学生物学教育部重点实验室; ²福建农林大学生命科学学院 福州 350002)

摘要 以化感水稻PI312777和非化感水稻Lemont为供体,以无芒稗(*Echinochloa crusgalli* L.)为受体,采用水培的方法研究低磷(P, 0.5 mg L⁻¹)胁迫下稻/稗共培体系中水稻化感抑草作用的分子生理机制. 结果表明,低磷条件下,化感水稻PI312777抑草效应增强,对稗草的保护酶活性及其它生理生化指标呈明显的抑制作用. 进一步分析发现,低磷条件下,化感水稻PI312777根和叶组织中苯丙氨酸解氨酶活性及总酚含量上升,且明显高于非化感水稻Lemont. 对水稻根系分泌物中酚类物质的HPLC分析结果表明,低磷条件下,从化感水稻PI312777根系分泌物中检出的酚酸类物质总量是正常磷素条件下的2.89倍,而非化感水稻Lemont中的则是正常磷素条件下的1.17倍. 两个水稻品种根部和叶部酚酸代谢途径关键酶基因的差异表达分析结果表明,化感水稻PI312777酚酸代谢途径的4个关键酶基因均上调表达,而非化感水稻Lemont中只有苯丙氨酸解氨酶基因上调,其余均下调. 可见,低磷条件下,化感水稻PI312777化感抑草能力增强与其酚酸代谢途径关键酶基因增强表达,代谢途径旺盛,进而导致酚酸类物质含量增加有关. 图5 表3 参19

关键词 水稻(*Oryza sativa* L.); 化感作用; 化感物质; 低磷胁迫; 基因表达

CLC Q945.78 : S511.01

Molecular Physiological Properties of the Enhanced Weed-suppression Ability of Rice Allelopathy Induced by Lower Phosphorus Supplies*

WANG Haibin^{1,2}, HE Haibin^{1,2}, QIU Long², SHEN Lihua^{1,2}, FANG Changxun², LIN Ruiyu^{1,2} & LIN Wenxiong^{1,2**}

(¹Key Laboratory of Ministry of Education for Biopesticide and Chemical Biology, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

(²School of Life Sciences, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract In order to explore the changing mechanism of rice allelopathic potential under lower phosphorus supplies, allelopathic rice PI312777 and non-allelopathic rice Lemont were employed as donor plants, and the morphological and physiobiochemical characteristics of receiver plant barnyard grass (*Echinochloa crusgalli*) mediated by the two donor plants were investigated under lower phosphorus supplies [0.5 mg (P) L⁻¹, denoted as P-] and normal phosphorus [6 mg (P) L⁻¹, denoted as P+]. Simultaneously, the content of phenolics and activity of phenylalanine ammonia-lyase in the two rice accessions were detected. Furthermore, differential expression of 4 genes encoding the key enzymes involved in phenolic metabolic pathway was also detected in rice by Real Time Fluorescent Quantitative PCR (FQ-PCR) to evaluate the expression changes in the two rice accessions under lower phosphorus supplies. The results showed that under lower phosphorus supplies, the two rice accessions inhibited the growth of barnyard grass to different extents. The inhibitory effect (IR, %) of allelopathic rice PI312777 on barnyard grass was greatly higher than that of non allelopathic rice Lemont, showing 56.51% (IR, the same below) vs 8.59% in the suppression of root length of barnyard grass, 38.49% vs 5.59% in plant height, and 40.21% vs 4.24% in dry weight. Under lower phosphorus condition, the contents of MDA, soluble carbohydrate and soluble protein, the activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT), and root activity of barnyard grass were decreased at a higher rate by allelopathic rice PI312777 than those by non-allelopathic rice Lemont. Furthermore, the content of phenolics and activity of phenylalanine ammonia-lyase in allelopathic rice PI312777 were also significantly enhanced compared with those in non-allelopathic rice. The result from the analysis of phenolic acids in the two rice root exudates by using HPLC showed that the total amount of ten phenolic acids concerned in allelopathic rice PI312777 under lower phosphorus supplies was 2.89 times as high as that under normal phosphorus condition. However, it was only 1.17 times in non allelopathic rice Lemont under the same condition. Simultaneously, the expressions of the genes encoded phenylalanine ammonia-lyase, cinnamate-4-hydroxylase, hydroxylase, and *O*-methyltransferases, which are the key enzymes involved in phenolic acid metabolic pathway, were all up-regulated in the roots and leaves of allelopathic rice PI312777 under lower phosphorus supplies. But all these enzymes were down-regulated in non-allelopathic rice Lemont except phenylalanine ammonia-lyase in the leaves under the same condition. The results suggested that enhancement of rice allelopathic potential in the suppression of the target weeds under lower phosphorus supplies might be attributed to the up-regulation of the key enzymes involved in phenolic acid

收稿日期: 2008-03-09 接受日期: 2008-05-23

*国家自然科学基金(Nos. 30471028, 30671220)、福建省生态学重点学科项目(No. 0608537)和福建省教育厅项目(No. JA08055)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (Nos. 30471028, 30671220), the Ecology Program of Fujian Province (No. 0608537), and the Education Department Program of Fujian Province, China (No. JA08055)

**通讯作者 Corresponding author (E-mail: wenxiong181@163.com)

metabolism, which led to the activation of phenolic metabolism, and increased phenolic allelochemicals and consequently inhibited the growth of barnyard grass. Fig 5, Tab 3, Ref 19

Keywords rice (*Oryza sativa* L.); allelopathy; allelochemical; phosphorus deficiency; gene expression

CLC Q945.78 : S511.01

稻田中化学除草剂的大量使用已带来一系列问题, 俗称“3R”问题: ① 化学除草剂在稻谷中大量残留(Residue); ② 杂草的抗药性显著提高(Resistance); ③ 杂草再度猖獗(Rampancy). 于是化学除草陷入恶性循环^[1]. 植物化感作用利用植物体在生态系统中的自身防御或抗逆能力来防除稻田杂草, 没有向系统中引入难降解的化学物质, 不会带来环境污染、农药残留等问题. 所以利用植物化感作用控制农田杂草, 发展环境友好型的杂草防治技术, 不仅降低了人们对化学除草剂的依赖, 而且保护了生态环境和生物多样性, 使作物栽培向高产、优质、生态、安全生产发展. 因此利用植物化感作用控制农田杂草是一种具有极大潜力的杂草控制措施^[2].

然而, 化感作用是一个受多基因控制的数量遗传性状, 易受环境(温度、光照、土壤条件、营养状态、除草剂等)特别是营养调节的影响^[2]. Einhellig和林文雄等分别综述了世界范围内有关化感作用的研究结果, 指出逆境下作物化感作用能力明显提高, 这同化感物质与营养条件(N、P、K)存在显著互作效应有关^[1-3]. 熊君等认为, 低氮(N)条件下化感水稻PI312777对靶标稗草的抑制作用增强, 反之则减弱^[4]. 据报道, 逆境胁迫能调节基因表达, 加快作物化感物质的合成, 并促进化感物质从作物内部释放到外部环境中^[5-7]. 作者所在研究室也发现, 低N胁迫下化感水稻PI312777的PAL酶和CA4H酶比非化感水稻Lemont的在正常条件下活性增强更加显著, GC-MS检测结果表明其代谢产物总酚含量和主要酚类物质明显增加^[1, 8]. 可见, 环境胁迫下植物主要通过增加化感物质的产生、释放和提高化感物质作用强度从而提高化感作用潜力. 磷(P)是植物生长所必需的3种大量元素之一, 起着极其重要的作用. 但P肥易被土壤固定, 利用率低; 水稻生长的苗期根系并不发达, 对P的吸收有限, 加上杂草对水稻危害的敏感期主要在水稻生长的前期, 因而易遭遇P营养匮乏的影响. 目前营养胁迫下作物化感作用潜力变化主要集中在N, 对P调控水稻化感作用潜力变化的研究还较少. 因此研究低P条件下水稻化感作用潜力的变化机制具有重要的意义.

本研究以国际上公认的化感水稻品种PI312777和非化感水稻品种Lemont为供体^[1, 9, 10], 以无芒稗(*Echinochloa crusgalli* L.)为受体, 采用水培方法, 研究了不同P条件下不同化感潜力水稻品种对共培稗草形态、生理生化指标的影响, 分析了供体水稻在不同P条件下不同组织的总酚含量和苯丙氨酸解氨酶活性, 并运用HPLC技术分析两个水稻品种根系分泌物中酚酸类物质含量的差异. 此外, 本研究运用实时荧光定量PCR技术针对水稻酚酸代谢途径几个关键酶基因进行差异表达分析, 以期为进一步揭示P调控水稻化感抑制草能力增强的机理提供理论依据.

1 材料与方法

1.1 实验设计

试验 I: 将催芽后的水稻PI312777、Lemont种子(均引自

美国)分别播在秧盘里, 至二叶期, 选择均匀的秧苗移至盛有10 L完全培养液(Hoagland配方)的塑料盆(45 cm × 35 cm × 15 cm)中生长7 d, 塑料盆中悬浮厚为1.5 cm的塑料泡沫板, 在泡沫板上均匀分布直径1 cm的小孔40个. 将水稻与稗草移植到同一塑料盆中, 每孔1株, 水稻和稗草的数量分别为35株和5株, 株行距为5 cm × 5 cm, 稗草集中在一排, 并位于水稻植株的中央. 培养液分2个P水平(0.5 mg/L和6 mg/L, 分别标记为P-和P+), 每个水平设3个重复, 培养液仅由NH₄NO₃、K₂SO₄、KH₂PO₄3种化合物组成(预实验已证明N、P、K 3种大量元素的存在可保证水稻秧苗在实验期间正常生长的要求)^[1, 4]. 培养7 d后, 收集两个水稻品种倒二叶及根尖组织, 置于液氮中, 用于组织总RNA的提取及组织总酚含量和苯丙氨酸解氨酶活性的测定^[11].

试验 II: 按上述方法培养7 d后, 将水稻和稗草共培的培养液倒于同样大小的塑料盆中, 采用国标法测定培养液中剩余的N、P、K浓度, 根据测定结果, 将培养液调至正常浓度时的N、P、K水平, 保证各培养液中的N、P、K水平相对一致. 另设一个对照, 其培养液只用NH₄NO₃、K₂SO₄、KH₂PO₄ 3种化合物, 加蒸馏水配制成正常营养水平的N、P、K浓度, 即对照所用的培养液与水稻培养液之间的区别仅在于: 水稻培养液中含有化感水稻PI312777或非化感水稻Lemont培养7 d后所释放的物质, 而对照培养液里没有. 然后, 在上述每种培养液中移植10株二叶一心期的稗草, 培养14 d后, 一方面, 分别取样测量稗草的根长、株高、干重(120 °C杀青20 min, 80 °C烘烤至质量稳定), 并计算对稗草的抑制率(IR). 每个处理3次重复. 稗草抑制率按公式 $IR=(1-TR/CK) \times 100\%$ 计算并统计分析, IR>0为抑制作用, IR<0为促进作用, 下同. 其中, IR为抑制率(Inhibitory rate), TR为处理测量值(Treatment), CK为对照测量值(Control). 这用于分析不同化感潜力水稻在低P胁迫下根系分泌物的抑草效应. 另一方面, 测量培养14 d后受体稗草的生理生化指标(超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、过氧化物酶、丙二醛、可溶性糖、可溶性蛋白、根系活力), 测定方法参照张志良等编的《植物生理学实验指导》^[11]. 所获数据采用DPS软件进行统计分析.

1.2 水稻根系分泌物中酚酸类化感物质的含量分析

取试验 I 中与稗草共培7 d后两种水稻的培养液(含有水稻根系分泌物)各1 L, 用HCl调其pH值至2.6左右, 浓缩并风干后, 用2 mL色谱纯甲醇溶解用于HPLC分析. 参照张福锁等方法^[12], 并根据前期单个酚酸标样的HPLC检测结果, 混合酚酸标样浓度设定为: 儿茶素 8×10^{-3} mmol L⁻¹, 原儿茶酸 1.5×10^{-3} mmol L⁻¹, 间苯二酚 8×10^{-3} mmol L⁻¹, 咖啡酸 5×10^{-4} mmol L⁻¹, 对羟基苯甲酸 6×10^{-4} mmol L⁻¹, 丁香酸 1×10^{-3} mmol L⁻¹, 香草酸 8×10^{-4} mmol L⁻¹, 水杨酸 2×10^{-2} mmol L⁻¹, 阿魏酸 6×10^{-3} mmol L⁻¹, 肉桂酸 4×10^{-3} mmol L⁻¹. HPLC分析条件: waters 1525, 紫外检测器, 色谱柱为C18反相柱; 流动相5%醋酸(A), 色谱纯甲醇(B), 流速1.0 mL min⁻¹; 梯度洗脱方式为: 0~2 min, A : B为 1 :

表1 两个供试水稻品种PI312777和Lemont中酚类代谢关键酶基因表达的FQ-PCR引物设计及序列

Table 1 The primers and their sequences used for FQ-PCR analysis of the relative gene expression involved in phenolic metabolic pathway in the two rice accessions of PI312777 and Lemont

关键酶 Key enzyme	登录号 Accession number	来源 Source	引物序列 Primer sequence (5'-3')
苯丙氨酸解氨酶 Phenylalanine ammonia-lyase	AK068993	<i>Oryza sativa</i>	S-CCGTGCTCTTTGAGGCTAAC A-GCTTGAGTCAGGTGGTTCG
肉桂酸-4-羟化酶 Cinnamate-4-hydroxylase	AAV44089	<i>Oryza sativa</i>	S-ACCGCAGCGTCTCCTTC A-ACCACCCGAGCATCCAG
羟化酶 Hydroxylase	AK069765	<i>Oryza sativa</i>	S-CCGCCTTCAACGACAA A-CGCCCATACGACGATT
O-甲基转移酶 O-methyltransferases	ABB90678	<i>Oryza sativa</i>	S-TGTCCTGTGAAATGGGTG A-CCTCGGAACAAGAAGCTG

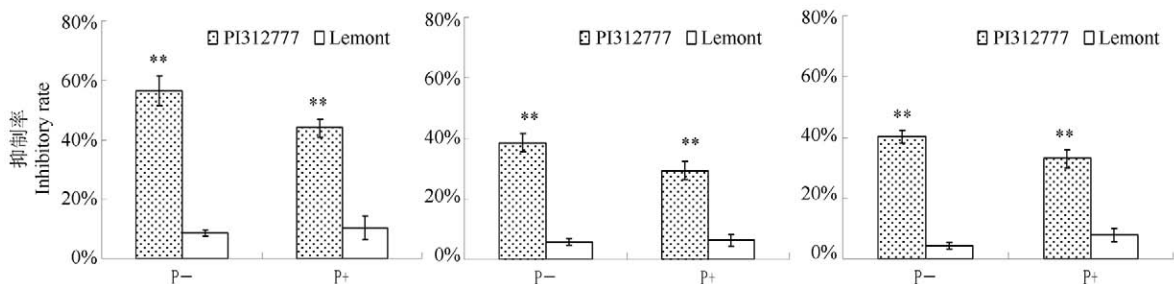


图1 不同磷素条件下不同化感潜力水稻对稗草根长、株高、干重(从左至右)的抑制率

Fig. 1 Inhibitory effect of different allelopathic potential rice cultivars on root length, plant height and dry weight (From left to right) of barnyard grass under lower phosphorus supplies

P-表示低磷, P+表示正常磷; **表示极显著差异($P < 0.01$), 下同

P- represents low phosphorus; P+ normal phosphorus; ** indicates significantly different at $P < 0.01$. The same below

1, 2~3 min, A : B 为 2 : 3, 3~5 min, A : B 为 3 : 7, 6~20 min, A : B 为 2 : 3.

1.3 酚酸代谢途径中几个关键酶基因的实时荧光定量PCR分析

不同P条件下与水稻酚酸代谢途径中几个关键酶基因差异表达采用实时荧光定量PCR方法进行分析^[13]. 相应基因的引物序列见表1^[4].

2 结果与分析

2.1 低磷胁迫下不同化感潜力水稻的抑草效应分析

图1结果表明, 不同P条件下, 化感水稻PI312777比非化感水稻Lemont具有更强的抑草潜力, 尤其在低P条件下,

对稗草根长、株高和干重的抑制率分别为56.51%、38.49%和40.21%, 而非化感水稻Lemont则分别为8.59%、5.59%和4.24%. 进一步分析发现, 随着供P水平的下降, 化感水稻PI312777的化感抑草潜力增大, 而非化感水稻Lemont则略有降低. 可见, 不同化感潜力水稻在P胁迫下的抑草效应存在显著差异.

2.2 受体稗草生理生化分析

对稗草生理生化指标的分析结果(图2)表明, 低P条件下, 化感水稻PI312777对受体稗草保护酶系(SOD、POD、CAT)的抑制率分别为47.24%、35.83%和36.41%, 比非化感水稻相应高出38.90%、29.08%和25.98%, 均达到极显著水平. 正常P条件下, 化感水稻PI312777对受体稗草保护酶系抑

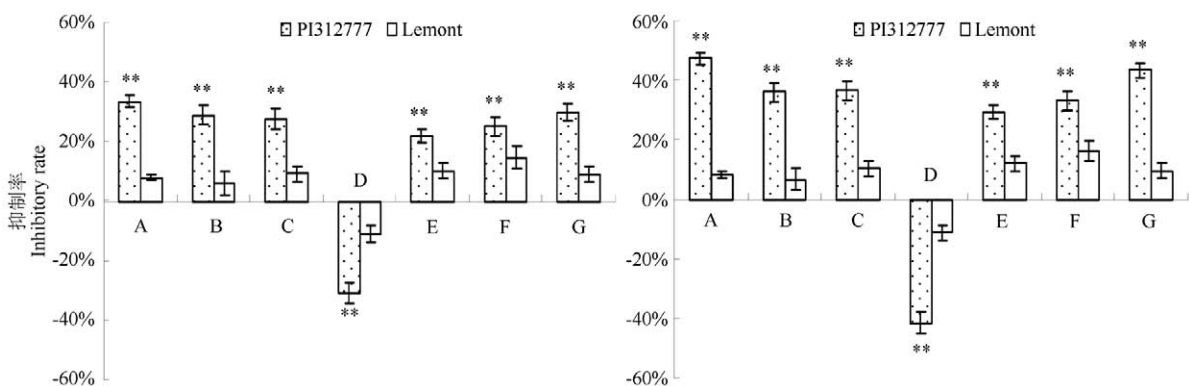


图2 不同磷素条件下不同化感潜力水稻对稗草生理生化指标的抑制作用比较(左: 正常磷素条件下; 右: 低磷条件下)

Fig. 2 Comparison of inhibitory effects of different allelopathic potential rice cultivars on physiobiochemical characteristics indices of barnyard grass under normal (Left) and lower phosphorus supplies (Right)

A: 超氧化物歧化酶; B: 过氧化物酶; C: 过氧化氢酶; D: 丙二醛; E: 可溶性糖; F: 可溶性蛋白; G: 根系活力

A: SOD; B: POD; C: CAT; D: MDA; E: Soluble carbohydrate; F: Soluble protein; G: Root activity

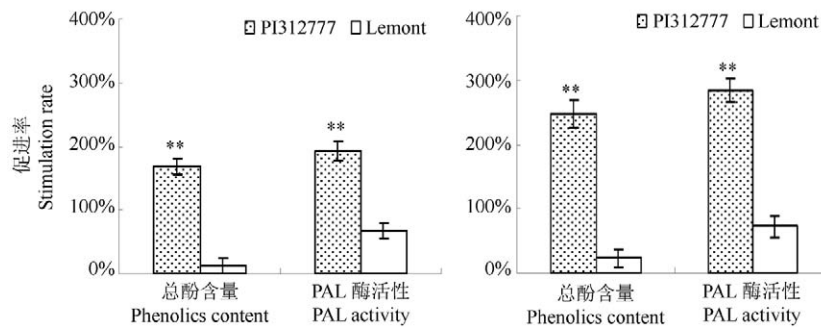


图3 低磷条件下化感与非化感水稻根部(左)和叶部(右)总酚含量及PAL酶活性变化

Fig. 3 Changes of phenolic content and PAL activity in allelopathic and non-allelopathic rice roots (Left) and leaves (Right) under lower phosphorus supplies

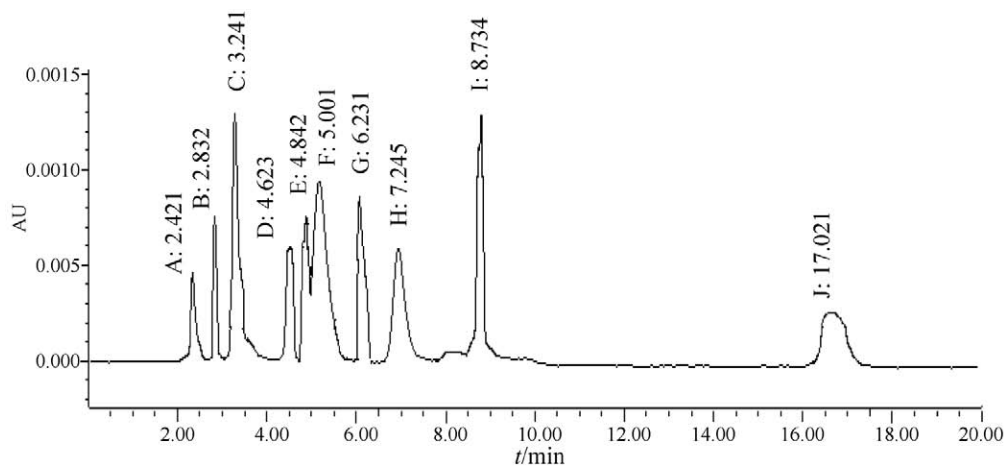


图4 10种酚酸化合物的HPLC图谱

Fig. 4 Chromatogram of ten phenolic acids in mixture

A: 儿茶素; B: 原儿茶酸; C: 间苯二酚; D: 咖啡酸; E: 对羟基苯甲酸; F: 丁香酸; G: 香草酸; H: 水杨酸; I: 阿魏酸; J: 肉桂酸

A: Catechins; B: Protocatechuic acid; C: m-dihydroxybenzene; D: Caffeic acid; E: 4-hydroxybenzoic acid; F: Syringic acid; G: Vanillic acid; H: Salicylic acid; I: Ferulic acid; J: Cinnamic acid

制率分别为33.41%、28.94%和27.32%，比非化感水稻相应高出25.47%、22.96%和17.98%。同时还可以看出，低P条件下化感水稻PI312777导致受体稗草MDA含量上升，抑制率为-41.69%，而非化感水稻Lemont则为-11.37%。进一步分析发现，不同P条件下，化感与非化感水稻对受体稗草的可溶性糖、可溶性蛋白含量及根系活力等均也存在抑制作用，其中化感水稻大于非化感水稻，并达极显著水平，尤其在低P条件下。即低P条件下，化感水稻PI312777对受体稗草可溶性糖、可溶性蛋白含量及根系活力的抑制率分别为29.43%、33.17%和43.25%，而非化感水稻仅为12.06%、16.21%和9.45%。可见，低P条件下，化感水稻PI312777对受体稗草生理生化指标的影响程度明显提高，且远大于非化感水稻Lemont。

2.3 低磷条件下水稻根、叶总酚含量及PAL酶活性分析

由图3可知，低P条件下，化感与非化感水稻根部、叶部中总酚含量和PAL酶活性均有所提高。低P条件下，化感水稻PI312777根部总酚含量促进率为169.24%，叶部为247.38%；而非化感水稻Lemont根部仅为12.17%，叶部则为23.45%。同时由图3还可以看出，低P条件下，化感水稻PI312777根部PAL酶活性增强，促进率达192.37%，而非化感水稻Lemont仅为67.28%；在叶部，化感水稻PI312777促进率为284.71%，非化感水稻Lemont为仅72.76%。可见，低P条件下，化感水稻

PI312777抑草能力增强可能与酚酸代谢途径增强，进而产生更多的酚类物质有关。

2.4 水稻根系分泌物中酚类物质含量分析

对水稻根系分泌液中酚酸类物质的检测结果(图4, 表2)表明，在正常P条件下或低P条件下，化感与非化感水稻根系分泌物中酚酸种类基本相似，但含量存在差异。低P条件下，化感水稻PI312777中酚酸类物质总量是正常P条件下的2.89倍，而非化感水稻Lemont则为1.17倍。正常P条件下，化感水稻PI312777根系分泌物中酚酸类物质总量是非化感水稻Lemont的1.57倍，而低P条件下则为3.89倍。进一步分析发现，低P条件下，化感水稻PI312777根系分泌物中总酚酸含量的增加主要是由其所含各酚酸单物质的增加所引起。低P条件下化感水稻根系分泌液中各单物质含量与正常P条件下的相比，上升倍数的大小顺序为：丁香酸>水杨酸>对羟基苯甲酸>咖啡酸>间苯二酚>肉桂酸>阿魏酸>原儿茶酸>儿茶素>香草酸(由表3中化感水稻PI312777的P- : P+获得)。可见，低P诱导化感水稻PI312777分泌出更多的酚酸类物质，进而提高其抑草潜力。

2.5 低磷条件下水稻根、叶酚酸代谢途径关键酶的基因差异表达分析

由图5和表3可以看出，化感水稻PI312777根部和叶部酚

表2 不同磷素条件下化感与非化感水稻根系分泌物酚酸类物质相对含量比(峰面积比)
Table 2 Relative content ratio of phenolic compounds in the root exudation of allelopathic and non-allelopathic rice accessions under different phosphorus supplies (Ratio of peak/area)

酚酸 Phenolic acid compound	PI312777		Lemont		PI312777 : Lemont (area)	
	P- : P+ (Area)		P- : P+ (Area)		P+	P-
儿茶素 Catechins	1.11		1.00		1.29	1.43
原儿茶酸 Protocatechuic acid	1.13		1.16		1.53	1.49
间苯二酚 <i>m</i> -dihydroxybenzene	2.63		1.38		1.09	2.08
咖啡酸 Caffeic acid	2.64		1.20		1.70	3.73
对羟基苯甲酸 4-hydroxybenzoic acid	2.70		1.16		1.49	3.45
丁香酸 Syringic acid	4.58		1.21		1.24	4.69
香草酸 Vanillic acid	ND		ND		ND	ND
水杨酸 Salicylic acid	2.93		1.24		2.31	5.49
阿魏酸 Ferulic acid	2.01		0.99		2.41	4.85
肉桂酸 Cinnamic acid	2.27		1.11		1.22	2.50
总量 Total	2.89		1.17		1.57	3.89

ND: 未检测到 Not detected



图5 酚酸代谢基本途径示意图^[15]

Fig. 5 The basic metabolic pathway of phenolic acid^[15]

① 苯丙氨酸解氨酶; ② 肉桂酸-4-羟化酶; ③ 羟化酶; ④ O-甲基转移酶
① Phenylalanine ammonia-lyase; ② Cinnamate-4-hydroxylase; ③ Hydroxylase; ④ O-methyltransferases

酸类代谢途径的4个关键酶——苯丙氨酸解氨酶、肉桂酸-4-羟化酶、羟化酶、O-甲基转移酶等的基因均上调表达,其中以苯丙氨酸解氨酶基因表达强度最大,即根部上调5.74倍,叶部上调6.79倍;而非化感水稻Lemont根部和叶部中只有苯丙氨酸解氨酶基因上调表达,且上调倍数较小,即在根部和叶部分别只上调1.87和2.13倍,与化感水稻相比达到极显著水平。可见,低P条件下,较之非化感水稻Lemont,化感水稻

表3 低磷条件下化感与非化感水稻根部和叶部酚酸代谢途径中关键酶基因的表达分析

Table 3 Differential gene expression of the key enzymes involved in phenolic acid metabolism in roots and leaves of allelopathic and non-allelopathic rice accessions under lower phosphorus supplies

关键酶 Key enzyme	根 Root		叶 Leaf	
	PI312777	Lemont	PI312777	Lemont
苯丙氨酸解氨酶 Phenylalanine ammonia-lyase	↑, 5.74 **	↑, 1.87	↑, 6.79 **	↑, 2.13
肉桂酸-4-羟化酶 Cinnamate-4-hydroxylase	↑, 3.27 **	↓, 1.39	↑, 3.86 **	↓, 1.02
羟化酶 Hydroxylase	↑, 2.79 **	↓, 1.30	↑, 3.67 **	↓, 0.84
O-甲基转移酶 O-methyltransferases	↑, 2.19 **	↓, 2.39	↑, 3.59 **	↓, 1.02

↑: 上调; ↓: 下调 ↑: Up-regulated; ↓: Down-regulated

PI312777酚酸代谢途径关键基因的表达量较大,酚酸代谢途径较为旺盛。

3 讨论

植物化感作用是一个极其复杂的化学生态学现象,植物在其生长发育过程中不可避免地会受到营养条件的影响,

因此研究营养调控植物化感作用潜力变化对于深入揭示和充分利用化感作用机制具有极其重要的理论和现实意义^[1]。本研究结果表明,低P条件下,化感水稻PI312777化感抑草潜力增强,且远大于非化感水稻Lemont。这与熊君等研究低N下不同化感潜力水稻的抑草机制结果^[5]相似。进一步分析发现,低P条件下,化感水稻PI312777显著抑制稗草保护酶系活性及其它生理生化指标。林文雄等认为,在逆境胁迫下水稻化感作用的强弱与其所含酚类化合物的总量和种类有关;其研究表明,酚类化合物能影响稗草的保护酶系统,使其活性降低,自由基含量增多,膜质过氧化加剧^[18]。Mckey等研究也发现,营养匮乏下森林中的大多数树种和草本植物分泌的酚类物质显著提高^[16]。Koeppel等曾报道,缺P会显著地提高向日葵提取液中绿原酸同分异构体的浓度,并使向日葵根系分泌更多的酚类物质^[17]。本研究还分析了不同P条件下两个水稻品种组织中总酚含量、苯丙氨酸解氨酶活性及组织中酚酸代谢途径关键酶的基因差异表达。结果表明,低P条件下化感水稻PI312777组织中的总酚含量及苯丙氨酸解氨酶活性明显升高,且远大于非化感水稻Lemont的。同时发现,低P条件下化感水稻PI312777根系分泌液中的酚酸类物质含量大幅度上升,其总量的上升是以各单酚酸总量上升为基础的,且远大于非化感水稻Lemont的。进一步分析结果表明,低P条件下化感水稻PI312777根部和叶部酚酸代谢途径4个关键酶基因均上调表达,而非化感水稻中只有苯丙氨酸解氨酶基因上调,其余酶基因均下调表达。可见,低P胁迫导致化感水稻化感抑制草能力增强与酚酸代谢途径关键酶基因的表达增强,进而引起酚酸物质合成累积含量增加有关。

现代生物学观点认为,植物的新陈代谢和生长发育主要受遗传和环境信息的双重调控,遗传基因决定个体发育的潜在模式,而环境信息的调控作用可能更具有现实意义。在环境胁迫的刺激下,植物有可能会激发体内的某种信号系统,

在代谢水平及植物形态上作出响应,从而引起植物化感作用功能性状发生变化^[9]。因而研究低P诱导化感水稻抑草能力增强的信号转导和基因表达调控机制,对于深入揭示化感作用形成过程与其作用机制有着极其重要的意义。

Reference

- 林文雄. 水稻化感作用. 厦门: 厦门大学出版社, 2006
- Lin WX (林文雄), He HB (何海斌), Xiong J (熊君), Shen LH (沈荔花), Wu MH (吴敏鸿), Lin RY (林瑞余), Liang YY (梁义元), Li ZW (李兆伟), Chen T (陈婷). Advance in the investigation of rice allelopathy and its molecular ecology. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2006, **26** (8): 2687~2694
- Einhellig FA. Interactive effects of allelochemicals and environmental stress. In: Chou CH, Waller GR, eds. *Phytochemical Ecology: Allelochemicals, Mycotoxins, and Insect Pheromones and Allomones*. Taipei, China: Institute of Botany, Academia Sinica Monograph Series, 1989, 9:101~106
- Xiong J (熊君), Lin WX (林文雄), Zhou JJ (周军建), Wu MH (吴敏鸿), Chen XX (陈祥旭), He HQ (何华勤), Guo YC (郭玉春), Liang YY (梁义元). Study on biointerference between barnyardgrass and rice accessions at different nitrogen regimes. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 2005, **16** (5): 885~889
- Einhellig FA. Interactions involving allelopathy in cropping system. *Agron J*, 1996, **88**: 886~893
- Wu HW, Pratley J, Lemerle D, Haig T. Crop cultivars with allelopathy capability. *Weed Res*, 1999, **39**: 171~180
- He HQ (何华勤), Lin WX (林文雄), Liang YY (梁义元), Song BQ (宋碧清), Ke YQ (柯玉琴), Guo YC (郭玉春), Liang KJ (梁康迳). Analyzing the molecular mechanism of crop allelopathy by using differential proteomics. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2005, **25** (12): 3141~3145
- Qiu L (邱龙), Xiong J (熊君), Wang HB (王海斌), Fang CX (方长旬), He HB (何海斌), Li ZW (李兆伟), Lin WX (林文雄). The nitrogen nutrient efficiency and the expression analysis of the related genes in different allelopathic potential rice (*Oryza sativa* L.) varieties at seedling stage. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2008, **28** (2): 677~684
- Dilday RH, Nastasi P, Smith RJ, Jr. Allelopathic observation in rice (*Oryza sativa* L.) to duck salad (*Heteranthera limosa*). *Proc Arkansas Acad Sci*, 1989, **43**: 21~22
- Dilday RH, Lin J, Yan W. Identification of allelopathy in the USDA-ARS rice germplasm collection. *Austr J Exp Agric*, 1994, **34**: 907~910
- 张志良, 翟伟箴. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 2003. 35~132
- Zhang FS (张福锁), Wang JG (王敬国), Xu J (薛建), Zhao ZJ (赵紫娟), Ruan WB (阮维斌). Measurement of five allelopathic related phenolic acids by high performance liquid chromatography. *Chin J Appl Environ Biol* (应用与环境生物学报), 2001, **7** (6): 609~612
- Wang HB (王海斌), Xiong J (熊君), Fang CX (方长旬), Qiu L (邱龙), Wu WX (吴文祥), He HB (何海斌), Lin WX (林文雄). FQ-PCR analysis on the differential expression of the key enzyme genes involved in isoprenoid metabolic pathway in allelopathic and weak allelopathic rice accessions (*Oryza sativa* L.) under nitrogen stress condition. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2007, **33** (8): 1316~1321
- Xiong J (熊君), Wang HB (王海斌), Fang CX (方长旬), Qiu L (邱龙), Wu WX (吴文祥), He HB (何海斌), Lin WX (林文雄). The differential expression of the genes of the key enzymes involved in phenolic compound metabolism in rice (*Oryza sativa* L.) under different nitrogen supplies. *J Plant Physiol Mol Biol* (植物生理与分子生物学报), 2007, **33** (5): 387~394
- Buchanan BB, Gruissem W, Jones RL. *Biochemistry & Molecular Biology of Plants*. Poole, UK: Orca Book Services and American Society of Plant Physiologists, 2002. 988~1023
- Mckey D, Waterman PG, Mbi CN, Gartlan JS, Struhsaker TT. Phenolic content of vegetation in two African rain forests: Ecological applications. *Science*, 1978, **202**: 61~64
- Koppe EDE, Southwick LM, Bittell JE. The relationship of tissue chlorogenic acid concentrations and leaching of phenolics from sunflowers grown under varying phosphates nutrient conditions. *Can J Bot*, 1976, **54**: 593~599
- Lin WX (林文雄), He HQ (何华勤), Guo YC (郭玉春), Liang YY (梁义元), Chen FY (陈芳育). Rice allelopathy and its physiobiochemical characteristics. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 2001, **12** (6): 871~875
- Qiu L (邱龙), Wang HB (王海斌), Xiong J (熊君), Fang CX (方长旬), Wu WX (吴文祥), He HB (何海斌), Lin WX (林文雄). Regulation effect of exogenous salicylic acid on weed suppression and molecular physiological characteristics of allelopathic rice. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 2008, **19** (2): 330~336