

植物化学通讯研究进展

孔垂华 胡 飞

(华南农业大学热带亚热带生态研究所, 广州 510642)

摘 要 生物的信息传递是生命科学中引人入胜的研究领域之一, 生物种间种内和个体内都存在着物理和化学等各种信息交流方式。植物种间种内是否通过物理信号进行通讯交流还是一个未知数, 但邻近的同种或异种植物通过化学物质为媒介的通讯关系确是客观存在的。最近, 愈来愈多的研究证明: 许多陆生植物种可以合成并释放特定的次生物质, 这些次生物质可以通过空气和土壤两种载体进行信息传递, 尤其是在植物受到侵袭和寄生条件下。茉莉酮酸甲酯、水杨酸甲酯和乙烯等挥发性次生物质被确证为以空气为媒介进行植物种间和种内通讯的化学信号分子。植物根分泌的黄酮和氢醌等分子也可以经土壤媒介传递信息。由于在自然条件下植物根系分泌物的收集和活性信号分子的俘获及鉴定技术还未能突破, 这增加了以土壤为媒介的植物种间和种内化学通讯关系研究的难度。但无论如何, 植物的化学通讯是植物种间和种内交流的主要方式, 植物间的化学通讯关系的研究还处于突破的前夜, 这方面的任一研究成果都会引起世界性的关注。因此, 破译植物种间和种内化学通讯密码具有重要的学术价值。

关键词 植物 化学信号 通讯 茉莉酮酸甲酯 根分泌物

ADVANCE IN THE RESEARCH ON CHEMICAL COMMUNICATION BETWEEN PLANTS

KONG Chui-Hua and HU Fei

(Institute of Tropical and Subtropical Ecology, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract Bio-signalling transduction is one of the exciting fields in life sciences. There are variously physical and/or chemical modes for communication among organisms and their cells and organs. Actually, the environment is replete with chemicals, many of which have become part of a system of chemical communication. Chemical signals may operate on any of five levels of increasing complexity that correspond to cells, organs, organisms, groups and communities. It is unclear whether there is physically intraspecific or interspecific signals between plants. However, it was confirmed that plant can interpret and respond to secondary metabolites released by neighboring plants. Interplant chemical communication can occur among one species and another species of plant through air or soil media. Plant might warn each other about an imminent attack. The chemical recognition might occur between host and parasitic or associated plants. Methyl jasmonate (MJ) is a volatile chemical messenger that diffuses through the air from wounded plants, is potent in very small quantities, and starts a general signal cascade for increased production of defense chemicals in a wide range of plant families. Precursor of MJ is jasmonic acid (JA), which occur in plant tissue and is also intercellular signal molecule in the systemic resistance of plants against herbivory. When interplant communication occurred through airborne signal, JA was converted to MJ, which is more volatile at room temperature, potentially allowing it to affect both remote parts of the releaser plant as well as nearby plants. More recently, other volatile chemicals implicated in plant to plant information transfer also were revealed. Methyl salicylate, ethylene and some α, β -unsaturated carbonyls have been reported for airborne plant to plant signals. Interplant chemical signals can also mediate through soil. The root-soil interface is a site where many interactions occur between plants and their environment. Some plants exuded chemical messengers by root tissue. A few chemicals from root exudates of host plant are germination stimulants and may be recognized by associated and parasitic plant. The seed of parasitic witchweed may be rapidly germinated by hydroquinone and sesquiterpene that respectively released from graminaceous crops and cotton root tissues. Apigenin and cyclic xanthine from legume root exudates were possible chemical messages through the root-soil interface. Nevertheless, it was difficult to capture and identify active chemicals from root tissues. As a result, interpretation of chemical signal on the root-soil interface has few progresses. In a word, the chemical messenger plays an important role in plant communication. Interpretation of the chemical signals among plants will be important scientific significance.

Key words Plant, Chemical signal, Communication, Methyl jasmonate, Root exudates

植物在生态系统中占有重要地位,植物和其它生物及环境存在着各种相互作用关系,植物通过合成和释放次生物质与其它有机体建立的化学关系近年引人注目(孔垂华,2002)。自20世纪60年代昆虫信息素的研究揭示了昆虫间的化学通讯关系以来,其它动物,包括人类的化学通讯关系也被逐渐揭示(Timothy, 1990),植物面对植食动物和微生物的侵害,产生和释放次生物质进行化学防御成为近年科学研究的热点问题之一(Rausher, 2001)。那么植物种间和种内也能通过化学物质进行通讯交流吗?回答是肯定的。事实上,无论是在植物体内还是体外环境,都充满着化学信号物质,通过化学信号分子,植物可以在细胞、器官、个体、种群和群落5个水平进行化学通讯(Smith & van Staden, 1995)。植物细胞和器官间的化学信号传导近年已有较深入的研究(孙大业等,2000),本文主要阐述植物个体和种间通过化学物质为媒介的信息通讯。

1 植物的化学通讯

20年前,谈论植物间的化学通讯还是一个不可思议的事情,然而自然界中种类繁多的植物都不是孤立存在的,植物间必然存在着信息交流。在植物体内存在着化学和电信号传递现在没有太大的争议,但植物个体间,植物种间也存在着化学和电信号传递确实难以置信。虽然目前还没有任何可靠的实验证明植物间存在着光、电和声等物理信号传递,但植物种内和种间存在着的以化学物质为媒介的通讯关系却被证实,并迅速成为科学研究的热点之一(Farmer, 2001)。

很显然,陆生植物间的化学信号传递只能通过空气和土壤两种载体进行。以空气为载体的植物间化学通讯研究始于1983年,Rhoades和Baldwin两人分别在对糖槭树(*Acer saccharum*),杨树(*Populus euroamericana*)和柳树(*Alnus glutinosa*)的研究中均发现:当这些树种中的某一棵被机械损伤或受到昆虫侵食时,不仅自身,而且邻近树木均会迅速产生抵御伤害的酚类物质,如水解单宁等(Rhoades, 1983; Baldwin & Schultz, 1983)。这意味着同种树木之间存在着报警信号传递,而且这种报警信号很可能是通过化学物质传递的。随后有更多的研究证实:当植物受到伤害时,邻近植物都会启动相应的化学防御机制(Chessin & Zipf, 1990; Haukioja *et al.*, 1985; Karban & Meyers, 1989; Zeringue, 1987),但一直未能确证这种植物在伤害诱导下报警信号的化学物

质。直到1990年Farmer和Ryan发现山艾树(*Artemisia tridentata*)折断的枝条和番茄放在一起,番茄叶会产生抵御伤害的蛋白酶抑制剂,进一步研究确证受害的山艾树能产生释放挥发性的茉莉酮酸甲酯(图1),而正是茉莉酮酸甲酯诱导了番茄叶产生抵御伤害的蛋白酶抑制剂(Farmer & Ryan, 1990)。这一工作引起了广泛的注意,随后更多的研究证明:茉莉酮酸甲酯是植物种间和种内的化学通讯物质,不仅是受伤害植物释放的茉莉酮酸甲酯,即使人工施放茉莉酮酸甲酯,许多健康的植物都会很快响应,并启动相应的化学防御机制(Baldwin *et al.*, 1994; Falkenstein *et al.*, 1991; Gundlach *et al.*, 1992; Staswich, 1992)。

茉莉酮酸是广泛存在于9个科植物的一种常见次生物质(Boss & Morre, 1989),一般以($10\text{ ng} \sim 3\text{ }\mu\text{g}$)·g⁻¹鲜重数量级存在于植物组织中(Staswich, 1992)。在植物组织中茉莉酮酸是细胞间的信号传导物质,但当植物向体外发出信号时,茉莉酮酸会迅速甲基化生成挥发性的茉莉酮酸甲酯,以便能在空气中传播(Baldwin *et al.*, 1994; Enyedi *et al.*, 1992)。最近的研究证实:不仅在实验室控制条件下,在野外自然条件下,植物同样可以通过茉莉酮酸甲酯进行化学通讯。美国西部盆地优势种灌木山艾树周围常伴生野生烟草(*Nicotiana attenuata*),当山艾树的枝叶被剪去,在1h内山艾树产生正常情况下6.5倍的茉莉酮酸甲酯,而且在距其3m范围内的空气中可以检测到。同时几分钟内顺风方向的烟草植株体内的蛋白酶抑制剂增加4倍,这些邻近的烟草植株受害虫侵害的程度减少60%以上(Karban *et al.*, 2000)。

上述植物间的化学通讯均是在伤害条件下的报警信号,常常涉及到植物的化学防御。那么植物间能否在非伤害条件下也进行化学通讯呢?最近有一个例子证明这种情况的存在。正常的野生烟草叶当生长到接近邻近植株时常停止生长,以避免相互叶冠间对光的竞争,但转基因烟草则不具备这种功能。两者的差异在于野生烟叶接近时双方释放乙烯,而转基因的人工栽培烟草则不能释放乙烯,显示乙烯是烟草之间相互识别交流的信号分子(Knoester, 1998)。植物在正常条件下的化学通讯研究需要进一步加强,毕竟,未伤害条件下的植物化学通讯更能反映植物通讯交流的本质。

最近有较多的研究表明:除了茉莉酮酸甲酯和乙烯外,其它的一些挥发性物质也是植物化学通讯

的信号分子(图 1)。如水杨酸甲酯是野烟草种内化学通讯信号,尤其是在烟草受到病原菌感染情况下(Shulaev *et al.*, 1997)。反式- β -罗勒烯在豆科植物的化学通讯中起着重要的作用(Arimura, 2000),反式-2-己烯醛及其衍生物是许多树和灌木进行化学通讯的重要分子(Farmer, 2001)。但是在目前揭示的植物化学通讯信号分子中,只有茉莉酮酸甲酯具有在极低浓度(ng 数量级)和较远的距离就使植物进行通讯交流。其它信号分子,如乙烯和水杨酸甲酯等要么需要较大的量,要么不能进行远距离传送(Shonle & Bergelson, 1995)。

相对于通过空气载体的植物化学通讯关系,植物通过土壤载体的地下部分化学相互作用关系要有基础得多,毕竟植物具有庞大的根系,植物通过根系接触和根分泌物通讯要容易理解得多。但由于土壤载体本身的复杂性,加大了鉴别确证植物根际间化学通讯分子的难度(Waisel *et al.*, 1991)。然而植物间的寄生是普遍存在的现象,而且这种寄生和伴生关系往往与植物根系和土壤有关。如豆科植物根系与根瘤菌,许多寄生和伴生植物根系存在着根系自然接近或排斥等相互识别的功能,虽然这种识别机制和众多的因素相关,但化学信号分子的作用不可忽视(Smith & van Staden, 1995)。

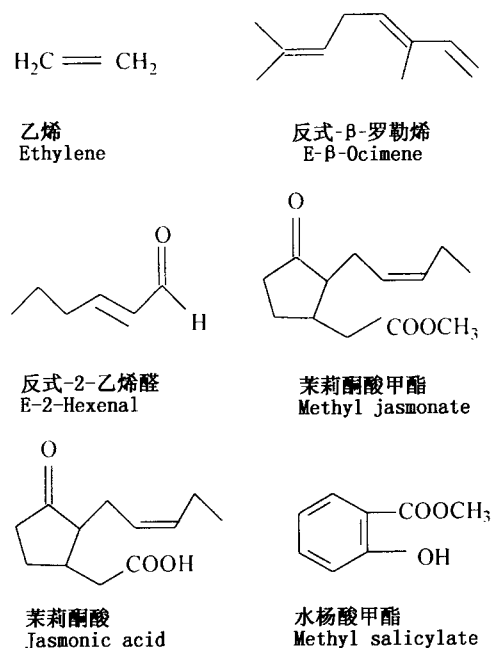


图 1 植物化学通讯分子
Fig. 1 Chemical messenger of plant

植物根际通过土壤载体的化学通讯关系可以通过种子萌发来揭示,大多数植物种子在合适土肥水温条件下会自然萌发,也有一些种子在自然和人工

化合物存在下可以打破休眠。但有少数种子,尤其是寄生和伴生植物的种子,当没有寄主植物出现时,即使在合适的土肥水温条件下数十年也不会萌发,显示这些种子和寄主植物根系存在着某种识别机制。最近一个成功的例子,证明了寄主植物根系释放化学信号分子,寄生植物种子识别后迅速萌发(Butler, 1995)。独脚金(*Striga asiatica*)是寄生于高粱、玉米和甘蔗等作物的危害性杂草,其种子在没有寄主植物存在时可以在土壤中休眠达 20 年之久(Smalin *et al.*, 1991),但寄主植物一出现就会很快萌发。研究证实:高粱、玉米和甘蔗根系分泌的氢醌类分子即使在 $10^{-7} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 浓度下,独脚金就可以识别而迅速萌发。更有意义的是寄主植物根分泌的氢醌在土壤因子作用下会很快氧化成醌类分子(图 2),而这种醌类分子又是杂草独脚金和其它种类杂草幼苗光合作用的抑制剂。先诱导萌发后再抑制,这也是寄主植物对寄生杂草的一种自然化学调控作用。

植物根系往往分泌大量的化学物质,这些物质具有多重的功能,而且植物根系化学物质的分泌是动态的,同样要受到环境因子的诱导,但植物根系分泌物中,必然存在一些具有化学通讯功能的信号分子。如在豆科植物和根瘤的关系研究中发现:豆科植物根系产生和释放的黄酮类化合物,不仅具有重要的生理生态功能,而且一些黄酮分子,如三羟基黄酮是根瘤菌(*Rhizobium leguminosarum*)的信号分子(Harborne, 1993; Stafford, 1997)。另外,棉花和豇豆根分泌物中一些特殊结构的倍半萜和环黄嘌呤等分子(图 3)都具有一定的信号传递功能(Visser *et al.*, 1987)。由于在自然条件下活体植物根系分泌物的收集和活性信号分子俘获及鉴定技术还未能突破,增加了植物通过土壤载体的化学通讯关系研究的难度。

2 对植物化学通讯的思考

生物体从来都不是孤立存在的,生物个体和种群间必然存在着通讯交流。植物不同于动物,他们不仅座生,而且直到目前尚没有证据显示植物个体和种群间能通过光电磁等物理信号来进行通讯交流。就目前的认识而言,植物通过化学物质为媒介的通讯交流应是主要方式。种类繁多、结构多样的次生物质主要是植物生物合成的,植物次生物质虽然在人类事务中占有重要地位(Bentley, 1997),但植物很显然不会专门生物合成为人类服务的次生物

质。因此,植物次生物质的生态功能是第一位的,植物次生物质是植物体之间,植物和其它有机体之间相互作用的纽带,因而植物能通过合成和释放具有通讯交流功能的次生物质是容易接受的事实。昆虫和动物通过腺体释放信息化化合物的化学通讯功能已被揭示,但植物没有贮存次生物质的“腺体”,虽然植物可以在细胞壁中贮存一些普通的次生物质,但植物在环境诱导下从头合成次生物质是最主要的方式,这就是为什么植物的化学防御和通讯大多数在

伤害条件下发生的重要原因之一。

大多数植物对光、温、水和营养有响应,部分植物对特定化学物质敏感,少数植物对电声磁和触觉有响应,从植物对环境的响应方面看植物也具有类似动物的感官功能。但植物能否发出物理信号与其它个体进行通讯交流还是一个未知数,但植物间的化学通讯却是客观存在的。

如果从细菌→真菌→植物→动物→人这一进化顺序来看,似乎生物体的化学通讯功能与进化顺序

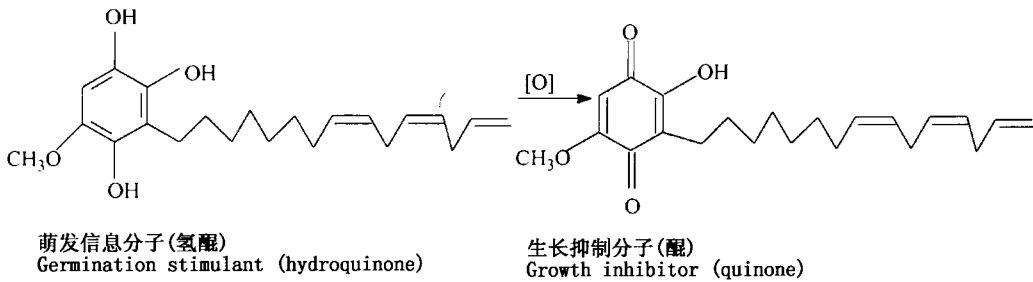


图2 禾本科作物寄主对寄生植物独脚金释放的萌发信号分子
Fig.2 Germination messenger released by gramineous crops on parasitic witchweed (*Striga asiatica*)

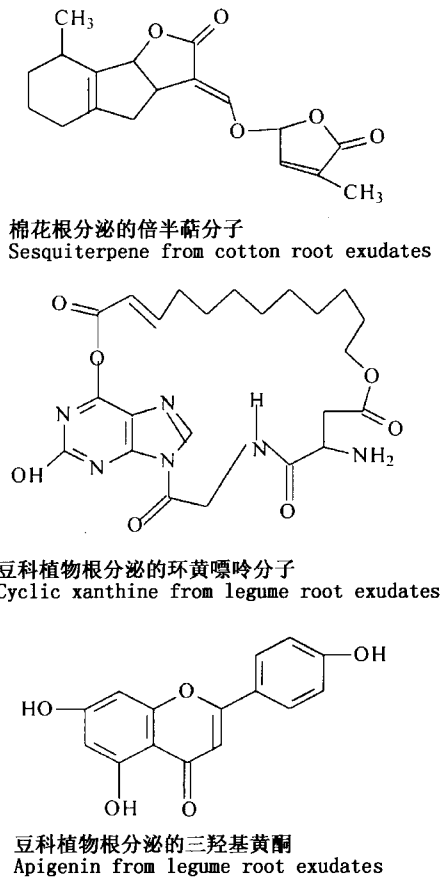


图3 从棉花和豆科植物根系分泌的可能的化学信号分子
Fig.3 Possible chemical messengers from cotton and legume root exudates

刚好相反,愈低等的生物体的化学通讯功能愈强。在蓝绿藻、细菌和其它原核生物间不管发生什么通讯,都会涉及化学方面的。化学信号是最简单有效的通讯交流手段,随着组织完好器官的出现,生物能进化出更复杂的听觉和视觉感受器官,以便掌握尽可能多的信息和采用更多的通讯交流方式,信息通讯的多样化是生物进化的标志之一。毕竟,一个物种是在信息流畅的情况下才能维持种群关系和共同抵御胁迫。物理通讯方式也许能胜过化学通讯系统,但化学通讯仍然是最朴素的手段(Thomas, 1974)。

有时,生物间的化学通讯手段远远胜过其它方法,这一点往往被忽视。最低等的微生物完全依赖化学通讯。其次是植物,他们的化学通讯以及化学防御手段在维系种群,抵御逆境中占有重要的地位。细菌之所以难以对付,在于细菌能通过产生特定的次生物质进行相互间的化学通讯,引起了同类细菌的大量聚集并形成外界难以逾越的生物膜。植物之所以不被植食性动物消灭,除了植物能利用光合作用大量生长外,植物面对环境胁迫的化学防御和通讯功能是重要的原因。这是植物(包括微生物)为什么能产生和释放结构多样、种类繁多次生物质的主要动力之一。

相对于物理信号,植物间的化学信号传递速度慢、距离短,而且与信号分子的浓度有关。目前发现最有效的植物化学信号分子茉莉酮酸甲酯也只能在风力下传播数十米,但对昆虫信息素的研究表明,数个分子浓度和数公里之遥距离,雌雄昆虫是可以进行化学通讯的。植物能否也产生这样的化学信号分子,目前还不能断定。但可以推测应当与昆虫信息素有较大的差别,因为植物进化的生殖器官主要是雌雄同株或风、虫媒授粉,因而不需化学物质远距离传播,这也是为什么植物的化学通讯主要在胁迫下产生的另一个原因。

3 结语和展望

植物的化学通讯关系,包括植物通过化学物质的相互识别和报警机制是客观存在的,但这方面的研究尚处于突破的前夜,植物间的化学通讯关系研究的任何进展都会引起世界性的关注。目前大多数研究的焦点还在于寻找和俘获鉴定更多的植物通过空气和土壤为载体的化学通讯信号分子,着眼点主要放在寄生和伴生植物间的化学通讯关系。对已发现的植物间化学信号物质是某些植物专有还是普遍适用,需要深入系统地研究。另外,不可忽视的是植物产生和释放的次生物质不论是地面植株挥发,还是地下根部分泌,都不是单一的物质,这些次生物质不仅具有不同的生态功能,而且往往一物多用。更重要的是具有生态功能的次生物质的产生和释放机制与环境显著相关,要从众多而且变化的环境中寻找和确证植物间的化学通讯分子显然是一大难题。从昆虫化学信号通讯研究中得知,在空气载体中的化学信号分子大多数不是单一分子的作用,多个分子不同浓度的组合就可以改变传递的信息,单一分子往往是通讯的一个基本单元,大多数情况下并不能传递完整的信息,可以推测植物间的化学通讯也遵循这一准则。现在发现茉莉酮酸甲酯等少数植物化学通讯的分子,只能是特例,恰象英文 26 个字母中能独立作单词的 A 和 I 一样。破译植物化学通讯密码,必须找到全部 26 个字母之后,才能再进行单词和句子的组合。最后,在昆虫及动物种内的化学通讯关系中,雌雄交配引起的化学通讯占有重要的地位,虽然植物存在雌雄同株和风、虫媒授粉等机制,但完全排除化学通讯在植物生殖中的作用也是不可取的。因此,植物化学通讯的研究面临着巨大的挑战。但无论如何,植物化学通讯关系的阐明将开拓人类对生命和自然认识的新视野。

参 考 文 献

- Airmura, G. I. 2000. Herbivory-induced volatiles elicit defense genes in lima bean leaves. *Nature*, **411**:854 ~ 856.
- Baldwin, I. E. & J. Schultz. 1983. Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants. *Science*, **211**:277 ~ 279.
- Baldwin, I. E., J. Schmelz & T. Ohrmeiss. 1994. Wound-induced changes in root and shoot jasmonic acid pools correlate with induced nicotine synthesis in *Nicotiana sylvestris*. *Journal of Chemical Ecology*, **20**:2139 ~ 2157.
- Bentley, R. 1997. Secondary metabolites play primary roles in human affairs. *Prospect of Biological Medicine*, **40**:197 ~ 221.
- Boss, W. F. & D. J. Morre. 1989. Second messages in plant growth and development. Liss, New York: Academic Press. 181 ~ 212.
- Butler, L. G. 1995. Chemical communication between the parasitic weed *Striga* and its crop host: a new dimension in allelochemistry. *American Chemical Society Symposia Series*, **582**:158 ~ 168.
- Chessin, M. & A. Zipf. 1990. Alarm systems in higher plants. *The Botanical Review*, **56**:193 ~ 235.
- Enyedi, A., N. Yalpani, P. Silverman & I. Raskin. 1992. Signal molecules in systemic plant resistance to pathogens and pests. *Cell*, **70**:879 ~ 886.
- Falkenstein, E., B. Groth, A. Mithofer & E. Weiler. 1991. Methyl jasmonate and alpha-linoleic acid are potent inducers of tendrils coiling. *Planta*, **85**:316 ~ 322.
- Farmer, E. & C. Ryan. 1990. Interplant communication: airborne methyl jasmonate inhibitors in plant leaves. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, **87**:7713 ~ 7716.
- Farmer, E. E. 2001. Surface-to-air signals. *Nature*, **411**:854 ~ 856.
- Gundlach, H., M. Muller, T. Kutschan & M. Zenk. 1992. Jasmonic acid is a signal transducer in elicitor-induced plant cell cultures. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, **89**:2389 ~ 2393.
- Harborne, J. B. 1993. Biochemical interactions between higher plants. In: Harborne, J. B. ed. *Introduction to ecological biochemistry*. New York: Academic Press. 243 ~ 263.
- Haukioja, E., J. Suomela & S. Neuvonen. 1985. Long term inducible resistance in birch foliage: triggering cues and efficacy on a defoliator. *Oecologia*, **65**:363 ~ 369.
- Karban, R. & J. Meyers. 1989. Induced plant responses to herbivory. *Annual Review of Ecological System*, **20**:331 ~ 348.
- Karban, R., I. T. Baldwin, K. J. Baxte, J. G. Laue & G. W. Felton. 2000. Communication between plants: induced resistance in wild tobacco plants following clipping of neighboring sagebrush. *Oecologia*, **125**:66 ~ 71.
- Knoester, M. 1998. Ethylene-insensitive tobacco lacks non-host resistance against soil-borne fungi. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, **95**:1933 ~ 1937.
- Kong, C. H. (孔垂华). 2002. Frontier fields of plants chemical ecology in the 21st century. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, **13**:349 ~ 353. (in Chinese with English abstract)
- Rausher, M. D. 2001. Co-evolution and plant resistance to natural enemies. *Nature*, **411**:846 ~ 857.
- Rhoades, D. 1983. Responses of alder and willow to attract by tent caterpillars and webworms: evidence for pheromonal sensitivity of willows. *American Chemical Society Symposia Series*, **208**:55 ~

- 68.
- Shulaev, V., P. Silverman & I. Raskin. 1997. Airborne signaling by methyl salicylate in plant pathogen resistance. *Nature*, **385**: 718 ~ 721.
- Shonle, I. & J. Bergelson. 1995. Interplant communication revisited. *Ecology*, **76**: 2660 ~ 2663.
- Smaling, E. M. A., A. Stein & P. H. Sloot. 1991. A statistical analysis of the influence of *Striga hermonthica* on maize yields in fertilizer trials in Southwestern Kenya. *Plant and Soil*, **138**: 1 ~ 8.
- Smith, M. T. & J. van Staden. 1995. Infochemicals: the seed-fungus-root continuum: a review. *Environmental and Experimental Botany*, **35**: 113 ~ 123.
- Stafford, H. A. 1997. Role of flavonoid in symbiotic and defenses functions in legume roots. *The Botanical Review*, **63**: 27 ~ 39.
- Staswich, P. 1992. Jasmonate, gene and fragrant signals. *Plant Physiology*, **99**: 804 ~ 807.
- Sun, D. Y. (孙大业), Y. L. Guo (郭艳林) & L. G. Ma (马力耕). 2000. The signal transduction between cells. Beijing: Science Press. (in Chinese)
- Thomas, L. 1974. The lives of a cell. Massachusetts: Penguin Books USA Inc.
- Timothy, J. 1990. With bitter herbs they shall eat it: chemical ecology and the origin of human diet and medicine. Tucson: The University of Arizona Press. 1 ~ 32
- Visser, J. H., R. Herb & H. Schidknecht. 1987. Recovery and preliminary chromatographic investigation of germination stimulants produced by *Vigna unguiculata*. *Journal of Plant Physiology*, **129**: 375 ~ 381.
- Waisel, Y., A. Eshel & U. Kafkafi. 1991. Plant roots: the hidden half. New York: Marcel Dekke. 1 ~ 20.
- Zeringue, H. 1987. Change in cotton leaf chemistry induced by volatile elicitors. *Phytochemistry*, **26**: 1357 ~ 1360.

责任编辑: 曹坤芳 责任编辑: 姜联合