

第十章 生物因子的影响

1 共生关系

1.1 引言

共生是指两种或两种以上的有机体生活在一起。从广义上讲,共生关系包括寄生和共生。但是,狭义上,共生仅指高等植物与微生物之间的互利关系。本章中,大共生体(寄主)的得益以生物量来表示。在生态学范畴,这种得益可能与适应性的关系更为密切,但很少用这个词来表示。在互利关系中,本章讨论两、三个大共生体和微共生体之间共享的营养物与专一性产物。不同高等植物之间的寄生关系将在其它章节中讨论,本章简要讨论微生物与高等植物之间的寄生关系,主要阐述病菌微生物的影响。

在矿质营养这一章中,我们已经讨论了一些高等植物从土壤中获取少量可溶性养分的专一性机制。同时还指出,一些植物即使分泌质子或有机酸的能力不强,但它们能在缺磷土壤中生长。这些植物是如何生长的呢?很显然,若土壤缺氮,则获取养分(如氮)的专一性机制是不太有用的,这些植物必定要以其它的方式获取氮素。

本章讨论高等植物与微生物之间获取养分最重要的关系。此类共生关系在磷、氮、钙限制植物生长的环境中起主要作用。在根际周围,形成菌根的真菌与固氮菌或蓝细菌之间可形成共生关系。对那些能进行此类共生的物种来说,对高等植物和微生物都是有利的。实际上,这类共生对大共生体非常有利,因此一些植物在同一时间里能形成两种共生关系。

1.2 菌根

大部分高等植物与菌根类真菌能形成共生关系。菌根是真菌与根系相联系的一种结构。像根毛一样,菌根间的联系增加了共生植物在地下的吸收表面。对于内生菌根,这是一种重要机制,通过这一机制,菌根植物可获得不太有效且移动性差的一些养分,尤其是磷。对于外生菌根而言,另外一些机制,如有机酸和水解酶的分泌也可能起一定的作用。

菌根关系促进植物的生长,尤其是在磷或其它养分短缺的条件下;在水分亏缺时,菌根关系可能也有一定的作用。这样,菌根具有重要的农业和生态意义。当养分供应充足时,它们对植物会产生碳的潜在吸引,故植物得益就少。但当磷供应充足时,植物会形成一些机制抑制共生关系的形成。

有趣的是,一些物种即使缺磷也不会形成菌根关系。其中一些物种(如山龙眼科和十字花科),在磷严重缺乏时,也表现良好。菌根类真菌通常会对这些非菌根植物产生危害。另一方面,一些非菌根植物很大程度上可限制菌根菌丝的生长。在讨论这些非菌根物种之前,首先讨论一下菌根关系的一般情况。

1.2.1 内生或外生菌根是否对植物生长有利？

菌根关系由三个重要部分组成：

(1)根系

(2)与根系密切相关的真菌结构

(3)外部菌丝体

菌根主要可分为内生菌根和外生菌根。这种分类完全基于与根系密切相关的真菌菌丝体的位置，并没有表明它们在功能上的差异。迄今为止所研究的植物中，双子叶植物有 83% 可形成菌根，单子叶植物中有 79% 能形成菌根，而所有裸子植物都能形成菌根。

外生菌根中，真菌组织大部分露在根系外面。这种共生关系常见于树木和担子菌纲的真菌之间。虽然外生菌根主要是发生在木本的被子植物和裸子植物中，但在一些单子叶植物和蕨类植物中也有发现。内生菌根的大部分真菌组织都在根系皮层细胞内。其中重要的一组是泡状灌木菌根，常见于草本植物，但在树木尤其是热带林木中也有发现。桉树、柏（*Cupressus*）、柳（*Salix*）和杨（*Populus*）等植物，同时具有内生和外生菌根。有时，在兰科、杜鹃花科和 *Epacridaceae* 中，可发现不同的结构。

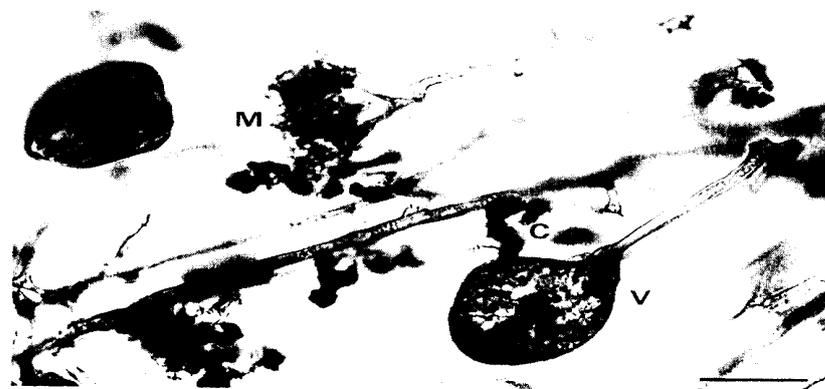
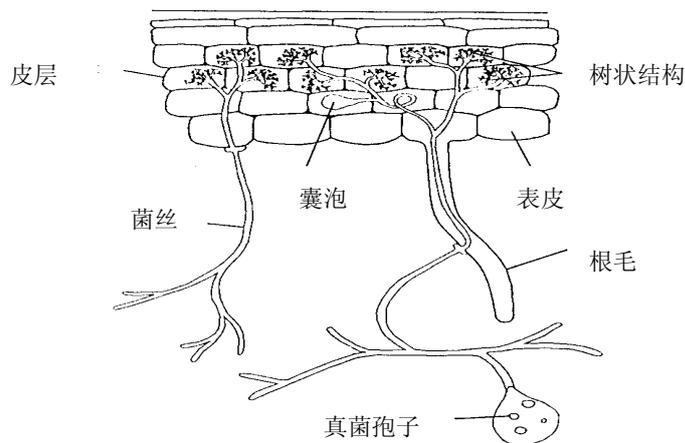
值得注意的是泡状灌木菌根。这类真菌属 *Glomales*，其中以 *Glomus* 为最大的属。VAM 是以囊泡和灌木命名的（这种结构似树状，在根系皮层细胞间发现）。一些情况下，缺少泡状结构，这就是为什么菌根关系也指 AM 的原因。VA 菌根被认为是最古老的菌根共生形式，但可见于系统发育上最高级的一些物种。少数物种具有完全抑制 VAM 真菌侵染的机制。在自然界，有 80% 以上的物种，它们的根系可为 VAM 真菌侵染。甚至是一些典型的外生菌根型物种，在缺少细菌培养液的情况下，也能形成 VAM 关系。

(1) 侵染过程

在 VAM 建立过程中，从土壤孢子或相邻植物根系中长出的真菌菌丝与根系表面连接，随后分化形成附着胞并产生内部集群区。这一过程首先是真菌与植物间的识别，附着胞不能在非寄主植物的根系中形成。菌丝体经附着胞渗入根系，真菌通常由两细胞的表皮层进入(图 10-1)。入口通常是外皮层的通道细胞，据推测，内生菌根的真菌可从外皮层通道细胞上接收某种信号，但该信号是什么尚不清楚。一旦到达根系内部，真菌就在次生细胞层中形成胞内圈，并随胞间生长进入根内皮层。当到达皮层细胞内部时，菌丝分枝就不再受质膜的干扰而穿过皮层细胞。菌丝在细胞内形成上述那样的树状结构，环绕寄主的质膜。树状结构的功能，最有可能的是增加膜表面以利于代谢物交换，并促进寄主质膜与真菌菌丝之间的主动运输。菌丝可在皮层和土壤中繁殖。在许多 VAM 中，在后期形成贮存脂质的泡囊，它可在细

胞内或胞间形成。VAM 的真菌不侵入内皮层、中柱或分生组织。业已证明，VAM 真菌在缺少寄主的情况下不能生长。

对兰科菌根已进行过较全面的研究。因有真菌在胞内大量生长，它们的结构与 VAM 很相似；但兰科的胞内真菌组织呈圈状而不是树状（图 10-2）。形成菌根的真菌属担子菌纲，许多属丝核菌属。一旦种子萌发，极少数存活的兰花幼苗依靠土壤有机物或由菌根真菌从其它寄主上获取的有机物进行生长。例如，丝核菌属的许多种可在兰花或针叶松间形成共生关系。因此兰花并不是营腐生的，而是营真菌异养的（如寄生在真菌上）；真菌与寄主之间并不表现



为互利。

图 10-1 泡状灌木菌根的结构示意图 (C-破碎灌木; M-成熟灌木; V-囊泡)

这些兰花在整个生命周期中都不进行光合作用，真菌始终起着重要作用。在所有兰花中，包括能进行光合作用的绿色成株在内，在共生关系中，真菌仍从土壤中吸收矿质营养。

在杜鹃花科和 *Epacridaceae* 的菌根中发现大量侵染点，*Calluna* 的根为每 200mm 有一个 VAM 真菌侵染点，而高羊茅的根每 2-10mm 就有一个。这些菌根中，80%以上的体积都是真菌组织。这一比值比树状菌根大得多，可能是因为杜鹃花科和 *Epacridaceae* 具有庞大的根系（根毛），这些根系的中柱外部细胞层很少（仅一两层）。在外生菌根中，真菌入侵点占到近 40%。侵染杜鹃花的真菌属子囊菌（如 *Hymenoscyphus ericae*）。少数几个真菌种，可能是子囊菌，与 *Epacridaceae* 形成菌根共生，虽然它们的形态相似，但没有一个是与侵染杜鹃花科的真菌相同的。

外生菌根真菌的孢子在根际周围发芽并形成单核菌丝体。形成双核菌丝体则需要与另一种菌丝体融合，然后才能入侵根系，并形成包围根系的环状真菌菌丝。菌丝通常穿过胞间层进入皮层，并形成 **Hartig** 网(图 10-3)。当菌丝与根系表面接触时，根系通过扩大直径和从顶端生长转向早生分枝作出反应。大多数真菌具有形成外生菌根的能力，其中大部分属担子菌属和子囊菌属，其中大多数即为毒菌属。

与病菌侵染比较，菌根真菌的入侵不会引起病症。根际周围出现菌根真菌，寄主苜蓿根系的类黄酮就积累。这种表现与受到病菌入侵相似，但要弱得多。VAM 真菌在入侵的早期阶段会引起寄主的防御反应；这种防御反应随后被抑制。与防御有关的基因产物受树状细胞的制约，但胞间菌丝和囊泡不会产生防御反应。根系中真菌的生长速率和生长位置可能由植物防御机制的激活得到控制的。

豌豆、蚕豆及其它豆科的一些突变体在形成附着胞后，不能进行菌根侵染。这些突变体是隐性基因控制的，且这些基因与形成根瘤的基因紧密连锁。这种关系即为遗传连锁，可能是由两种耗碳且具潜在竞争作用的共生物所严格控制的。

(2) 菌根依赖率

有效磷含量低的土壤上，植物生长对根系受菌根真菌侵染的反应变化较大。菌根依赖率是指菌根植株与非菌根植株干物重的比率。系统发育上较进化的种群，对 VA 菌根的依赖率低，因它们在大田中获取营养的受限制范围一般要大多数主要依赖菌根的种小。

高菌根依赖率通常与缺少发达的根系及粗纤维根有关。在柑桔类的根中，缺磷土壤上菌根依赖率与大田供磷充足时根受 VA 菌入侵的程度呈正相关，而与根系直径或根系伸长比率无关(图 10--4)。这表明物种已进化形成了菌根低依赖性的根系，且有抑制菌根入侵的机制。

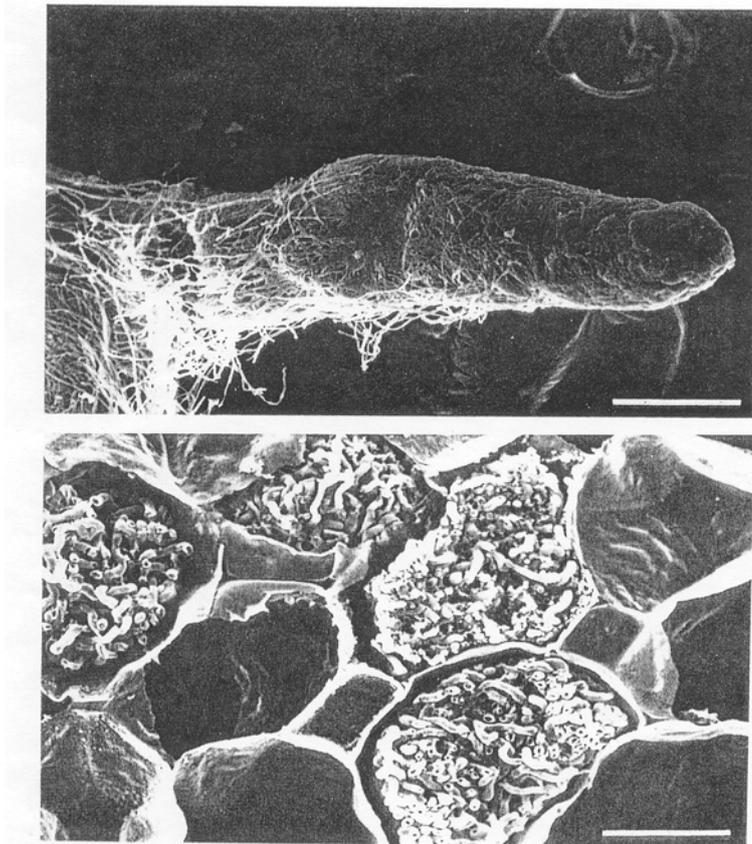


图 10-2 西澳大利亚地下兰花的菌根。上图，被真菌组织包围的小根；下图：根横切面，呈现细胞间的真菌束

1.2.2 非菌根物种及其与菌根物种的互作

尽管菌根关系普遍存在，但还是有些物种不受侵害，或只处于受侵边缘。这些非菌根物种包括许多属：如十字花科、石竹科（*Caryophyllaceae*）、藜科（*Chenopodiaceae*）、玉蕊科（*Lecythideaceae*）、山龙眼科（*Proteaceae*）、帚灯草科（*Restionaceae*）、山榄科（*Sapotaceae*）、荨麻科（*Urticaceae*）、蒺藜科及羽扇豆（*Lupinus spp.*）。有趣的是，正如矿质营养一章所讨论过的那样，这些物种中许多具有簇生根，并且在供磷较低的情况下，几乎所有物种都具有分泌质子或有机酸的能力。对荨麻科来说，这可能不是一种特例，这类物种仅生长在磷丰富的土壤上，并且从可促进非可溶磷的利用机制中受益甚微。

防止非菌根物种受侵的机制目前还不清楚。一些物种分泌真菌毒素物质，如十字花科的糖甙或荨麻的束缚态几丁质凝集素，可防止真菌入侵。另外一些物种具有孢子萌发必须的、正确的化学信号，但在随后的树状发育中可能缺少信号。

在低磷供应的情况下，菌根真菌可促进菌根植物的生长，但对非菌根植物的作用却相反。在这些物种中，菌根真菌可能通过其分泌物降低气孔导度，并抑制根毛的伸长。这一机制可很好地解释：除非供磷水平上升，否则非菌根物种在菌根物种占优势的团体中生长较差。

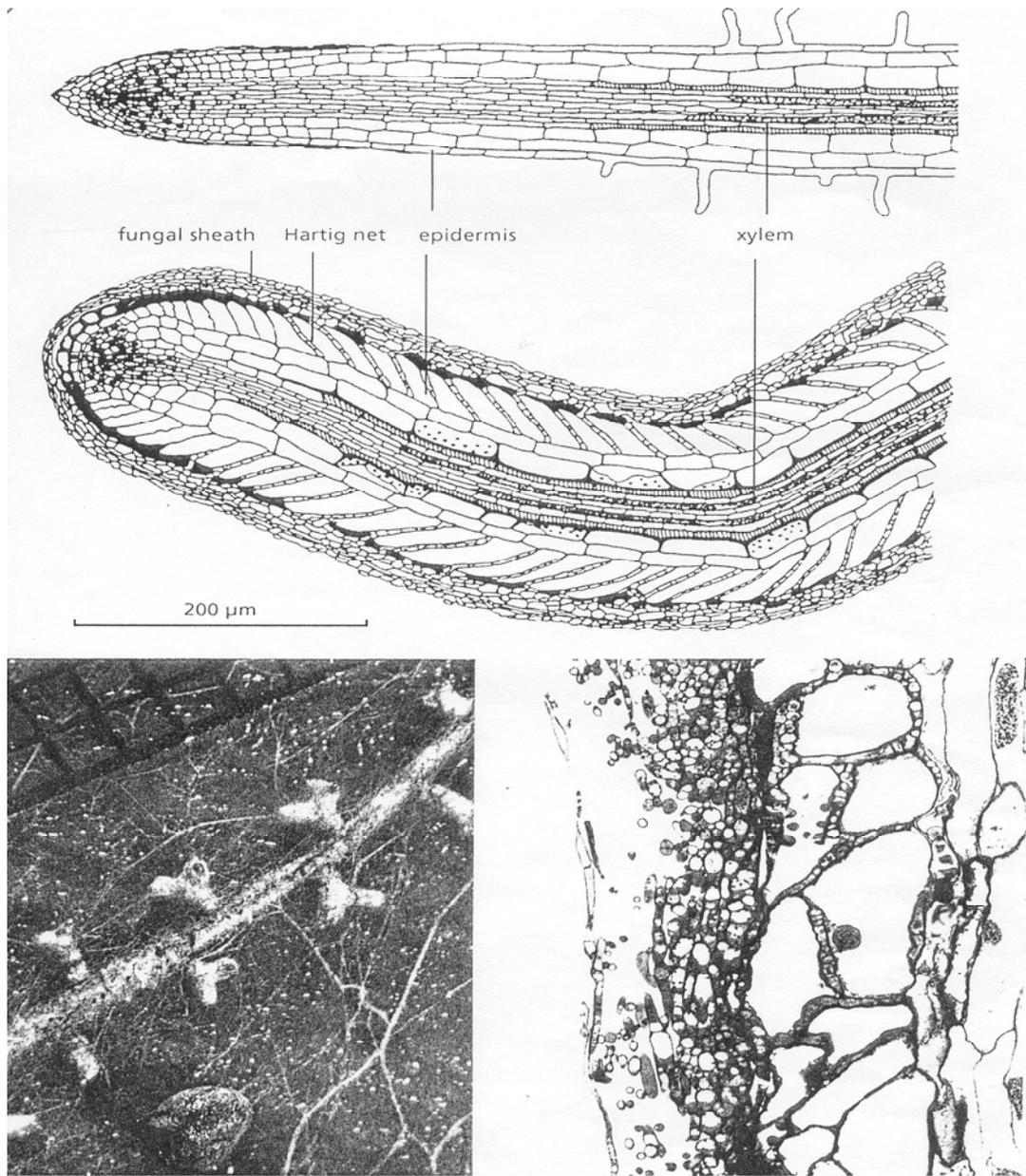


图 10-3 显示根周围真菌鞘和皮层中菌丝的外生菌根示意图（上图）；松树和采色豆马勃（*Pisolithus tinctorius*）之间的外生菌根联系（下图）

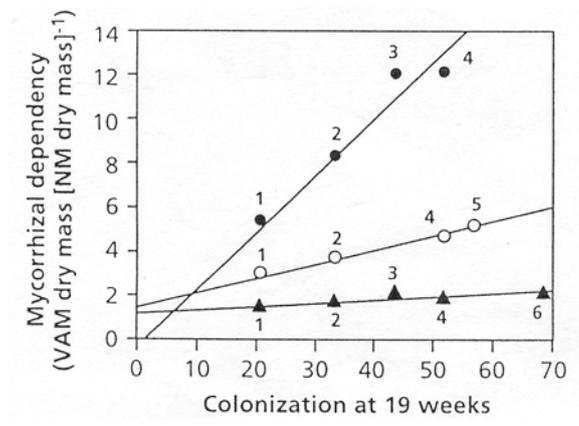


图 10-4 六种柑桔在低磷土壤下菌根依赖性与根量之间的关系

1.2.3 与磷的关系

与根毛相似，菌根增加根系的吸收表面。事实上，在菌根关系中，每单位根长的有效根长可增加 100 倍以上（表 10-1）。

表 1 单位侵染根上菌根菌丝的长度（以不同种类的真菌感染大量物种的平均值计）

| 真菌 | 寄主 | 菌丝长度 (m cm ⁻¹ 根) |
|----------------------------|-----|-----------------------------|
| <i>Glomus mosseae</i> | 洋葱 | 0.79-2.5 |
| <i>Glomus mosseae</i> | 洋葱 | 0.71 |
| <i>Glomus macrocarpum</i> | 洋葱 | 0.71 |
| <i>Glomus microcarpum</i> | 洋葱 | 0.71 |
| <i>Glomus sp.</i> | 三叶草 | 1.29 |
| <i>Glomus sp.</i> | 燕麦 | 1.36 |
| <i>Glomus fasciculatum</i> | 三叶草 | 2.50 |
| <i>Glomus tenue</i> | 三叶草 | 14.20 |
| <i>Gigaspora calospora</i> | 洋葱 | 0.71 |
| <i>Gigaspora calospor</i> | 三叶草 | 12.30 |
| <i>Acaulospora laevis</i> | 三叶草 | 10.55 |

(1) 菌根植物促进磷吸收的机制

土壤中可利用磷含量较低时，菌根关系很大程度上可促进磷的吸收，并促进植株生长。目前还缺少证据表明，VA 菌根植物能利用土壤中不同化学形态的磷（图 10-5）。由于根系周围分枝菌丝分布广，它们能获取磷耗竭区以外的磷。这些菌丝可将磷从根表面输送至 10cm 以上的区域。另外，他们还可进入很小的土壤孔隙，与其它微生物进行有效竞争。外生菌根的菌丝能延伸至很远的距离，有时可达几米。外生菌根及石南状菌根的根系可利用其它来源的磷，它们还能释放磷酸酶提高有机磷的利用率，分泌有机酸增加非可溶态磷及有机氮的利用率（图 10-6）。令人感兴趣的是，这些外生菌根和石南状菌根通常只出现在有机土壤中，而 VAM 则发生在典型的矿质土壤上。

与在根系中一样，菌根菌丝通过主动运输逆电化学势梯度吸收磷，这可能是一种质子共运输机制。磷一旦由外部菌丝吸收，就聚合成无机多磷酸盐。这一反应由多磷酸盐激酶催化，该酶由吸收的过量无机磷诱导。一些带有 K⁺的多磷酸盐贮存在液泡中。磷和其它不可移动的离子通过菌丝转移到植株相对较快，而在土壤经扩散转送非常慢。这一转移机制尚不清楚。当多磷酸盐接近植物细胞时，需要磷酸酶进行催化降解。多磷酸盐在菌丝的一端形成，而在另一端降解，这一机理目前还不能很好解释。它可能涉及到对植物体内碳水化合物浓度梯度的识别。磷及其它离子从真菌转移至植物是一个双向过程，需要穿过两种共生体的质膜，这可能与植物的主动吸收及真菌的被动流动有关。

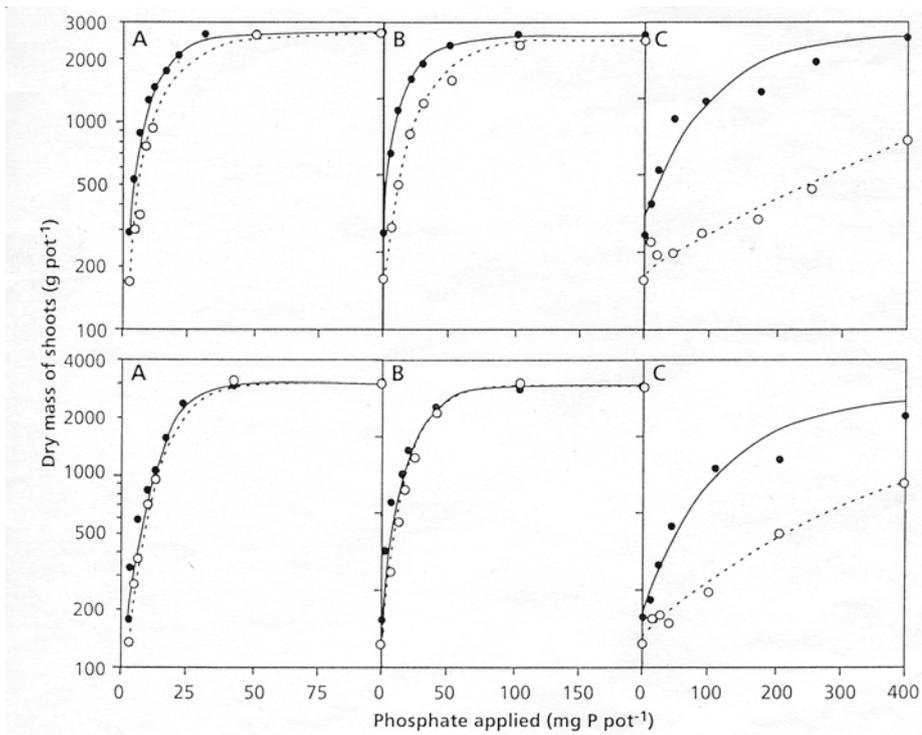


图 10-5 磷供应对 *Glomus fasciculatum* 接种（实线）和不接种植株地上部和根干物质的影响。

上图，三叶草；下图，黑麦草。

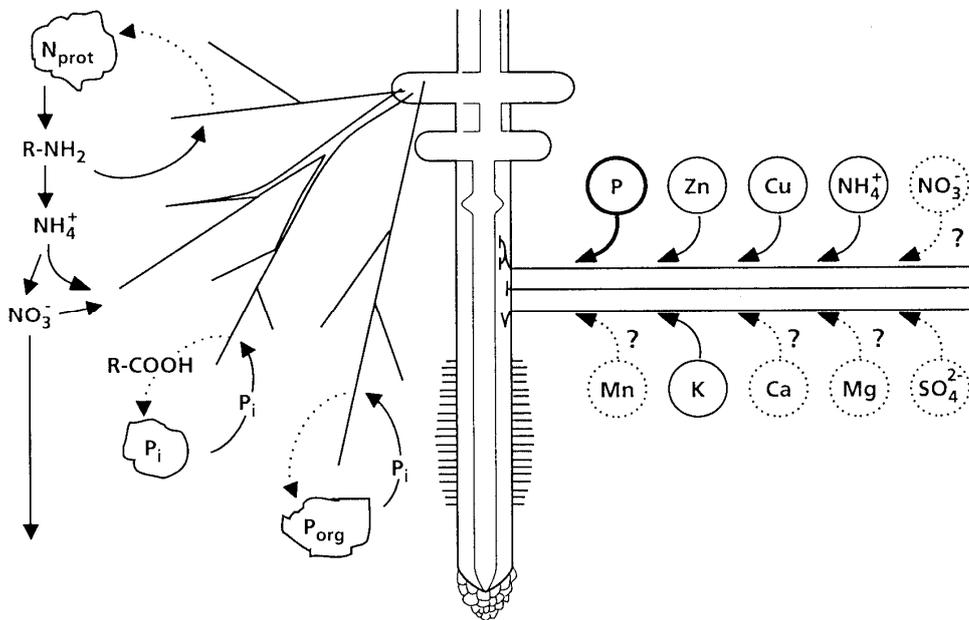


图 10-6 泡状灌木菌根根系从土壤中获得各种养分的示意图

(2) 高有效磷对入侵的抑制

在缺磷土壤中，菌根真菌入侵的频率要比在富磷土壤中高。从某种程度上讲，这种高频率可能与根系伸长率下降有关，以致真菌能随根系的生长而入侵（图 10-7）。但是，磷可能对真菌也有直接影响。那么，是植株中的磷含量还是土壤中的磷含量决定真菌的入侵程度呢？为明确这一问题，可将植物进行分根系种植，即一部分根系种在无磷的盆钵中，而另一部分根系种在供磷的盆钵中。在根部供磷的那些植株中，从根部获得的一些磷通过由木质部向茎部的运输，在根系被移去，随后由韧皮部从茎部运走。因此，这些植株根系中磷的含量大大超过不能获取磷的植株根系。相应地，这些根系受侵染的比率相对较低，要低于那些得不到磷的植株。这一结果表明，不是土壤中的磷含量，而是植株中磷的含量决定着入侵程度。

如何解释根系中磷含量低反而促进 VAM 真菌的入侵呢？当植物生长在低磷的土壤中，根系含磷量很低，尤其是磷脂含量低。这些磷脂是植物细胞质膜的重要组分，并决定着大量化合物（包括 K^+ 、糖、氨基酸）的渗透能力。如果细胞中磷脂含量低，则根系渗出的有机化合物就多（图 10-8）。据猜测，这些有机化合物可促进真菌孢子发芽，随后根系就受 VAM 真菌入侵，VAM 真菌入侵后会提高大共生体中磷的含量。这可能是更多的专一性信号物，也可能是一种酚，在侵染过程中起着调节作用。在外生菌根物种中，棕间酸与树状菌中那些专一性酚类化合物起着相似的作用。

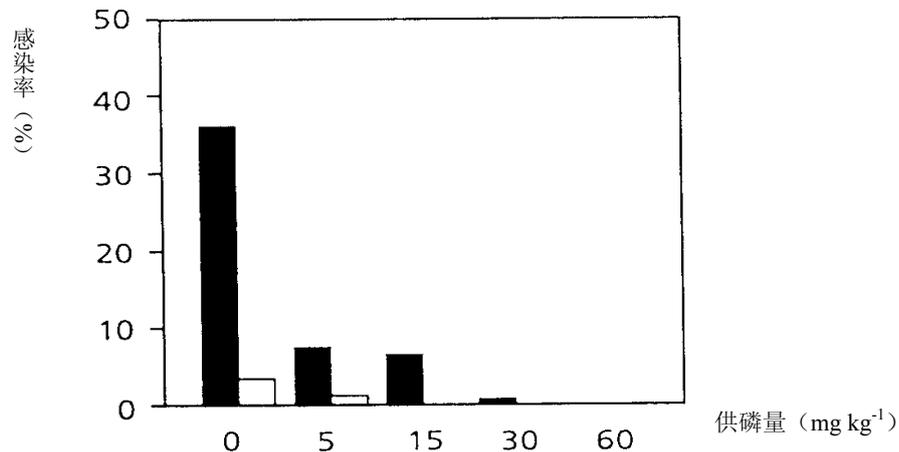


图 10-7 供磷对菌根真菌感染种植在两种不同繁殖体密度下的小麦的影响

树状菌根真菌可同时侵染许多植物，甚至是不同种的植物。通过这种方式，它们可以将碳或养分从一植株转移至另一植株。例如，氮化合物可以从固氮的大豆植株转移至玉米植株。植物间的养分运输在草原上可能是一种重要的生态学过程，并且明显影响着相邻植物间的互

作。这可能是由于其中的一些养分运输是通过菌根连接来协调的。在大草原上，Fisher 和 Walter 等（1996）发现，标记磷的运输距离可超过 0.5m。尽管有示踪试验表明，菌根植物黑麦草和苜蓿间 ^{32}P 的运输比率很低，但植物间的运输仍具有生态学意义。氮可以在菌根植物间自由运输，这种在豆科与非豆科植物间的运输十分重要。造成养分在根系中净损失的处理可促进养分运输，但是，由真菌菌丝运输养分的量仍然相同（图 10-9）。外生菌根植物中养分运输的净含量可能要大一些。

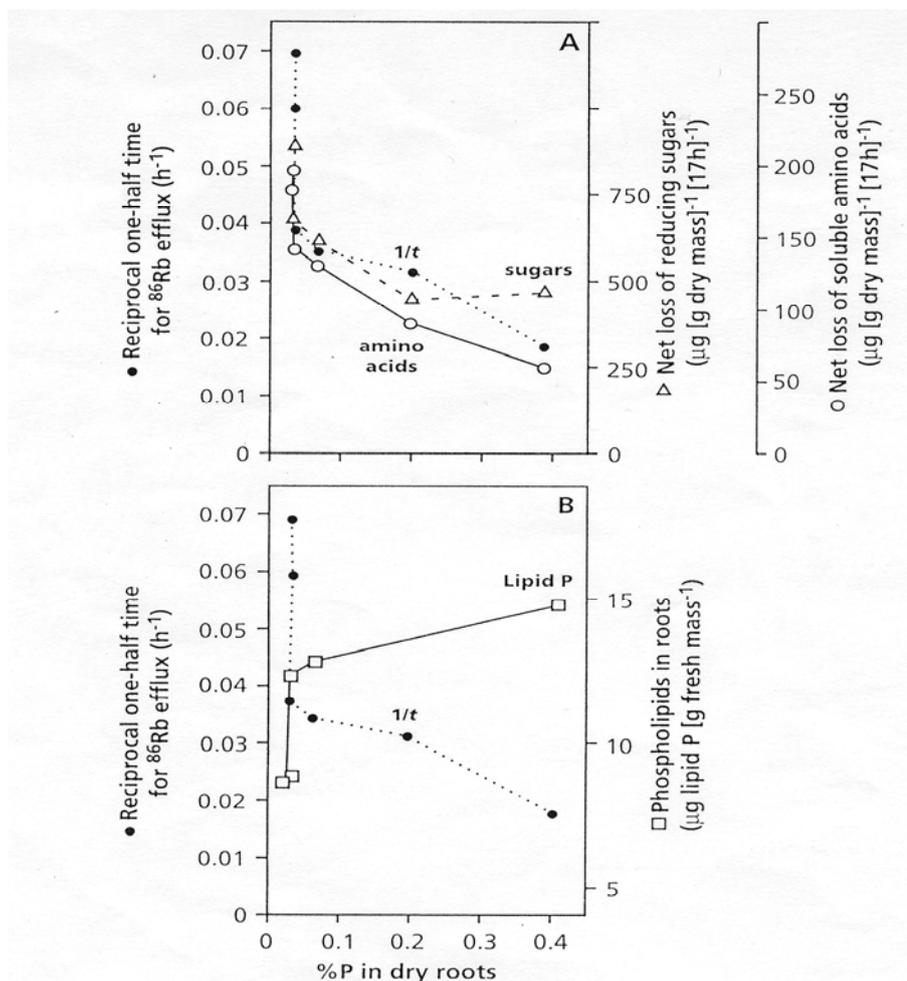


图 10-8 根内钾、糖、氨基酸外流和磷脂浓度与磷浓度之间的关系

1.2.4 对氮吸收的影响

与 VAM 不同的是，一些外生菌根具有利用有机氮（包括蛋白质）的能力。试验表明，外生菌根真菌可利用复杂的含氮化合物，比较外生菌根和外生菌根有或无的植物中 ^{15}N 的分配已证明这一点。外生菌根植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值要比树状菌根植物高出 1.0-2.5%。这证明，其中有不同氮源的利用。诚然，不同的氮源可反应出从土壤不同区域吸收来的相同无机化合物的利用。但是，在对 Tanzanian 林地的研究中（表 10-2）发现，在不同土层中并无同位素成分间的差异。由表 10-2 可知，外生菌根植物从未降解和硝化的土层中利用大量的氮。在北方

森林和北极冻土中，外生菌根物种也有明显的 ^{15}N ，其 ^{15}N 含量要高于石南状菌根，但要低于非菌根或 VAM 物种。在这些研究中，根系深度或氮利用能力的形成对 ^{15}N 有着不同的影响。尚需明确的是，怎样才能进一步证明这些结果呢？

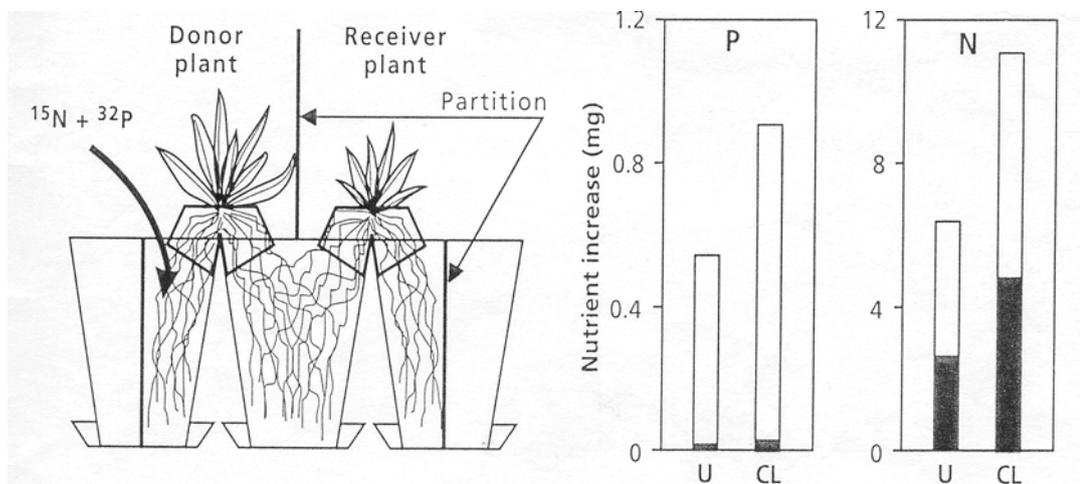


图 10-9 左图，分根设计中种植排列；右图：同位素供应（CL）和无供应（U）不久相邻供体株基部修剪后 19 天受体植物地上部的磷和氮。

表 10-2 在坦桑尼亚不同年份收集的叶片的 ^{15}N 含量

| 物种 | 共生情况 | $\delta^{15}\text{N}$ | | |
|-----------------------------------|--------|-----------------------|-------|-------|
| | | 1980 | 1981 | 1984 |
| <i>Brachystegia boehmii</i> | EC | 1.64 | 1.32 | 1.23 |
| <i>b. microphylla</i> | EC | 1.53 | 1.51 | 1.73 |
| <i>Julbrnardia globiflora</i> | EC | 2.81 | 1.63 | 1.60 |
| <i>Pterocarpus angolensis</i> | VAM+NO | -0.81 | -0.87 | -0.93 |
| <i>Diplorynchus condylocarpon</i> | VAM | - | -0.36 | -0.60 |
| <i>Xeroderris stuhlmannii</i> | VAM+NO | - | 0.01 | 0.62 |
| <i>Dichrostachys cinerea</i> | VAM+NO | - | 0.45 | -0.38 |

EC-外生根菌；VAM-树状根菌；NO-根瘤菌

石南状菌根类似于外生菌根，可利用含量很低的复杂有机氮和磷。已经表明，这种能力使杜鹃花科在降解和矿化率低的冷湿土壤中占优势。而树状菌根则能在另一极端环境下形成菌根连续体，它们的优势在于能获取不太有效的无机养分，尤其是磷。VAM 对于获取硝态氮这样的有效态氮并不重要，但对于移动性差的铵态氮，则能促进氮的吸收。当集流和扩散受限制时，VAM 可促进从干燥土壤中对硝酸盐的吸收，但在湿润土壤上则无这种效应。外生菌根的功能似乎介于与杜鹃花科植物有关的菌根和树状菌根之间。

1.2.5 对水分吸收的影响

菌根植物可能具有较强的从根系周围吸收水分的能力。目前已提出几种假设来解释这种能力。其中一种解释是通过改善植株磷含量而产生的间接效应，植株磷含量增加可增强根系水的传导率，或影响植物激素的代谢。但是，当菌根植物叶片中磷含量低于非菌根植物时，

它的气孔导度也可能比非菌根植物高。这种高气孔导度与菌根植物中 ABA 含量较低有关。这也表明，真菌菌丝本身吸收大量水分，随后转移至植株。一般认为，外生菌根的菌丝输水能力特别大。

1.2.6 菌根共生体的碳消耗

由于高等植物向微共生体提供碳，这对于大共生体来说就有一个与共生有关的成本问题。目前已用多种方法估算碳的消耗，通过对非菌根植物提供比菌根植物更多的磷就可获得这种估计值。两种植物根系用于生长和呼吸的碳，随后可计算菌根共生体碳的消耗。这种方法存在的问题是，它假设磷的吸收和碳的消耗比率是平衡的，而实际上它们会随着根系受感染而发生一定的变化。将非菌根植物种在一系列供磷水平下，与菌根植物相比较，以便建立起磷反应曲线，这种方法的差异见图 10-10。

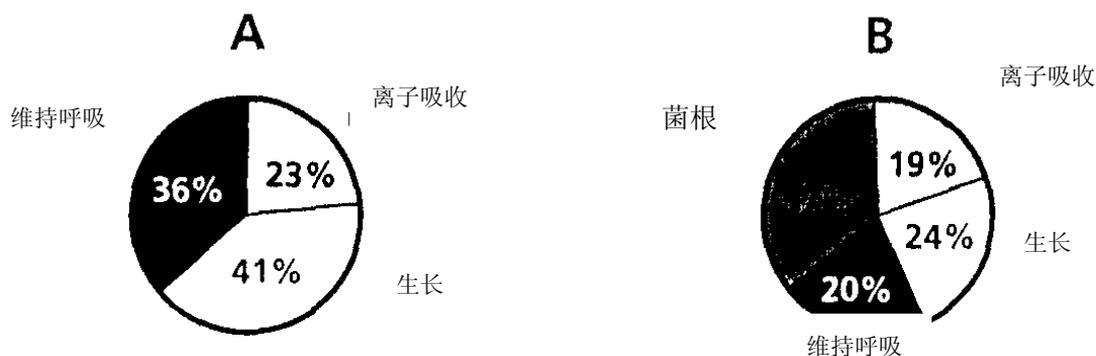


图 10-10 车前草的非菌根根系 (A) 和菌根根系 (B) 的呼吸需能

另一种方法是，平分植物根系进行种植，并量化菌根共生体碳的消耗。即一部分根系生长在一个钵中，另一些则种在不同的钵中。一部分根系与菌根真菌共同培养，而其它根系不加菌根真菌，以保持非菌根状生长；随后地上部供应标记的 ^{14}C 使之在光合作用被同化，并测得两种根系的标记分配比 (表 10-3)。也可通过测定同化的 ^{14}C 在土壤和外生菌丝中的流量来计算菌根共生体碳的消耗。

表 10-3 菌根和非菌根根系鲜重和 ^{14}C 积累量的比较*

| 物种 | 地下组织积累的 ^{14}C (dpm g^{-1}) | | 鲜重 (mg plant^{-1}) | |
|---------|---|------|-------------------------------|--------|
| | + | - | + | - |
| 苦橙 | 66.4 | 33.6 | 1580 | 1240NS |
| “卡里佐”积橙 | 67.7 | 32.3 | 1990 | 1520NS |

*+和-表示菌根和非菌根植物；NS 表示无显著差异

菌根共生体碳的消耗大约占光合作用固定碳的 4-20%。根呼吸增强的比率中只有少部分 (15%) 与菌根根系的离子吸收率上升有关。大部分用于真菌的呼吸代谢，或是真菌对根系

代谢的影响。由于菌根根系具有较高的脂肪酸含量，根系纤维的结构性消耗要高于非菌根根系。

除了碳消耗较高外，菌根植物光合作用也较大。其原因部分是由于单位叶面积的光合速率较高，部分是由于叶面积较大。当土壤的水势低时， CO_2 同化率增加最为明显。当磷和水分限制植物生长时，尽管共生体系中碳库很强，但得益大于支出，菌根植物普遍生长较快。但是，菌根关系相对较高的成本（支出）可能有助于说明有时菌根植物生长要比菌根慢的原因，这在第二种微共生体起作用时尤其如此（图 10-11）。但在干旱条件下，菌根植物从根瘤菌中获益仍比非菌根植物多。

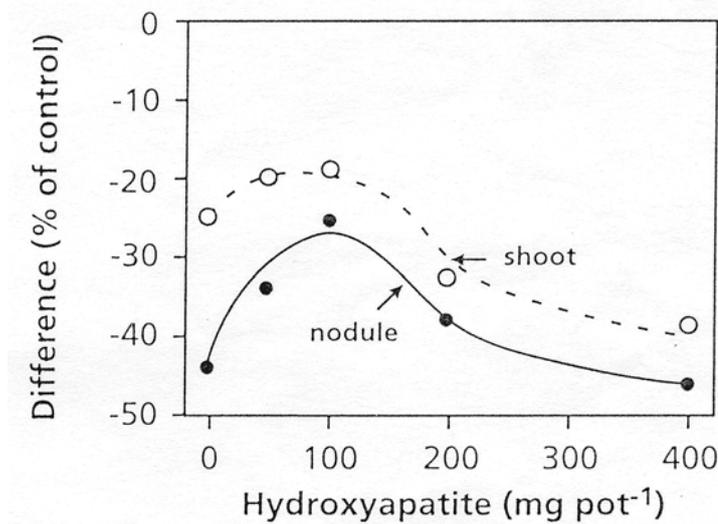


图 10-11 寄主对菌根感染的相对反应与羟基磷灰石水平的关系

1.2.7 农业和生态前景

从生态学的观点上看，植物菌根状况的有关信息是至关重要的。在一个混合群体中，非菌根植物从施入的磷肥中可能得益颇多，这是因为菌根关系在高磷水平下受抑，而不是因为它们的生长更易受到限制。菌根受抑可降低菌根真菌对非菌根物种的有害影响。因此，作者认为，施磷肥对群体中某些植物生长的影响不能作太轻率的解释。

幼苗根系处于已被感染的植株根系的附件，VAM 侵染加速，但其原因尚不清楚，尽管这是一成不变的事实。如同本章第 7 中有关植物之间互作的讨论，菌根对群落内植物之间的互作可能具有重大的影响。

显然，在无磷条件下，菌根不能促进农作物的生长和提高产量。此外，如在供磷率高的条件下进行小麦育种，则会消除菌根侵染对磷的吸收和植物生长的积极影响。然而在磷或其它移动性差的养分短缺时，菌根关系对提高作物产量具有巨大潜力。在一些非移动性养分限

制作物产量的国家,最佳微共生体孢子的引入和选育具有高效菌根共生体的基因型是提高粮食产量的有效手段。这样,菌根有利于作物生长,并减少养分在周边的损失。

1.3 与固氮生物的关系

在多数环境条件下,氮是限制许多植物生长的主要养分。地面上的氮易发生快速转换,因为它最后以 N_2 的形式进入大气,因此,大气 N_2 浓度的平衡就需要不断的还原。只有某些原核生物才能把 N_2 还原为 NH_3 ,这是一个对氧高度敏感的过程。最有效的固氮微生物与高等植物已形成了一定的共生关系,在这一共生关系中,高等植物提供固氮的能量和防氧系统。

与微生物建立共生关系进行固氮对于共生植物获取氮很重要,尤其是在氮严重限制植物生长的环境条件下。由于共生可降低对化肥的需求,所以这也是一种重要的农艺性状。非共生关系(如热带草根际的 *Azospirillum*、甘蔗茎杆外质体中的 *Actobacter diazotrophicus*)也有发现,但它们与严格的共生体相比较,并不具有特定的形态学结构。

共生固氮体系需要寄主供碳,固氮所需的碳远大于吸收结合态氮(如 NO_3^- 、 NH_4^+ 、氨基酸)所需的碳。当存在大量结合态氮时,是否存在着抑制共生的机制?植物在共生宿主和病菌之间如何进行分配?非共生固氮对植物有什么意义?为了回答这些生态学问题,让我们首先了解一下共生关系的基本生理知识。

1.3.1 共生固氮只存在于很有限的物种中

由于共生固氮具有重要的经济意义,所以人们对固氮微生物和维管植物之间的关系进行了大量研究,涉及根瘤菌属、*Bradyrhizobium*、*Sinorhizobium*、*meaorhizobium* 或 *Azorhizobium* (统称为根瘤菌)与豆科植物中多于 3000 个种之间的共生。*Parasponia* 是唯一一个与根瘤菌之间进行共生的非豆科物种。除 *Azorhizobium* 能同时诱导根部和茎形成根瘤外,其它都仅在根部形成根瘤。豆科由 *Caesalpinioideae*、*Mimosoideae* 和 *Papilionoideae* 三个亚科组成,每个亚科中都有能形成根瘤的属。专一性低的亚科 *Caesalpinioideae* 中,非根瘤种要多于其它两个亚科。根瘤菌与豆科作物间的共生在农业上发挥着巨大的作用,尤其是施肥较少的情况下。

也有一些非豆科物种与固氮微生物(不是根瘤菌)之间能形成共生关系。首先,八个非豆科被子植物的 200 多个种与土壤细菌之间存在着放线菌菌根共生,这些共生都有根瘤形成。其次,*Macrozamia* 与 *Gunnera* 属的一些种与蓝细菌(*Nostoc*, *Arabaena*)之间存在共生关系,有时在根部形成特定的形态学结构(如 *Macrozamia* 种的 *coralloid* 根)。尽管蓝细菌在独立生活时有光合活性,但其内源共生体只固氮而不固定 CO_2 。此外,*Collema* 属的真菌与蓝细菌的共生中,蓝细菌具光合活性,这类共生在苔藓中有发生。

表 10-4 给出了植物与固氮微生物间的主要共生关系。从中可见，固氮微生物对农作物从环境中获取氮素具有重要意义。

表 10-4 植物与固氮微生物间的共生关系

| 植物种类 | 属 | 微生物 | 位置 | 固氮量(kg N ha ⁻¹ 季 ⁻¹) |
|------|--------------------|----------------------------------|---------------|---|
| 豆科 | 豌豆 | <i>Rhizobium, bradyrhizobium</i> | 根部根瘤 | 10-350 |
| | 大豆, 三叶草 | | | |
| | 苜蓿 | <i>bradyrhizobium</i> | 根部根瘤 | 440-790 |
| | 田菁 | <i>Azorhizobium</i> | 茎部根瘤 | 未测 |
| 榆科 | <i>Parasponia</i> | <i>Bradyrhizobium</i> | 根部根瘤 | 20-70 |
| 桦木科 | 桤木 | <i>Frankia</i> | 根部根瘤 | 15-300 |
| 木麻黄科 | 木麻黄 | 放线菌 | 根部根瘤 | 10-50 |
| 胡颓子科 | 胡颓子 | 放线菌 | | 未测 |
| 蔷薇科 | 悬钩子 | 放线菌 | | 未测 |
| 蕨类植物 | <i>Azolla</i> | <i>Anabaena</i> | 叶背空隙的 异形细胞 | 40-120 |
| 苏铁科 | <i>Ceratozamia</i> | 念珠藻 | 珊瑚状根 | 19-60 |
| 地衣 | <i>collema</i> | 念珠藻 | 菌丝间隙 | 未测 |

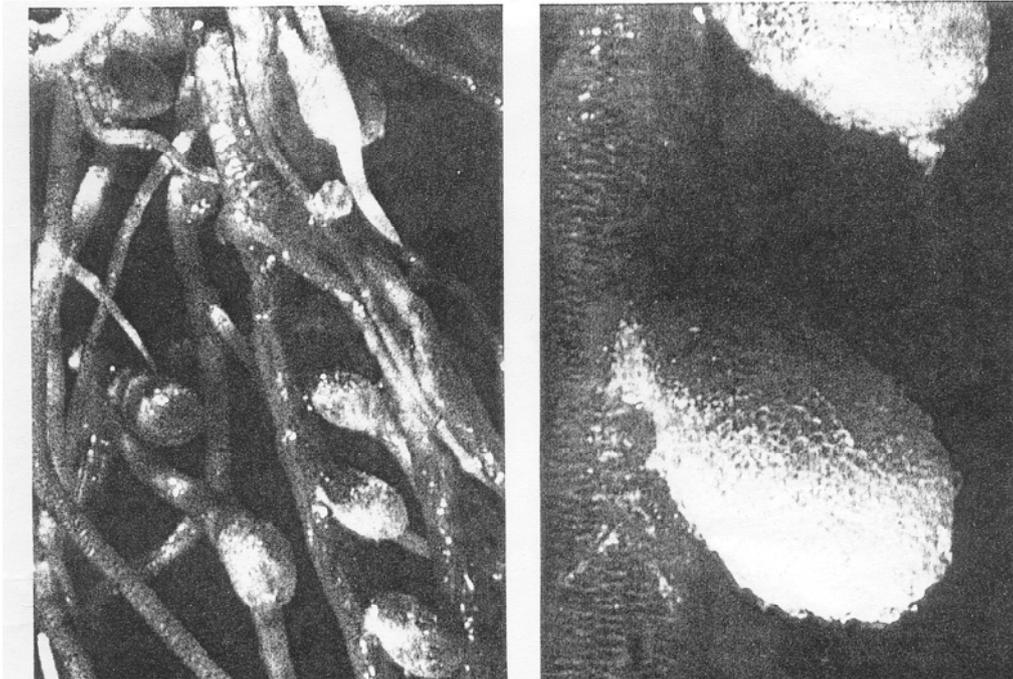


图 10-12 白三叶草的结瘤根系

1.3.2 豆科与根瘤菌共生中寄主与宿主的专一性

有关豆科与根瘤菌之间的关系已有许多详细的研究。它们中有许多具有高度专一性。例如，根瘤菌 *meliloti* 可侵染苜蓿、草木犀 (*Melilotus*) 和胡卢巴 (*Trigonella*)，但不能侵染三叶草。*Bradyrhizobium japonicum* 可与大豆形成根瘤，但与豌豆和苜蓿则不能 (图 10-12)。其它根瘤菌如菌株 NGR234 可感染 100 多个种，包括不同的属，其中也包括非豆科的

Parasponia。这种专一性是由什么决定的？而这种专一性为什么在不同的根瘤菌中表现不同？为明确这些问题，首先我们需要详细讨论一下根瘤菌的感染过程。

1.3.3 豆科与根瘤菌间的感染过程

豆科根系先释放出特定的酚类物质（类黄酮：黄酮、黄烷酮和异黄酮）和甜菜碱，然后再形成根瘤（图 10-13）。有趣的是，豆科受病菌微生物感染时会诱导产生相同的类黄酮进行抗菌。寄主植物的微小差异可能决定了细菌与植物间的互作是导致共生还是致病。类黄酮束缚细菌的基因产物，然后与根瘤菌染色体中的特定启动子进行互作。该启动子与诱导形成根瘤的基因有关。这些基因的产物，结瘤因子诱导植物根毛卷曲，并使皮层细胞分离，这是根瘤形成的最早阶段可在显微镜下观察到的现象。

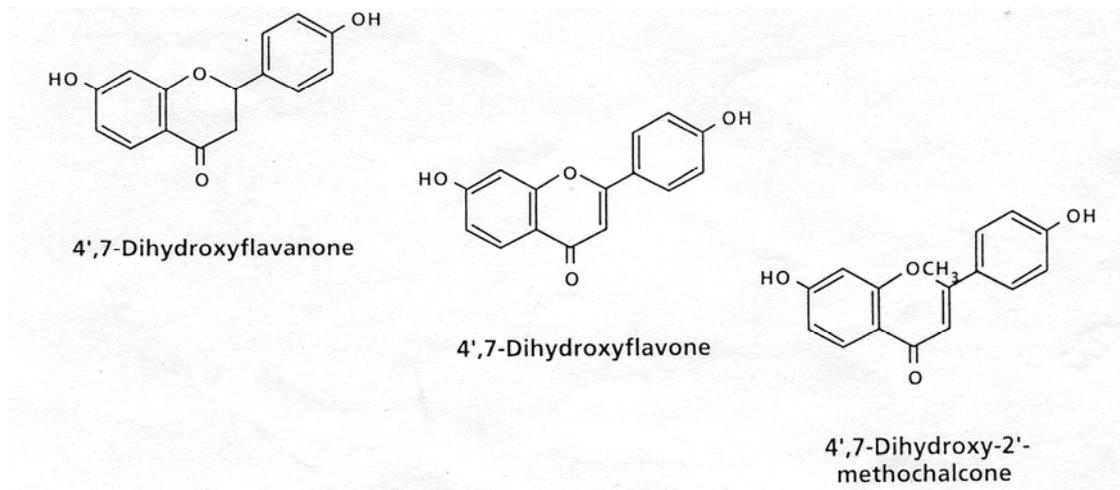


图 10-13 车前根分泌物分离得到的几种类黄酮的化学结构

(1) 类黄酮的作用

寄主与根瘤菌之间的专一性，某种程度上取决于寄主释放的类黄酮种类及根瘤菌对特定类黄酮种类的敏感性（表 10-5）。专一性弱的根瘤菌种适应的类黄酮范围比那些专一性强的菌种要广，但如果类黄酮含量增加，也可发现这些专一性强的菌种对其有相应的反应。此外，非豆科植物也可分泌类黄酮，并且少数豆科分泌的类黄酮还可激活那些不能建立共生的根瘤菌种的启动子。因此，除类黄酮以外，其它因素对专一性也有作用。类黄酮对根瘤菌的最终影响是什么呢？

表 10-5 无限型和有限型根瘤的比较

| 参数 | 无限型 | 有限型 |
|---------|------------------|--------------|
| 根瘤形成区 | 内皮层 | 外皮层 |
| 细胞感染处 | 感染线 | 感染线和细胞分裂 |
| 分生组织 | 持久(数月) | 短暂(几天) |
| 类菌体大小 | 大于细菌 | 变异大, 但不会大于细菌 |
| 环类菌体膜 | 一个共生体内一个类菌体 | 一个共生体内几个类菌体 |
| 固氮产物 | 酰胺 | 脲 |
| 感染细胞 | 液泡 | 非液泡 |
| 地理起源 | 温带 | 热带至亚热带 |
| 属 | 苜蓿, 三叶草, 豌豆, 羽扇豆 | 大豆, 菜豆, 豇豆 |
| 结瘤基因诱导物 | 黄酮, 异黄酮 | 异黄酮 |

研究类黄酮对根瘤菌的影响, 需要作一定的分析。这种分析比测定根毛卷曲要简单。图 14 简要说明了不同类黄酮的相对效应。

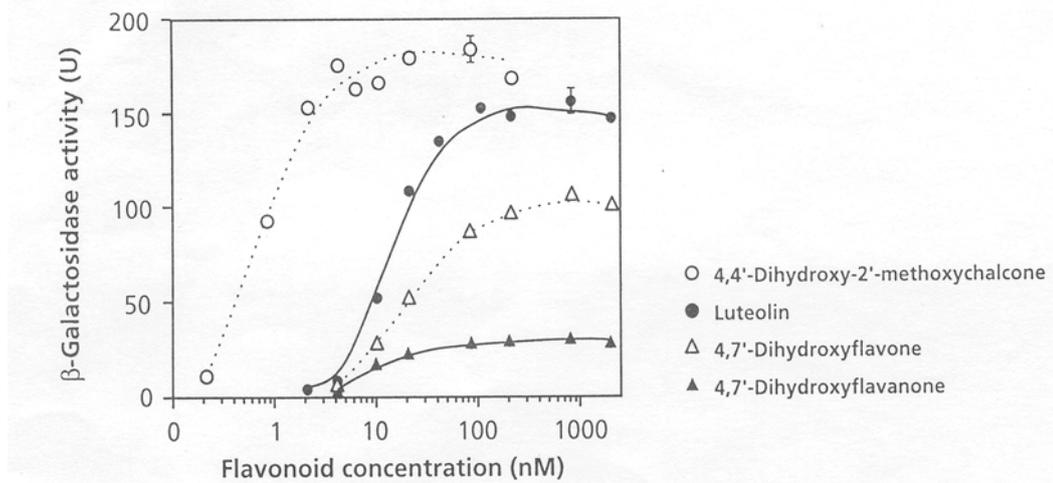


图 10-14 苜蓿根分泌物的各种类黄酮对根瘤菌基因 (nod) 表达的影响

(2) 根瘤菌 nod 基因

nod 基因有三种。第一种是所有根瘤菌都具有的表现为有转录结构的 nod 基因, 它可能传送某种寄主专一性。这种基因的产物是带有类几丁质取代基的脂肪-多聚糖。其次是普通的 nod 基因, 所有的根瘤菌种中都存在。最后一种是寄主专一性的 nod 基因, 为特定植物赋予根瘤菌的专一性。普通 nod 基因编码合成类几丁质脂肪-寡糖的酶, 而专一性 nod 基因编码修饰细菌脂肪-寡糖的酶。这种修饰脂肪-寡糖被认为是 nod 因子。nod 因子的类脂成分可穿透细胞膜。不同的侧基加到这一分子骨架, 即确定了特定根瘤菌的专一性 (图 10-15)。专一性弱的种形成许多不同的 nod 因子, 而寄主范围窄的种则相反。也就是说, 脂肪-寡糖的结构决定寄主植物能否识别是共生体还是病菌。由于 nod 因子在浓度较低 (10^{-12} m) 的情

况下就有效，因此可能存在着某种植物受体，但目前还未分离到这种受体。

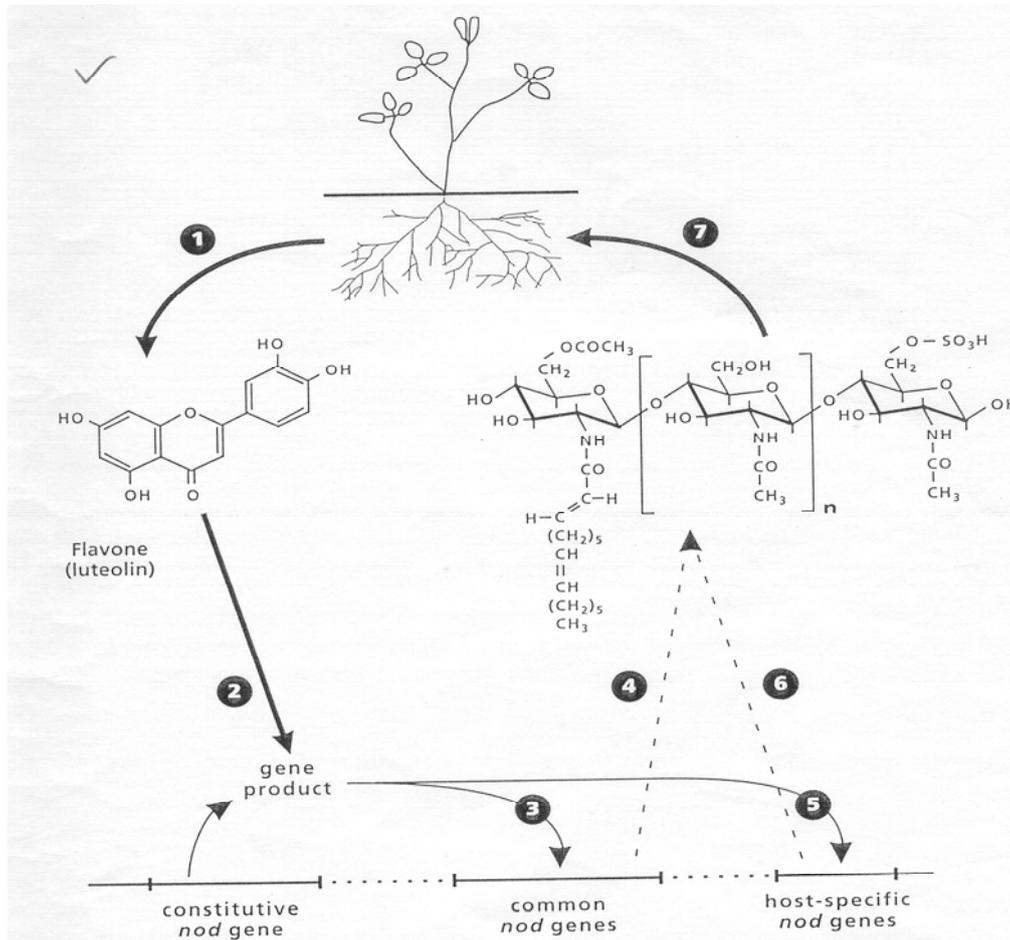


图 10-15 豆科植物与根瘤菌之间的共生信号传递。1，根分泌类黄酮；2，类黄酮与组成性表达根瘤基因的产物结合；3，结合后激活普通 nod 基因；4，产生似几丁组成的脂质多糖；5，类黄酮也激活专一性 nod 基因；6，该专一性基因产物修饰脂质多糖，形成根瘤；7，豆科寄主根识别 nod 因子。

植物遗传因素决定着根瘤菌是否能识别该植物作为适宜的寄主。如前所述，类黄酮只解释了部分原因。当根瘤菌基因传递寄主专一性时，是将其传递具有不同专一性的根瘤菌株系，这些基因可改变细菌的酸性多聚糖结构，并在适当的位点束缚到寄主根毛上。这样，将编码专一性根毛蛋白质的基因引入白三叶草，可使根瘤菌株系在三叶草根系中形成根瘤，而该株系一般是豌豆专一性的。因此可以认为，寄主与根瘤菌之间的专一性涉及到根毛外源凝集素和细菌表面的专一性碳水化合物之间的互作。

有研究表明，Frankia DNA 的序列与普通根瘤菌 nod 基因的序列同源，但目前还不能明确证实有该基因存在。

(3) 细菌通过根毛入侵

随着寄主类黄酮和根瘤菌 nod 因子的释放，根际周围的细菌就可快速繁殖（图 10-13）。细菌粘附在根毛上，并影响根毛，使其停止生长；幼嫩与年老的根毛不受影响。根毛细胞壁首先受影响，随后接触端部分水解。在这一过程中根毛卷曲，细菌吸附到根毛上。由于根瘤菌的出现，根毛上某些区域畸形，细胞壁降解，从而使细菌进入。细胞壁的凹陷形成一条感染线，这条线由细胞壁组分组成，与正常根毛的细胞壁组分相似。感染线沿根毛以 7-10 $\mu\text{m/hr}$ 的速度繁衍，并为细菌到达根皮层提供了通道。线路的顶点是开口的，封闭则会导致感染线停止发育。感染线的形成类似于表皮细胞壁的伸长，适应病菌的侵染。

只有 1-5% 的根毛可被感染，其中只有 20% 的感染根毛可形成根瘤。为什么大部分感染失败呢？这可能是由于植物形成了几丁质酶的缘故。这些酶可水解类几丁质 nod 因子。豆科植物有不同的几丁质酶，在感染的早期阶段，寄主产生几丁质酶降解根瘤菌的 nod 因子。通过这种方法，植物可防止细菌的入侵，使其不能形成共生。因此，几丁质酶是另外一种赋予寄主与宿主专一性的因子。在后期，不同的几丁质酶对同源的根瘤菌 nod 因子都有效。这可能存在着一种控制根瘤菌入侵的机制，以防止过多的、超出寄主所能承受的根瘤菌的入侵。此外，nod 因子的降解可阻止病菌因错误识别的入侵。根瘤菌株系产生的 nod 因子过多，相反会产生防御反应。植物活性几丁质酶降解 nod 因子及细菌 nod 基因的表达在侵染后期都会受到抑制。植物酚可能在抑制中起作用。如果根瘤菌不能识别来自植物的抑制分子，那么作为病菌的细菌就可识别，根瘤菌的进一步发育就停止。这就为寄主与宿主的专一性提供了另一种可能性。驯化作用在感染的早期阶段可能起作用，几丁质酶的作用列于图 10-16。

若感染成功，则内皮层与周皮的特定基因被激活，形成感染线使细菌进入。由于根瘤菌的出现，内皮层细胞开始分离，分别位于原生质的两端，从而形成了新的分生组织，这些新的分生组织就形成根瘤。感染线向内生长，最后细菌占领了发育根瘤中心薄壁组织的细胞质。在感染的寄主植物细胞内，细菌继续分化一段时间，分化为类菌体，类菌体在实验室组培中生长具有收缩能力，可伸长变成各种形状。在许多豆科植物中，类菌体被周边类菌体膜包围，形成共生体，大多数共生体体积相似，但在一些根瘤中每个共生体只有一个已伸长且形态相似的类菌体，而在其它根瘤中，共生体可能有几个小的杆状类菌体。前一种共生体存在于较典型的长柱形根瘤，即所谓的无限型（分生组织类），在三叶草和豌豆中有发现。后一种共生体普遍存在于圆形的有限型根瘤（无分生组织），如大豆与豇豆根瘤。共生体结构有许多种，少数豆科植物的根瘤中没有共生体，细菌则留在多分枝的感染线中。成熟的有限型根瘤与无限型根瘤大不相同，但开始时则很相似。

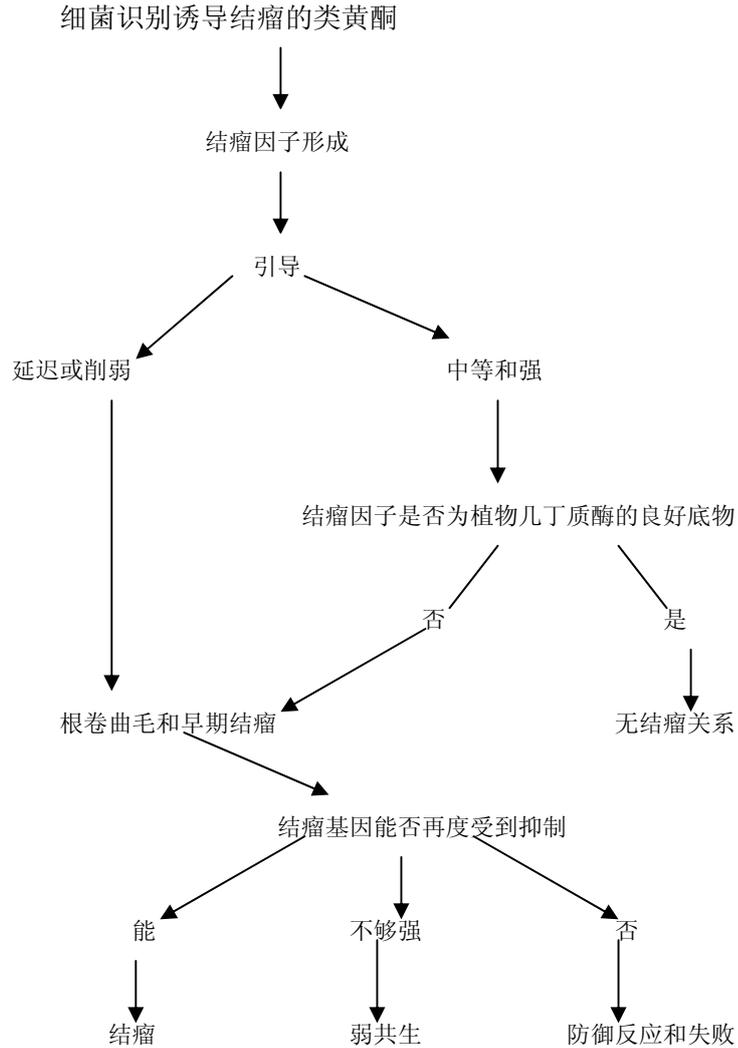


图 10-16 根瘤菌与豆科间确定建立共生关系的示意图

(4) 共生关系建立的最后阶段

每个感染细胞可能含有上百个共生体。共生体膜来源于已感染皮层细胞质膜的内陷和胞内食作用，该膜具选择透性，是类菌体与已感染细胞胞液代谢物交换的屏障。许多根瘤的感染细胞间隙存在有小的未感染细胞，它们占到大豆根瘤中心总体积的 20%。胞间连丝连接已感染的细胞和根瘤中心未感染的细胞。这些胞间连丝提供物质交换，使碳源从未感染细胞运至已感染细胞，而氮化物则以相反方向运输。未感染与已感染细胞都含有大量的质体和线粒体。根瘤中已感染细胞与未感染细胞在共生固氮中有不同的代谢作用，有些根瘤的中心组织则没有未感染的细胞。

在大豆根瘤中，皮层细胞外围有一层内胚层细胞，内外依次围绕着几层次生皮层细胞。根瘤的中心区有几千个未感染的细胞。因周皮细胞会增殖，根瘤与中柱的导管组织相连。

寄主细胞中的基因表达模式受细菌影响而改变，其结果合成 30 多种不同的蛋白质，如根瘤素。这些根瘤素中只有少数具有生化特性，包括运载 O₂ 的豆血红蛋白，根瘤特异性形成的尿酸酶、谷酰胺合成酶和蔗糖合成酶。

1.3.4 固氮酶活性与有机氮的合成

在一个氧高度敏感的过程中，N₂ 由固氮酶催化还原为 NH₃。这种氧敏感性可解释根瘤组织的粉红色原因，这是由于已感染细胞的细胞质出现了豆血红蛋白。这种豆血红蛋白占根瘤中总可溶性蛋白的 35% 之多。它与哺乳动物肌肉中的肌红蛋白相近，但这一蛋白质是由植物 DNA 编码的。合成束缚 O₂ 的原血红素蛋白的酶在根瘤菌中编码。豆血红蛋白在向类菌体供氧中起作用，确保有充足的氧快速运至植物与类菌体保证高强度的呼吸之需，同时维持低浓度的自由氧 (3-30nM)。后者对固氮酶非常重要，因固氮酶催化大气中 N₂ 固定成 NH₃ 易受自由氧破坏。

类菌体有固氮酶，该酶是由两种蛋白质组成的复合酶。其中一种蛋白质是固氮酶-还原酶，是一种 Fe-S 蛋白，可通过中间电子载体，从 NADPH 和束缚态 ATP 上接收电子。同时，另一种亚单元 (Fe-Mo 蛋白) 束缚 N₂，如两个亚单元形成一个活性复合体，则 N₂ 发生还原。每还原 1N₂ 可能需要 12-16 个 ATP，因此，固氮公式为：



几乎所有为类菌体固定的氮都以 NH₃ 形式释放至周围类菌体空间，然后以 NH₄⁺ 形式进入根瘤细胞的胞液。这可能与类菌体中缺少谷酰胺合成酶和氨同化酶，或是这些酶的活性相对较低有关。根瘤专一性谷酰胺合成酶在已感染细胞的细胞质中表达。然后，谷酰胺 2-酮戊二酸转氨酶 (GOGAT) 催化谷氨酸形成两分子谷酰胺 (图 10-17)。在豌豆、苜蓿和三叶草中，经木质部输出的主要含氮物是天门冬酰胺和谷酰胺等氨基化合物。这些产物在具有无限型顶端分生组织活性的长柱形根瘤中很普遍。在蚕豆和大豆中，这些产物主要是尿囊素、尿酸等酰胺 (图 10-18)。具有有限型内生分生组织活性的圆形根瘤输出这些产物。

释放至有限型根瘤的酰胺，只有当共生植物固氮时才有发现。因此，木质部汁液中这些化合物的浓度与木质部运输的总氮量的比值，已用于估测生物固定的氮与同化结合态氮的比例。当植物在非共生条件下生长时，一些无限型根瘤也释放酰胺至植物木质部。事实上，这些化合物并不是豆科植物所特有，因此，它们不是共生固氮的“标志”。

1.3.5 根瘤的碳和能量代谢

碳水化合物由韧皮部运至根瘤，并在植物区室中迅速转换成二羧酸 (苹果酸、琥珀酸)，这些反应主要发生在根瘤的未感染细胞。苹果酸和琥珀酸是类菌体的主要底物，二羧酸的积

累常与非磷酸化的其它呼吸途径增强有关，在类菌体需要大量有机酸的情况下，感染细胞是如何阻止有机酸被非磷酸化途径氧化的呢？令人感兴趣的是，根瘤的线粒体改变呼吸途径的能力很小，这是由未感染的皮层细胞限制而不是由感染细胞控制。因此，可以说有机酸的氧化对类菌体来说是不成问题的。

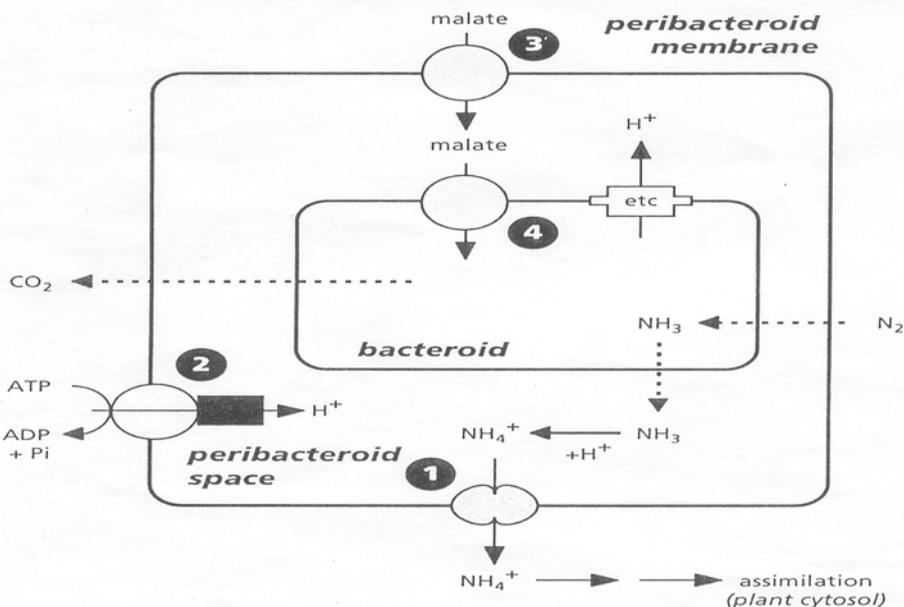
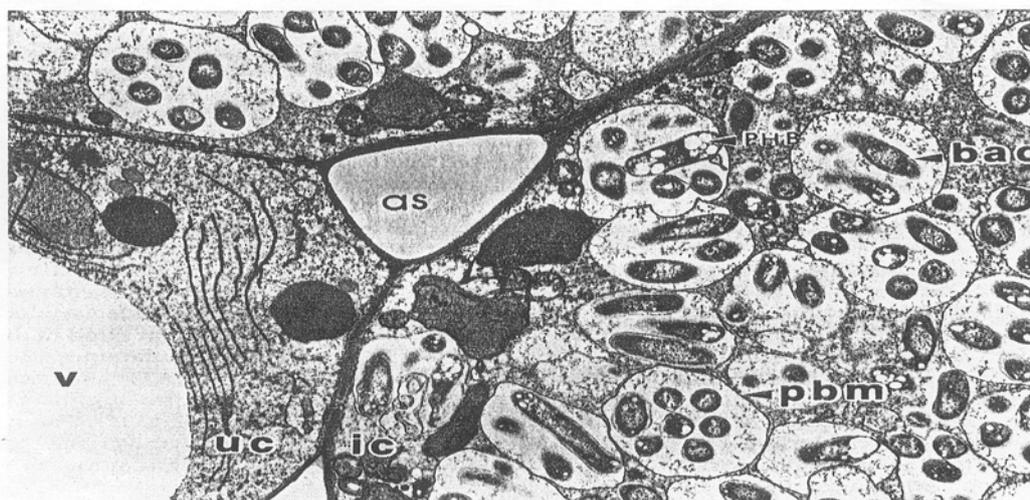


图 10-17 上图：大豆根瘤受根瘤菌感染的电子显微图。As, 空间；bact,类细菌；ic, 感染细胞；pbm, 类细菌周边膜；phb, 类细菌贮藏化合物；uc, 非感染细胞；v,液泡；下图：类细菌中 N_2 的固定与 NH_3 生产

除 N_2 外，固氮酶还将 H^+ 还原为 H_2 。大部分根瘤菌都有水解酶，这是一种将 H_2 作为其电子供体的酶。固氮酶的特点是将乙炔还原成乙烯，因此这常用于分析自然条件下固氮酶的活性。因该分析本身受固氮过程干扰，所以只能作为测固氮酶活性的定性指标，而不是良好的定量测定。

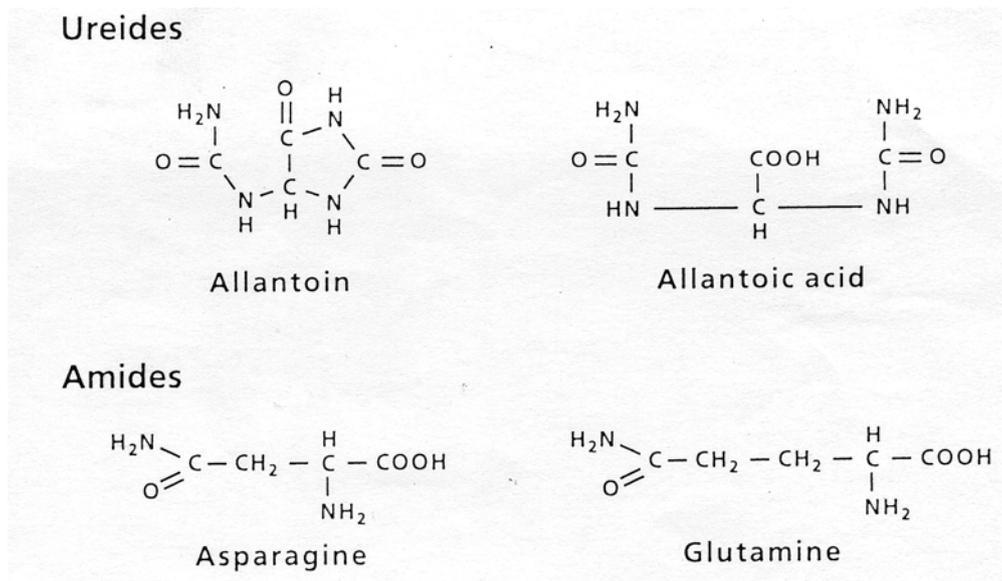


图 10-18 豆科根瘤中主要的氮素输出产物

1.3.6 固氮作用的测定

共生固氮对地上部生物体总氮积累的作用如下，将 ^{15}N 标记的无机氮 ($^{15}\text{NO}_3^-$ 、 $^{15}\text{NH}_4^+$) 施于由固氮物种（三叶草）和其它物种（草）组成的植物群。以草的 $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ 比率为参照。三叶草由于固氮稀释 ^{15}N 的浓度，稀释量用于计算固氮对三叶草植株中总氮积累的贡献。在白三叶草和草莓苜蓿中，固氮对植株总氮积累的贡献达 75-86%。这种贡献取决于植物从土壤或肥料中获取的无机结合态氮的总量，且随一年中植物的发育时期而发生变化(图 10-19)。共生固氮在一些农业系统中的重要性列于表 10-7。

表 10-7 巴西自然条件下一些豆科作物和野生种的共生固氮量

| 物种 | 氮固量 (kg ha^{-1}) 每季度来自大气的氮 | 植物吸收氮 (%) |
|-----------------------------|---------------------------------------|-----------|
| 苜蓿 | 440-780 | 65-96 |
| 大豆 | 120 | 53 |
| 花莲 | 92 | 55 |
| 羽扇豆 | 170 | 65 |
| 苜蓿 | 180 | 70 |
| 菜豆 | 65 | 40 |
| 豌豆 | 72 | 35 |
| 三叶草 | 170 | 59 |
| 豇豆 | 151 | 未测 |
| <i>Vigna angularis</i> | 80 | 70 |
| <i>Chamaecrista species</i> | 未测 | 66-79 |
| 含羞草 | 未测 | 42-63 |
| <i>Papilionoid legumes</i> | 未测 | 68-79 |

有时，土壤本身富含的 ^{15}N 可用来量化固氮量。可用土壤本身富含的 ^{15}N 代替人为加入 ^{15}N 标记的无机结合态氮。土壤中丰富的天然氮可能与大气中的 N_2 不同，这是由于在各种

生化过程中氮逆同位素重量分布的缘故。因此，大气中的 N_2 与土壤中的氮随重同位素而耗竭。在特定情况下，运用这一技术，可有效控制植物用氮。

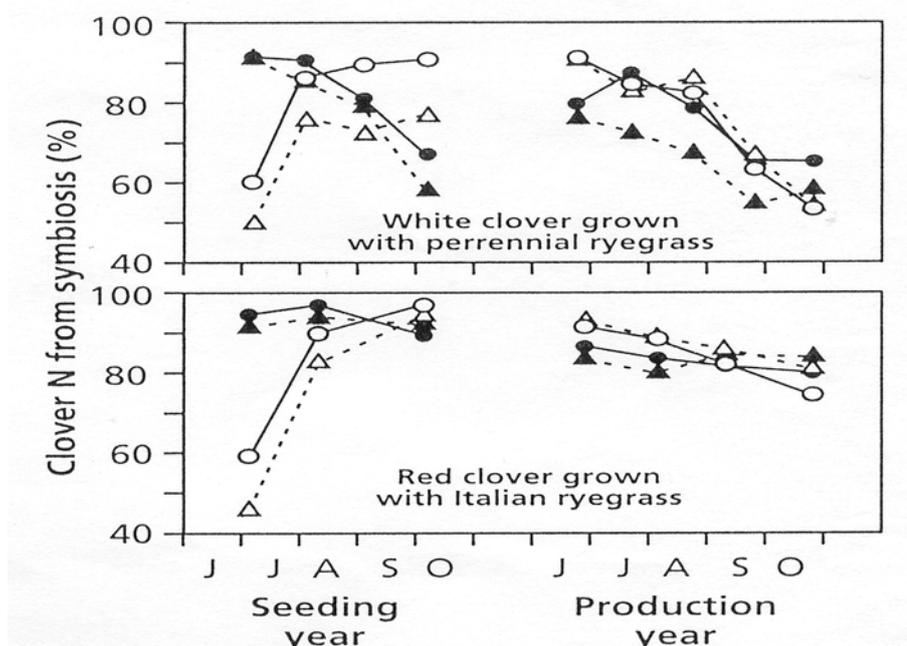


图 10-19 共生固氮量占白三叶草（上图）和草莓三叶草（下图）总氮量的比例。

这种 ^{15}N 标记技术早就用来表示共生植物与相邻植物间氮的运输。有利于豆科固氮的条件，如高光强、适温、长日照及相对较高的供磷量，可促进氮从豆科向非固氮植物运输。这种运输某种程度上部分是由于豆科植物分解释放的氮化合物被吸收；部分也是由于豆科植物对氮化物的分泌，随之被非固氮植物吸收的结果。

黑麦草和三叶草单作时，前者在供磷较低的情况下就可达高产。豆科需高磷供应很常见，但决不是普遍现象。许多豆科需较高的供磷量，反应了它们对磷利用率高的土壤的适应性，这也表明这些豆科只有在供磷充足时才得益，除磷之外，Mo、S 也有利于豆科共生固氮。

1.3.7 与固氮微生物非共生关系的生态意义

仅次于共生关系的固氮作用，在 *Azospirillum* 与高等植物之间的关系上作过研究。玉米植株在接种 *Azospirillum* 菌的土壤中种植，产量提高，这尤其是在氮供应相对较低时，不过并不绝对，这种增产归因于 *Azospirillum* 菌的固氮作用（表 10-8）。这些有机物很可能以不同的方式促进高等植物的生长，如产生植物激素等。比较三个种植在接种有 *Azospirillum brasiliense* 土壤的小麦品种，表明在耐铝品种的根系周围绝大部分 N_2 被固定。因为这些品种也分泌很多二羧酸，而已有研究表明，这些有机分子可促进固氮。

表 10-8 不同供氮水平下 *Azospirillum brasiliense* 对玉米产量的影响

| 供氮量 (g l ⁻¹) | 茎干重 (g) | | 根干重 (g) | | 植株总生物量的 相对增加 (%) |
|-----------------------------|---------|------|---------|------|---------------------|
| | 共生 | 对照 | 共生 | 对照 | |
| 0 | 0.49 | 0.32 | 0.36 | 0.27 | 44 |
| 0.04 | 0.97 | 0.66 | 0.76 | 0.53 | 45 |
| 0.08 | 1.84 | 1.23 | 0.97 | 0.86 | 34 |
| 0.16 | 2.93 | 2.52 | 1.96 | 1.70 | 16 |

根际周围的固氮细菌不只是通过增加氮的供应,还可能以多种方式影响植物。为了明确影响生物固氮能力的细菌因素及其它可能的因素,我们将草地早熟禾 (*Poa pratensis*) 与各种细菌 (*Klebsiella pneumoniae*、*K. Terrigena*、*Enterobacter agglomerans* 及 *Azospirillum lipoferum*) 共培养。所有这些菌种都具有侵染根系并固定大气氮的能力,但将固定的氮从细菌转运至高等植物,并不是所有组合都会发生。具有固氮能力的细菌对植物生长有正效应,但两者的相互关系较弱。这些结果表明,根际周围非共生固氮微生物的正效应决不都是由于这些有机体的固氮能力引起。微生物可能以其它多种方式促进植物生长,如抑制病菌微生物,产生维生素等。

在巴西的一些地区,甘蔗不施肥已持续生产了 100 多年。尽管长期以来人们怀疑在这一体系中存在生物固氮,但是在甘蔗根际周围没有分离到固氮菌。已发现一种耐酸固氮菌与甘蔗密切相关。最近才在甘蔗薄壁组织间隙分离到固氮菌(醋菌属 *diazotrophicas*),这些间隙中充满一种含 12%蔗糖的溶液 (Ph5.5)。醋菌属 *diazotrophicas* 的生长需求很特殊:在蔗糖浓度 10%、Ph5.5 条件下生长最佳。将其培养在 10%的蔗糖介质中,由于乙酸的形成,周围环境很快变酸。该菌已从甘蔗组织中分离到,但在生长有甘蔗或草的同一区域土壤中却没有发现。质外体外流占到茎秆体积的近 3%,相当于每英亩甘蔗 3 吨液流。这表明大量的液流保证了甘蔗不依赖氮肥。其它细菌,包括 *Enterobacter agglomerans*, *Herbaspirillum seropedicae*, *H. rubrisubalbicans* 及 *Klebsiella lecrigena*,也被认为能够在植物含糖量高的外质体中固氮。其中一些菌对一些禾本科植物是病菌,这就限制了它在农业上的利用前景。

1.3.8 豆科与根瘤菌共生碳的消耗

因为根瘤菌共生固氮需要的有机酸,也为植物维持根瘤生长所需要,因此高等植物的共生体系就涉及到成本问题。这种成本超出硝酸盐或氨基酸同化的需求。三叶草与根瘤菌之间的成本已作过估算,在这一关系中,三叶草植株依赖微共生体提供氮素(图 10-20)。在这种共生体系中,植物周围氧浓度的降低就会干扰 N₂ 的固定。高氧浓度可维持植物的有氧代谢,氧浓度太低则会完全阻碍类菌体的呼吸和固氮。呼吸下降固氮受阻与固氮活性有关,以

此求出三叶草植株中氮的累积,就可计算出固定单位氮所需要的碳量。固氮中碳的消耗占每天光合作用固定 CO_2 中碳的 25%, 与非共生植物呼吸需氮所耗的碳成本相比, 这一比例较高。植物生长在最佳养分条件下, 这一比例为 4-13%。在养分受限制的条件下, 该比值可能与固氮的碳成本相似。

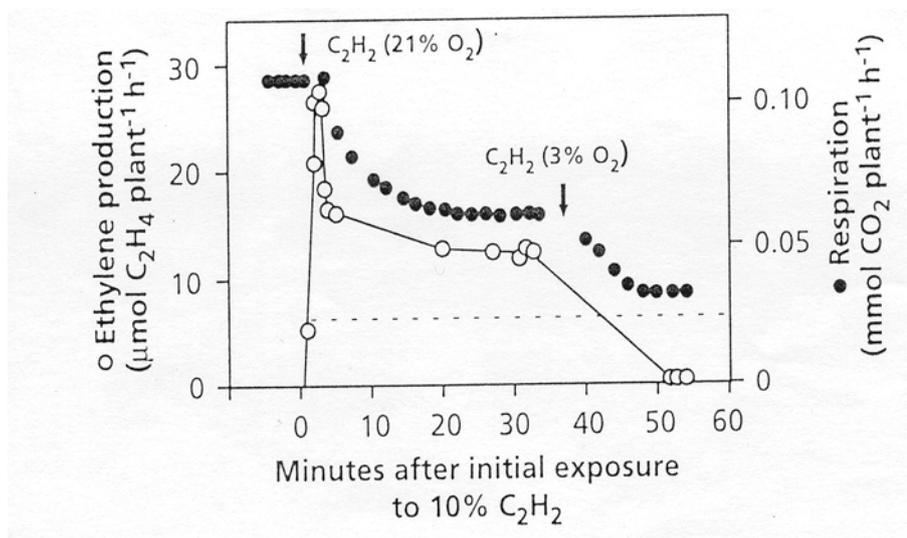


图 10-20 在不同氮浓度下白三叶草根内的呼吸作用和乙烯还原

1.3.9 低 pH 值和结合态氮供应充足时豆科与根瘤菌的共生受抑

pH 低时, 豆科根瘤形成受抑。由于固氮要降低土壤 pH 值, 农业上连续种植豆科就需要用石灰调整。为什么土壤低 pH 值使根瘤形成减弱呢? 研究表明, 相对于中性土壤, 较酸或较碱都会影响根系分泌效果。这就为酸性土壤根瘤菌感染豆科较差的普遍现象提供了解释。pH 低的土壤根瘤菌存活率也低, 但已观察到有一定程度适应性的根瘤菌株。

与硝酸盐或氨基酸的同化相比, 固氮是一个高能耗过程。与磷对菌根共生形成的影响一样, 硝酸盐抑制根瘤菌对豆科的感染。当苜蓿种植在缺氮的环境下, 类黄酮生物合成基因的表达和根系类黄酮的形成明显促进。这可以解释在缺氮条件下根瘤菌 *meliloti* 的大举侵染, 相反在硝酸盐浓度高的条件下, 根瘤形成受抑。

硝酸盐也抑制本身的固定过程, 目前已有几种机制用来解释这种抑制:

1. 叶片、根系或根瘤中的固氮酶与硝酸还原酶之间竞争碳水化合物。
2. 硝酸还原酶的产物-亚硝酸盐的抑制效应。 NO_2^- 通过不可逆地束缚酶或直接与豆血红蛋白结合直接抑制固氮酶, 从而使豆血红蛋白不能运输 O_2 。
3. 由于外界与已感染细胞间气体运输的通道导度下降, 从而导致根瘤中 O_2 分压下降。

4. 韧皮部运输来的含氮化合物对根瘤代谢的反馈抑制。

有证据表明，向已感染细胞输送氧的传导率下降，会导致固氮酶活性严重受抑制，但不可能只有这种机制才能解释硝酸盐抑制根瘤的活性（表 10-9）。更确切地说，这四种机制都可能在一些物种的某一阶段发生。

表 10-9 在结瘤 21 天的豌豆根部加入硝酸盐 2 天后其表面固氮酶活性和氧气限制系数

| 硝酸盐量(mM) | 表面固氮酶活性 [nmol H ₂ g ⁻¹ (根瘤干重) s ⁻¹] | 氧气限制系数 |
|----------|--|--------|
| 0 | 45 | 0.89 |
| 5 | 38 | 0.64 |
| 10 | 22 | 0.45 |
| 15 | 24 | 0.49 |

过去几十年中，在大多数豆科植物中已获得了一些突变体，这些突变体受硝酸盐抑制既不能感染也不能固氮。这些突变体在农业系统中有望通过豆科与根瘤菌的共生来促进氮的吸收。

1.4 内源共生体

许多植物可被内寄生藻类真菌感染，这些真菌在植株体内完成一生。真菌在植物体内通常形成非病菌的胞间关系。内寄生藻类经常随植物种子传播，但种子在长期贮藏中也可能丢失这些内寄生藻类。通过发芽孢子的感染是进入共生体的另一途径。高等植物与内源共生真菌间的关系已有不少研究。在牧草中，真菌可在寄主组织中形成生物碱，许多生物碱具有神经中毒的效果，从而使感染植物对家畜具有毒性，并增强其抗虫性（表 10-10）。

一些物种由于受内寄生藻类的感染，植株生长和种子形成加速。在牧草和内寄生藻类真菌的共生关系中，真菌从寄主中获得碳水化合物，并防御食草生物对寄主的危害，从而防止真菌本身受害（表 11）。与菌根真菌对菌根和非菌根植物的互作产生的影响相似，真菌内寄生藻类也可以影响植物间的相互竞争。例如，受真菌内共生体感染的草本植物缺乏营养，另外，也比未感染植株长得差。内寄生藻类的出现也可能影响牧草与食草生物间的相互竞争，并抑制真菌在小麦上发病。

表 10-10 感染禾本科植物的内寄生真菌的抗食草效应

| 动物 | 寄主禾本科属 | 真菌内寄生属 | 评价 |
|---------|--------|-------------------|---------------------|
| 哺乳动物 | | | |
| 牛, 马 | 羊茅 | <i>acremonium</i> | 取食量下降, 坏死, 自然流产 |
| 牛, 羊, 鹿 | 黑麦草 | <i>Acremonium</i> | 取食量下降, 颤抖, 生长停滞, 死亡 |

| | | | |
|----------|-----|-----------------------|-----------------|
| 牛, 山羊 | 须芒草 | <i>balansia</i> | 产奶量下降, 死亡 |
| 牛 | 雀稗 | <i>myriogenospora</i> | 取食量下降, 颤抖, 坏死 |
| 昆虫 | | | |
| 粘虫 | 蒺藜草 | <i>Balansia</i> | 回避, 存活率下降, 生长减慢 |
| | 莎草 | <i>balansia</i> | 延长发育时间 |
| | 羊茅 | <i>Acremonium</i> | |
| | 黑麦草 | <i>Acremonium</i> | |
| | 雀稗 | <i>myriogenospora</i> | |
| | 针茅 | <i>atkinsonella</i> | |
| | 羊茅 | <i>Acremonium</i> | 回避 |
| 蚜虫 | 黑麦草 | <i>Acremonium</i> | 取食和产卵下降 |
| Billbugs | 黑麦草 | <i>Acremonium</i> | 完全致死 |
| 地老虎 | 鸭茅 | <i>epichloe</i> | 减少存活率和取食下降 |
| 面粉甲虫 | 黑麦草 | <i>Acremonium</i> | 群体生长减慢 |
| 草皮蛾 | 黑麦草 | <i>Acremonium</i> | 取食和产卵下降 |
| 茎象鼻虫 | 黑麦草 | <i>acremonium</i> | 取食和产卵下降 |

表 10-11 受内共生体感染的禾本科上粘虫幼虫的存活和发育

| 粮食作物 | 感染 | 10 天后幼虫生物量 (mg) | 群体存活率 (%) | 蛹量 (mg) | 群体天数 |
|--------|----|--------------------|--------------|---------|------|
| 多年生黑麦草 | + | 26.3 | 75 | 167 | 18.4 |
| 多年生黑麦草 | - | 35.6 | 65 | 155 | 18.7 |
| 茅状羊茅 | + | 18.0 | 8 | 181 | 23.7 |
| 茅状羊茅 | - | 37.0 | 63 | 178 | 21.0 |
| 紫羊茅 | + | - | 0 | - | - |
| 紫羊茅 | - | 33.4 | 43 | 163 | 20.9 |

真菌类寄生藻类的有无不是植物的特定性状, 换句话说, 它是以某种未知的方式依赖于环境条件。例如, 在西澳的石南中, 大多数真菌共生体在湿地上要比在旱地上小得多, 即使是在同一物种的内寄生藻类共生中也一样。这体现了不同真菌内寄生藻类对水分胁迫的反应。

细菌与真菌一样可作为内共生体。一些促进植物生长的内共生细菌, 如在甘蔗组织中固氮的 *Acetobacterdia zotrophicas*, 来自马铃薯健康块茎中的内寄生藻类细菌有 6 个属。许多细菌内寄生藻类可使寄主植物对病菌入侵更具有抗性, 或可促进植物生长。但也有些内寄生细菌是延缓植物生长或对植物生长没有影响。

1.5 微生物共生体中的植物生命

在植物生理生态学进程中的某一时期, 讨论缺乏微共生体植物的矿质营养和表现, 无疑是很合适的。如果我们希望阐明植物矿质营养的基本原理, 那么这仍不失为一个有效的途径。如果我们真正希望了解植物在实际环境中的作用, 无论是自然生态系统还是农田生态系统, 那么就不能简单地忽略微共生体以这样复杂的方式与高等植物发生着及其重要性。这对菌根

真菌来说更是如此，菌根真菌总以不同的方式对菌根和非菌根物种产生着影响。

在有关植物生理的许多基础课本中，这些互动没有得到应有的重视，固氮共生体间的互动作为植物生理研究的目标，已有很长一段时间。近年来，在根瘤菌与豆科之间信号传递过程的研究已取得了重大进展。其它的固氮微共生体和非豆科寄主间以及菌根真菌与大共生体间也可能存在相似的信号传递过程，但我们对这些互动了解甚少。

近年来，除了典型的菌根真菌和固氮微生物外，内寄生藻类也逐渐有所发现。这包括甘蔗质外体中的固氮微生物和牧草中内寄生藻类形成的毒素。目前我们仅了解这些类寄生藻类的农艺和生态学意义。其它有待于回答的问题是：植物具有一系列防御机制可阻止微生物的取食，那么共生微生物是如何进入植株体内的呢？

本章我们面临着植物生理生态学众多领域中的某一方面，这一领域中，已有的术语如生态学、植物分子生理学已过时。如果我们要克服阻碍该领域发展的障碍，那么，我们应期望对植物与其微共生体间的互动作更深入的研究，并希望对植物及微生物间共生关系的基础有更多的应用。

2 生态生物化学：异生相克和防御食草生物

2.1 前言

植物含有大量在初次代谢或生物合成过程中并不起作用的化合物。这些物质通常是指次生代谢物。其中有许多在众多的生态互作（如抵制食草生物、阻止病菌入侵、异生相克、共生关系、寄生体的种子萌发或与传粉生物的互作等）中起作用。其它一些物质可防止紫外线或高温的伤害。已在有关章节中讨论过其中一些物质的作用。本章将讨论这些次生物质在异生相克植物与食草生物中的作用，植物与病菌间的互作将另行讨论。

2.2 异生相克（他感作用）

一些植物通过分泌化学物质（拮抗物质）伤害其周围植物的生长发育，这种影响总是负面的。这些化学物质可能来源于活的根系或叶片，也可能来自植物残株的降解。植株释放物也有正面影响，如河齿龈释放的褐菌酸和腐殖酸，可缓解玉米的铝毒害。一些植物分泌的酸性物质可溶解磷，使磷从无效态成为有效，甚至可为相邻植株利用。但要注意，这些正向效应并不叫异生相克。

有关异生相克，已有众多文献报道，但对许多报道需要谨慎，更深入的研究对现在认为是异生相克互作的许多现象会得出不同的解释。例如，产生挥发性类萜的灌木附近不会有幼苗存在，这表明可能与异生相克有关。但是，进一步研究表明，以种子为食的动物喜欢在灌木下取食，此处受食肉鸟类的危害较小。然而，一些报道普遍认为存在着异生相克现象(图 10-21)。水溶性化合物（主要指天然酚类）和挥发性物质（主要是类萜）同样具有异生相克的效果。这些物质在与病菌或食草生物的竞争中逐渐形成，随后在高等植物中产生互作。在陆生食草生物前，陆生真菌进化之后，早期古生代的裸子植物和被子植物具有较发达的分泌腺体，这表明早期的防御体系受病原菌的诱导。

各种拮抗物质的作用模式尚不清楚。许多酚类物抑制草种的萌发，并可限制离子的吸收。挥发性萜可抑制细胞分裂。一些物种可解除潜在异生相克的毒害，但这一机理还鲜为人知。

黑胡桃的异生相克是一个典型的例子。从其树干至外围 27m 的区域内，许多植物（如西红柿和苜蓿）都会死亡。这种中毒效应是由于叶、茎、枝条及根系中的束缚态酚类化合物渗出，并在土壤中被水解和氧化成游离态的缘故。该束缚态化合物是 4-糖甙-1, 4, 5-三羟基萘，本身无毒，但可转化为有毒的核桃醌（图 10-22）。一些物种对核桃醌具有抗性，但抗性的本质尚不清楚。高粱抑制杂草生长是由于有拮抗物质的分泌，其中有一种为二羟基苯醌，可抑制线粒体的呼吸。类似地，台湾银合欢（*Leucaena leucocephala*）种植园的树底下很少有草生长。这归因于有高含量的含羞草素，它与一系列酚类物一样，可抑制许多林木种

子的萌发和生长（表 10-12）。异生相克在沙漠植物中也起着主要作用。许多植物在叶中形成简单的苯衍生物，叶片脱落并降解时就会释放出该物质。

表 10-12 银合欢叶片与 150 克土壤混合或覆盖在土壤表面对许多物种生长和存活的影响

| 物种 | 存活率（对照的百分率） | | |
|-------|-------------|-----|-------------|
| | 叶片混土 | | 叶片覆盖 5 克 |
| | 1 克 | 2 克 | |
| 银合欢 | 100 | 100 | 87 |
| 赤杨 | 72 | 44 | 37 |
| 金合欢 | 30 | 19 | 14 |
| 枫香 | 5 | 9 | 31 |
| 粗枝木麻黄 | 0 | 0 | 0 |
| 含羞草 | 0 | 0 | 0 |

注：数据以百分率表示

除了叶片有拮抗物质形成外，根系也有拮抗物质的形成，如橡胶树的银菊胶就是根内形成的（图 3）。芳香化合物可造成同一物种受抑制（自毒作用，autotoxicity）。

异生相克和自毒效应可能在多种环境中起作用，但还很难估计它们的生态意义。一些释放物可被微生物很快降解，因此消除了它们的潜在影响。另一方面，一些拮抗物质分解很慢（包括酚类化合物，其中大部分为丹宁）。

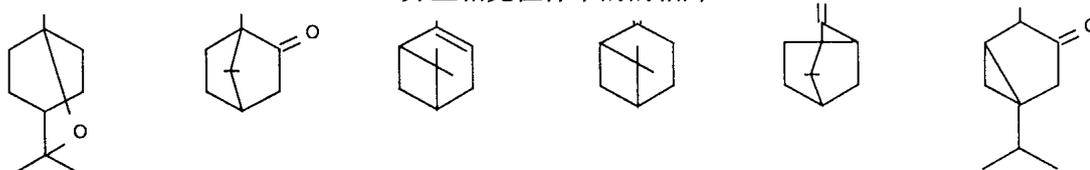
2. 3 化学防御机制

许多植物次生物在抵制食草生物的取食方面起作用。但一些食草生物已找到了解决这一问题的途径，甚至更喜欢那些含有特定次生物的植物。

2. 3. 1 防御食草生物

化学防御在荨麻中很明显，并且与荨麻科植物的组成密切相关。一旦接触植株，茎或叶片上的茸毛尖端就断裂。这些茸毛壁很薄，且含 SO_2 ，断开的茸毛尖端可渗入皮肤，由于茸毛内容物的释放，逐渐引起疼痛并使皮肤肿大。荨麻茸毛内容物的实质尚不清楚，以往报道认为是生物胺。但有一种热带荨麻，积累的多胺含有三环 moroidin。荨麻科的茸毛数量大不相同，一些植物几乎没有。对于荨麻科而言，食草生物的取食量与茸毛的数量呈负相关。

异生相克植株中的萜烯



1.8-桉树脑

樟脑

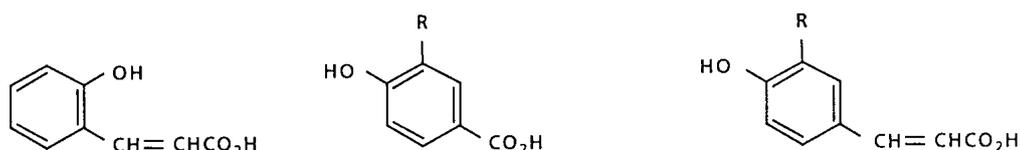
α -蒎烯

β -蒎烯

蒎烯

樟脑

植株中水溶性异生相克物



O-香豆酸

P-羟基 苯甲酸, R=H
香草酸, R=OMe

P-羟基 苯甲酸, R=H
阿魏酸 R=OMe

图 10-21 一些具挥发性和水溶性的异生相克物

一些次生化合物抑制线粒体呼吸的特定反应。例如,从许多物种生氰化合物中释放出的氰氢酸,可抑制细胞色素氧化酶的活性。氟乙酸抑制 TCA 循环中的顺乌头酸酶。platanetin 是一种来自悬铃木芽中的类黄酮抑制剂,它可抑制外部 NADH 脱氢酶。许多豆科植物种子含有专一性的 α -淀粉酶(一种水解淀粉的消化酶)抑制剂。而另一些次生化合物的专一性弱,如丹宁沉淀蛋白质,因而干扰食物的消化;柳树中的有毒酚类葡萄糖甙可防御食草生物。其它如甘蓝属植物中的葡萄糖苷可能与植物次生代谢的进化有关,因其对许多食草生物都有毒。但是,有些食草生物进化后具有抵抗这些化学防御的机制,并将葡萄糖苷作为诱饵。芥子黑经酶促转换成丙烯异硫氰酸,它可使芥子变得很辣(图 10-24)。在甘蓝和其它十字花科植物中,芥子黑吸引蝴蝶,同样也吸引特定的蚜虫和甘蓝根蝇。甘蓝蛾通常只在含芥子黑的植株上产卵,含该化合物的滤纸也可作为替代物,其幼虫专门取食天然或人工加入的芥子黑。

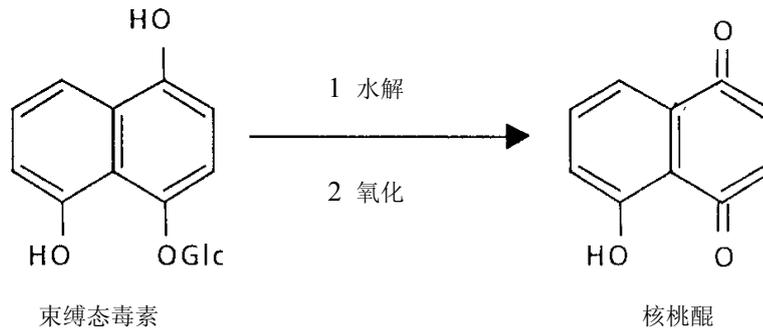
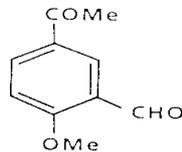


图 10-22 核桃醌一种前体的化学结构

3-乙酰-6-甲氧基苯



异-苯丙烯酸

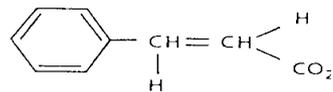


图 10-23 沙漠灌木中形成毒素的两个例子

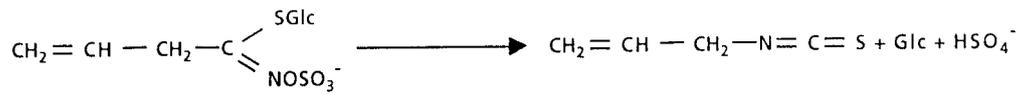


图 10-24 黑芥子硫苷酸钾的化学结构

白杨和柳树都含有大量的有毒酚类糖甙，包括水杨甙。水杨甙被水解和氧化，经消化形成水杨酸，水杨酸能使线粒体的氧化磷酸化解偶（图 10-25）。酚类糖甙的结构与许多拮抗物相似，这表明进化中形成拮抗物的动力在抗病与抗食草生物中起作用。

柳树的各个种中，酚类糖甙的总含量及其光谱各不相同（表 10-13）酚类糖甙在以柳叶为食的甲虫取食模式中的作用已有过不少研究。表 10-13 列出了四种用于甲虫取食试验的八种柳叶。所有试验中，不同柳叶对相应的甲虫取食具高度相关(图 10-26)。酚类糖甙的总含量及其质量决定着甲虫的取食模式。

图 10-25

表 10-23 芬兰本国或引入的八个柳树种叶片中酚类糖甙的含量[mg g^{-1} （干重）]

| | 柳皮苷 | 水杨苷 | 野草莓 苷 | 三雄苷 | 毛柳苷 | 云杉苷 | 合计 |
|-----------------------|-----|-----|----------|-----|-----|-----|------|
| 野生柳树 | | | | | | | |
| <i>S.nigricans</i> | 48 | 3 | 0.2 | | | | 51 |
| <i>S.phylicifolia</i> | 0.5 | 0.1 | 0.1 | 0.3 | 0.1 | | 1.8 |
| <i>S.caprea</i> | 0.3 | 0.2 | 0.1 | 0.1 | | | 1.2 |
| <i>S.pendandra</i> | | 0.7 | 0.7 | | | | 7.6 |
| 引进柳树 | | | | | | | |
| <i>S.cv.aquatica</i> | 6.4 | 1.3 | 0.1 | | | | 7.8 |
| <i>S.dascylados</i> | 9.9 | 2.0 | 0.2 | | | | 12.1 |
| <i>S.viminalis</i> | 0.1 | | 0.1 | 0.1 | | 0.2 | 1.5 |
| <i>S.triandra</i> | | 0.3 | | | 7.4 | | 7.8 |

哺乳动物对林木的防御模式有重要影响，这些林木在整个冬天对哺乳动物的取食防御较脆弱。哺乳动物取食是林木死亡的一个重要原因。部分原因是由于哺乳动物在冬天一般需要最高的能量来维持生命活动，而植物却不能通过生长补偿被食的组织。林木的防御很大程度上受生长发育的控制，这在幼年期可以得到充分的证据。很大范围内，幼年期林木对哺乳动物的取食防御很脆弱。随着取食，待青年期形成茎秆，次生代谢水平提高，可阻止进一步被取食。这些防御中包括醇溶性的萜烯。如赤杨的 papyriferic acid 和桉木的赤松素，可阻止取食使之维持体重所需水平以下，否则将导致氮和钠的失衡。

2.3.2 质量与数量型防御化合物

可阻止取食的次生代谢物通常分为两大类：

1. 质量型次生化合物。 毒素物质通常含量较低，但也可占到一些种子鲜重的 10%，大多数化合物都属于这一类，包括生物碱、生氰糖甙、非蛋白质氨基酸、心脏糖甙、芥子油苷及蛋白质（图 10-27）。它们的作用模式很广。

2. 数量型次生化合物。 这些物质降低食物的消化率或适口性，且总是在生物量中占很大的比例（图 10-28）。它们大部分是酚类物质（酚酸、丹宁、木质素等），丹宁和其它一些酚类化合物与被消化的蛋白质束缚在一起，通过抑制消化酶的活性降低植物组织的消化，或干扰小肠壁中蛋白质的活性。与木质素一样，丹宁也增加叶片的硬度。

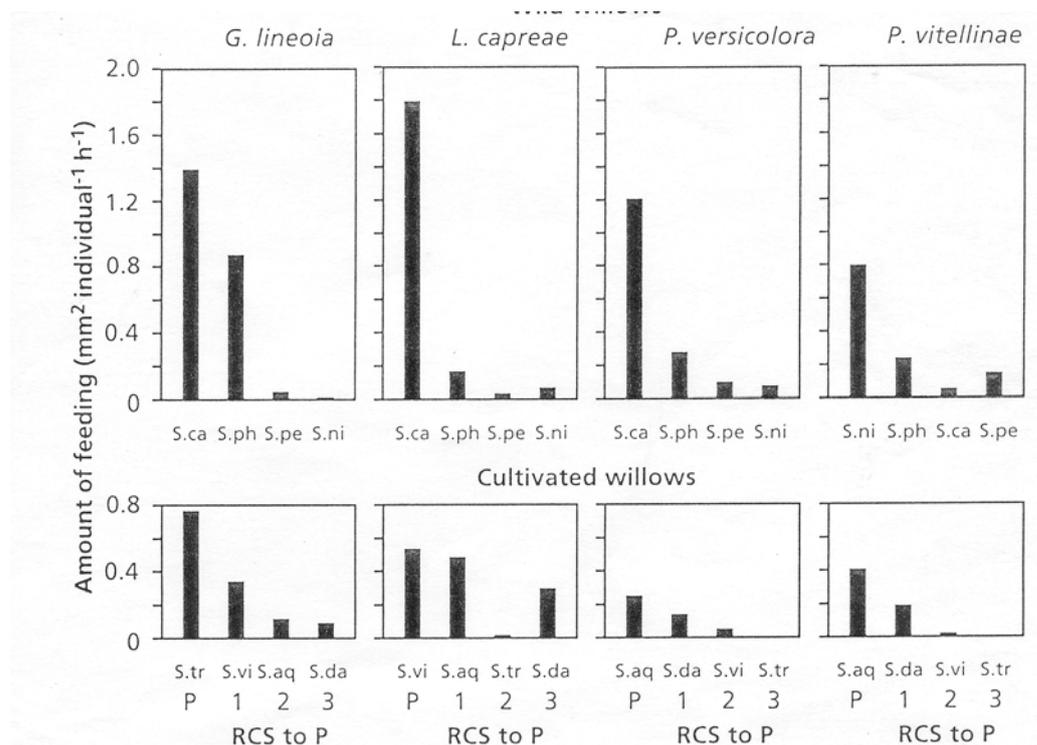


图 10-26 四种甲虫对食料的选择模式。四种当地原产和四种引进的柳树以两组不同类型的食料形式供应，偏爱种列在左面，其它种按它们与该偏爱种（P）的化学相似性（RCS）排列。

如果认为通过有毒物质防止食草生物需要相对较少的资源的话，那么对降低物质消化率所需的巨大碳源就会感到非常惊奇。有许多例子可以回答这一问题，一些食草生物能对付许多有毒物质。它们将毒素代谢消化至某一程度，并将其作为食源，有时经稍稍修饰就把毒素贮藏起来，这样可保护自身不受毒素的危害。这种有毒植物与动物相结合的处理毒素的方法，是植物和动物在持续“竞争”中共进化的实例。

尽管区分质量和数量型防御是一个有用的起始点，但两者的界线并非经纬分明。许多酚类物质不仅对食草生物有毒，对某些动物具有更强的毒性。

2.3.3 植物与食草生物间的“军备竞赛”

“军备竞赛”生动地描述了植物中有毒防御物和动物中处理这些有毒物质机制的持续进化。共进化有很多例子，但在一些食草生物中机制受抑制，这些食草生物可贮藏或降解质量型防御物，但很少有证据表明食草生物具有打破数量型防御的机制。

荨麻科的微茸毛可保护植株防御食草生物，但对一些毛虫无效。其中，有些毛虫可轻易地咬掉茸毛。蜗牛受荨麻叶片茸毛的影响很小。植物与食草生物，尤其是与昆虫总是在作斗争。从植物本身上看，互作的成功决定于自身能否抵制昆虫取食的能力。而从昆虫方面上看，互作的成功取决于能否从有毒植物防御物中获得保护能力，从而将其作为食源。

图 10-27

现举一个共进化的实例。有一种植物次生防御物氟乙酸，澳大利亚的小袋鼠对此具有抗性，氟乙酸是 TCA 循环中顺乌头酸酶的潜在抑制剂，在澳大利亚天然植物群中的豆科灌木普遍存在，对奶牛和绵羊有毒。另一个作过深入研究的共进化实例是，艾菊和 **cinnabar moth** 的组合（图 10-29）。艾菊至少含有六种吡咯烷类生物碱，它们以含氮杂环和发生碱化反应著称，它们代表了植物防御物中最大及最具组织结构的一组。狗舌草中高毒性生物碱可损坏肝脏，**Tyria Jacobaea** 的幼虫不受这些生物碱的伤害，并能将狗舌草作为一种食源；有时它们将千里光或 **coltsfoot** 的叶子作为另一种食源。它们积累毒素，直至发育至成熟蝴蝶。这种幼虫和蝴蝶对鸟类都是有毒的。这些动物的天然毒性与其黑色和亮黄色的警戒色相一致。除

Tyria 的幼虫外，还有一些动物能对付狗舌草中的有毒生物碱。

马利筋属和一种橙褐色美洲大蝴蝶间的互动与狗舌草和 Tyria 间的互动相似；马利筋属与美洲大蝴蝶间的互动，因一种黑红色美洲大蝴蝶的介入而产生了一种很有趣的局面。马利筋属植株的乳汁中含心脏糖甙 (calotropine 和 calactine)。心脏糖甙是一种烈性化合物，小剂量就可刺激心脏，稍高剂量就会致死，一些心脏糖甙的化学结构见图 10-30；黑红色美洲大蝴蝶也具有相似的颜色，但它不含任何心脏糖甙。大部分的捕食者受乳草属植物中心脏糖甙的阻碍，但有两种墨西哥鸟能取食橙褐色美洲大蝴蝶的毛虫，这可能是由于它们具有解毒机制的缘故。

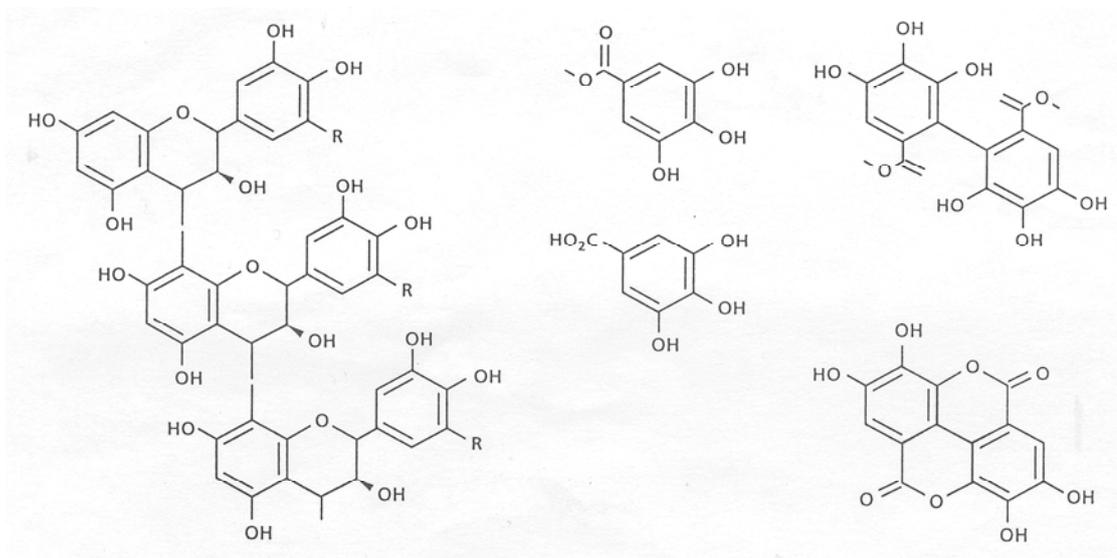


图 10-28 原花色素的化学结构 (右图)；没食子丹宁 (左上、中图) 和鞣花丹宁 (右上) 为水解性丹宁，释放没食子酸 (左下、中)

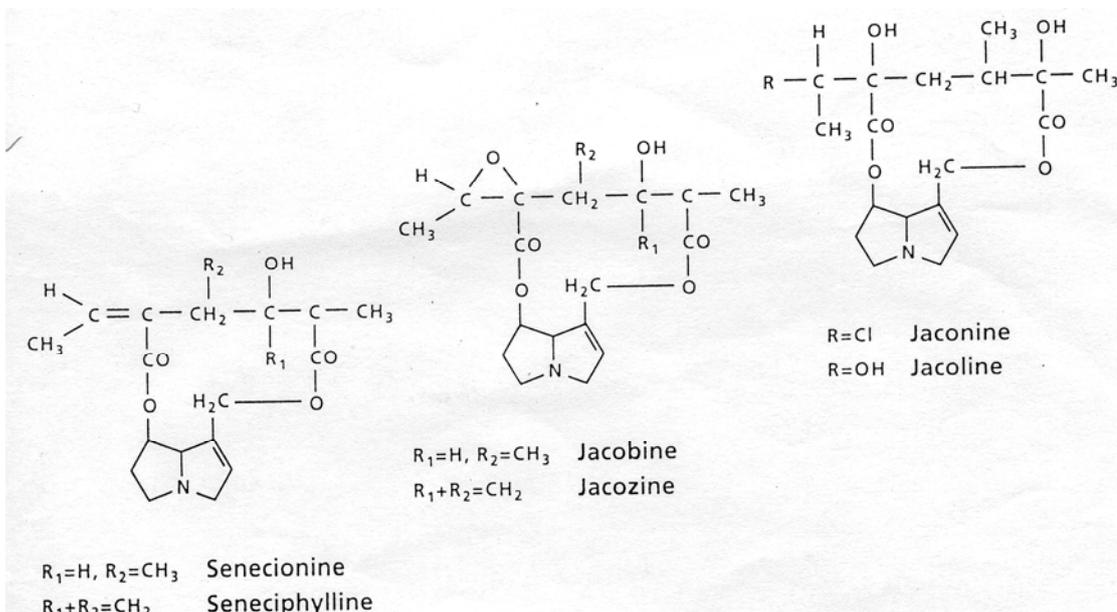


图 10-29 一些吡咯碱的化学结构

能对付有毒植物并不一定会导致毒素的积累。哥斯达黎加 *Caryedes brasiliensis* 一种甲虫的幼虫，多以 *Dioclea megacarpa* 的种子为食。这些种子含有毒的非蛋白质氨基酸-刀豆氨酸 (canavanine)，它与精氨酸相似，数量上可达种子鲜重的 7-10% (图 10-31)；非蛋白质氨基酸因其抗代谢而有毒，也就是说，它们的结构与特定氨基酸的相同，但由这些氨基酸组成的蛋白质的三维结构和功能与含正常氨基酸的蛋白质不同。*Caryedes brasiliensis* 幼虫的抗性基于以下两点：第一，幼虫具有不同的 tRNA 合成酶，它能识别精氨酸和刀豆氨酸的差异。第二，它们具有高水平的脲酶，该酶可分解刀豆氨酸。因此，对幼虫来说，这些毒素是一个重要的氮源。

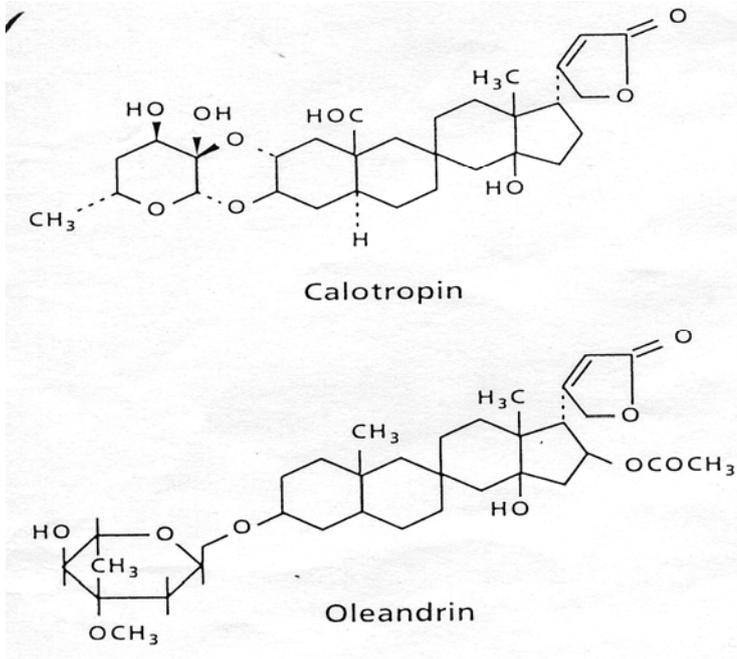


图 10-30 一些心脏糖甙的化学结构

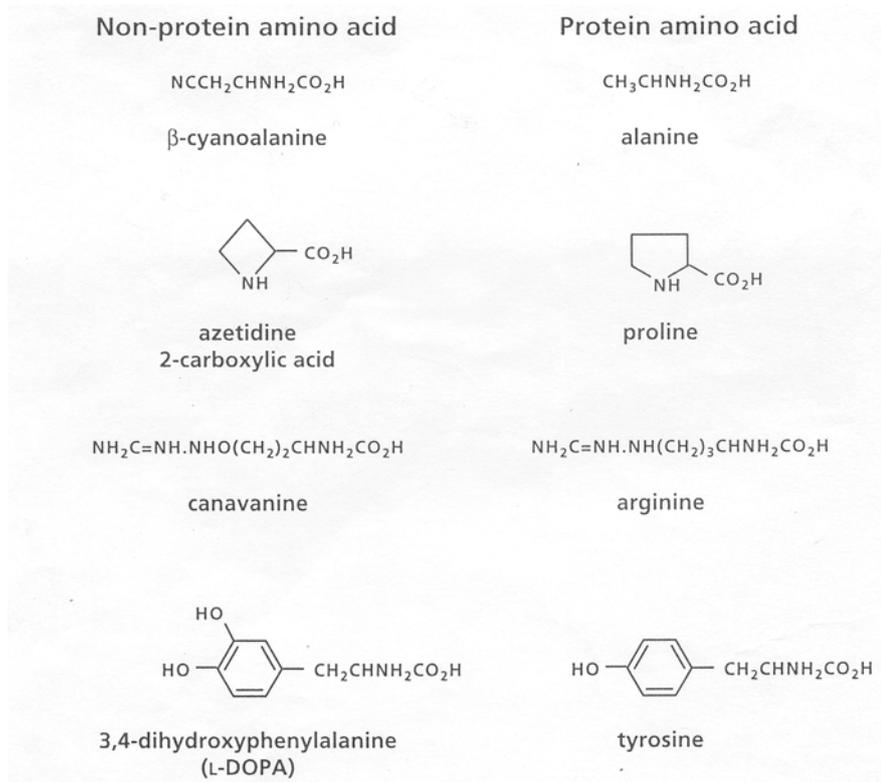


图 11 高等植物中的一些非蛋白质氨基酸

一种或多种动物能与形成毒素的植物进行长期共进化的例子很少。因此，质量型防御需要的资源投入相对较少，且是一种脆弱的防御措施。尽管也有表明，动物可处理消化率低或适口性差的物质，但这些例子显然较少。因而，投入大量碳源的方法是最安全的措施。大量碳源投入防御物与结构中，必然会受生长中投入碳的利用率的限制。因此，生长缓慢的物种中占优势，尤其是那些常绿树。另一方面，在快速生长和缓慢生长的物种中都有毒素的发现。常绿冬青树中有毒皂角苷只有在嫩叶和老叶的叶肉细胞中才有。老叶非叶肉细胞中含木质素、晶体丹宁等降低消化率的物质。

2. 3. 4 植物是如何避免被自身毒素毒害的？

大多数防御动物的次生物质对植物本身也有毒。已表明，110 个属近 2000 个种的植物可吸收 HCN，这些植物包括苜蓿、亚麻、稷、欧洲蕨和木薯等。HCN 抑制动、植物中的许多酶（如细胞色素氧化酶和过氧化氢酶），并使植株含有生氰化合物。那么，含生氰化合物植物如何保护自身不受 HCN 的毒害呢？

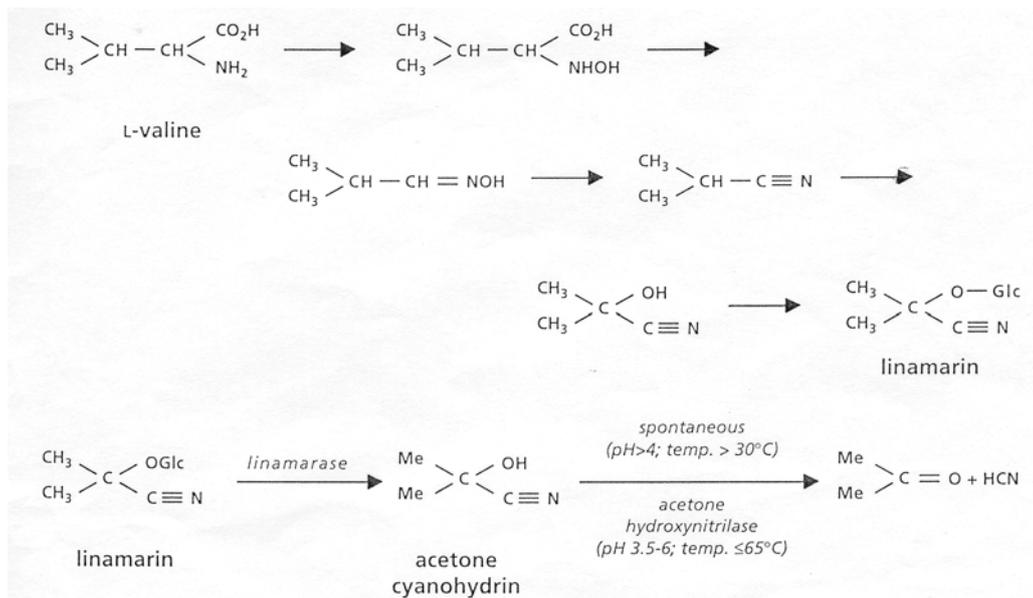


图 10-12 以缬氨酸作为前体的亚麻苦苷的合成

生氰植物实际上并不贮存 HCN，确切地说，它们贮藏生氰糖甙，而生氰糖甙只有在水解时才形成 HCN，且这一反应受特定的酶催化。许多生氰化合物需要氨基酸作为前体，与缬氨酸合成亚麻苦甙一样，生氰化合物及相应的降解生氰化合物的酶分布于不同的细胞层（图 10-12）。一旦细胞受损，如被消化后，酶与底物就结合。例如，高粱中的一种生氰糖甙分布于叶细胞皮层的液泡中，而相应的水解酶则在叶肉细胞中。亚麻苦甙酶在叶肉细胞壁内水解亚麻苦甙，但其底物则贮藏在细胞内。只要这种限制性区域存在，植物本身就不会产生什么问题。亚麻苦甙在橡树和木薯的茎部合成，经韧皮部运输，在根部出现。生氰化合物从叶细胞经韧皮部运输至根部时是如何避免 HCN 形成的呢？这很可能是非水解性的亚麻苦甙，而不是水解性亚麻苦甙本身在运输。

虽然通过区域化避免伤害是最佳措施，但还需要其它一些解毒机制。植物中 HCN 的解毒是可能的，受 β -氰丙氨酸合成酶催化，L-半胱氨酸+HCN \rightarrow β -氰丙氨酸。贮藏在种子中的生氰化合物中的氮可被动用，也可合成主要的氮代谢物，此外，蔬菜类植物器官中，生氰化合物可能会发生转化。

动物对生氰糖甙的抗性与其硫氰酸酶有关。该酶催化氰化物形成硫氰酸。这一反应需要来自巯基丙酮酸的硫。用硫氰酸处理受 HCN 中毒的病人，其原理与此相同。

苜蓿与其它种一样，存在着氰化物的同素异构体。只有当编码亚麻苦甙酶的隐性基因与编码亚麻苦甙的隐性基因纯合时，才会产生生氰化合物。在欧洲南部，除了高原地区外，都以形成生氰化合物的品种为主。在欧洲西北部，大多数都是非生氰化合物的品种，而其与温度间的相关性还没得到满意的解释。可能存在着其它因素，如橡树受致病真菌侵染后会释放

出 HCN，并表现出阻止真菌入侵的能力。形成生氰化合物也有其不利的一面。因而，品种与温度间的相关可能反应了病菌对温度的依赖性。与生氰化合物一样，许多生物碱也贮藏在特定的区室。罂粟胶乳具丰富的囊泡，囊泡中含有吗啡及其合成与分解的酶。草莓、芸香及许多其它物种的细胞中也有相似的生物碱囊泡，贮藏小蘖碱或其它生物碱及一些形成该碱过程中所需的酶。生物碱囊泡可以和中心液泡融合，从而沉积生物碱。

植物是如何保护自身不受象蓖麻蛋白等化合物的侵害的呢？蓖麻蛋白毒性高，是蓖麻种子中一种含量丰富的蛋白质。它是一种钝化的核糖体蛋白，与此相似的蛋白质也存在于生态学 and 分类学不同的物种（包括驯化的作物）中。蓖麻蛋白是由一种酶促多肽组成的二聚体蛋白质，该多肽可破坏以共价键与束缚态半乳糖外源凝集素结合的核糖体 RNA。这种双向结构和功能特性使蓖麻蛋白在细胞表面与半乳糖结合。一旦被束缚，蓖麻蛋白经细胞内吸收入入细胞内，导致细胞死亡。蓖麻蛋白是目前所知道的最毒的物质，只要有一点该毒素物质进入胞液内就可杀死细胞。合成蓖麻蛋白的蓖麻核糖体，对这种蛋白质的催化反应敏感。那么，蓖麻是如何避免自杀的呢？组成异二聚体的亚基起初以简单的蛋白质前体合成。Prorizin 是一种活性外源凝集素，它不与核糖体 RNA 结合。prorizin 转移至液泡，在该处，酸性内源蛋白酶除去剩余的氨基酸，并形成异二聚体：蓖麻蛋白质。所有的蓖麻蛋白都在液泡中。

2.3.5 药用和作物保护用的次生代谢物

抵制食草生物或抑制病菌的次生代谢物，人类对它们的利用已有几百年历史了。柳树皮中含水杨酸，它与阿斯匹林有密切关系，并已用作药物。奎宁是一种来自金鸡纳树树皮的生物碱，几个世纪前就被用来防治疟疾。其它一些药用次生代谢物列于表 10-14。其中有些目前仍在利用，一些是因它具有抗肿瘤活性而在利用。更有许多物质，包括未发现的，只要含该物质的物种不灭绝，就有可能被发现具有类似的效果。

表 10-14 人类已发现的次生代谢物的某些用途

| 化学成分 | 物种 | 用途 |
|------|----------|----------|
| 阿斯匹林 | 柳, 杨 | 止痛 |
| 乌头碱 | 乌头 | 止痛 |
| 阿托品 | 颠茄 | 眼科学 |
| 金雀花碱 | 金雀儿 | 偏头痛 |
| 绿藜芦碱 | 藜芦 | 肌肉疾病, 止痛 |
| 心脏糖甙 | 毛地黄, 马利筋 | 心脏病 |
| 紫花苷 | 柳穿鱼 | 痔 |
| 奎宁 | 金鸡纳 | 疟疾 |
| 阿托品 | 颠茄 | 中毒 |
| 紫杉碱 | 红豆杉 | 中毒 |
| 毒芹素 | 毒芹 | 中毒 |

| | | |
|------|-----|------|
| 东莨菪碱 | 天仙子 | 中毒 |
| 除虫菊酯 | 除虫菊 | 杀虫剂 |
| 鱼藤酮 | 鱼藤 | 鼠类中毒 |
| 樟脑 | 樟 | 防霉丸 |

人类也已发现这些次生代谢物的其它用处。很早以前，就已用紫杉碱制成有毒箭头，用毒芹素来毒 *Socrates*。近年来，它们的利用日趋增加，包括目前广泛利用的对环境影响较小的产自茼蒿 (*Chrysanthemum Cinarifolium*) 的杀虫剂-除虫菊酯。

粮食作物的祖先也含许多有毒物质，包括西红柿和马铃薯中的生物碱 (图 10-33)。幸运的是，通过育种大大降低了西红柿和马铃薯中的生物碱含量。如此，到本世纪初，马铃薯就无毒性物质存在了。无论何时，野生种用于杂交，产生的新品种都会形成有毒茄碱。近年，美国的某一品种因其含太多的生物碱而受禁。

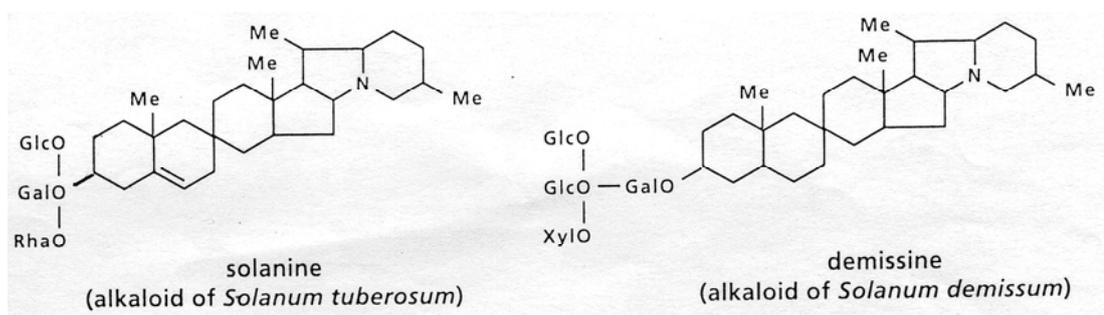


图 10-33 西红柿和马铃薯中的生物碱的化学结构

木薯、稷和蚕豆中的生氰糖甙在食品初加工时被处理成无毒。如果食物经正确处理，也可消除许多消化酶 (蛋白酶、淀粉酶) 的抑制剂。食用生的或未充分煮熟的豆是不健康的举动，因它们还存在有大量次生化合物。草中某些通常被用作香料物质也已列入有毒名单，这些物质包括苯樟脑和辣椒素，不过少量摄入并不会引起什么问题。

当然，还有一些物质应该绝对避免的。如生长在花生、玉米或其它粮食作物上的 *Aspergillus flavus* 形成的真菌混合物。这类物质可导致严重的肝脏损伤或癌症。其它一些次生物因可减少某些癌症的危险，对人类健康具有明显的积极效应。这些物质包括所谓的富纤维食品中的类黄酮，这种酚类化合物可抑制性激素的形成，因此，它们可降低那些因性激素变化而引起的癌症的发生率，包括乳腺癌和前列腺癌。

通过遗传育种改良含抗取食化合物的作物品种，有其重要的经济意义，这在农业和园艺上还有一种更好的环保方法。目前培育低硫代葡萄糖苷的油菜品种却是一个相反的例子。这种育种途径使得作物对动物的抵抗能力减弱，并使农业上更依赖杀虫剂。更好的方法是，育成一个油菜品种，其叶片能很好地抵制动物，而又能降低籽粒中硫代葡萄糖苷含量。

培育抗性品种取得了很好的进展。例如，克罗拉多甲虫是马铃薯的取食者，它给北美、西欧的马铃薯生产造成严重灾害。栽培马铃薯的一个密切相关的种 *S. Demissum* 且不受甲虫的影响。它含有一种与茄碱相似的生物碱。进一步分析这些生物碱及其对克罗拉多甲虫的影响，结果表明，生物碱对克罗拉多甲虫的毒性与其分子结构中的三个部分有关：（1）第 3 位上四聚糖的存在，（2）木糖作为一种四糖存在，（3）缺少偶联的茄碱。西红柿中的番茄碱与茄属植物中的一样，具有木糖等多聚糖，但缺乏二糖，它与番茄碱具有同等效果。这一信息可用于抗性育种。一个令人惊奇的例子是，有关植物与食草生物之间互作的生理生态信息的应用，则是来自普通大豆的一个编码淀粉酶抑制剂的基因转入碗豆的结果。转基因植物受碗豆象鼻虫侵袭要大大少于野生型。相似地，编码蛋白酶抑制剂或外源凝集素的基因也已经插入。

然而，食草生物可以适应特定蛋白酶的增加。这是因为它们可形成另外一些酶，而这些酶的活性不受植物形成的抑制剂的抑制。例如，一种 α -淀粉酶抑制剂可保护普通大豆的种子不受豇豆象鼻虫的侵袭，但对大豆象鼻虫或墨西哥大豆象鼻虫不具保护作用。墨西哥大豆象鼻虫幼虫提取物中的丝氨酸蛋白酶可快速消化普通大豆和红花菜豆的 α -淀粉酶，使之失活。但对野生普通大豆或宽叶菜豆中的 α -淀粉酶不起作用。

外源凝集素与碳水化合物结合在一起，它们在防御物中起作用（图 10-34）。许多植物（包括橡皮树、雪花莲和苹果棘）含有外源凝集素。接木中的外源凝集素位于树皮韧皮部薄壁组织中的蛋白质体上。有些外源凝集素对许多动物具高毒性，但对病毒及一些真菌起良好的保护作用。尽管一些昆虫对外源凝集素表现出抗性，但吮吸式昆虫如蚜虫对外源凝集素具有高度敏感性。

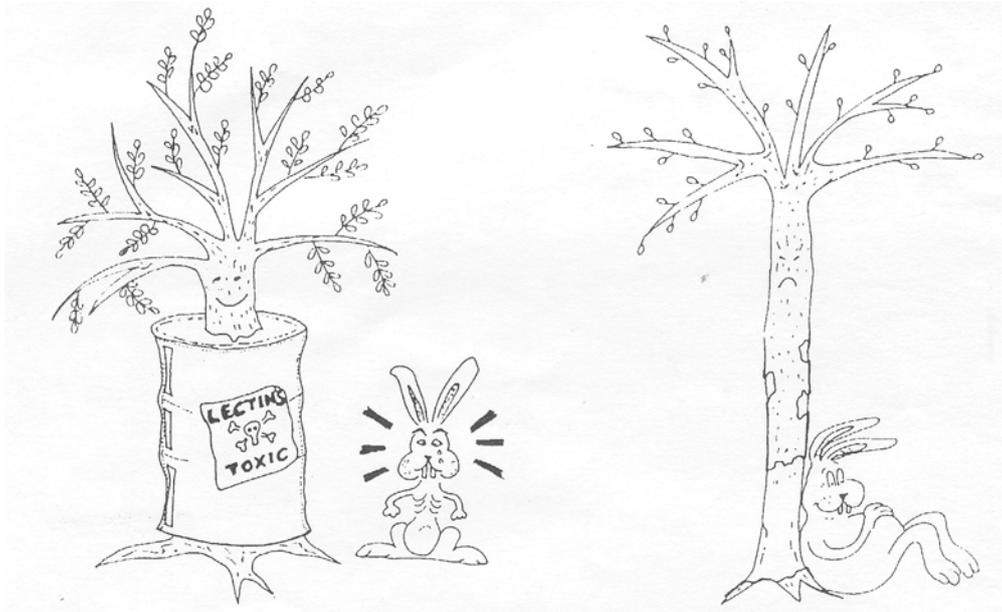


图 10-34 凝集素是沉淀碳水化合物的蛋白质

将编码雪花莲外源凝集素的基因与启动子连接，以确保该基因在韧皮部表达，随后将其插入到水稻中。通过这种方法，水稻就具有自身的杀虫剂，从而提高对蚜虫和棕色叶蝉的抗性。随着抗性基因的转入，目前已有越来越多的转基因植物育成。

2.4 环境对植物次生代谢物形成的影响

尽管特定的次生代谢物对特定物种具有专一性，但其含量随环境条件而有很大的不同。

2.4.1 非生物因子

次生代谢物的含量取决于植物年龄，也取决于非生物环境因子（如光强、水分胁迫、渍水、霜冻、污染及营养）。例如，银合欢（*Leucaena retusa*）细根中有机硫化物（COS、CS₂）的形成随硫酸盐供应增加而增多，特别是在幼苗中。茶树茎杆中咖啡因的含量在高光强下要比遮荫条件下高；松树遭受水分胁迫，松香的形成减少，且更易被甲虫取食；云杉落叶，与食草生物吃树皮有关的类萜形成减少。其它一些植物中，胁迫会增加次生代谢物的形成。例如，与生长在最佳氮素供应条件下相比，柳树和其它许多树木一样，在氮素受限的条件下，丹宁和木质素的含量增加。受水分胁迫影响，高羊茅和黑麦草的杂交种生物碱含量下降，而烟草中含量却上升。这种效应可能受由糖类调控的基因表达所调节。而编码光合作用酶的基因受碳水化合物的负向调节，其证据是大量防御基因受碳水化合物的正向调节。

已有两种假设解释环境对植物次生代谢物的影响。C/N 平衡（CNB）的假设可解释碳次生代谢物的投入水平，作为光合作用与生长间的一种平衡，反过来对植物的 C/N 平衡又很敏感。根据 CNB 假设，当营养充足时，植物将碳分配给生长；而低氮营养下，对生长的限制要比光合作用强，这样碳水化合物过量，从而形成碳次生代谢物（广义上是数量型防御）。

这种假设可解释生长在贫瘠土壤的植物普遍具有高水平的植物防御，相应地，在氮营养供应充足或遮荫条件下，防御水平下降。例如，生长在贫瘠土壤的热带树木，其酚类物含量较高，取食率少于生长在肥沃土壤中的树木。这一假设也显示出生长快的植物在防御中投入的碳较少，这在热带树 *Cecropia peltata* 的幼苗中已得到证实。

生长、分化平衡（GDB）假设可解释碳次生代谢物形成比例在季节和年度间的变异。根据这一假设，只要条件允许细胞分裂和膨大，生长是碳投入的主要途径；而一旦遇到水分胁迫、光周期或其它限制生长、细胞分化、松香导管形成的任一环境因子，植物就将碳分配给松香和其它次生代谢物的形成。这种假设可解释松树在生长早期对南方松树甲虫侵袭的脆弱性，并可解释在生长后期为什么会形成松香，尤其是当水分胁迫限制生长时。

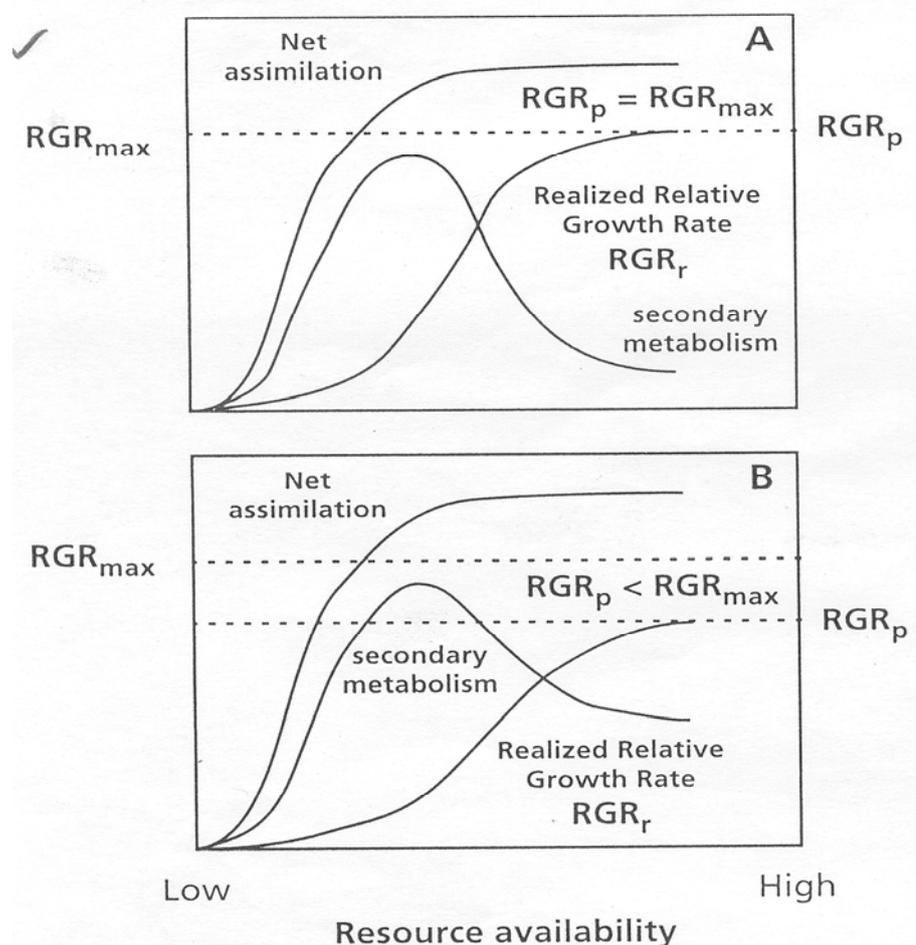


图 10-35 相对生长速率 (RGR)，净同化速率和用于植物次生代谢的碳与资源有效性关系的示意图

Herms 和 Mattson (1992) 将这两种假设归纳为 GDB 假设的扩充版。认为任一限制生长大于光合作用的元素缺乏都会促进次生代谢物的形成 (图 10-35)。在资源利用率极低的情况下，元素吸收率太低，因维持呼吸而导致碳的大量消耗，以致于生长和次生代谢物的形成都受到限制。在扩充版 GDB 模型中，当资源利用率相对较高时，快速生长的物种在形

成次生代谢物方面投入的碳要低于缓慢生长的物种，最近的一些研究已证明这一点。Herms 和 Mattson 强调有必要进一步测试这一模型。这种研究对次生物质的分类可能具有很好的利用价值。

CNB 和 GDB 假设为这样的筛选模式提供了可能的机理，即缓慢生长植物的长命叶片可较好地抵制病菌，并将动物的取食限制到最小。单个次生代谢物特定合成途径的实际生化分配，更多地受 CNB 和 GDB 假设中所指的调节。

2.4.2 相邻植株间防御的诱导与交流

次生代谢物的形成取决于非生物环境因子，也取决于食草生物的存在，即诱导防御。叶片的物理损伤通常会促进丹宁的形成，并降低叶片作为食源的品质。这类反应有时发生在几秒至几小时内（短时诱导），反应结果早在叶片中表现。例如，白杨木叶片被咀嚼后，随着 6-HCN 的释放，导致两种酚类糖甙的酶促水解，随后在昆虫肠内形成酚和邻苯二酚。结果昆虫就不能再取食更多的叶片；这样，它们必须一直在叶片间移动，从而更易受到它们天敌的威胁。短期诱导防御对那些最初造成叶片损伤的动物是有效的。

在受昆虫严重损伤后，通过邻近一群叶片可形成长期诱导防御。这类防御可保护植物免受大面积爆发的昆虫的灾难性取食。长期诱导通常与酚类或纤维的增加、叶片含氮量下降有关，并表现为叶片变小。长期诱导在经历过昆虫大爆发史的树群中容易发生。某些情况下，受昆虫取食的诱导要强于相应量的物理损伤，这表明该诱导防御与昆虫取食有着密切的进化关系。长期和短期诱导防御在快速生长的林木中最易建立，而缓慢生长的物种具有较高水平的背景（结构）防御，它一直可以防御食草生物的取食。

越来越多的证据表明，相邻且不相连的植物可相应增加防御物的含量，这表明在受动物取食后，植物相互间会进行交流（图 10-36）。如敲打非洲树的叶子来刺激捻取食，从而引起丹宁的增加，并在 20 分钟内可使相邻树木的适口性下降（图 10-37）。这对自然资源的保存可能很重要。例如，对于非洲嫩草，自然保存所需的量要比所预料的生物量大得多。

叶片损伤对枫树相邻树木的影响并不是由于物质在根系间的转移，因为彼此分隔的植物中也发现有这种影响。挥发性物质在这种“树木间的交流”中起着作用，该物质可能是挥发性类萜和酚，也有可能是茉莉酸。究竟是何种转导途径使该分子改变植物对食草生物的防御的，至今还不清楚。

植物通过增加酚类含量对食草生物作出反应的范围存在着很大差异。三个南非高原灌木，落叶物种最适口，多酚含量很少，不会提高取食水平，但它具有较高的再生能力。另一方面，常绿多汁物种在取食后表现出几乎不再生，但它具有最高的主要由取食诱导出的多酚、

浓缩丹宁和沉淀蛋白质的丹宁。根据再生能力和取食诱导酚量，常绿硬叶种表现出中间型反应：在取食之前，它含有中等水平的酚。这表明受动物取食后，在诱导防御（逃避）和再生能力（忍耐）间存在平衡分配。

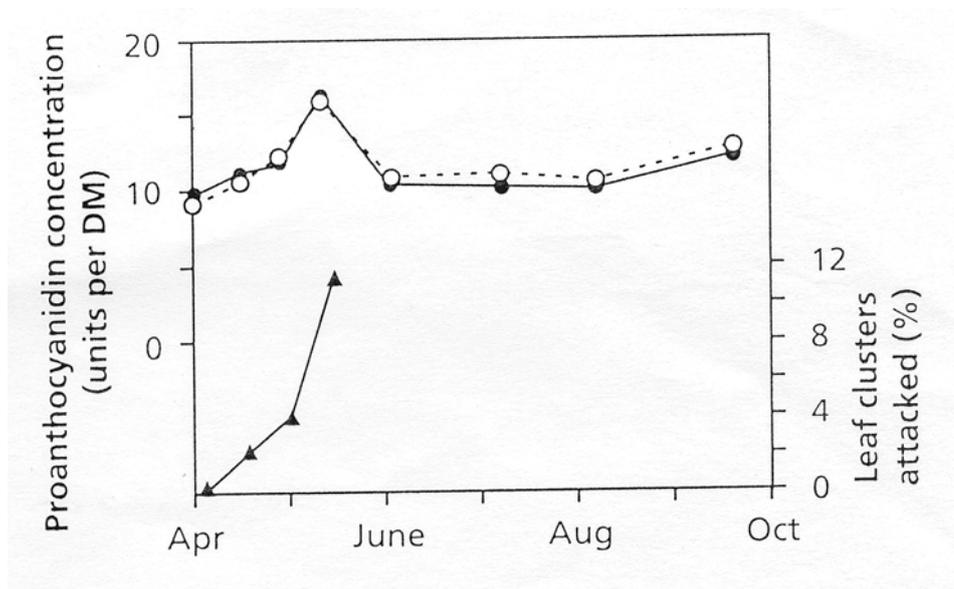


图 10-36 柳树受触毛虫的为害（下，三角形）和受害与对照植株的原花色素积累情况



图 10-37 “敌人来了，快！增加叶片的湿度”。一些植物受为害后，体内的丹宁浓度提高。

在银合欢中，根系或茎的损坏可大大促进有机硫化物（COS、CS₂）的形成，这类恶臭难闻的物质对真菌和食草生物有毒。因此，这些物种用作动物饲料，是值得怀疑的。

2.4.3 植物与其防卫者的交流

挥发性物质在植物与食草生物或寄生黄蜂间的交流和在植物间的交流一样起作用。这些自养体系为植物与动物间的竞争共生提供了又一有力的证据。受小动物或毛毛虫取食的叶片，释放出挥发性物质，且各自又吸引小动物或寄生黄蜂，于是这些取食小动物和寄生黄蜂就充当了警卫员。受侵食的植物形成的吸引物是专一性的，因为人工损坏叶片等不会形成这

类物质。甘蓝一旦受甘蓝蛾的毛毛虫侵食，植株相应会形成特定的毛毛虫酶，并合成挥发性混合物，该混合物对寄生黄蜂具高度专一性。用杏仁的 β -牛乳糖处理叶片会产生相似的反应，表明这类物质可作为一种诱发剂。玉米植株受 *Spodoptera frugiperda* 和甜菜粘虫幼虫的侵食会释放出吸引 *Cotesia kariyai* 的类萜、吲哚、脞和腈。吸引物的形成是有系统的。换句话说，它并不受植株损伤部位的限制，也不只是在未受损叶片中产生。

几种作物受相同的取食小动物 *Tetranychus Urticae* 或甜菜粘虫的 noctuid 幼虫干扰后，分别对取食小动物 *Phytoseiulus persimilis* 和 *Cotesia marginiventris* 具有吸引力（图 10-38）。每个物种形成自身的混合物，且吸引各自的警卫员。警卫员可识别不同物种释放出的取食诱导挥发物（图 10-39）。经自然选择，受取食诱导形成的吸引物存在广泛的遗传变异。此外，这些生态生化方面可大范围地应用于育种。

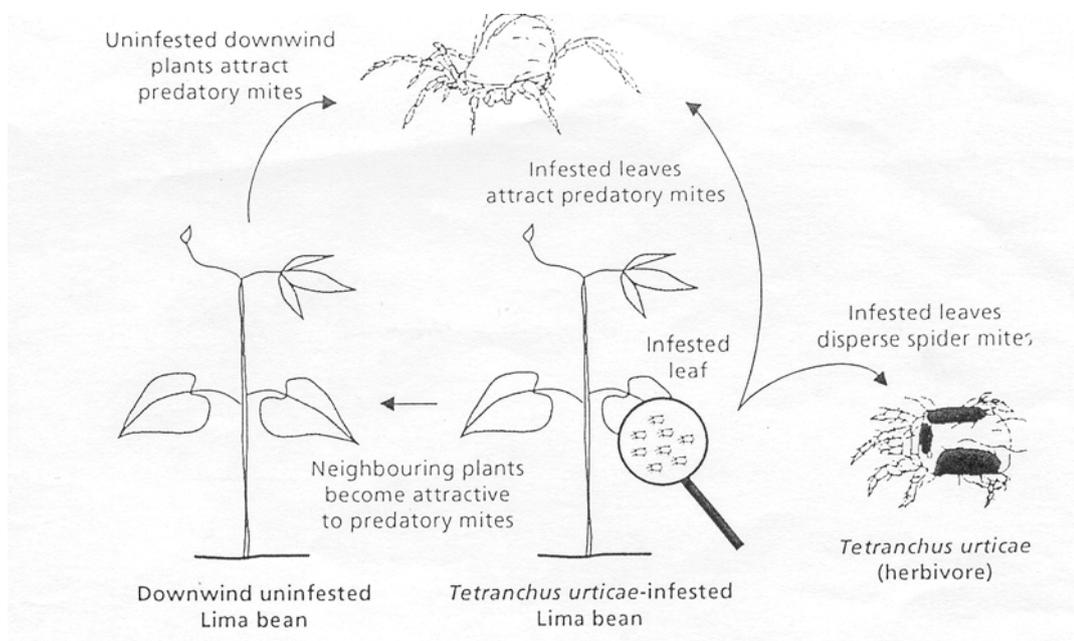


图 10-38 菜豆、蜘蛛和螨三种营养体系中草食动物引起的植物挥发物的变化。箭头表示化学信息的流向

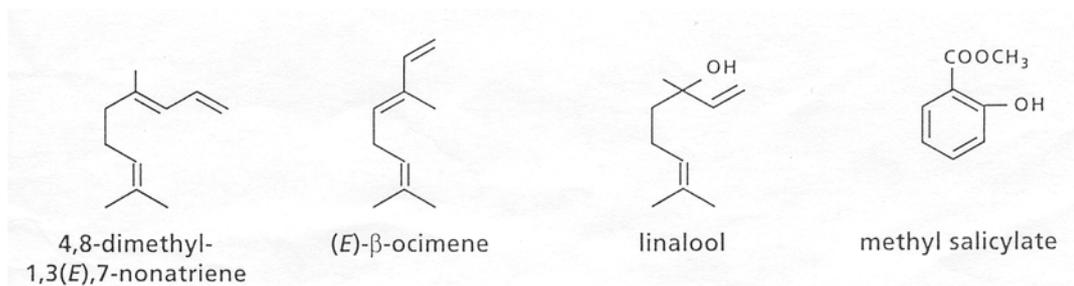


图 10-39 受食草动物为害时菜豆叶片释放的挥发性物质的化学结构

2.5 化学防御的代价

次生物的形成需要碳的投入，当然也需要其它一些元素。如果生物量含大量的次生物，这是否意味着它的代价要高的多呢？当代价以所需碳架和形成这些生物量所需能量的葡萄糖的克数表示时，答案并不如此。缓慢生长的物种与快速生长的物种形成 1 克干物质所需的葡萄糖的量近似相等（图 10-40）。但每克鲜生物量或叶面积则不同，这是由于缓慢生长物种的叶片含水量低或叶片较小的缘故。

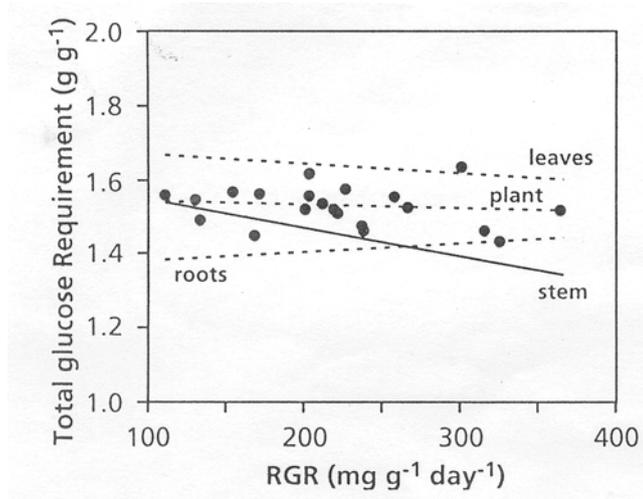


图 10-40 慢速和快速生长的草本植物生产生物量所需的葡萄糖量

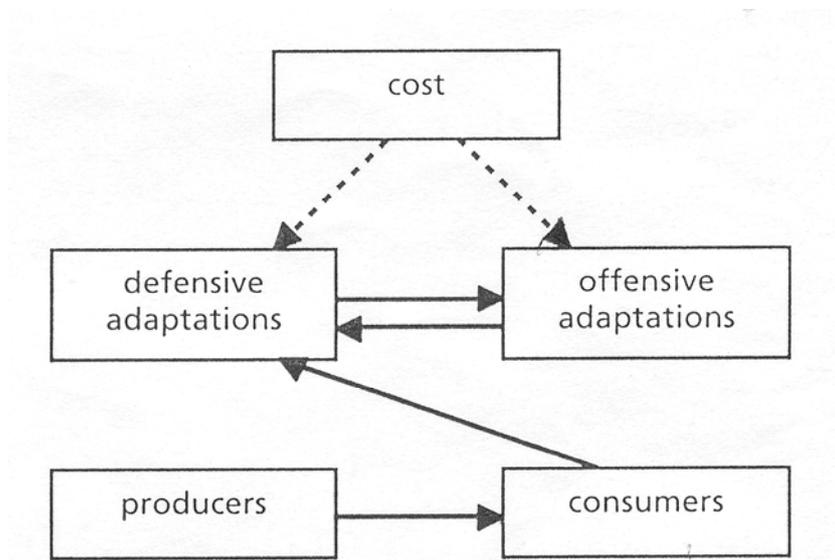


图 10-41 高等植物与动物在次生化合物上的互动

但是，这种代价确实与次生化合物的大量积累有关。这可用设想的一片含定量蛋白质的叶片来进行很好地描述。如果这些蛋白质中的一半被木质素或丹宁代替，那么它们的生理特性就可能下降。光合能力很可能也下降近一半。因此，保护叶片的代价较高，但这并不等于形成新叶的代价就高。相反，防御的代价很高，因为它要将基础生长的资源转换过来，而这

又降低了植物的潜在增长率。

只有当修复取食损伤的代价超出防御代价时，在降低取食的次生化合物形成上大量碳的投入才能使植物有更好的适应性。这解释了为什么在非生长习性下缓慢生长的物种，比在生长习性下快速生长的物种具有更明显的大量重要的次生物质。一方面，为形成防御性适应需要代价，而另一方面，食草生物的胁迫又使植物在防御中进行投入（图 10-41）。防御性适应后可导致食草生物产生进攻性适应。在食草生物或病菌不存在时，通过比较抗性和敏感性品种（基因型）的适应性来评价防御代价，其抗性代价不大，尽管大部分测试都是在快速生长的作物上进行的，它们并不会有很高防御代价。

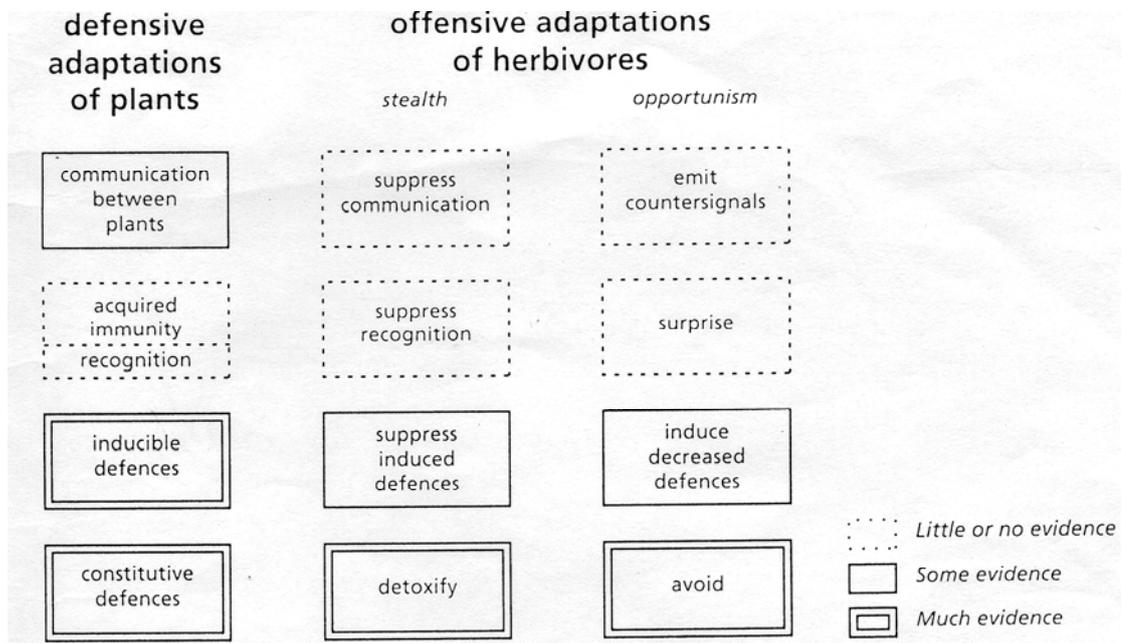


图 10-42 “秘密”的和“机会主义”的动物对付植物防卫性适应的进化对策

食草生物的进攻性适应有两种方法识别（图 10-42）。植物间的交流可导致相邻植株中防御物的积累，对植物交流的进化反应可限制交流或释放信号。植株中次生物质的积累可识别取食者，而食草生物对其作出的反应可限制其识别或加速对植物的取食，因此阻止了植物的防御。诱导防御可被降低防御或限制诱导防御所阻止。结构防御可为解毒或逃避植株最有毒部分来阻止。Rhoades 称这些进攻性防御为“秘密的”或“机会主义的”。

2.6 本节讨论的次生化合物和信使

植物形成大量的次生物质，它们在防御和交流中起有重要作用。以上，我们也只是刚开始了解植物是如何与其它植物、共生体、病菌及食草生物交流的；及如何通过专一性化学信号与其自身的“警卫员”进行交流的。从生态学观点上看，这些新领域是很吸引人的，并且

将在农业和林业上得到应用。例如，可以选用间作作物保护作物使之在一种良好的环境中生长。尽管间作作物能获得最大的益处，但间作作物无论如何也竞争不过相间的另一种作物。这就希望生态生理学家在次生化学物质和根系特性上确定适宜的特性，从而能最大限度地减少间作作物间的竞争，甚至带来益处。本章及前几章中发现的大量相关性状有利于鉴定合适的间作作物。

通过全面鉴定编码这些性状的基因，更好地了解植物防御物，可指导我们更好地改良作物对病菌及食草生物的防御，从而降低杀虫剂的需要量。但是，我们也应意识到，植物与动物间的竞争将会继续，对于新育成的各种作物品种，为害生物会发生共进化形成抗性。育成更好的作物品种，需要全面理解植物与有害生物间的复杂的化学互作。

3 病菌的影响

3.1 前言

植物经常遭受致病性真菌、细菌及病毒的入侵，但造成发病的情况相对较少。许多情况下，植物受侵袭后，由于病菌的致病率低或植物本身具有强的防御能力，病菌不能进一步生长，在植物体上不会留下明显的入侵痕迹。有些情况下，病菌入侵后，植物体上会留下其与病菌强烈互动后的痕迹，可以阻止已入侵病菌的进一步发展。在这些情况下，植物组织通常会表现出主动的防卫功能，如产生抗病复合物（植物抗毒素即植保素）、酶及结构增强物质等来抑制病菌的生长。

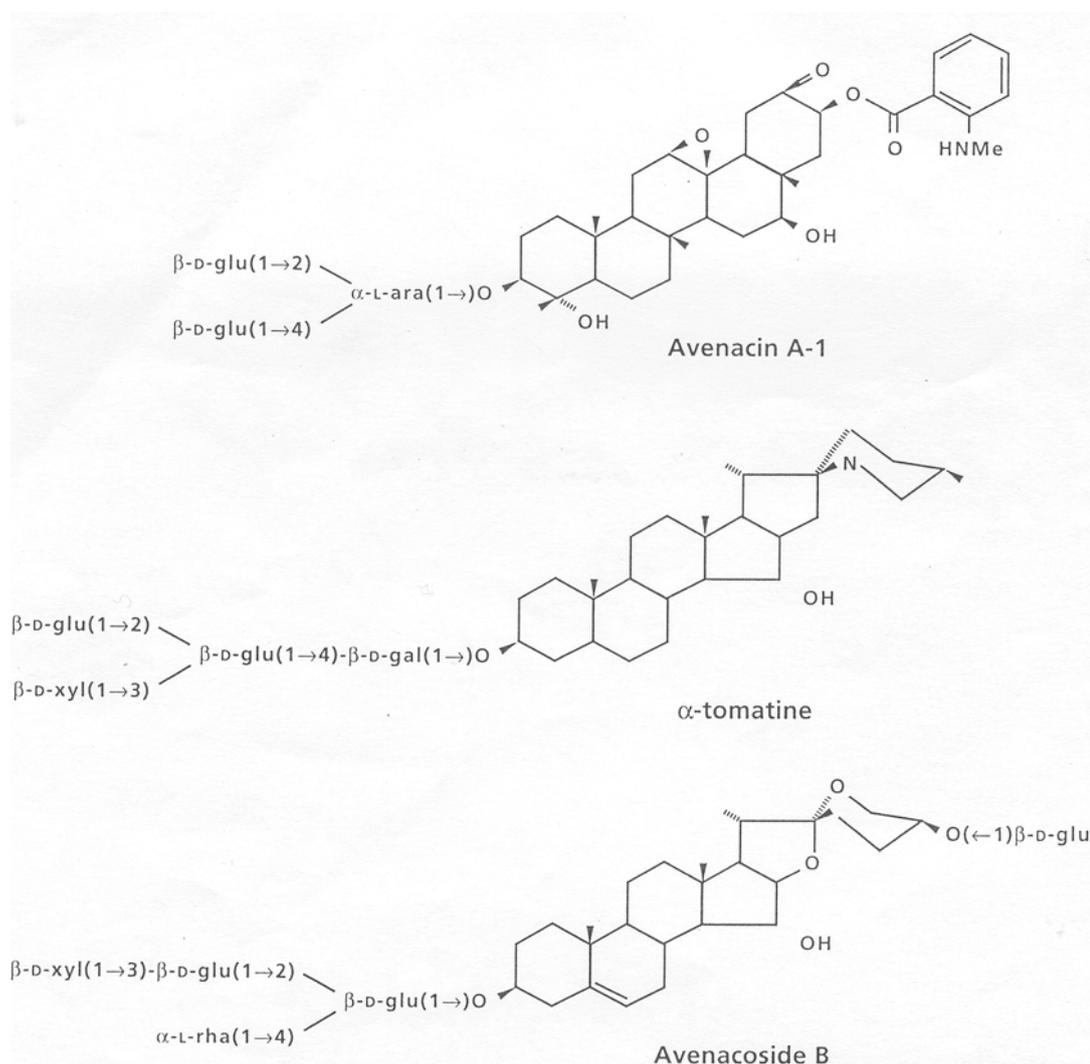


图 10-43 番茄和燕麦皂角甙的结构

3.2 组成性抗菌防御物

植物产生各种各样的具有抗菌效果的化合物（植物抗菌物质，phytoanticipins），其中有些已经在生态生物化学一章的第二节讨论过（如生物碱、类黄酮、木质素等）。

皂角甙 皂角甙是一种植物糖甙，因其具有类似皂角的特性而得名。含皂角甙的常见物种有皂根（*Saponaria officinalis*），这类植物过去种在纺织厂附近，其根、叶中的皂类提取

物用于清洗纺织品。皂角甙由三萜类化合物、甾质或甾质糖碱分子形成的一条或多条糖链组成（图 10-43）。现已清楚，皂角甙是抗真菌侵染的主要因子。例如，由于病菌入侵，燕麦组织受伤，导致细胞区室化被破坏，使某些酶与燕麦皂角甙 B 接触，水解去除 C-26 处的葡萄糖，从而产生真菌毒素物质，该毒素物质最终会引起膜的完整性受损。

脂质转移蛋白 脂质转移蛋白已经在光照和温度这一章的 3.5 节中讨论过，它是一种植物防御蛋白。萝卜 (*Raphanus sativus*)、大麦 (*Hordeum vulgare*)、菠菜 (*Spinacia oleracea*)、玉米 (*Zea mays*) 和其它一些物种中，脂质转移蛋白具有不同程度的专一性，可抵抗几种不同的病菌。另外，在洋葱 (*Allium cepa*) 中，一些编码具有脂质转移活性的抗菌蛋白的基因，受真菌感染反应的正向调节。由于脂质转移并不是脂质转移蛋白在体内的作用，因此脂质转移蛋白这个名称不是很恰当，如在洋葱种子中，一种与脂质转移蛋白同源的蛋白质也具有很强的抗菌活性，但它并不转移脂质。因此，脂质转移蛋白的抗菌活性不能与其在体内转移脂质的功能等同起来。有关脂质转移蛋白如何抑制病菌生长的机制，目前尚不清楚。

外源凝集素 外源凝集素是防御食草动物的一种化合物（已在生态生物化学这一章的 3.4.5 节中讲到），也具有抗菌效果。例如，针叶荨麻 (*Urtica dioica*) 根际中的外源凝集素可水解真菌的细胞壁。

组成性防御抗菌显然也要付出一定的代价。比较许多萝卜品种对真菌枯萎病 (*Fusarium oxysporum*) 的敏感性表明，最抗的品种相对生长率最低，反之亦然（图 10-44）。组成性防卫的真正机理目前尚不清楚，不过，这不太可能仅依赖于芥子油芥，因为这些防御物在体内其量甚微。生长缓慢、抗病的萝卜，其叶片细胞壁内容物较多，而根细胞壁内容物明显较少，但由于含较多的细胞质成分（蛋白质），根也具有较高的生物密度。据推测，这种高浓度的蛋白质可以解释快而充分的抗性反应，但且是以较大的结构和转换成本为代价的。

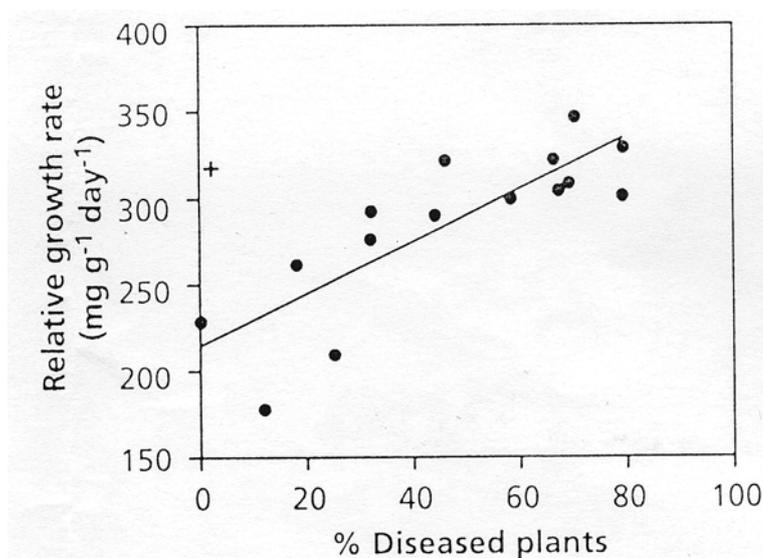


图 10-44 在无病原菌条件下 15 个萝卜品种的相对生长速率与 *Fusarium oxysporum* 抗性水平之间的关系

一些植物病原性真菌已进化形成了解毒酶类，它们可以打破植物组成性或诱导性抗真菌

入侵的防卫。大部分真菌能逃避植物皂角甙的毒性。一些真菌则通过仅在细胞外空间生长而避免毒害；感染西红柿 (*Lycopersicon esculentum*) 的一些真菌，通过降低侵染处的 pH 值来达到这一目的，因 pH 降到一定水平，西红柿皂角甙 (α -番茄甙，图 10-43) 对膜完整性就无作用了。更主要的解毒机制是真菌膜成分的改变及皂角甙解毒酶的形成。

3.3 植物对微生物侵袭的反应

植物抗病原物的侵袭可产生过敏反应：膜受损、坏死和细胞裂解。这些“自杀”反应通常只局限于受侵染的单个细胞。一般认为这是植物牺牲局部感染组织（有时仅为一个或少数几个细胞）以阻止病菌向健康组织发展。许多物种中，植株会自发形成斑点状死组织（坏死）的突变体。对这些突变体的进一步分析表明，这种过敏反应是由植物或病菌的毒素物质形成的。部分是由于遗传控制的细胞死亡所致。过敏反应与细胞死亡不同，后者由于敏感植物与致毒病菌之间的相互作用，其死亡范围超出病菌感染点。在互作过程中，细胞死亡并不能有效地阻止病菌的繁殖或扩展。

过敏反应常促进活性氧 (O_2^- , H_2O_2) 的形成，这是通过与哺乳动物嗜中性细胞在免疫反应过程中相类似的信号途径产生的。活性氧关系到细胞壁蛋白质的交联，从而使得植物细胞不易被病菌酶降解，抗性提高。同时，活性氧也被认为对病菌有毒性的。此外，活性氧可以作为诱导防卫基因表达的第二信使。这些活性氧可能是由编码其它氧化酶的基因得到正向调控的产物（图 10-43）。这些基因的调控作用大大提高了植物受侵染组织的抗抗氧化途径（见植物呼吸作用一章的第 4.8 节）。其它途径活性的增强促进电子流通过戊糖磷酸途径和 NADP-苹果酸酶，从而形成防卫反应所需的碳架和 NADPH（图 10-46）。

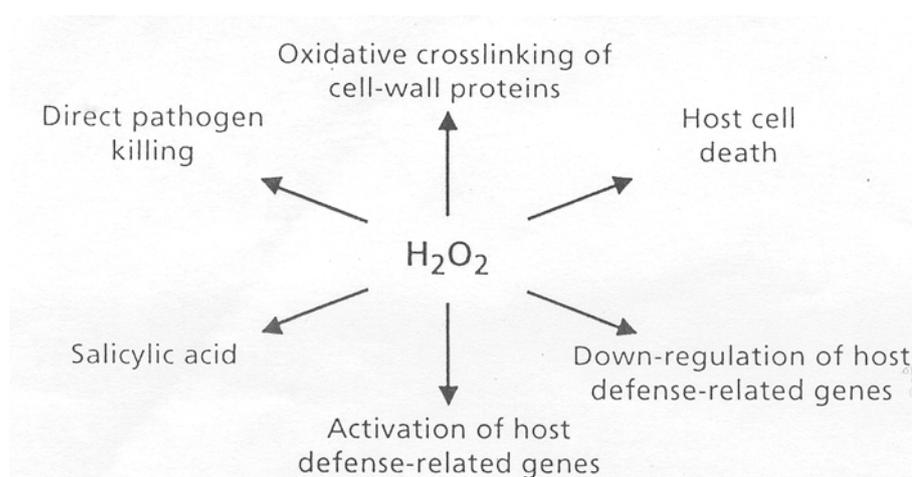


图 10-45 过氧化氢在植物对病原菌感染防卫反应中的中心作用

在抗性植株对非致病病菌的过敏反应中，入侵点周围的细胞进行细胞壁修饰，使得病菌酶难以对其消化。藉此，植物细胞对病原菌形成了一个物理屏障。同时，抗性植物也产生植

保素（即在未感染植株中没有的那些低分子量抗生素）。植保素的化学性质极不稳定（图 5），亲缘关系较近的物种往往具有结构相似的植保素。微生物或其引发物诱导植保素的形成。病原菌中大量其它化合物（如碳水化合物和类脂）也可诱导形成植保素。另外，细胞壁成分（如葡聚糖或葡甘露聚糖）也可以诱发性品种快速合成植保素。

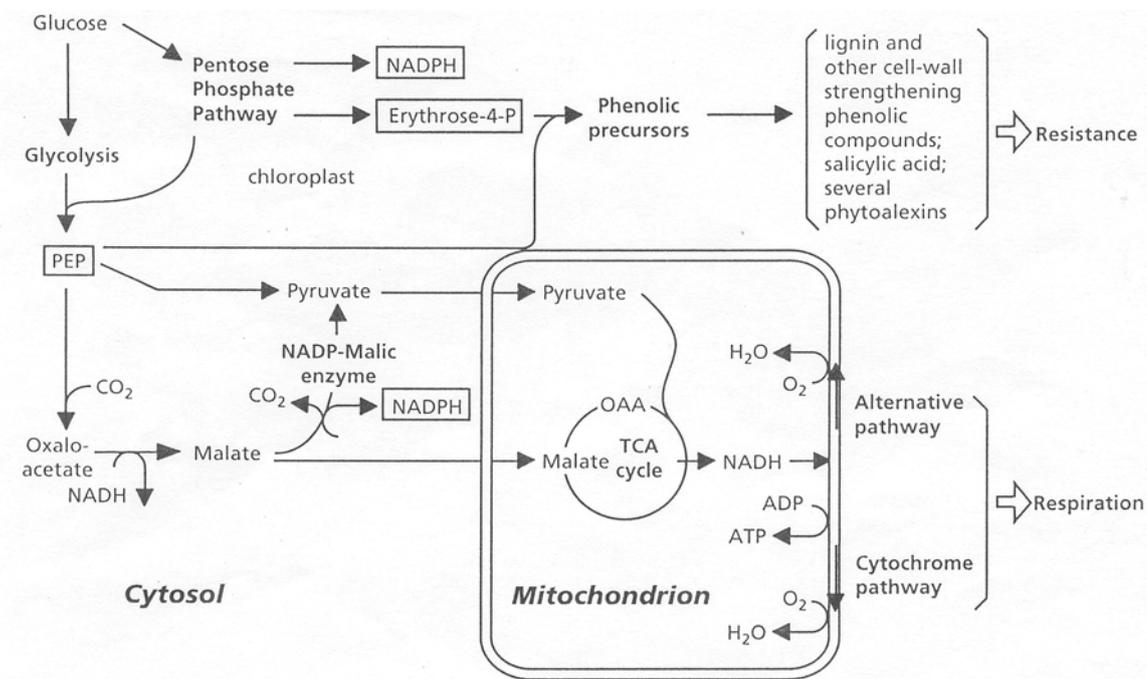


图 10-46 植物对病原菌抗性反应有关的主要代谢途径及其与呼吸作用的关系

植保素业已介绍，但还需要强调以下两点。（1）植物受侵染后快速积累的一些特定物质并不一定与抗性有关。相反地，积累或许是单方面的反应，它可能与真正的抗性机制毫无关系。要证明某种物质与抗性机制有关，需要利用不能形成防卫物质的突变体。60 年代末，Chamberlain 和 Poxton（1968）研究表明，对真菌（*Phytophthora megasperma*）敏感的大豆品种，加入从抗性品种中分离出的植保素后，其茎秆即表现出抗性（表 10-15）。苯丙氨酸裂解酶是异黄酮合成中的关键酶，其活性受抑则植保素含量降低，同时侵染真菌的生长得到促进。在食草动物与植物间进行相互竞争的同时，病菌也在进化，能解除植保素毒害。例如，植物病原真菌 *Nectra haemutocoua* 分离物可产生碗豆素脱甲基酶，它可解除碗豆素（碗豆植保素）对真菌的毒害。（2）植保素的合成只是植物对付病菌的多种机制中的一种。细胞壁加厚和水解酶（如几丁质酶）的形成也是植物防卫反应的一部分。病菌侵染后诱导植物合成蛋白质，这类蛋白质通常总称为病原发生有关（PR）蛋白。一些 PR 蛋白具有抗病能力，并抑制真菌在体内外的生长。

抗性寄主受非致病性病菌的侵染（“不完全互作”）后，首先在体内形成合成植保素所需

的酶，随后合成并积累植保素。这些化学物质在植物活细胞中合成，它们对寄主植物同样具有毒性，因此可导致植物细胞死亡。一些植保素（如大豆抗毒素）是线粒体电子传递链复合物 I 的专一性抑制剂。利用专一性放射性免疫测定法测定大豆抗毒素，发现真菌（*Phytophthora megasperma*）接种 2 小时后，大豆根中有植保素形成。植保素首先在接种处积累。大豆抗毒素主要积累在表皮细胞，但在皮层细胞中也有发现。大豆抗毒素在接种处的积累要早于真菌菌丝的形成。抗毒素含量随着离接种处的距离增大而下降。

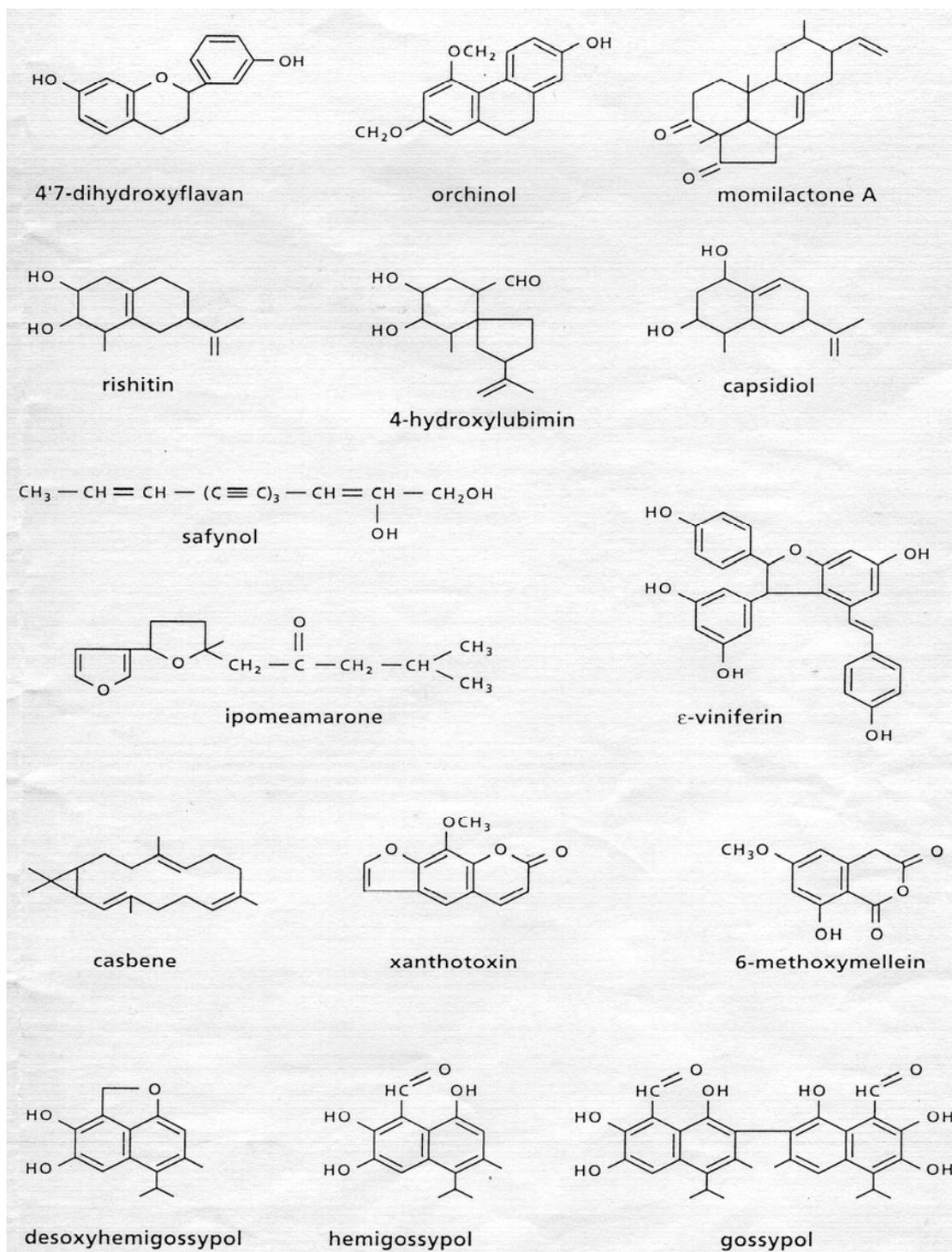


图 10-47 不同植物种的植保菌素

在几种病原系统中，植物对非致病性病菌的过敏反应以及对致病性病菌的反应，会伴随产生对其它病原物侵染的系统获得性抗性。这些抗性体系包括水杨酸的积累和编码 PR 蛋白的基因活化。甲基水杨酸，这是一种称之为冬绿油的易挥发性液体，大部分物种是通过水杨酸形成的。烟草与烟草花叶病毒共培养所释放的主要物质就是甲基水杨酸。甲基水杨酸可能作为一种空气传播的信号，激活侵染植物的健康组织和邻近植株中有关防卫反应的基因进行表达，从而激活抗病性。

表 10-15 抗性大豆品种分离到的色谱成分对真菌抗性的影响

| 色谱成分的 Rf 数 | 真菌致死的植株数% |
|------------|-----------|
| 0 | 75 |
| 0.0-0.1 | 48 |
| 0.1-0.2 | 44 |
| 0.2-0.3 | 24 |
| 0.3-0.4 | 31 |
| 0.4-0.5 | 37 |
| 0.5-0.6 | 58 |
| 0.6-0.7 | 65 |
| 0.7-0.8 | 34 |
| 0.8-0.9 | 24 |
| 0.9-1.0 | 34 |

茉莉酸甲酯和乙烯处理也可激活抗性基因。来自合成溶液和来自未受损 *Sagebush* 枝条的茉莉酸甲酯同等有效。这类化合物在受伤植物中经常会大量合成，是常见的次生代谢产物。*Artemisia* 等植物用于间作前景看好，这种间作已提倡作为控制为害生物的有效方法。

植物置于非致病性根际细菌(如 *Dianthus caryophyllus* 和萝卜中的荧光 *pseudomonas* sp., 黄瓜中的 *Serratia plymuthica*) 中也会形成抗性。但是，在这种诱导形成的系统抗性中，水杨酸并不起作用。

3.4 有机体间的信号传递

植物从环境中连续接收到信号。这些信号包括病菌与非致病性微生物所释放的化学信号(引发物)。抗性植株通过自身的防卫反应，对这些信号作出反应，包括小部分细胞的依次死亡以及活细胞的物理化学防卫。一旦受病菌侵染后，无论是抗性植株还是生存的敏感性植株，都会获得对同种或不同种病原此后侵染的更大抗性。近年来，已发现植物中存在明显的

监视机制，它可识别微生物因子，并与病菌抗争。最近发现的由非致病性根际细菌诱导的抗性正日益受到人们的重视，它是植物对疾病产生免疫的过程中形成的。这有利于人们以环境有好的方式保护作物免受病菌危害。

4 寄生关系

4.1 引言

至今，人们自养植物已很熟悉，这些植物将大气 CO₂ 同化为复杂的有机分子，并从根际获得养料和水分。这类植物中不能进行光合作用或吸收养分，或水分代谢严重紊乱（如水分胁迫时气孔不能关闭）的那些突变体，可在受控的实验室条件下存活，但在自然条件下不能生存。但是，也有一些引人注目的高等植物，它们不能同化足够的 CO₂ 来维持自身生长，或不能从根际周围吸收足够的养分和水分以满足生殖的需要。这些植物为寄生性的，它们依赖寄主植物供给它们在非生物环境中不能获得的物质。

大约有 18 个科（主要为被子植物）中 3000 多个种的植物具有寄生关系，它们依靠寄主提供矿质营养、水分和碳源（表 10-16）。其中的一些物种（如独脚金，列当和菟丝子）是重要的为害生物，它们可导致农作物严重减产，尤其是在非洲和地中海地区的一些国家。从生态学上看，寄生植物分布在范围很广的生境中，它们利用其它植物获取自身难以得到的资源。

表 10-16 寄生性维管植物的植物学分类

| 亚纲 | | |
|-------------------|------|--|
| • 科 | 寄生类型 | 代表属 |
| 被子植物 | | |
| 木兰科 | | |
| • 月桂科 | 半寄生 | <i>Cassytha</i> |
| 蔷薇科 | | |
| • 蛇菰科 | 全寄生 | 蛇菰属 |
| • Eremolepidaceae | 半寄生 | <i>Eremolepsis</i> |
| • Hydnoraceae | 全寄生 | <i>Hydnora</i> |
| • Kramericeae | 半寄生 | <i>Krameria</i> |
| • Loranthaceae | 半寄生 | <i>Loranthus</i> <i>nuytsia</i> |
| • Misodendraceae | 半寄生 | <i>Misodendrum</i> |
| • 铁青树科 | 半寄生 | 铁青树属 |
| • Opiliaceae | 半寄生 | <i>Cansjera</i> |
| • 大花草科 | 全寄生 | 大花草 |
| • Santalaceae | 两种寄生 | <i>Dendrotrophe</i> <i>Exocarpus</i> <i>Santalum</i> |
| • viscaceae | 两种寄生 | <i>Amyema</i> |

| | | |
|--------------------|------|---------------------|
| | | <i>Phoradendron</i> |
| | | <i>Viscum</i> |
| 紫菀亚纲 | | |
| • Cuscutaceae | 全寄生 | <i>Cuscuta</i> |
| • lennoaceae | 全寄生 | <i>Lennoa</i> |
| • orobanchaceae | 全寄生 | <i>Conopholis</i> |
| | | <i>Orobanche</i> |
| | | <i>Alectra</i> |
| • scrophulariaceae | 两种寄生 | <i>Melampyrum</i> |
| | | <i>Odontites</i> |
| | | <i>Rhinanthus</i> |
| | | <i>Striga</i> |
| 裸子植物 | | |
| • podocarpaceae | 半寄生 | <i>Podocarpus</i> |
| | | <i>parasitaxis</i> |

寄生被子植物通常可分为全寄生和半寄生两种（表 10-16）。全寄生植物是一种完全专性的寄生物。也就是说，这些植物完全依赖于寄主来完成它们的一生。它们没有足够的叶绿素，也没有光合能力，它们的 CO₂ 补偿点高达 200pa，这与自养植物相比是相当高的。全寄生植物也缺乏吸收无机氮的能力。半寄生植物可能是兼性寄生物，也可能是专性寄生物。它们含叶绿素，并且具有一定的光合能力，但它们需要依赖寄主生物提供水分和养料。全寄生植物与半寄生植物的区别并不明显，如独脚金被认为是半寄生植物，但它含叶绿素很少，光合能力也相当有限（表 10-17）。

表 10-17 半寄生植物独脚金及其近缘种金鱼草的一些特性比较

| 特性 | 独脚金 | 金鱼草 |
|--|-----|------|
| 气孔频率 mm ⁻² | | |
| 上表皮 | 114 | 36 |
| 下表皮 | 192 | 132 |
| 茎 | 24 | 28 |
| 蒸腾作用 mmol m ⁻² s ⁻¹ | 8.5 | 5.7 |
| 叶绿素 a+b 含量 gm ⁻² | 2.6 | 7.2 |
| 可溶性蛋白质含量 gm ⁻² | 12 | 23 |
| 光合作用 | | |
| 单位叶面积 μmol ⁻¹ m ⁻² | 2.5 | 15.0 |
| 单位叶绿素 μmol ⁻¹ g ⁻¹ | 1.0 | 2.6 |
| 水分利用率 mmolCO ₂ mol ⁻¹ (H ₂ O) | 0.3 | 2.9 |

寄生被子植物进一步可再分为茎寄生植物（如全寄生的菟丝子和半寄生的槲寄生），和根寄生植物（如全寄生的列当和半寄生的独脚金）。

寄生植物可能是很小的草本物种（如鼻花和 *Melanpyrum pratense*），也可能是大树（如澳大利亚的圣诞树和 *Exocarpus cupresiformis*）。有些寄生植物对寄主具有高度专一性，有些则可寄生在不同的物种上。

4.2 生长和发育

4.2.1 种子萌发

许多寄生被子植物的种子很小，带硬壳，且可存活许多年。这类种子的贮藏物很少，如果不能及时找到寄主寄生，它们的幼苗就会有面临死亡的危险。菟丝子种子的萌发是完全独立于寄主的，其它许多物种则需从寄主中获取一种化学信号来启动萌发，以此来提高成活率。第一种天然的种子萌发刺激物是从棉花中分离到的，棉花虽然不是独脚金的寄主，但该刺激物可激发独脚金种子的萌发。此刺激物是一种倍半萜，也叫独脚醇，土壤溶液中含量达 10^{-12}M 就可启动种子萌发。第二种刺激物是从独脚金和 *Alectra* 的寄主——豇豆的根外分泌物中分离到。第三种刺激物是从独脚金的寄主帚高粱的根系中提取出，该刺激物是一种对二苯酚(图 10-48)。这三种萌发刺激物的结构差异很大，当培养在琼脂中的独脚金种子放置在离帚高粱根表面 5mm 处时，萌动就可发生；而距离大于 10mm 时就不能萌发；种子用 1mM 的对二苯酚处理 5 小时后可萌发。

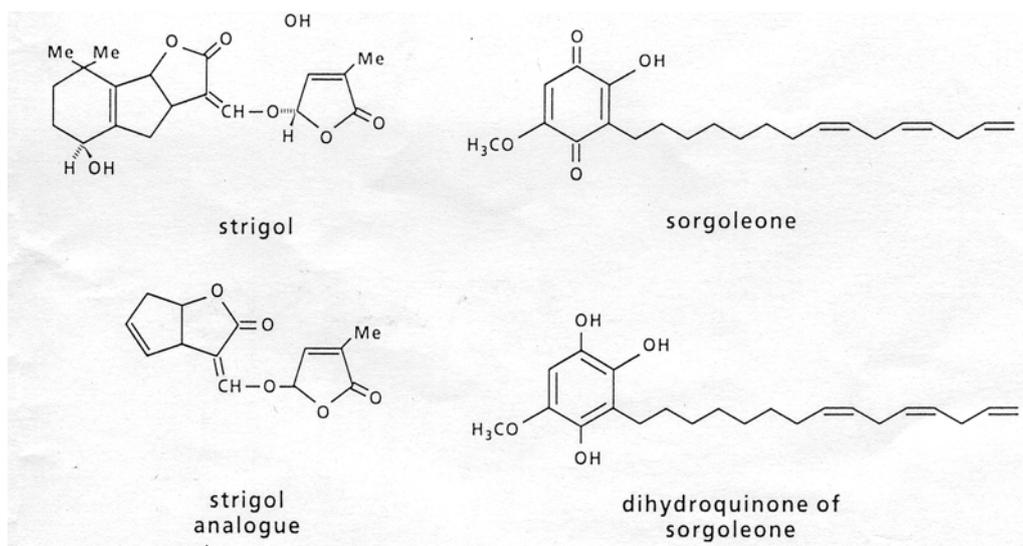


图 10-48 陆地棉中自然合成的倍半萜——棉毒素的化学结构

从帚高粱中分离出的刺激物可促进植物激素——乙烯的合成，乙烯为独脚金 *a* 种子萌发所必需。乙烯的合成或作用受抑，萌发刺激物的效果就受抑，但乙烯可取代刺激物的作用。

由于棉花根系可释放独脚醇，因此可把棉花作为 *Orobanche* 或独脚金的“陷阱作物”（“陷阱作物”是用来激发尽可能多的寄生种子萌发，以使受保护的作物控制在最低的寄生程度）。种子成熟期，若土壤中独脚醇含量高则可促进萌发，一般情况下土壤中独脚醇含量较低，不会促动种子萌发。反之，高含量的独脚醇是种子萌发必需的。这可能便是生育后期根系分泌物含量较高时，种子避免萌发的一种机制。

目前已合成独脚醇类似物及其它与此并不有关的许多化合物，并测定了它们对萌发的刺激作用。这些化合物对减少因寄生关系造成的减产有一定的应用前景。许多化合物是种子萌发或寄生根形成的激发剂，它们或者是异生相克化学物质，或者与植保素有关。令人感兴趣的是：从帚高粱中提取的萌发刺激物易被氧化成更稳定的苯醌，而苯醌对邻近种子的生长有强烈的抑制作用。

4.2.2 寄生根的形成

除大花草科外，所有寄生植物都有寄生根，寄生根是一种具吸附、吸收和转移水分及溶质功能的器官。大部分寄生植物在寄主发出化学信号时仅形成一种功能性寄生根，该化学信号有别于萌发促动信号。例如，在独脚金中，仅当寄主根系产生 2, 6-二甲基-P-苯醌时，寄生根的形成才开始。这些化学信号不可能释放到根系周围，但与细胞壁密切相关。结构不同的这些化合物含量在 10^{-5} - 10^{-7} M 时就具有生物活性。

有关根寄生植物（如澳大利亚根寄生的半寄生植物 *Olx phyllanthi*）所形成的寄生根的亚显微结构已有过详细的研究。与寄主木质部相连的寄生植物的细胞壁会加厚，加厚物质是多糖而不是木质素。寄主木质部上的纹孔是水分及溶质从寄主向寄生根运输的主要通道，而寄主木质部导管与寄生物之间的直接联系是很少的，它们之间缺乏共质体连接。与寄主细胞相邻的寄生物的细胞，其外形与转移细胞相似。电镜分析表明，发育中的寄生根象一把“剪刀”，可有效切断寄主植株其它部分根的末端（图 10-49）。

营根寄生的半寄生圣诞树的环状寄生根在利用厚壁组织切断器切断寄主根系方面，有独特之处。其切断器形状很象园艺上用的剪刀。寄生植物的薄壁组织形成管状尖端，伸长进入被切寄主的木质部器官，便于从寄主木质部树汁中吸取溶质。寄生根终端的木质部导管组织离连接面还有一定距离，因此吸收的物质在到达寄生物木质部液流前，必须经过几层薄壁组织。水分的吸收最少，因为这些寄生树本身扎根很深，足以吸收地下水。

种子在土壤中萌发后，专性茎寄生的菟丝子幼苗就开始生长并弯曲。种子吸附到寄主上后，在有利条件下，许多茎就可从幼苗上长出来（图 10-50）。寄生植物分泌的酶使寄主组织表面软化，于是寄生根就可渗入寄主组织，寄生植物的导管细胞便与寄主的导管细胞相连，

寄主的筛管和木质导管中的物质就可以转移到寄生植物中。寄生植物通过连续不断地附着寄主来维持它们的生长。

通过寄生根经质外体的溶质转运,可能在一定程度上属被动运输。而具有线粒体、高尔基体、核糖体及发育完全的内质网的薄壁细胞的存在,则显示出主动运输过程也起着重要的作用。事实上,寄生根吸收化合物在进入茎之前是一个主动过程。因此,独脚金和酢浆草木质部汁液中的碳水化合物、氨基酸及有机酸的含量与寄主木质部中的不同。在独脚金中,主要化合物是甘露糖醇,而在寄主高粱中却不是。同样,高粱木质部汁液中天门冬氨酸是主要的氨态化合物,苹果酸和柠檬酸是主要的有机酸;而独脚金中主要的氨态化合物却是瓜氨酸,且莽草酸是其主要的有机酸。寄生植物木质部汁液中碳水化合物的含量可能要比寄主高5倍。

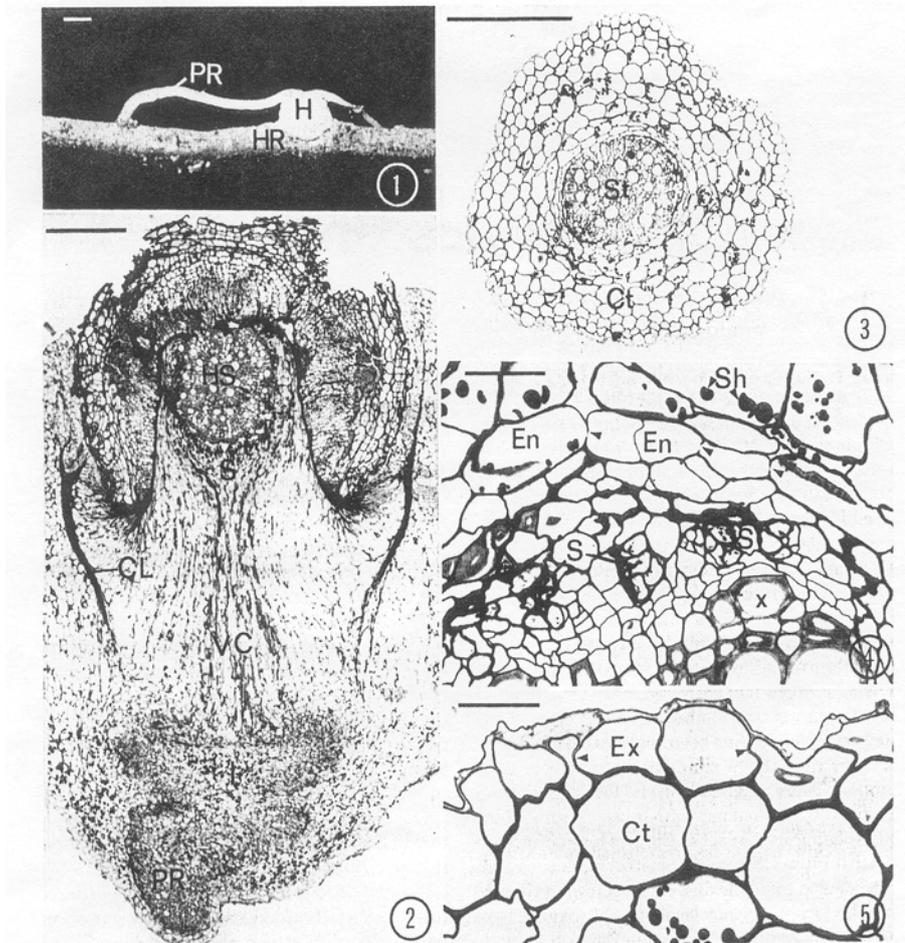


图 10-49 澳大利亚根寄生的吸器界面。1,寄生根(PR)在寄主根(HR)上形成吸器;2,寄生物吸器附着中部寄主根的横切面;3,寄生物细根的横切面;4,(3)中根中柱外层的解剖结构

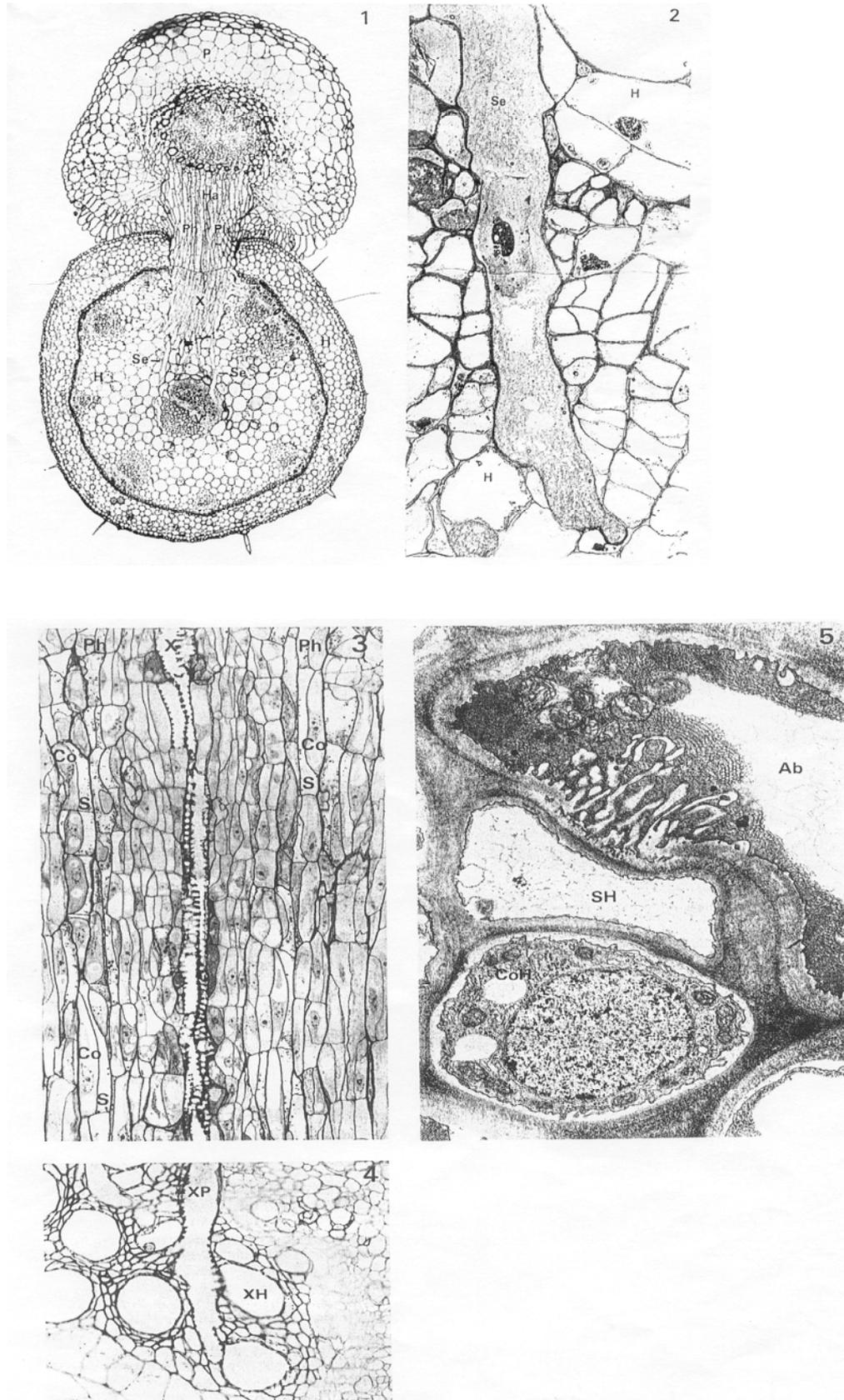


图 10-50 茎寄生植物菟丝子在天竺葵上的吸器界面. 1,成熟吸器(Ha)的纵切面; 2, 寄主组织中发育的寻找丝(Se)电子显微图; 3, 吸器内纵向木质部束的光学显微图; 4, 与几个寄主木质部因子接触的寄生植物已分化木质部因子的电子显微图; 5, “吸收”丝上纵切突起包围的寄主横切筛管因子电子显微图. P, 寄生植

物;X,木质部; H, 寄主植物; Ph,韧皮部; S, 筛管; Co,伴胞细胞; XP, 寄生植物木质部; XH, 寄主植物木质部; SH, 寄生植物筛管; Ab, 吸收丝; CoH, 寄主伴胞细胞

4.2.3 寄生物对寄主发育的影响

有些寄生植物在没有寄主的情况下也能生长，但有寄主存在的情况下生长更好（图 10-51）。同时，寄主则由于寄生物的寄生而导致生长减慢。在氮供应量低的情况下，帚高粱因独脚金寄生而引起生长缓慢并减产，但在氮供应量适宜时，该现象则完全消失。寄生物也受低氮供应的影响，表现为种子发芽率降低、吸附能力下降，植株长势差（图 10-52）。

蓖麻被专性茎全寄生植物大花菟丝子寄生时，尽管根生长受抑制，但单位根量吸收的硝酸盐的比例，在高和低的硝酸盐供应下分别提高了 40%和 80%。随着寄生关系对硝酸盐需求的增加，寄主植物吸收硝酸盐的比例也随之增加（参见矿质营养这一章的第 2.2.3 节）。寄主植物受寄生时，尽管根系很小，但仍表现出光合作用提高、气孔导度增强和蒸腾速率增加。光合作用的提高可能是因叶片中氮含量较高的缘故。库容物含量高会延迟叶片的衰老。

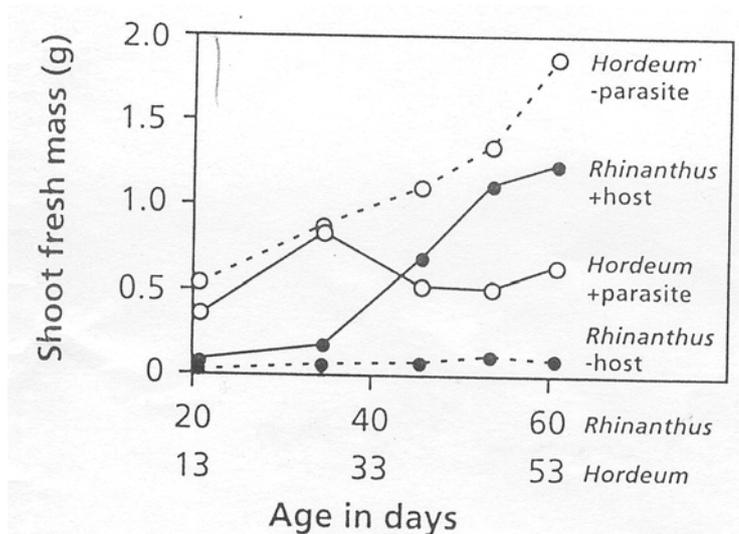


图 10-51 大麦单独或与寄生植物共生的地上部鲜重增加比较

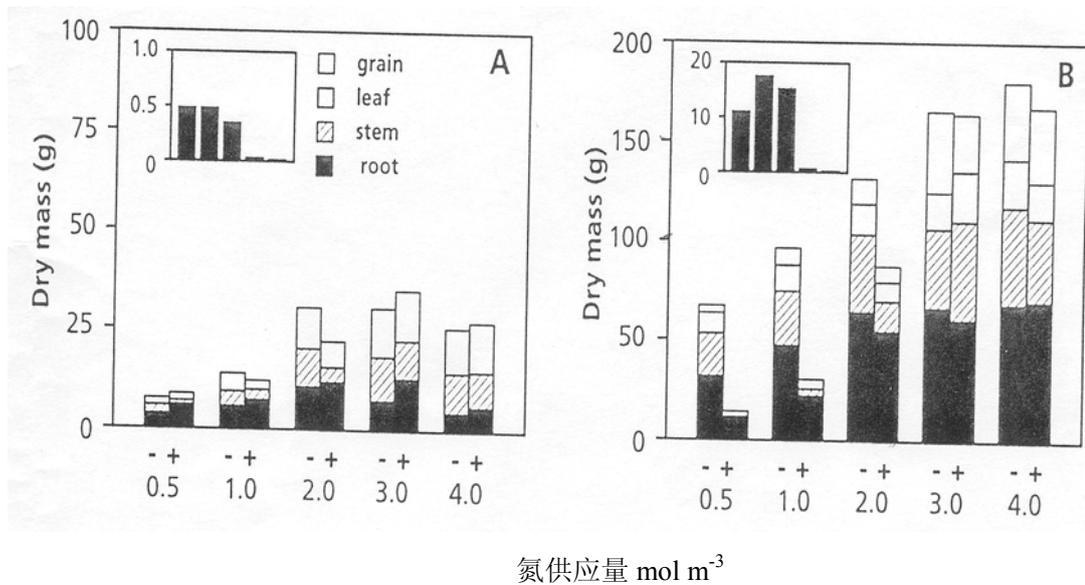


图 10-52 有(+)/无(-)独脚金条件下高粱在不同氮肥供应水平下的干物质分配

通过木质部导管营茎寄生的半寄生植物（槲寄生），如 *Phoradendron juniperinum* 和 *Amyema preissii*，没有韧皮部与寄主相连，它们能杀死侵染处以外的寄主嫩芽。因此，槲寄生生物是寄生部位上经木质部由特定通道供应物质的唯一的绿色组织。槲寄生生物虽缺少韧皮部与寄主相联系，但它的生长和寄主木质部的生长密切相关。正如树木的叶区和边材区之间的联系一样（参见植物的水分关系这一章的第 5.3.5 节），槲寄生物的叶区与寄主枝条基部吸附点的边材区有密切的联系（图 10-53）。这表明，即使寄生植物叶片不能经韧皮部传递任何信号，寄主茎的伸长仍会继续。对于相同的叶区，槲寄生生物表现出比寄主植物需要更大的边材区，这与半寄生植物需要相对较高的蒸腾速率有关（见第四节）。

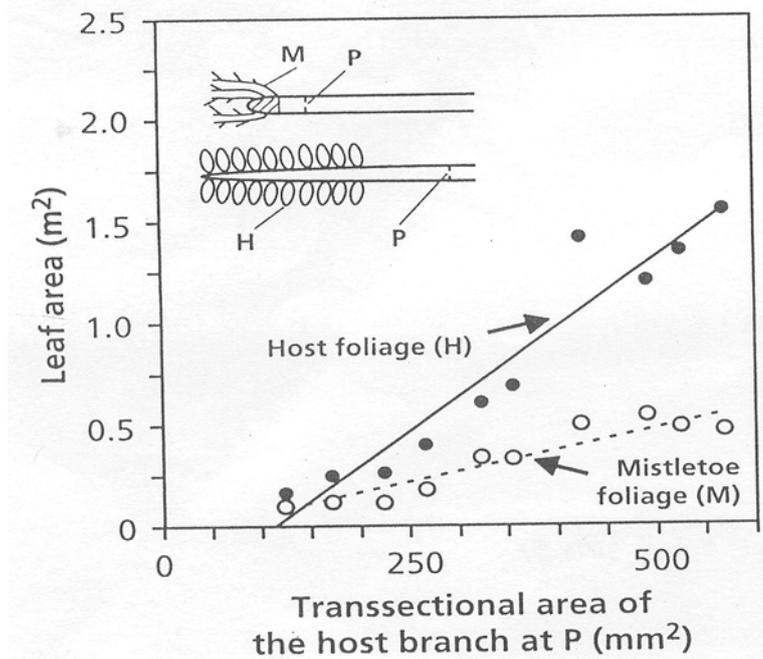


图 10-53 金合欢非寄生分枝叶片面积或吸汲木质部茎寄生植物叶面积与寄主分枝横切面的关系

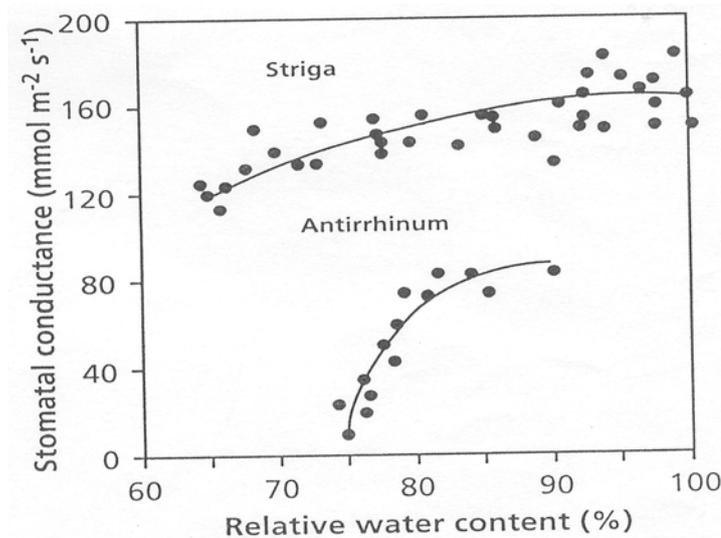


图 10-54 半寄生植物金合欢与密切相关非寄生植物的气孔传导和叶片相对含水量之间的关系

4. 3 水分与矿质营养

大部分营根、茎寄生的草本半寄生植物，其气孔导度、蒸腾速率和水分利用率相对都低于寄主植物。草本半寄生植物的气孔对水分胁迫有反应，而在相对含水量很低时会诱发气孔关闭（图 10-54）。因此，寄生植物叶与根之间的水分梯度要比寄主陡的多，这有利于寄生植物经木质部运输溶质。这可能是由于气孔对 ABA 的敏感性造成的，ABA 与水分胁迫下的气孔关闭有关（见植物水分一章的第 5.4.2 节），但这种关系寄生植物金合欢要比相关的非寄生植物（金鱼草）弱的多。玉米叶子被金合欢寄生后，产生的 ABA 高于对照植株，并且寄生植物叶片中该激素的含量要高出 10 倍。然而，即使当叶片的相对水分含量降至 70%左右时，

金合欢叶的气孔也不会关闭。

蒸腾速率的提高主要是由于寄主叶温变化的结果。金合欢的叶温可比气温低 7℃。利用可减少蒸腾耗水的抗呼吸剂，可显著提高寄主的叶温，甚至达到导致叶片变黑和死亡。目前这些化合物已推荐用于控制有害寄生物。

寄生植物较高的气孔导度和蒸腾速率使溶质能在木质部中快速运输。可以想像，与寄主相比，槲寄生物中磷含量相对较高，¹³CO₂ 的分配也较多，这与寄生植物有高的气孔导度有关（参阅植物水分关系一章的第 6 节）。饶有意义的是，寄主与寄生物之间 ¹³CO₂ 的分配差异固氮寄主小于非固氮寄主。这表明当寄主为固氮生物时，寄生物可吸收更多的含氮化合物，从而降低呼吸，提高水分利用率。固氮寄主中这些较小的差异并不仅仅是由于槲寄生物的差异引起的，还包括寄主本身的分配差异（表 10-18）。有证据显示，随着氮含量的提高，碳同位素的分配就减少，这是由寄主输出的碳含量增加而引起，槲寄生物中的大部分碳是由寄主经木质部以有机酸和氨基酸的形式输入（第 4 节）。

表 10-18 来自不同地区的槲寄生物和寄主的碳同位素的分配值（%）

| 地区 | 寄主 | 槲寄生物 | 寄主与槲寄生物间的差异 |
|----------|------------|------------|-------------|
| 固氮寄主 | | | |
| 美国（7） | -26.3(0.5) | -26.5(0.2) | 0.2 |
| 澳大利亚（28） | -26.9(0.2) | -28.3(0.3) | 1.4 |
| 南非（4） | -24.7(0.3) | -25.7(0.1) | 1.1 |
| 非固氮寄主 | | | |
| 美国（8） | -23.4(0.1) | -26.6(0.1) | 3.2 |
| 澳大利亚（19） | -26.5(0.3) | -28.8(0.2) | 2.3 |
| 南非（11） | -24.7(0.4) | -26.9(0.6) | 2.2 |

注:括号内为标准差

总体上看，半寄生植物蒸腾速率高，但水分利用率低。但是，澳大利亚木本根半寄生的圣诞树和铁青树（*Olex phyllanthi*）并不遵循这一模式，它们具有正常的蒸腾速率和水分利用率。*Nuytsia* 具有强大的根系，可吸取深处的地下水，但铁青树只有靠与深根系的物种寄生才能存活。这些半寄生植物从寄主中汲取的物质相对较少。

全寄生植物主要通过寄主的筛管运送物质，与仅靠木质部运输的寄生物相比，它们的 Ca/K 比较低。这是由于全寄生植物韧皮部筛管中 Ca 含量很低，而其它大部分矿质元素含量却高于木质部。为获得足够的 Ca 满足生长之需，需要另外一些木质部的联系。大花菟丝子所需的 94%的氮和 74%的钾都由寄主羽扇豆的韧皮部运输，实际上，Ca 并不经过韧皮部运输。

除铁青树外，因为大部分由木质部运输物质的槲寄生物没有选择性地输入经木质部有效

的特定离子或输出需求上已过多的离子的机制，槲寄生通常积累大量的无机离子。随着叶龄的增长，叶汁也增加，老叶中钠的猝灭作用也增强，这些可能是维持无机溶质浓度至可忍耐水平以下的机制。无机离子大量积累的结果导致细胞质需要相应的溶质（参阅植物水分关系一章的第 4.1 节）。这可用来很好地解释槲寄生中多元醇含量高的原因。有些积累的离子可经叶腺体排出体外。

氮的快速运转使寄生植物叶中的有机氮含量高于寄主。这一现象往往与叶形及其表现的相似性相一致：隐性模仿(cryptic mimicry)。但有时寄生植物叶中氮含量低于寄主，这可能与寄主和寄生物间叶形及其表现的差异相一致：直观展示 (visual advertisement)。因为许多食草生物喜欢高有机氮含量的叶子，而隐性模仿和直观展示都可减少叶子的被食。

4.4 碳

半寄生植物仅依赖寄主提供水分和矿质养料来固定自身所需的二氧化碳，但它们的光合能力通常很弱 ($0.5-5.0 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)，有些物种还能从寄主中获取大量的碳源。独脚金是一种专性根寄生植物，它的光合能力很低，但呼吸速率很强。即使在光饱和点时也没有净的 CO_2 固定，因此它们需要从寄主中吸取碳水化合物。在低氮供应时，独脚金中近 27%的碳来自于寄主帚高粱；在氮供应量充足、寄主光合作用强的情况下，这一值下降至 6%。槲寄生也从寄主中吸收大量的碳化合物。

目前已有两种方法鉴定非洲槲寄生 (*Tapinanthus oleifolius*) 中异养碳的吸收。一种方法是以分析木质部液汁和蒸腾速率为基础 (参阅生命循环一章的第 4 节)；另一种方法是以分析碳同位素成分及气体交换为基础 (参阅光合作用一章的第 5.3 节)。这两种方法测定值的变幅为 55-80%，并且蒸腾速率高的老叶该值也高 (表 10-19)。

菟丝子这样的寄生植物在寄主植株的茎上寄生，大大促进寄主韧皮部氨基酸和其它溶质的释放 (图 10-55)。至于寄生物如何局部影响寄主茎韧皮部的运载目前还不清楚。但已明确，寄生根不仅仅是一种器官，它还是溶质从寄主运至寄生物的简单通道。从寄主筛管中释放的化合物可以很快地被寄生根中的转移细胞吸收。

类似金合欢那样的寄生植物，可以把所吸收的碳水化合物的 70%用于呼吸作用。利用寄主中获得的碳原不仅使寄主光合作用下降，更重要的是引起寄主 (豇豆) 产量下降。如此众多的碳用于呼吸的原因尚不清楚。全寄生物菟丝子在羽扇豆茎上生长时，只有 29%的游离碳用于呼吸，这一值与非寄生植物中部分异养植物的值相同 (参见植物呼吸作用一章的第 5 节)。

表 10-19 大戟科和金合欢上的槲寄生 (*Tapinanthus oleifolius*) 经木质部获得的异养碳

| | 大戟科的 <i>Tapinanthus oleifolius</i> | | 金合欢上的 <i>Tapinanthus oleifolius</i> |
|--|------------------------------------|--------|-------------------------------------|
| | 幼叶 | 老叶 | |
| 碳预算法 | | | |
| 木质部汁液 (mmol cl ⁻¹ 木质部汁液) | 120.8 | 120.8 | 116.3 |
| 蒸腾[1H ₂ O m ⁻² (10h) ⁻¹] | 1.3 | 3.9 | 1.6 |
| 经木质部输入的碳 [mmol Cm ⁻² (10h) ⁻¹] | 156.6 | 469.7 | 188.4 |
| 光合作用中 CO ₂ 同化量 [mmol CO ₂ m ⁻² (10h) ⁻¹] | 126.0 | 108.0 | 144.0 |
| 获得的总碳量 [mmol Cm ⁻² (10h) ⁻¹] | 282.6 | 577.7 | 332.4 |
| 获得的异养碳量(%) | 55 | 81 | 57 |
| δ ¹³ C-差异法 | | | |
| δ ¹³ C 木质部汁液 (‰) | -16.92 | -16.92 | -21.05 |
| δ ¹³ C 寄生叶片 (‰, 实测) | -23.73 | -18.99 | -26.81 |
| δ ¹³ C 寄生叶片 (‰, 预测) | -29.60 | -33.20 | -32.88 |
| 获得的异养碳 (%) | 46 | 87 | 51 |

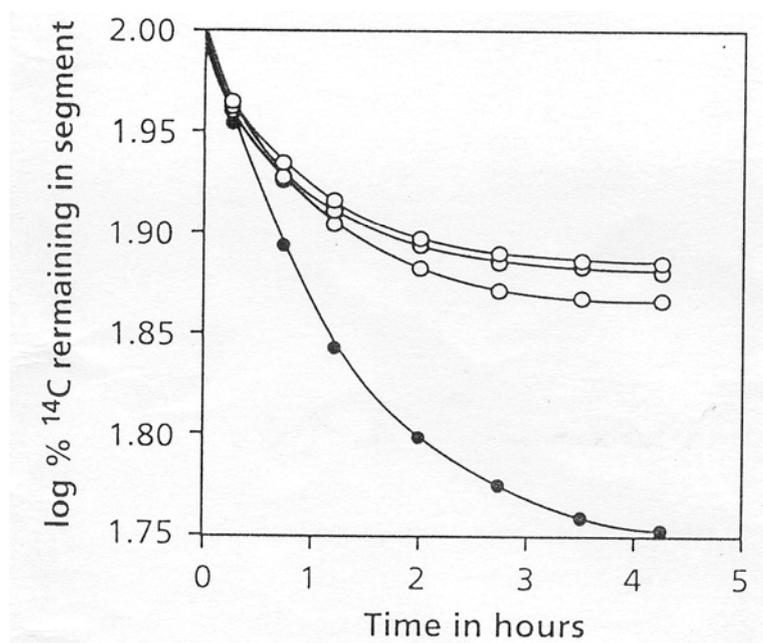


图 10-55 茎寄生植物菟丝子对寄主蚕豆茎筛管释放 ¹⁴C-标记缬氨酸的影响。空心表示非寄生茎段;实心表示寄生茎段。

在低氮量和高感染率的条件下，帚高粱由于受金合欢的寄生光合作用下降很大（下降近40%）。这可能与寄主叶片中氮含量下降或气孔导度下降有关，因寄生物需要大量的氮和水分。在感染率低、氮供应充足的情况下，寄生植物的光合作用会增强，这是由于库强度增加刺激了光合作用。由于多数自然条件下寄生植物的感染率低于农田单作情况，因此，这是很

有可能的，金合欢对寄主光合作用和生长的不利影响也是不同的。

4.4 结语

植物界约有 3000 个种的寄生被子植物集中代表了一个非常广泛的植物集合，它们大部分与双子叶植物的亲缘关系甚远，且它们在结构、形态和生活方式上也代表了一个同样广泛的木本植物集合。除一些特殊的澳大利亚树种外，半寄生植物都具有较高的蒸腾速率和较低的水分利用率，这可确保木质部中溶质的快速吸收。半寄生植物也可通过蒸腾流运输碳，这在一定程度上满足了它们对碳的需求。

全寄生植物在寄主韧皮部吸收养分，完全依赖寄主满足对碳的需求。因其韧皮部几乎不含 Ca，所以全寄生植物的 Ca/K 比明显低于半寄生植物。

一些寄生植物是严重的为害生物，引起世界许多地方作物产量下降。全面了解寄主对一些寄生植物种子萌发的影响，可利用“陷阱作物”或其它类似作物刺激寄生植物种子的萌发，以达到控制这些有害植物的目的。

5 植物间的相互作用

5.1 引言

前几章我们已讨论了影响植物表现的许多物理和化学环境因素,也讨论了微共生体与微生物病原菌的影响。然而对许多植物而言,其它植物是改变生长环境的最重要的因素。生态学上争论的热点是植物间相互作用的机理,这是一个尚未解决的问题。植物间相互作用的范围可从积极作用(促进)到无作用乃至消极作用(竞争),从而影响相邻植物的生长表现(Bazzaz1996)。当植物利用相同的生长限制资源(竞争资源)时便发生竞争。当一个个体产生不利于其相邻植物生长的化学物质时,也会产生竞争(干扰竞争或异生相克)。两个个体间的相互竞争一般是不均衡的,往往其中一个个体产生的负作用要大于另一个。

哪一个种群将在竞争中取胜这样的问题与研究时间的长短有密切关系。短期竞争试验研究常常取决于资源获得和生长速率,而群落中某种群的持久平衡受资源获得速率、周边有效资源的耐性、所获资源转化为生物量的效率及所获资源保持力的影响(Goldberg1990)。

一个种群的竞争力依赖于环境。没有在所有环境中都有竞争优势的“超极种”;只不过某些环境有利于适应的性状,而这些性状在其它环境中竞争则处于劣势。植物要在一个特定的环境中取得竞争优势,必须有促使其在该环境中有效生长的特定生态生理性状。只有那些已适应或能适应这种环境条件的种群才能在这些环境中生存并在竞争中获胜。俗话说:环境变了,事物也随之改变。另一些植物生长在更适宜的环境中,这些环境非生物胁迫较小。大多数种群在这些条件下可生存下来,但也只有一小部分是成功的竞争者。

尽管以上“植物对策”的简述为讨论一些生态生理性状提供了契机,这些性状在竞争性互动中是很重要的,但实际情况要复杂的多。对竞争取胜起重要作用的性状,在演替早期和后期是完全不同的。同样,在短期试验中对竞争结果起决定作用的植物性状与长期试验可能也是不同的。本书讨论有关生理生态内容,强调的是生理机理,而不是群落的竞争结果。

生态生理学家试图从组成群落的植物个体的表现上来解释竞争的相互作用。那么面临的挑战是,在细胞、器官和整个植物水平上以现有的知识来逐步了解发生在自然作物群落中的过程。

处于周围竞争者中的植物,其功能最重要的一面就是躲避任何潜在的消极影响。除了产生适阴的叶片或是建成能吸收远处有效养分的根外,植物可能远离其邻居而生长,使叶片适应高辐照,根能提供良好的营养。这要求植物有识别相邻植物接近的机制,实际上这种识别机制是确实存在的。

5.2 竞争机制理论

已有几个理论框架用于预测植物竞争结果，它们都是解释竞争产生的机制。Grime (1977) 认为，相对生长速率高的种群是有效的竞争者，因为快速生长使植物能支配较大的有效空间和得到较多的养分。如果这种观点是正确的，那么提高资源获得和生长速率的性状是有益的。另一方面，Tilman (1988) 认为，能最低水平 (R^*) 地利用某种资源的种群是这一资源最佳的竞争者，因为这使该种群消耗这一资源的水平要低于其它种群。以上两种理论是不相容的 (Grace 1990)。在短期生长试验中，特别是在高资源环境中，与快速生长有关的性状可能对竞争成功有利。但处于平衡时，当种群对资源供应影响最大时，一个种群对稀有资源利用的潜力会比其最大资源获得速率显得更为重要。

如果由于共用的有限资源耗竭引起资源竞争，那么至少有两种途径可使一个种群成为有效竞争者：降低资源利用水平 (低 R^*) 和适应低资源水平 (Goldberg 1990)。这两种竞争的生理基础完全不同，这将在以后讨论。虽是生理适应，但促进低资源利用和适应低资源供应的性状可能相互关联。

两种主要生理适应已作为在不同环境下竞争力的宽广模式基础作过讨论。首先，与通过减少组织利用来保护资源相反的一种适应是占据空间的快速生长或增加资源获得率 (Grime 1977)。其次，与地上部收集光和 CO_2 相对应的一种适应是根获得水分或养料 (Tilman 1988)。因为这些适应机制，所以没有一个种群能在各种环境中都为优势竞争者，但可以在特定环境中生长和竞争成功。

在自然环境中竞争要比想象的更为残酷 (Goldberg 和 Barton 1992)。当两个种群的生长受同一种资源限制时，便发生资源竞争。Grime (1977) 认为，在资源充足的环境中竞争最为激烈，而在资源贫乏的环境中，适应低资源供应更为重要。实验证明，竞争的影响在高和低资源环境中一样剧烈 (Goldberg 和 Barton 1992)。竞争至少可能在最近受干扰的地区发生，在那里植物生物量低，或充足的资源供应缩小了资源极限。另外，共存种群可能受不同因素限制，因为各种群的物候学、高度及根系深度不同。为了减少竞争，植物必须利用邻近动植物不用的资源用于生长。

5.3 植物如何识别相邻生物的存在

植物可以识别相邻生物的存在。其机制为：首先是光合强度下降，这样减少可溶性糖的浓度，后者可被植物细胞识别。其次，特殊的色素，如隐性色素和植物色素，可识别辐射度和红光/远红光的辐射比例。

生长于窄行和高密度下的植物，接受红光/远红光比例要比长在宽行和稀密度的植物低 (Kasperbauer 1987)。植物色素使植物在相邻植物降低光合强度前就可感觉到 (图 10-56)。避荫

植物对相邻植物接近的一个重要反应是茎杆伸长速率增加。

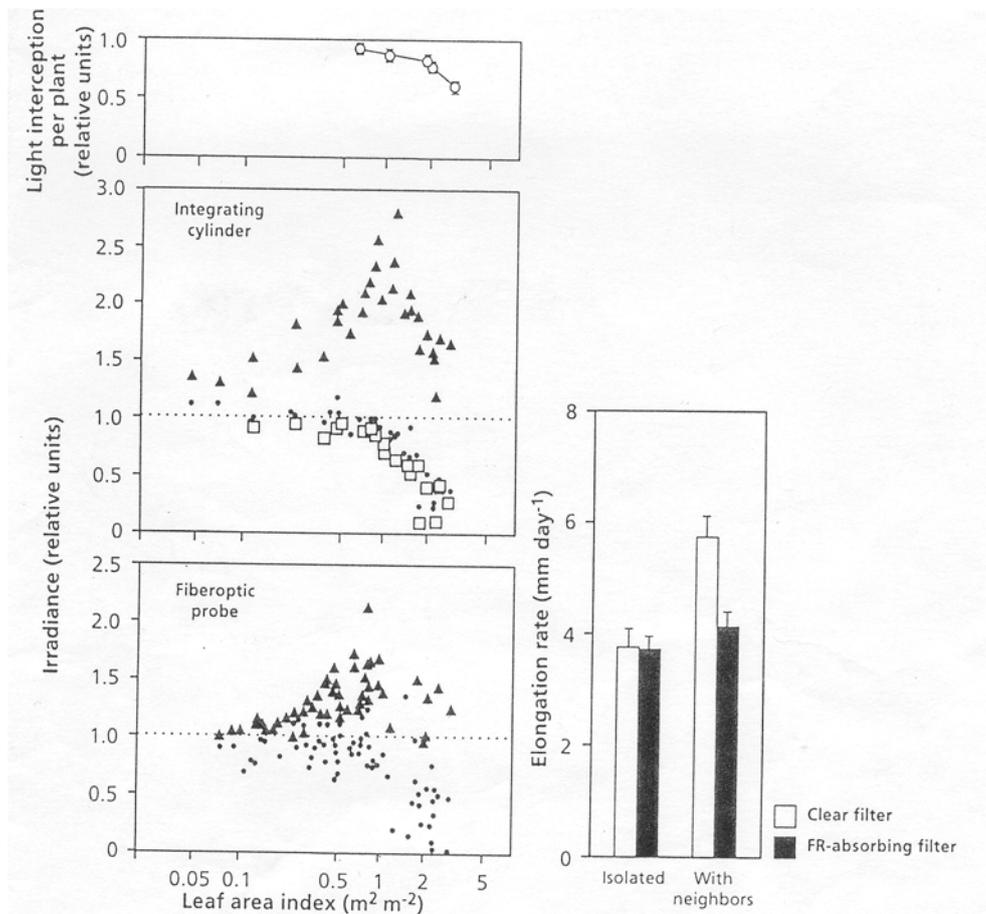


图 10-56 (1) 双子叶植物匀高冠层增加叶面积指数对光截获(上)和光照条件(中、下)的影响(左图); 实三角, 远红光; 实心圆, 红光; 空方格, 蓝光。(2) 曼陀罗幼苗第一节间对相邻植株距离的伸长反应。

对于青杨而言, 茎杆生长速率、植株间距和根据冠层内水平传送的辐射量而估算的 P_{fr}/P_t 之间存在着线性关系。很可能是, 冠层发育或再生的过程有赖于植物色素捕获相邻植物接近的信号。通过植物色素系统, 植物识别到反映当时的和未来的遮蔽信号。植物对这些信息如何作出反应呢? 避阴种群通常是茎杆伸长反应明显, 而在密集冠层下自然生长的种群没有这样的反应。

如果有某些化学信号, 如茉莉酮或其它挥发物产生, 植物也能“闻”到地面上相邻植物的存在。与我们通常想象的完全不同, 植物有高灵敏度的化学识别系统, 这在植物与周围生物的交流上起着核心作用 (Boller1995)。物理接触是植物识别周围植物的另一种途径。烟草的一种突变种, 由于缺少乙烯受体而对周围植物无接触反应, 这种突变体对“拥挤”不再有反应, 也不会侵入其毗邻的领地 (图 10-57)。



图 10-57 拥挤对野生型和转化型烟草的影响。左图为来自拟南芥的一个突变基因转化型，该基因编码缺陷乙烯受体，引起对乙烯不敏感；右图为野生等基因系。

植物也会因相邻植物对小气候的影响而感知到地面上周围植物的存在，这种影响是由不同的热交换产生的。这可能会对竞争结果产生很大的影响。树苗在最初的几年中生长很好，但一旦地面被完全覆盖后，幼树生长迟缓，且易受寒冷为害。尽管一些影响可能是由于对养料和水的竞争而引起的，但这不能解释所有的发现，包括对寒冷变的更为敏感。雪树胶幼苗在草中生长时，最低气温降低达 2°C 之多，受寒冷为害更为频繁。这种影响虽小，但足以引起更大程度的光抑制，生长减小，最终使草丛中的幼苗生长期短于空地。草丛的小气候对幼苗早期生长有负面影响，可以说明在春季草丛对幼树生长有竞争性抑制作用（图 10-58）。

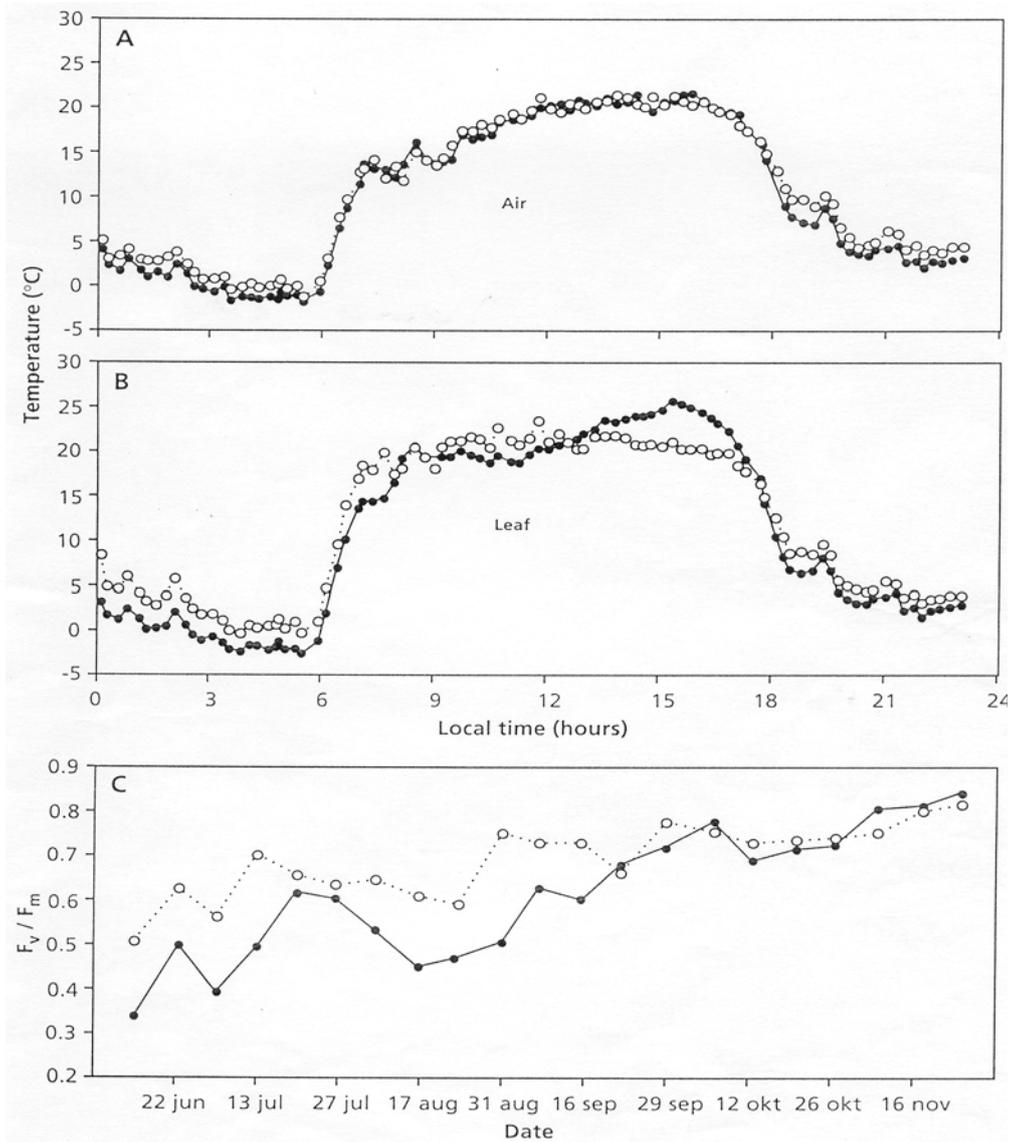


图 10-58 桉树地上(空心)和冠层上(实心)大气温度(A)和叶片温度(B)的日变化; C, 荧光特性 F_v/F_m 周中值的季节性变化

已经证明, 植物也能感知地下相邻植物的存在。如黑麦草与车前草的地下竞争使黑麦草根量和长度明显下降, 而对芽的生长没有任何影响。与限制养分的供应不同, 与车前草的竞争不会影响比根长, 这表明黑麦草经他感化学物质而感知到车前草的存在。生长在加利福尼亚的两种丛木树 *Haplopappus ericoides* 和 *H.venetus* 的根, 通过在土壤剖面中根生长的重新分布, 同样可以减少与一种侵入的多年生的肉汁植物 *Carpobrotus edulis* (冰花属) 的重叠(图 10-59)。在两种丛木树周围去除 *Carpobrotus edulis* 可导致木质部高水势, 说明这种侵入的肉汁植物利用了原来为两种树所用的水。着根方式的变化部分反映了高养分或水分有效区域根繁殖的差异。当植物在水分和养分供应良好时, 也会产生这样的影响, 植物避开相邻植物根的一种专一性反应。

化学互作(如根周围的他感物质的积累)有可能解释田间发现的许多现象。豚草(*Ambrosia dumosa*)根的生长常被常绿香(*Larrea divaricata*)根所抑制,用吸附他感物质的活性炭处理后,抑制作用减小。由常绿香根释放的一种缓慢扩散的他感物质也引起相似的抑制。豚草根生长的种内抑制,不受活性炭影响,它主要依赖于物理接触。与豚草根直接接触所产生的抑制特性还不大清楚,可能与触动形态发生过程有关。植物对周围同一种群植物与对不同种群植物的反应是不同的。应该指出,对相邻植物根存在的反应并不普遍。

依靠相邻植物支撑的攀缘植物,总能感知到机械支撑力的存在。一旦接触到支撑物后,藤的伸长速率就下降。不是由相邻植物而是通过其它东西支撑,攀缘植物群体要比无支撑的个体长得高。无支撑植物芽中的养分较多地用于分枝,这会增加遇到支撑物的几率和减少根

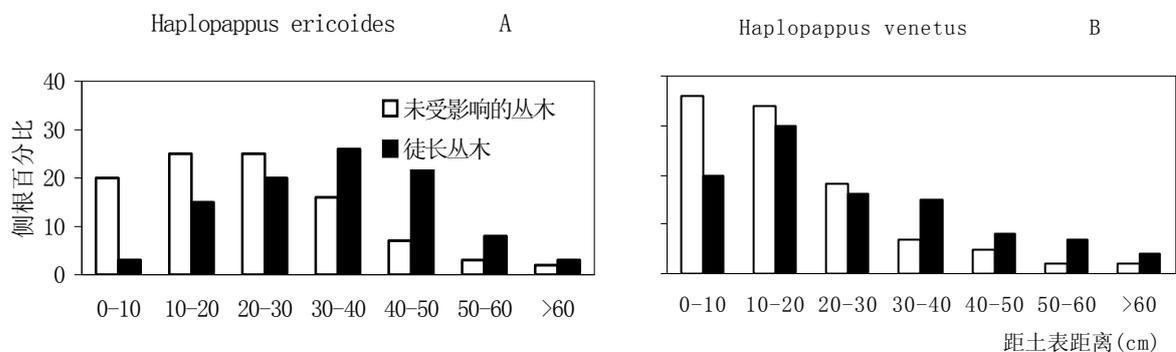


图 10-59. 两种丛木侧根百分比

养分的分配。这表明正是支撑本身,而不是相邻植物生理机能的任何一方面,影响了攀缘植物的分配方式。

显然,植物有感知其地上和地下相邻物的途径。植物的这种反应是为了免于竞争或成为竞争胜利者。所以,某些特性上可塑性大的植物可避开其相邻物,并利用相邻物不用的资源生长。当植物不得不相互竞争同一种有限资源时,是什么生理生态性状决定着竞争的成功呢?

5.4 植物特性与竞争力性状的相互关系

5.4.1 生长速率和组织转换

田间研究、实验室试验及生态理论都一致证明了这样一个结论,即高资源环境下的种群具有高的相对生长速率(RGR),而低资源环境下种群通过减少组织消耗(高组织存活力)而不是通过增加资源获得而增强竞争力。高潜力RGR的生态优势是显而易见的:快速生长而迅速占据较大的空间,从而可优先利用限制资源(Grime1977)。高RGR也可加速植物生命循环,这对于栖息并不持久的杂草十分必要。在生长分析和在限制养料供应下进行的短期竞争实验均发现,快速生长种群要比慢速生长种群长得快,且产生较多的生物量。即使自然生长在贫瘠的沼泽地上,与周围的植物竞争时,RGR_{max}大的种群生长快,生物量多,这至

少在不到一个生长季的短期实验中是这样的（图 10-60）。在这些短期实验中，竞争力大者具有较高的叶面比和比根长，因为它们的根较细且根群密度较小（Ryser 和 Lambers1995）。

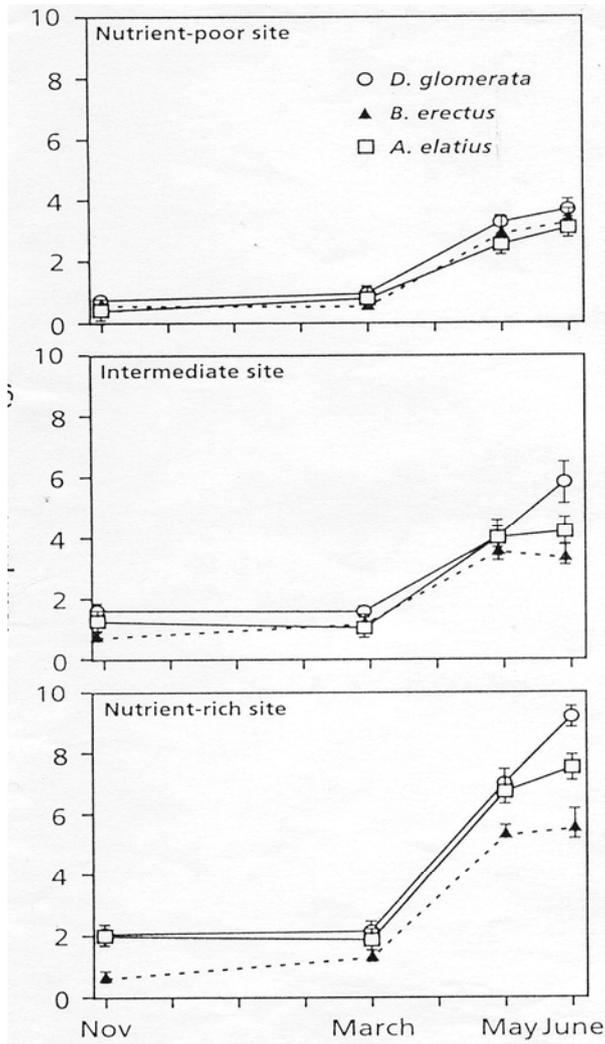


图 10-60 生长在营养条件不同的三种草甸上的三种草植物总生物量。

为什么根直径小且组织密度低（如高的比根长）、叶片薄且组织密度小（如比叶面积大）的植物在贫瘠地较少呢？对于不同种群，如常绿植物和落叶植物，已证明快速生长的种群其低组织量密度与其叶片较高转化率和较短养分贮存期有关。在不同禾本科植物的生态比较中，发现贫瘠地生长慢的种群与肥沃地生长快的种群相比，组织量密度高和转化速率低。植物器官转换必然导致植物叶片养分损失过半，且减少养分贮存期。虽然短期内，快速生长可带来竞争优势，即使在养分供应受到严重限制时也是如此，但从长期上看有负面作用。从缺乏养分的环境中吸收养分难以补偿因组织转化所损失的养分。如试验时间长，那么组织损失和贮存期的差异将影响竞争结果，使快速生长种群被慢速生长种群所淘汰。

为什么低组织量密度与较大转化速率和较短贮存期有关？其部分原因是：高组织量密度反映出细胞壁、厚壁组织和纤维等的高投入，这样减少了组织的食味与消化率，使组织能抵

抗非生物逆境和食草生物。

尽管某些组织损失是由于食草生物和恶劣条件下组织坏死引起的,但组织转化是精确调控的衰老过程,而不是萎缩和退化过程引起的。组织转化速率与组织量密度两者是相对独立的,尽管从原因上看两者有一定相关性。显然,寿命长的叶片细胞死亡的起动力明显较迟,但我们对差异的复杂性了解甚少。如在遗传要控制叶片有较长的寿命,则必然构建这样的叶片,其寿命不生物和非生物因素的影响。也就是说,在自然选择中低转化速率和高防御消耗应相结合,这也说明两者间密切相关但无因果关系。

在低养分供应下快速生长的种群,养分贮存期较短的第三个原因是:种群以不同方式的环境中的养分限制作出反应。快速生长种群对敏感营养期的典型反应是促进叶片衰老和从老叶中吸取养分用于形成新的组织。贫瘠地慢速生长的种群通过影响叶片的衰老和分配方式从而延缓新组织的产生。也就是说,环境因素诱导衰老的作用快速生长种群要大于慢速生长种群。由于植物生理上了解得甚少,现在还无法解释这些生态学上的发现,不过结果是显然的:环境诱导快速生长种群衰老,导致更多的养分损失。

5.4.2 分配方式, 生长形态和组织质量密度

在肥沃条件下,剪秋罗具有高叶重比(LMR)的基因型与较低 LMR 的基因型相比,与黄花茅和蒲公英竞争时产量较高。在养分供应水平低时,这种分配方式则无优势;而且遗传上高比叶面积(SLA)的基因型丛生叶较少。有关 SLA 生态意义的这一信息是与引至委内瑞拉种植的非洲 C₄ 植物上的研究结果相一致的。在相对肥沃的地方,高 SLA 的引进种竞争强于当地低 SLA 的 C₄ 种。在亚南极岛引进的高 SLA 草种剪股颖,能在防风地存活,但在防风地以外不能存活,而 SLA 较低的剪股颖,由于厚壁组织较多,生长于岛的大风带。SLA 较低的 *Stephanomeria malheurensis* 与它的祖先,SLA 较高的 *S.exigua ssp.coronaria* 生长在相同的环境中,但在胁迫更大的地区不能生长。*S.exigua ssp.coronaria* 的个体数远远超过 *S.malheurensis*,而它们的 RGR 十分相似。高 SLA 与快速生长有关,而低 SLA 与持久性相关。这表明,高叶面积比是因为有高 SLA 和/或高 LMR,且与低 RGR 相关,这在肥沃环境中占优势。另外,与低 RGR 有关的低 SLA,在相对不良的环境中有选择优势。

SLA 对于植物竞争力来说,是一项重要的地上部性状,比根长度(SRL)是一项重要的地下性状,它决定了植物对养分和水分等资源的竞争力。这可以用两种丛生冰草(*Agropyron*)与一种指示植物 *Artemisia tridentata* (北美蒿灌丛)的竞争来说明。丛生冰草是一个引进种,竞争力强于当地种 *A.spicatum*。当 *Artemisia* 种在两种丛生冰草中的其中一个几乎单一植被中,种在 *A.desertorum* 与种在 *A.spicatum* 相比,部分生长季表现出较低的存活力、生长量

和繁殖力以及较大的负水势。*A. desertorum* 从土层中吸水较快，但两种植物在几何学、发芽物候学、土壤剖面根量分布、不同环境的生长速率以及水分和养分的吸收速率上，十分相似。根群细小，每单位体积（SRL）长度约为竞争力较差的冰草的两倍。较高的 SRL 及冬季和早春根生长量较大，使具有较大竞争力的丛生冰草能较快地从土层中吸水。这些特性可能对所得观察结果有利，即与二个冰草种群相邻生长的 *Artemisia tridentata*，它所吸收的标记磷酸盐有 86% 来自与 *A. spicatum* 接触的介面，只有 14% 来自与 *A. desertorum* 接触的介面（图 10-61）。割去丛生冰草确实提高了北美蒿灌丛的磷酸盐吸收率速，这证明刈割前丛生冰草在从土壤中竞争养料。因为磷酸盐在土壤中是高度固定的，竞争植物的根或与其共生的菌根真菌菌丝必须彼此十分接近。

要成为地上及地下的成功竞争者，植物需要高 SLA 和 SRL，这就需要一个低组织质量密度。在肥沃草地上的竞争种群必须具有低的叶片和根质量密度。

5.4.3 可塑性

在前几章，已讨论过光合作用、呼吸作用和生物量分配对光照和氮供应待环境因素的适应性。适应性强反映了一个基因型对一个特定性状的表型可塑性；而某一性状可塑性相对较小有可能是其它性状可塑性较大的结果。例如，一种高山植物 *Stellaria longipes*，其形态可塑性小（茎秆长度）就是因为生理可塑性大（乙烯产生量）的结果。两种特性都与相同的环境信号（风压）直接相关，表达的表现型对植物适应性作用明显。另外，根和叶片间生物量分配可塑性高，会使植物对养分供应或光照的反应上生长率可塑性低，所以不同环境间这种差异相对较小。

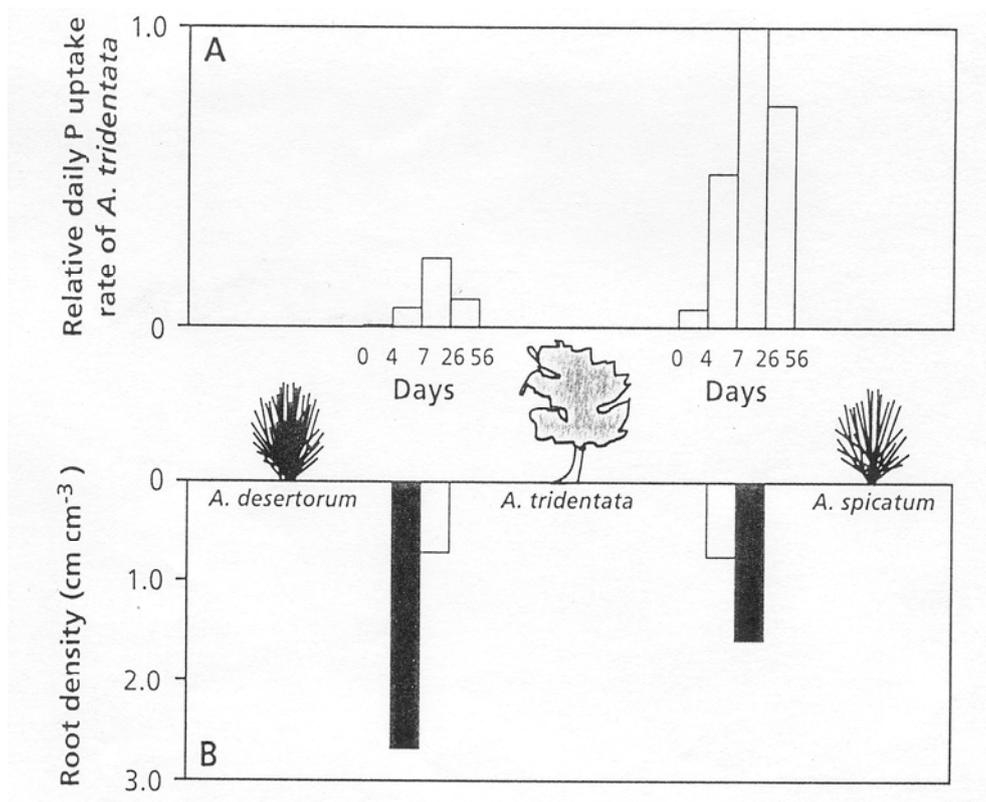


图 10-61 A, 三齿蒿在自然冰草(左)和引进冰草(右)植被土壤中对磷的相对吸收速率; B, 冰草(实心)和三齿蒿(空心)的根系密度。

据研究,高可塑性可使植物不断开拓未耗尽的环境,使其在空间上和时间上不断变化的环境中保持优势,即维持资源的获得和保持适应力。相反,在预期资源供应少的地区,使植物生产限制在低的水平上,且与生长慢相关联的保存已获得资源的对策应优先考虑。鉴于某个性状可塑性较高可能是由另一个性状可塑性较低引进的,因此上述这种论点难以佐明。

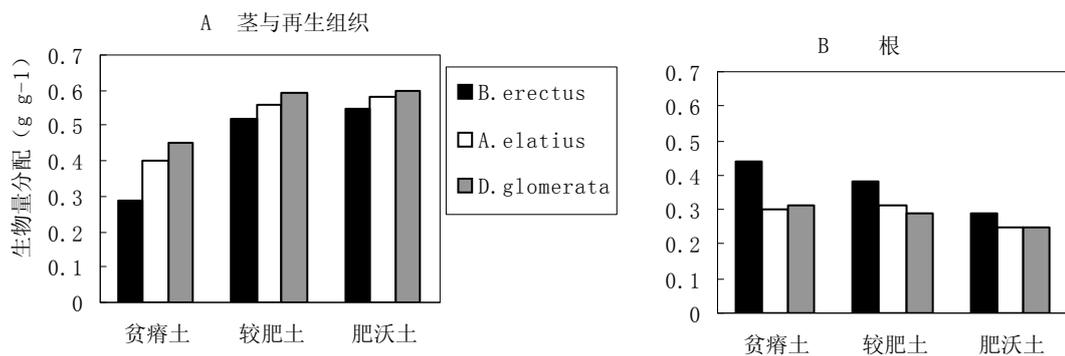


图 10-62 长于三种不同土壤肥力下的三种丛生冰草的茎与再生组织,根的生物量分配

有实例证明,较高可塑性与特定环境下的竞争力有关。迟演替的种群与早演替的种群相比,有较大的潜力对遮阴进行光合特性的调整。一个经典例子就是茎秆伸长对遮光的反应。遮光也抑制双子叶植物的分枝和多年生黑麦草与多花黑麦草这些禾本科植物的分蘖。这种可塑性反应在植物与相邻植物的竞争中可能很重要。为了确定植物色素系统对于植物识别相邻植物和此后一些反应的重要性, Ballare 等(1994)以充分表达植物色素基因的烟草转基因植物作为材料进行研究。这些转基因植物对红光/远红光比以及相邻植物的反应明显较小。在这样的转基因植物群体中,较小的植株很快受其相邻植株的抑制。这些结果表明,在植物与周围植物竞争时,很大的形态可塑性起有重要作用。

其次,是对风的可塑反应性问题。在讨论高山植物和 *Stellaria longipes* 的北美大草原生态型时,已得到了充分证明。这些种群茎秆伸长表型可塑性的生态差异与海拔梯度的风速有关。风造成的胁迫越大,茎秆伸长的可塑性越小。

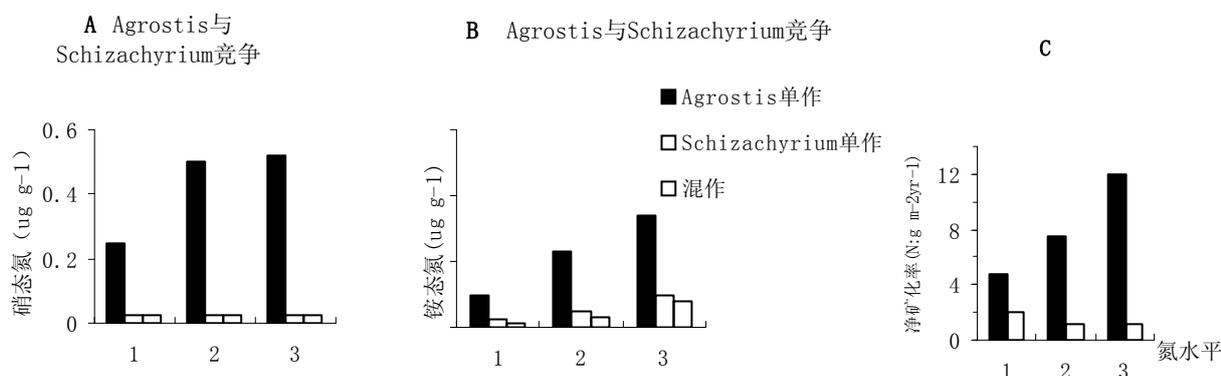
现有资料尚难以对养分供应的差异下结论。高资源环境下快速生长种群与低资源环境下慢速生长种群一样,在分配系数如根量比和茎秆量比上变化较少或变化相似。这一点可用三种丛生冰草来说明,它们在不同土壤肥力的草地上共生(图 10-62)。数据整理很复杂,因为可塑性差的草种雀麦与其他两种草(燕麦草和鸭茅)相比,茎秆和株型较小。因此,在养料供应水平较高时对光的竞争可能会起作用。这一点是不是反证了快速生长种群可塑性较大的假说呢?调查表明,大多数种群不存在这种相关性。例如,在自然草地上比较植物时,一种可替代的解释是:具竞争力的快速生长草种与慢速生长草种相比,在养料供应水平相对高时集光能力和吸肥力较高,即使在使其生长率下降的肥力较低的土壤中也是这样。因此,生长率相似时,先天生长慢的草种与先天生长快的竞争者相比,其组织营养期较长。这样,它们将更趋于提高根量比。不是揭示较大的可塑性,这种反应反映了养分吸收力有限的结果。这留给我们一个不很清楚的问题,即怎样验证快速生长种群对养分供应有较大的可塑性这样一个有趣的假设。

总之,高资源环境下的快速生长种群,某些性状可塑性较大,如对阴暗、周围植物和风反应的光合特性和茎秆伸长率。在对养分供应的反应上,植物地下部性状和形态可塑性如何,尚难以定论。

5.5 与特定资源竞争有关的性状

5.5.1 养分

我们已经阐述了快速生长与低养分供应耐性之间“交易”的生理基础。有证据表明生长在瘦土上的种群可将资源降到潜在竞争者可用水平之下吗（如低 R^* ）？导致资源下降的过程又是怎样？关于 R^* 假说，最明确的证明来自一个田间实验。在实验中，几种自然生长于不同土壤肥力下的多年生高原草种进行单一种植，且在几个不同土壤肥力下竞争。三年中，生长较慢的种群单作与高肥地高 RGR 种群单作相比，降低土壤硝酸盐和铵浓度的速度较慢



(图 10-63 一种快速生长的早熟北美牧草(*Agrostis scabra*)与一种慢速生长的晚熟北美牧草(*Schizachyrium scoparium*)在各自单作及相互混作情况下的土壤硝酸盐浓度、铵浓度和净矿化率

图 10-63)。

另外，土壤硝酸盐的浓度，快速和慢速生长种的竞争处理与慢速生长种单作处理一样低。这与快速生长种更快地消亡是一致的。与实验中竞争获胜有密切相关的性状是高的根生物量分配和低 RGR。高的根分配是与氮下降有密切相关的植物性状。低 RGR 可降低损失率，提高对低供应率的耐性。其它可能与养分竞争有关的性状是什么呢？

生长在瘦土上的植物种的吸收动力学不可能导致低的土壤溶液浓度。典型的是，这些种的养分吸收 I_{max} 较低，且 K_m 与生长在肥沃地的种不同。吸收动力学对土壤溶液浓度的影响，对于可移动养分较大（如硝酸盐），而对阳离子（如铵）和磷酸盐较小。在特定养分条件下，一些种往往具有另一些种所不具有的开发养分来源的能力，如非溶性磷酸盐或无机氮，但这并不能解释土壤中有效无机养分的下降。生长在养分竞争环境下的大多数种必须具有发育良好的菌根，所以种间菌根联合体大小的差异不能说明不同的种降低土壤养分浓度的能力。

瘦土上生长的植物种降低养分的原因很可能是微生物固定养分，因为适应这种土上生长的植物残渣质量差且数量少。这些种的残渣氮和磷酸盐含量低，这样净矿化率也低（图 10-63）。另外，残渣主要部分是根，它们与叶片相比，组织养分浓度较低，且分散在整个土壤中，这样固定区与吸收区一致。

养分贫乏的地区，具有最丰富的植物种群。在有些地方，激烈的养分竞争是生存的关键，那么许多种是怎样共生的呢？有一些特定的性状使一些种能利用其它种不能利用的难溶性

磷。尽管对不同形态的氮偏爱性选择因植物种而异，但大多数植物种具有吸收各种可溶态氮及根据供应情况调节其吸收和合成的能力。外生菌根会破坏蛋白氮，使植物不能直接利用。许多情况下，一个群落中多个物种竞争性共生不是简单地利用特定资源和降低单种资源的能力；它涉及到许多性状和抵抗不同环境的细微差异。

5. 5. 2 水分

抗旱植物吸取土壤水分的机制业已清楚。一个物种越耐低水势，它越能使土壤含水量降低。当土壤水势降到潜在竞争者不能忍耐的水势以下时，从土壤中再也不吸取水分。使一个物种在低水势下仍保持活性的特性有：渗透压的调节和对根或叶片水势相对不敏感气孔导度。

蒸腾是向大气散失水分和密集植被土壤干燥的主要途径。使含水量下降最大的物种并非是那些对低有效水抗性最强的种群。通常，抗旱力最大的物种有一套组态和生化性状，使之能保存水分（如 CAM 和 C₄ 光合作用，低气孔导度，茎秆低导水率等）。当水分充足时，多数植物增大气孔导度和水分散失。在一个混合物种群落中，水分损失量最大的种群不是那些抗水分胁迫的种群。在抗性较小的物种休眠后，抗旱植物可能在水分吸取的最后阶段发挥着重要作用。在沙漠中，存在着多种多样的生命形式和生理效应，表明在干旱环境下有许多有效的竞争途径，但并非全部都与与抗低土壤水势有关。沙漠中其它的有效竞争模式包括避旱和在水分充足时快速生长。

根通常通过干土层到达含水量高的深土层。在干土层中，土壤衬质势可能比根木质部的水静压要小。水分可以从根部转到干土中，根可以在土层间形成一个水分运输桥梁。在湿土和干土相间的土壤中，以匍匐菌丝相连的植物能运输相当量的水分从一个土层到另一个土层。

根和土壤间导度低或土壤导度低可能阻碍水从根中渗出。水通道蛋白夜间下降，减少水分在干燥土壤中的散失。水分从根渗入土壤可能被认为是一种不良的过程；但夜间释放的水分可在日间再利用。另外，湿土可促进根部养分吸收和延长共生微生物的活性。湿土也可阻碍与干土接触时从根部发出化学信号。一些籍静压上升的水分可被浅根竞争植物所利用。在北美洲西部的大盆地沙漠，有一种浅根冰草，它利用的水分中有 20%到 50%来自相邻北美蒿灌丛籍静压上升的水分。糖槭树（*Acer saccharum*）也能籍静压上升为生长在其下的草莓树提供 46%到 61%的水分。静压上升多的大的植株个体易获得水分，且要比浅根种长的高；所以它们不会因竞争而受到严重影响。

5. 5. 3 光

由于两个原因，光的激烈竞争很少与地下资源的激烈竞争相一致。首先，地下资源充足是形成密集冠层，从而造成激烈的光竞争的先决条件，这种光竞争是在水分和养分对植物生长限制作用不大的情况下发生的。其次，地上部和根竞争的平衡限制了可同时分配给地上和地下的资源生物量。那些光竞争成功的物种往往是地上分配率较高的树。

和水分一样，光有效性下降最多的物种是那些不耐弱低光的物种。高大且叶面积系数大的物种光获得率高，而林下植物和迟演替的物种多为耐阴植物。因为光是一种很强大的直接资源，光的竞争通常是不平衡的，与较高的种相比，光对矮的种影响较大，下层物种对上层物种的影响不明显，至少就光竞争来说。

5.5.4 二氧化碳

在大气中，二氧化碳混合相对较好；所以与养分、水分或光相比，植物吸收引起的局部 CO_2 耗竭区较小。但是，光合作用常受 CO_2 的限制，尤其 C_3 植物。比较植物的光合作用方式，发现因大气中 CO_2 浓度的不同，物种的竞争力也不同。例如，预计光合强度在 35 Pa CO_2 时达饱和的 C_4 植物，其生长对全球大气 CO_2 浓度升高的反应要比 C_3 植物弱。为了证明这一点，Johnson 等（1993）在竞争条件下比较了 C_3 与 C_4 植物的生长， CO_2 的浓度范围为工业时代前的水平到现在的 35 Pa 。如同预料，在高 CO_2 水平下， C_3 植物光合作用和生长的增量要比 C_4 植物大。而在低 CO_2 浓度下， C_4 植物比 C_3 植物增产； CO_2 上升时， C_3 植物是竞争优胜者（图 10-64）。如何估计图 4 中有关数据所表明的竞争力的变化呢？为了回答这个问题，在墨西哥北部用已知年代的土壤有机物分析 ^{13}C ，以便估计在更新世晚期和全新世早期间 C_3 和 C_4 植物相对数量的变化。结果表明，大约 9000 年前， C_3 物种有一个增长过程，南极冰的消融期表明，大气 CO_2 浓度有一个快速增长过程。来自粪堆的植物巨型化石表明，植被变化与干旱度的增加相一致，这利于 C_4 种。除气候变化外，植被变化很可能是由于大气中 CO_2 浓度上升所引起的。

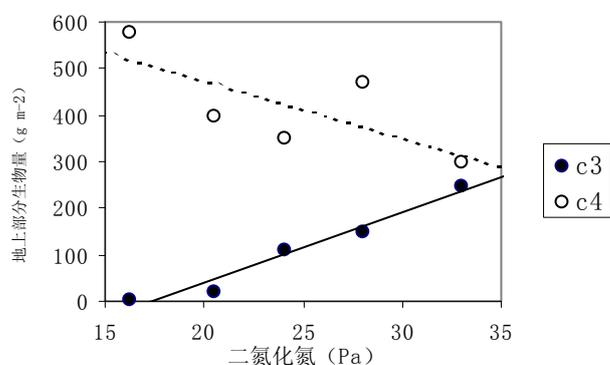


图 10-64 得克萨斯热带稀树草原种子库的 C_3 和 C_4 种群在 15 到 35 Pa CO_2 浓度下生长 13 周后的地上部生物量

有证据表明, 大气 CO₂ 浓度的上升使 C₃ 植物比 C₄ 植物受益更多, 这种证据来自对侵入性木本 C₃ 豆科植物 (蜜牧豆树) 的研究结果。在以往的 150 多年中, 这种侵入种在北美 C₄ 占主导的草地上大量增加。当其单一种植时, 与历史上较低的 CO₂ 水平相比, 在目前的大气 CO₂ 水平下, 它的地下生物量、N₂ 固定量和水分利用率都有所上升。与小须芒草 (C₄ 植物) 竞争, 对生物量无影响。CO₂ 水平的上升可能有利于其竞争, 但这种灌木避开与相邻草种竞争的对策可能更为重要。

当 CO₂ 浓度继续上升时, C₃ 种群还将继续遍布世界并以减少 C₄ 物种为代价吗? 在 34 和 62Pa 左右的 CO₂ 下, 羊茅和小麦的竞争力分别比高粱或稗 (C₄) 要高。Drake 等以 C₃ (主要为 *Scirpus olneyi*) 和 C₄ (莎草, *Spartina patens*) 为材料, 研究 CO₂ 上升对自然生长状态下盐沼植被的影响。CO₂ 上升 4 年后, *S.olneyi* 的生物量大量增加, 不管是其单独种植还是与莎草混种。CO₂ 上升对生长在单一群落的 *S.patens* 的生物量几乎无影响, 但在与 C₃ 莎草竞争生长时, 生物量下降。

现有结果表明, 工业革命以来, C₄ 植物的竞争力在下降。随着大气中 CO₂ 浓度的进一步上升, 它们可能会陆续退出原长地。CO₂ 浓度上升与温度提高的相互作用影响了植物的生长方式, 这种生长方式与植物对 CO₂ 浓度上升的单独反应完全不同。因为 CO₂ 上升而引起的气候变化很可能对 C₃ 植物与 C₄ 植物的竞争有负面影响。温度提高和气候干燥可能对 C₄ 草种有利, 从而导致 C₄ 物种扩展。

大气 CO₂ 浓度升高会改变其它环境资源的获得, 从而以难以预测的方式改变竞争平衡。在干旱的北美大草原, CO₂ 上升引起土壤含水量提高, 从而导致植物气孔导度和蒸腾下降。土壤含水量提高有利于高大 C₄ 草种对 C₃ 草种的竞争, 这与所预料的光合作用对 CO₂ 的反应正好相反。最近有一种观点指出, 现有 14 个有关 C₃ 和 C₄ 植物竞争研究, 有 13 个是在相对肥沃的土壤上进行的, 在这些条件下, 可以想像, 光合作用与生长和竞争力的关系最密切。目前, 对另外 90% 的地球表面上 CO₂ 是怎样影响竞争的, 人们几乎一无所知。

依赖于大气 CO₂ 浓度的 C₃ 和 C₄ 植物的竞争结果, 启示出光合作用是决定竞争性互作的一个主要因素, 但如果我们仅以 C₃ 植物作对比, 情况仍是如此吗? 有关“侵入”物种和早期演替木本物种及最终取代这些植物的物种的大量光合作用, 已有不少报道。演替要比仅为竞争性互作复杂的多。不象常规的体育比赛, 在演替竞争中, 经焚烧或暴风摧残植被后, 没有单个赢家。处于优势的一些物种, 在竞争的某一时期是胜利者, 因为它们可以有一段时间积累足够的碳和养分确保继续参与竞争。可通过营养再生、种子贮存库或通过分配到其它部

位等方式进入以后的竞争,但它们的前提条件是在营养生长的某个阶段要积累足够的碳和养分。在演替中,竞争确实起作用,且在演替后期,早演替的物种是弱的竞争者。在美国南部,两个外来藤本植物, *Pueraria lobata* 和 *Lonicera japonica*, 是主要的杂草。与当地的许多藤本植物相比,它们的光合速率十分相近。显然,这两个外来种强的繁衍性不能归因于高的光合速率。

5.6 植物之间的正向互作

不是所有植物之间的互作都是竞争性的。植物常常会改良周边环境和促进其生长及存活,特别是在幼苗期和在物质环境或水分及养分严重受限制的生长地带。

在干热环境中,往往在有其它植物保护的遮阴区首先长出幼苗。在幼苗期,在沙漠中圆筒掌 (*Ferocactus acanthodes*) 死亡率高是因为其热容量低。处于其它植物遮阴下的幼苗,要比裸露下的幼苗低 11°C , 且只能在阴凉区存活。在栎树 (*Quercus*) 沙漠,通过减少干燥度和蒸发热量,在盐沼泽地,通过减少土壤蒸发和盐分积累,遮阴均有积极作用。深根植物提高液压增大了水势和促进相邻植物的生长。

促进作用还有养分有效性提高。最典型的例子是在早期演替和其它低氮区,有 N_2 固定种的形成。 N_2 固定植物的高氮残渣分解提高这些环境中氮有效性。其它情况下,有机物增加了下层植物的水分和养分。其它有利之处还有土壤的氧化作用、土壤的稳定作用以及保护物质避免食草动物和授粉动物的侵扰等。

现实世界中,植物间的互作是竞争性和互利性的复杂混合体,两者通常是同时发生的。例如,在阿拉斯加的冰川湾,桤木属 (*Alnus sinuata*) 是一种对云杉 (*Picea sitkensis*) 产生综合影响的早期群落,而云杉是最终演替优势物种。桤木通过增加氮和有机物加速云杉生长,但遮阴和根部竞争对云杉生长产生负影响。同时,桤木残物埋藏幼苗,并为食种子动物提供栖息地,这样增加了幼苗的死亡率。经过长期作用,桤木的这种综合作用是降低云杉密度和提高云杉个体生长。在许多研究中,都发现了与此相似的竞争和互利作用的综合体,一种植物对另一种植物的净作用常随时间、气候和演替期的不同而有所变化。

5.7 植物与微生物的共生体

植物与微生物共生体间的共生关系会对竞争结果产生强烈影响。许多演替早期的木本物种(如在焚烧后)是固定 N_2 的豆科植物。当土壤中氮水平上升时,其固定 N_2 率下降。在演替后期,这种先锋作物可能被食植性的节肢动物所食。为了固定沙丘而从澳大利亚引入南非的金合欢 (*Acacia saligna*) 的竞争成功,部分归功于其与根瘤生物的共生。

如果竞争植物是菌根,那么也需要考虑其外部菌丝获取养分的能力。如果它们共用一种

外部菌丝，那么存在于植物间的竞争将是外部菌丝获取养分。菌根的影响能改变不同种群间的平衡吗？当羊茅（*Festuca ovina*）幼苗生长在贫瘠的沙地时，在与其它种幼苗竞争中，生长有 VAM 时要比缺乏 VAM 时差。而许多竞争种群的幼苗，除无菌根种群外，大多生长较好。比较多年生黑麦草（*Lolium perenne*）和双子叶植物车前（*Plantago lanceolata*）的 RGR，单独生长或竞争生长，有或没有 VAM，结果表明，当植物单独生长时 RGR 相近，且与其菌根状况无关（图 10-65）。而当竞争生长时，菌根植物车前 RGR 较高，而无菌根植物正好相反。这表明在草地上车前很可能依靠菌根共生。

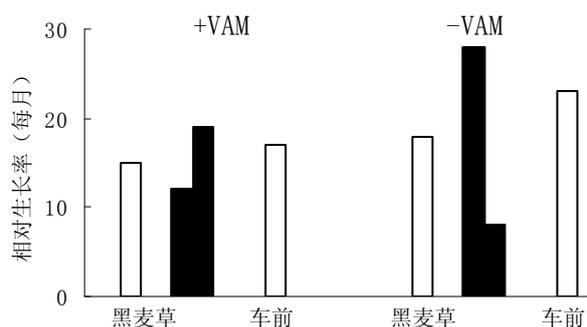


图 10-65 温室中于高温灭菌、养分缺乏的草地土壤上的黑麦草与车前的相对生长率
注：两种植物单独生长（空白柱），两种植物共同生长（黑柱）

当物种对菌根的依赖性不同时，竞争互作更为复杂。例如，两种北美大草原的草种，大须芒草（*Andropogon gerardii*）98%依赖于共生，洽草（*Koeleria pyranidata*）只有 0.02%依赖共生。当成对竞争时，大须芒草在有菌根真菌时占优势，而洽草在真菌缺乏时占优势。另外，当与另一种菌根较少的加拿大野黑麦（*Alymys canadensis*）竞争时，菌根上真菌以相似的方式影响竞争的效果和反应。在它们的自然栖息地，大须芒草在温暖季节生长，而洽草和加拿大野黑麦在土壤温度较低时生长最快，因为低温限制菌根的营养吸收。

一些草本先锋植物是无菌根植物。这些植物在演替早期生长良好，是由于它们具有从可用性极低的资源中释放磷酸盐的特殊本领或由于其磷酸盐获得能力大。在后期，菌根种群可遍及和取代无菌根种群。在与无菌根一年生芸苔的竞争中，当植物大小相似时，黍（*Panicum virgatum*）的生长和养分吸收率都有所下降。另一方面，无菌根芸苔的生长与其在单一种植时是一样的。啃食牧草的菌根真菌弹尾目（节肢动物门）的存在增加无菌根芸苔的竞争优势。弹尾目饮食 VAM 菌丝提高无菌根芸苔的氮吸收。当无菌根的芸苔幼苗不得不与提早三周发芽的菌根植物黍竞争时，情况却好相反：芸苔受到了竞争的负影响，而较大和较老的黍却不是这样。其原因部分是由于一年生无菌根植物逐渐被多年生菌根植物所取代。菌根真菌释放的利它化学物质在这种取代中可能起着十分重要的作用。这样，无菌根种群的萌发和幼苗生

长会受到根际菌根菌丝的抑制（图 10-66）。当磷肥抑制菌根微共生菌时，对根生长的有害影响和无菌根种群的功能可能会减弱。这可能会导致我们得出错误的结论，即施磷肥而生物量大大增加的植物，其生长受磷酸盐的限制要比菌根植物的生长更严重。

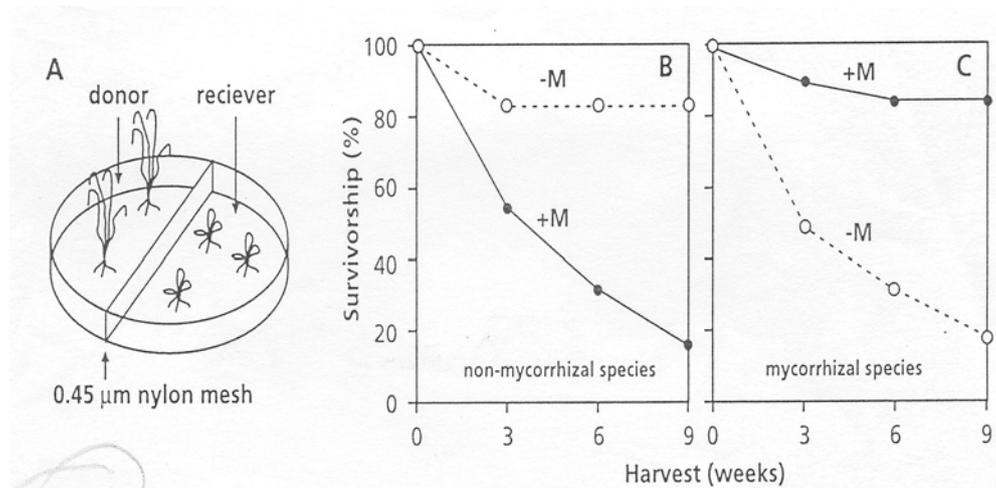


图 10-66 A, 分析菌丝对有菌根和无菌根幼苗存活率的实验设计; B, 菌丝对无菌根蚤缀幼苗存活率的影响; C, 菌丝对有菌根植物百金花幼苗存活率的影响

菌根真菌会对无菌根植物产生不良影响，但相反的情况也会发生。当大豆 (*Glycine max*) 在无菌根种群异株荨麻 (*Urtica dioica*) 的邻近处生长时，大豆根通过菌根真菌的传染作用而受到抑制（图 10-67A）。一种对真菌有毒的植物凝血素明显抑制真菌菌丝的生长，这说明这种植物凝血素可能与无菌根种群的存在对菌根植物生长的影响有关（图 10-67B）。因为这种植物凝血素的作用，在首次施肥后 1 小时达最强，而后减弱，即使再施肥也不起作用，所以菌根真菌可能有一套抵御这种植物凝血素的机制。然而尚无证据证明这一假说。其它对几丁质有高亲合力的植物凝血素没有抗真菌的性能。需要进一步肯定的是，来自异株荨麻根部和地下茎的植物凝血素是否是这种无菌根植物对周围菌根植物产生影响的一个主要因素。

采食活动对竞争的相互作用也有很大的影响，它依赖于食草动物的选择力。被选择性地啃食的植物，由于防御力低或其它原因，与不被啃食的相邻植物相比，竞争力总是较小。在无选择的啃食中，缺少良好抵御机制的种群明显地更耐啃食。

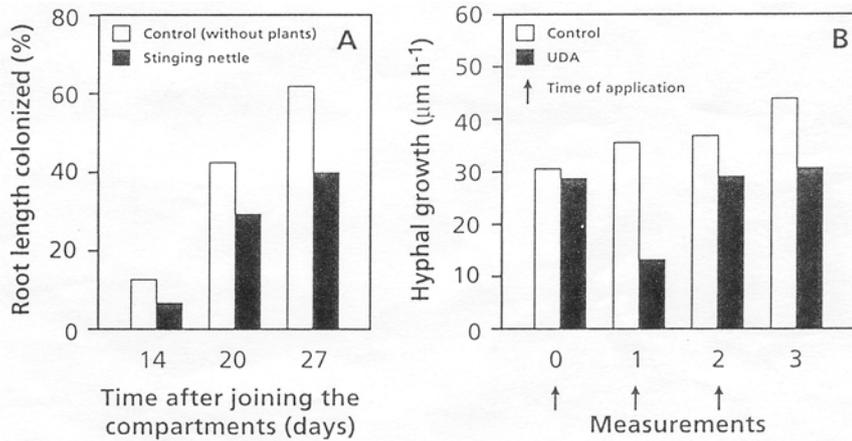


图 10-67 A, 有荨麻生长和没有(对照)的土壤中菌丝的扩展; B, 荨麻木质素对真菌菌丝生长的影响

5.8 演替

在干扰后的种群组成的演替变化是早期和晚期演替物种栖息、生长和死亡的最后结果。在演替变化中, 竞争作用和互利作用都起着重要的作用, 在整个演替过程中, 起决定作用的种群组分变化与可预测的生态生理预变化有关。最初建立的群落生理, 在原初演替(植物首次定居)和再次演替(焚烧或农耕后植物再次在先前生长的土地上定居)之间有很大的不同。原初演替时土壤中所含氮素和有机物少。

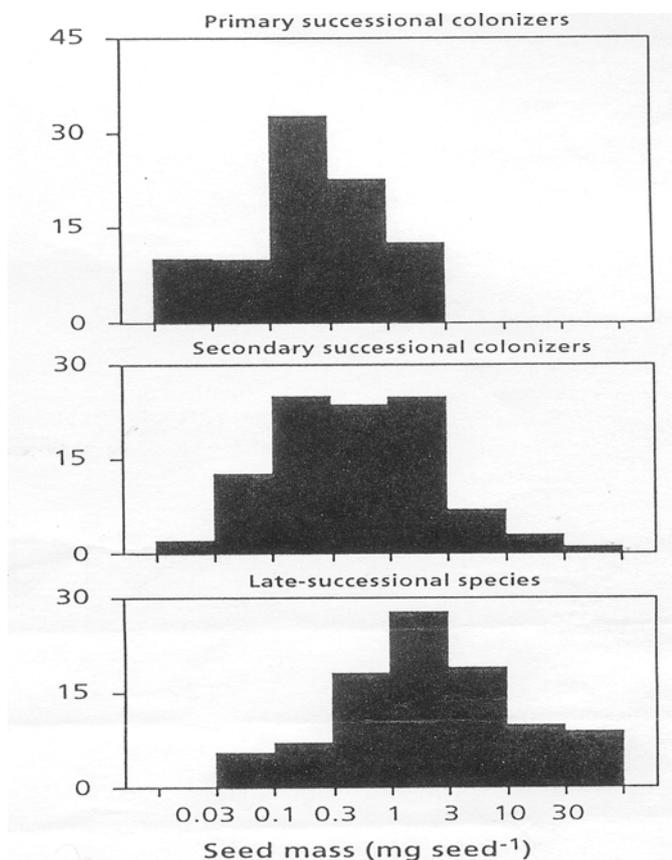


图 10-68 原初、再次和后期演替群落英国植物种的对数频率分布

原初演替的土壤缺少埋种坑，需要群落自行散落种子，而再次演替的土地既有埋在土中的种子，也有散落播种。原初演替的早期群落，它们的种子要比再次演替的种子小，同样地，再次演替的种子比以后演替的种子小（图 10-68），这可能是因为许多原初演替群落比再次演替群落分布范围更广。后期演替的群落种子较大，说明在生长繁盛地带竞争更为激烈。

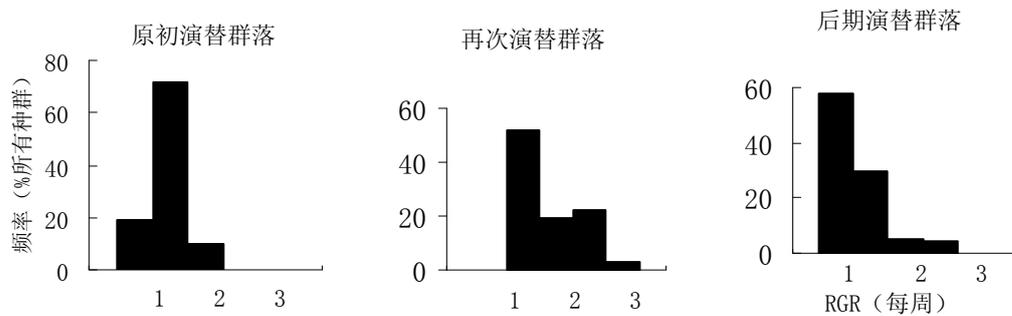


图 10-69 原初演替群落、再次演替群落和后期演替群落的 RGR 频率分布

在适宜的实验条件下生长，原初演替种群要比后期演替种群生长快。另外，原初演替栖息地的种群，RGR 要比生长在肥沃地的再次演替种群低（图 10-69），这表明在定居种群中低土壤肥力选择那些具有低 RGR 性状的种群。

早期演替的树或灌木比后期演替的植物具有较大的单位叶面积光合强度（表 10-20）。列于表 1 中的灌木光合作用的光饱和率与最终的顶极树种山毛榉属（*Fagus sylvatica*）的光饱和率相比，只低 $3\sim 4\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，很明显，高光合速率并不能说明早期种群会被后期种群所取代的原因。

与光合作用相类似，很明显，早期和中期演替的种群要比后期演替的种群有更大的吸肥能力（图 10-70）。这反映了定居种群的高生长潜力和高养分需求。

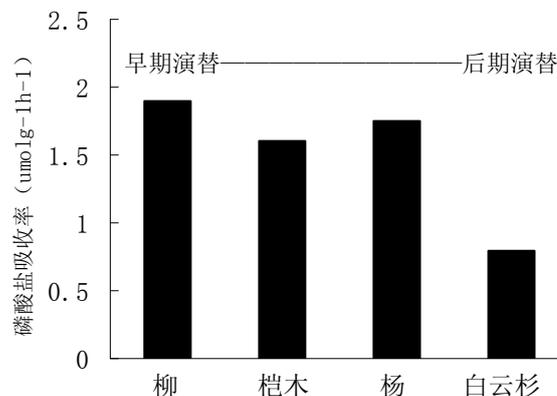


图 10-70 长于温室的阿拉斯加原初演替洪泛区树苗切根的磷酸盐吸收率

在演替期植物的死亡通常是由食草动物引起的。后期演替的种群与早期演替的种群相比，其长寿叶片具有较高浓度的防御混合物和较差的食味（图 10-71）。

总之，演替期间的生态生理性状变化与种群中较早表达的性状相同，相对于在低资源地带，这些种群在高资源地带竞争较为有效，这说明演替期间引起了种群替代的竞争平衡上的变化。

表 10-20. 绿篱中一批中欧木本植物的光合性状

| 单位光合能力 | 种名, 演替时间, 竞争力 | | | | |
|---|---------------------|---------------|------------|------------|---------------------|
| | 黑刺莓 早期先锋 竞争力低 | 欧洲黑刺李 后期先锋 | 山楂 后期演替 | 田槭 后期演替 | 茶鹿子 后期演替 林下灌木 |
| A_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) | 11-15 | 9-12 | 8-12 | 8-11 | 6-14 |
| A_{max} 时气孔传导率 ($\text{nmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) | 150-250 | 350-450 | 350-500 | 150-200 | 150-350 |
| 单位叶片氮光合力 [$\mu\text{mol g}^{-1}(\text{N})\text{s}^{-1}$] | 8.6-11.6 | 4.7-6.3 | 3.6-5.3 | 4.3-5.9 | 4.5-10.5 |
| 单位叶片磷光合力 [$\mu\text{mol g}^{-1}(\text{P})\text{s}^{-1}$] | 83-113 | 56-75 | 30-45 | 44-60 | 62-144 |

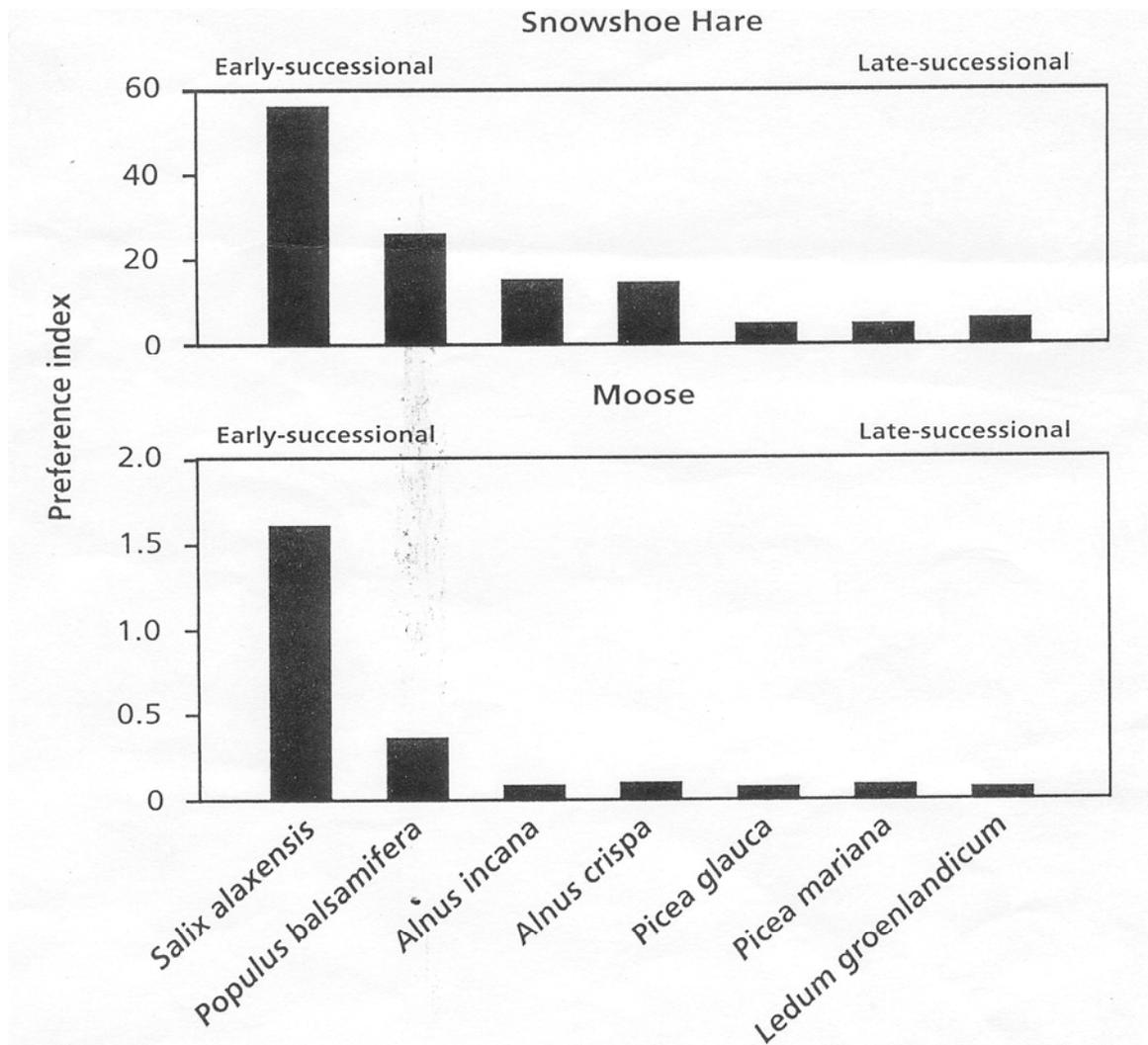


图 10-71 阿拉斯加初级演替泛滥平原两种食草动物对植物不同种的偏爱性

5.9 结语

没有一个唯一的生态生理性状能使一个基因型具有竞争优势。竞争结果可能由于突发事件如洪水，霜冻，或干旱而不同，一个基因型如能较好地适应这些变化就能存活，而其它基因型将被淘汰。一个环境中的优势性状（如低组织密度）可能会在另一个环境中成为劣势性状，在养分缺乏时低组织密度会导致较大的养分损失。在许多生理性状中，那些适应性性状在不同环境中取得竞争成功是最为关键的。

竞争优势可能基于植物的一种次要代谢（如有害于其它植物的拮抗化学物质的释放，溶解被固定的养分或沉淀有害土壤成分的混合物的分泌，螯合重金属的化学物的产生，或减少食草动物侵害和病害影响的防御混合物的积累）。

如果植物不产生这种防御混合物，那么它们可能在肥沃的环境中生长得更快。而在较长时期中，这样的植物会死于害虫或病菌的侵害，如欧洲的蔷薇（*Crataegus*）和许多澳大利亚

的金合欢。当一些种群在一个缺乏害虫的国家推广时，这些种群可能会变成入侵种群（如来自于澳大利亚的金合欢，它被引入南非用于固定沙丘）。

不同植物性状的表型可塑性大（如光合性能，养分获得率，和茎秆伸长率）可能也有利于竞争中获胜。另外，竞争优势可能依赖于与其它生物的互利关系。

6 食肉植物

6.1 引言

自从一个多世纪以前 Charles 和 Francis Darwin (1875, 1878)对 *Drosera* 的食草习性进行了的经典研究以来，有关捕获动物在食草植物营养中的作用的研究报道已有很多。猎食包括捕获及此后对捕获动物的消化。这在动物界是一种很普遍的营养形式，但在植物中非常少见，仅涉及到 7 个属的几百种植物。食肉植物一般限于炎热、潮湿且营养贫乏的环境。这种分布模式启示出，存在着猎食对植物生存最为有利的环境条件。但是，食肉植物分布上的有限性也表明，猎食习性所需的成本使猎食不能在许多环境下进行。这些成本包括猎食组织中光合作用水平的降低。

6.2 与捕获有关的结构和捕获物中吸取营养

毫无疑问，食肉植物具有一些非常特异的结构，如粘毛、膀胱状吸盘和嘶咬器官等，当猎物接触到捕获的敏感部位或陷阱时，就被这些结构所捕获。这些陷阱通常含有水分，是宜于许多小动物栖息的生态小生境，其中一些小动物完全藉此生活。虽然严格地说，*Capsella bursa-pastoris* 并不是食肉植物，但它在发芽的种子周围有粘液层，具有捕获和消化线虫、原生虫和细菌。

有些食肉植物通过捕获器边缘生产蜜露吸引猎物。蜜露的分泌相当活跃，这一过程所消耗的碳可达植物碳总支出的 4-6%。另外，这些植物通过特异的腺体分泌粘性物质。所有食肉植物均为绿体，进行 C_3 光合作用。因此，碳不可能是这些植物从猎物获得的主要元素，尽管也有一定的吸收。食肉植物自然分布于营养贫乏、湿润的酸土上，但 *Pinguicula* 除外，它生长在石灰性土壤上。大多数食肉植物根系发育差，至少有一些种没有菌根。一般认为，猎食性是对贫乏土壤的一种适应，它们的无机营养主要来自猎物。增加猎物对食肉植物的生长有促进作用，这在植物自然生长的条件下亦是如此。但是，食肉植物在不同的土壤养分供应水平下对猎物都有反应，这说明猎物对生长的促进作用并不完全是由于额外补充营养的结果。

氮是从猎物中吸取的最主要的元素，这在高大、直立或攀缘的 *Drosera* 中尤为突出，这种植

物从猎物中吸取的氮可达植株总量的 50%，而匍伏生长的 *Drosera* 吸取的氮较少，在 12-32% 左右。食肉植物很可能从猎物得到其它元素。

当昆虫稀少时，腺体叶从捕获 *arthropod* 得到的氮可能很少。利用稳定性同位素技术已经表明，猎物中 76% 的氮被转移至 *Drosera* 的各个器官。但是，在自然条件下，这种植物从猎物中得到的氮总量仅为其总需要量的 11-17%。在这种环境下，有一些特殊的小甲虫，它们并不粘在腺毛上，而是吃粘在叶毛上的其它小动物。腺毛可能具有阻碍食草生物的功能，也可能仅仅是历史留下的一个痕迹。这一事例说明，有关猎食习性在自然条件下从猎物中获得营养的实际作用，还缺乏定量性研究。

6.3 某些案例分析

本节介绍学常作为生态生理学研究对象的一些食肉植物的事例。

6.3.1 维那斯捕蝇树 (*Diinaea muscipula*)

最奇妙的一种猎食植物是维那斯捕蝇树，它产于北美。捕物器由两个与叶柄相连的环组成。每一个环上有三根触毛。这些毛的机械性触动可使捕器迅速关闭，这是在植物中已知是最快的运动，由于非常之快，即使是最警觉的昆虫也难以逃脱。捕器中的 6 根毛任何一根，必须在 20 秒种内刺激 2 次，在相同时间内对 2 根毛进行刺激具有同样的效果。触碰任何一根毛均会产生作用势，并在环表面上扩大。关闭捕器至少需要两个作用势。细胞壁中的钙对于作用势的形成是必不可少的。缺钙条件下，作用势不能形成。细胞色素链的抑制剂、解偶剂和阻碍钙通道的化合物均捕器的功能。目前，对于钙在导致捕器关闭的信号传导中起有什么作用，是直接的还是间接的，还不清楚。

捕器关闭与下表皮细胞的细胞壁延伸增加有关。增加下表皮细胞的延伸，同时提高组织的紧张度，导致捕器关闭。组织紧张度增加是由于叶肉细胞的弹性相对于表皮细胞而言提高的结果。相对刚性的上表皮和下表皮细胞的存在，在捕器张开时，阻碍膨胀组织的细胞增加膨压。使捕器关闭的延伸性的变化，并非是细胞酸化的结果，而在生长素诱导细胞壁特性发生类似的变化与细胞酸化有关。

捕器关闭分两步进行。第一步是机械刺激触发的运动。机械刺激后如无化学刺激，捕器通过上表皮的生长而逐渐张开。如有化学刺激物，那么捕器紧紧关闭，并通过特异腺体分泌消化酶（蛋白酶、磷酸酶，DNA 酶）和粘液。捕器张开过程较慢，需要上表皮的延伸。捕器的张开与关闭仅在一定的时间内才会发生：即要上表皮和下表皮达到最大长度。

6.3.2 *Utricularia*

许多 *Utricularia* 种是水生植物，长在营养贫乏的浅水中。在茎上长有膀胱，小且浸在水中。

当水生小动物碰到捕器门上的毛时，使“门”向内打开。因为打开前里面的静水压要小于外面，从而使猎物随之进去。尔后门再次关门。整个过程仅为 10-15 微秒。毛也许起着杠杆作用，但作用势也有作用。与植物外部组织相比，膀胱的静水压较低，这可能是氯从膀胱腔向周边细胞主动运输的结果。钠被动进入。主动运输可能通过图 5 描述的“两臂腺体”。氯化钠从膀胱腔向周边细胞的主动运输使腔和这些细胞之间形成的水势梯度。其结果是，水分从腔向这些细胞流动，造成膨压增加，后者反过来促进钠、氯离子和水分的被动运输，向细胞外沿植株外部的介质方向输出。面向腔的细胞膜对氯和阳离子及水的渗透性要比背向腔的膜小。看来，表皮对离子和水是高度可渗透的。

猎物的消化可能要求酶的分泌，还可能要降低 pH，这与其它食肉植物一样，但是这些过程的详细情况还不知道。

6.3.3 Drosera

附着捕器的器官，如 *Drosera* 和 *Pinguicula* 所具有的，在受机械或化学触发后可以移动。*Drosera* 叶上的触须具有捕获和消化猎物的功能，因此这些触毛，有点甚至是整张叶片，通过运动而包围猎物。部分运动是作用势触发的。触发触须弯曲 1 分钟内需要两个作用势。较慢的运动需要化学刺激物。食肉植物消化猎物要求特定的消化酶。某些酶是植物反应猎物的化学刺激物后形成的，但很有可能的是，微生物也形成某些水解酶，食肉植物利用了这些微生物的便利。

6.4 结论

食肉植物在植物界是不常见的，它主要分布在营养贫乏的环境。食肉习性的益处在于：猎物为植物提供了额外的营养，但它们的重要性还很少评定过。这种习性也要付出成本，它们包括分泌蜜露，粘液和酶所需的成本，但这些看来相对较小。更有可能的是，食肉习性的成本与光合能力下降有关，正因为如此，在营养丰富环境中食肉植物被排斥在外，因为这些环境中竞争发挥着主要作用。