

马红叶, 张文娥, 潘学军, 等. 胡桃科植物的化感作用及其应用前景综述[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(20): 57–63, 74.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2019.20.013

胡桃科植物的化感作用及其应用前景综述

马红叶², 张文娥¹, 潘学军¹, 韦 茜², 黄 伟²

(1. 贵州大学/贵州省果树工程技术研究中心 550025; 2. 贵州省农业科学院园艺研究所, 贵州贵阳 550025)

摘要:概述了植物化感作用的定义、物质种类、作用机理等方面的内容,并在此基础上深入探讨了其在胡桃科植物中的应用,其中主要介绍了核桃化感物质的种类,阐述了核桃化感的作用机理,分析了影响其作用的因素,探讨了核桃化感作用在农林业生产中的应用及其前景,并对核桃化感作用研究中存在的主要问题进行了剖析,在此基础上展望了核桃化感作用研究需要加强的方向。

关键词:胡桃科;植物化感作用;核桃;机理;生长发育;前景

中图分类号:S664.101 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2019)20-0057-07

植物化感作用是指植物通过向外界环境中释放有效的化合物,对自身和相邻的其他植物(包括微生物)产生的促进或抑制作用^[1]。通常,植物化感作用具有 3 个基本的特征:相互作用的主体和客体均为植物;相互作用的化学物质必须是通过合适的途径进入环境的植物次生物质;化感物质的定义范围只用于影响自身或邻近植物的生长和发育^[2]。

植物化感物质作为化感作用的媒介,广泛存在于植物的根、茎、叶、花、果实和种子当中,主要通过雨雾淋溶、植物体挥发、残体或凋落物分解、根部分泌、种子萌发和花粉传播等途径释放到环境中。迄今为止,植物释放的化感物质大体可分为水溶性有机酸、直链醇、脂肪醛和酮等 14 类^[3]。依据化感物质不同的释放途径,通常采用浸提法、培养-吸附法、水蒸气蒸馏法、动态顶空套袋采集法、厌氧腐解法等方法来收集化感物质进行研究^[4]。植物化感作用具有选择性、专一性、阶段性、加和性和浓度效应等特点。释放到环境中的化感物质,通过影响与之相伴生的植物的正常生理活动,最终影响伴生植物的生长发育,其影响主要表现在:影响细胞膜透性、影响光合作用和呼吸作用、影响营养元素和水分吸收等方面^[5-9]。

植物化感作用的研究兴起于 20 世纪 70 年代初期,是国内外在植物保护学、生态学、植物学、农学和林学等相关领域的研究热点,其经过 30 年的发展,已形成了独立的学科体系。国外研究主要集中在化感现象研究,化感物质分离、纯化和鉴定以及化感物质在生物入侵方面的重要作用,探讨化感物质对植物抑制或促进作用的生化机制等;国内研究较明显地分为 2 个阶段,主要集中于 2 个方面,即化感现象的研究阶段和化感物质分离、纯化、鉴定的研究阶段^[10]。在世界范围内,美国从事植物化感方面研究的科学家最多,研究范围广泛,包括

森林、栽培、水生生态系统等。我国和日本、俄罗斯、英国、印度等国也都有突出的工作。日本的学者特别注重对微生物的研究,我国和俄罗斯学者更多注重于栽培生态系统的研究。至今,全世界已对几百种植物的化感作用进行了研究,其中最具有代表性的为胡桃科植物的化感作用研究^[11]。

胡桃科(Juglandaceae)植物共有 8 个属,60 余个种,我国有 7 个属 25 个种,其中山核桃属(*Carya*)和胡桃属(*Juglans*)植物各 4 个种,这 2 个属植物经济价值高,核仁营养丰富,青皮等部位可入药,木材可做家具和工艺品。在我国,核桃栽培历史悠久,分布面积广泛,主要产区有京、冀、鲁、豫、晋、陕、甘、新、川、贵、滇等地,这些产区栽培面积大、产量高,是我国核桃生产发展的重要基地。

黑核桃(*Juglans nigra*)是一种典型的具有化感作用的树种,除黑核桃之外,胡桃科的其他树种均具有较强的化感作用。随着胡桃科植物价值的发现和全世界栽培面积的增多,其自毒和它毒的作用也越来越受到重视,对于胡桃科植物的化感作用研究也越来越深入。目前对胡桃科植物化感作用的研究主要集中在胡桃属和山核桃属的以下几个方面:

1 核桃化感物质种类的研究

核桃化感作用是通过向环境中释放化感作用物质来实现的,其释放途径主要包括雨雾淋溶、植物体挥发、残体或凋落物分解、根部分泌、种子萌发和花粉传播等。迄今为止,已发现的植物释放的化感物质大体可分为 14 类,而胡桃属植物化感物质研究最多的主要集中于醌类、黄酮类、二芳基庚烷类、萜类、多酚类这 5 种。

1955 年 Bocle 分离并鉴定出黑核桃中具有抑制作用的化学物质为核桃醌^[4]。1986 年许绍惠等首次从核桃楸(*Juglans mandshurica* Maxim)的新鲜根皮、枝皮和青皮中分离出核桃醌,并鉴定了其结构,结果与国际上的报道完全一致^[12]。经研究,核桃叶提取物的化感物质主要为酚类和黄酮类化合物^[13],核桃凋落叶分解释放的化感物质主要为叶绿醇、花生醇、二十烷、角鲨烯、谷甾醇^[5],核桃叶挥发油中主要含有芳香烃类、烯烃类、醇类、酸类、酮类和酯类化合物^[14]。刘彬彬等运用薄层层析、常压柱层析、真空液相层析等方法首次从胡

收稿日期:2018-06-23

基金项目:国家科技支撑计划(编号:2014BAD23B03);贵州省高层次创新型人才培养项目[编号:黔科合人才(2016)4038 号];贵州省生物学一流学科建设项目(编号:GNYL[2017]009)

作者简介:马红叶(1989—),女,河北邢台人,硕士,研究实习员,主要从事果树生理生态与栽培研究。E-mail:653751327@qq.com。

通信作者:潘学军,博士,教授,博士生导师,主要从事果树种质资源与生物技术育种研究。E-mail:pxjun2050@aliyun.com。

桃属植物中分离得到八硫环醚、高级脂肪醇类化合物^[15]。

周媛媛等从核桃楸青皮中提取到 4-乙酰基-3-羟基苯甲酸、山萘酚、大黄酚等酚酸类化合物及 galeon、枫杨素、1-(4'-羟基苯基)-7-(3'-甲氧基苯基)-3 等二芳基庚烷化合物^[16-17]。Buttery 等研究发现,核桃青皮中主要的挥发性物质为(E,E)-4,8,12-三甲基-1,3,7,11-十三碳四烯、松香芹、桃金娘烯醇等^[18]。Hirakawa 等从核桃楸的青皮中分离得到萜酮^[19]。

经研究,核桃根系所分泌的物质中,以烷、酸、酯、酚类物质为主^[20]。Min 等从核桃楸的根中分离得到 3 种新的葡萄糖苷(2 个 3-羟基-萜葡萄糖苷和 1 个 1-羟基 4-甲氧基萜葡萄糖苷),并鉴定了它们的结构^[21]。Min 等研究核桃楸根化学成分时,从中得到 9 个二芳基庚烷类成分^[21-22]。

2 核桃化感作用对受体植物植株形态与生长的影响研究

2.1 核桃化感作用对受体植物种子萌发的影响

种子的发芽势可以反映受体植物种子萌发的发芽速度和整齐度,发芽率可以反映受体植物种子发芽数占测定种子总数的百分率。发芽指数从整体上反映了受体植物种子的萌发过程^[23]。

据研究,低浓度核桃(*Juglans regia*)叶水浸液对商洛黄芩种子的发芽率、发芽势表现出一定的促进作用,而高浓度表现出一定的抑制作用^[24]。有研究指出,当薄壳山核桃(*Carya illinoensis*)叶片水浸液浓度为 50、100 mg/mL 时对茶树种子发芽率抑制显著,对其发芽指数和活力指数表现出抑制作用^[25]。另有研究认为,核桃根系水浸液对小麦、大豆种子萌发表现为显著抑制,抑制作用分别表现为活力指数>发芽势>发芽指数>发芽率和活力指数>发芽势>发芽率>发芽指数,并且具有显著的浓度效应(浓度低抑制作用弱,浓度高抑制作用强)^[26]。

2.2 核桃化感作用对受体植物植株形态的影响

受体植物受到外界环境胁迫时最直观的反应表现在植株形态上,通过对植株地上和地下部形态变化的观察,可以判断植株受到环境胁迫的程度。

据研究表明,经核桃叶水浸液处理的黑豆幼苗,在植株形态上表现为株高较低,株型紧凑;叶直立,叶面积小,叶片薄,叶色淡绿,有些叶片呈卷曲状;根毛较长,根系发达,向四周扩散的范围较大,且随着核桃叶水浸液浓度的上升,上述变化越来越明显^[27]。彭晓邦在核桃叶水浸液对丹参幼苗根长生长影响的研究中发现,受抑制的根表现为卷曲状且颜色变深变暗,与对照舒展、发达、洁白的根系形成鲜明的对比^[28]。

2.3 核桃化感作用对受体植物生长的影响

2.3.1 对植株根系生长的影响 根是种子植物的重要营养器官,其主要功能是吸收培养介质中的水分和养分,并通过维管组织运输到地上部分,同时还对植物起到固定作用,根系生长的状况直接影响整个植株的生长。

有研究指出,核桃青皮乙醇提取液对油菜、黑麦草、萝卜、红三叶、黄瓜等 5 种植物幼根的生长都有抑制作用,除黄瓜外,对其他 4 种植物的幼根生长抑制率均在 60% 以上^[29]。另有研究表明,薄壳山核桃叶甲醇相提取液对高丹草根生长有显著的抑制作用,而石油醚相、氯仿相、乙酸乙酯相提取液对

高丹草根生长有极显著的促进作用^[30]。此外,核桃凋落叶浸提液和腐解液对萝卜幼苗根长表现为低促高抑化感效应^[31],当核桃叶水浸提液高于 20 mg/mL 时显著抑制棉花幼苗根长^[32]。

2.3.2 对植物株高、茎粗的影响 植物株高和茎粗是评价植物生长状况的重要指标,也是反映植株受化感作用影响大小最为直观的指标。

据报道,核桃凋落叶分解显著抑制萝卜、芥菜、白菜和小麦的地径、株高和鲜质量,并且随凋落叶量的增加抑制作用增强^[31,33]。而核桃叶水浸提液对白术幼苗的株高、地径的影响表现为低质量浓度促进、高质量浓度抑制的双重质量浓度效应^[34]。此外,核桃青皮热水浸提液对苦荞麦幼苗的株高的影响也表现为低浓度促进、高浓度抑制的趋势^[4]。

2.3.3 对植株鲜、干质量积累的影响 幼苗鲜质量是根和苗生长的综合表现,干质量则从植物体内水分缺失的角度反映了化感作用对幼苗生长过程中水分状况的影响情况。

周光良等研究发现核桃凋落叶分解到 75 d 时,菠菜地上、地下生物量均随凋落叶添加量的增大而呈显著的下降趋势,分解到 95~115 d 时,各形态指标受到的抑制作用减弱,135 d 时凋落叶的进一步分解对菠菜生长产生了促进作用^[35]。核桃凋落叶分解对莴苣鲜、干质量的影响表现为 120 d 时,地上部干质量、地下部干质量与对照相比显著降低,到 140 d 时,各项生长指标均恢复到正常水平^[36]。另有研究表明,低质量浓度的核桃叶水浸提液能促进黄芩幼苗的生长,并且能增加其干物质的积累,随着质量浓度的增加,对黄芩幼苗生物量开始表现出抑制作用^[37]。

相对含水量是反映植物组织中水分状况的重要指标。研究认为,随着核桃化感物质浓度的升高,植物的相对含水量总体呈不断下降的趋势,化感物质的作用导致植物体细胞内的保水力严重下降,进而对植物生长产生抑制作用^[29]。

3 核桃化感作用机理的探究

化感作用机理,即化感物质,通过影响与之相伴生的植物生长过程中的生理活动,来实现影响相邻植物生长发育的过程。化感物质主要通过雨雾淋溶、植物体挥发、残体或凋落物分解、根部分泌等途径释放到环境中,其对植物的影响作用主要表现在影响细胞膜透性、影响光合作用和呼吸作用、影响营养元素和水分的吸收、影响细胞分裂和伸长等亚显微结构、影响酶活性、影响蛋白质合成、影响植物生长激素活性等方面。

3.1 影响植物细胞膜的透性

植物在逆境胁迫下通常会产生高度反应性的氧自由基,引起生物膜的过氧化损伤,导致膜通透性增加,膜功能受损。核桃化感物质可使植物细胞膜的透性增加,选择透过能力降低,电解质外溢^[38]。

MDA 是植物器官在逆境条件下或者衰老时发生膜脂过氧化作用的产物,能够揭示植物细胞过氧化程度和对逆境条件反应的强弱,影响细胞及细胞器膜的完整性和渗透性^[39]。研究指出,随着核桃叶腐解液浓度的提高,小麦、萝卜、芥菜植株体内 MDA 含量也逐渐提高,且存在明显的浓度依赖性^[31,40]。另外,高质量浓度核桃叶水浸液处理会对桔梗种子质膜产生较严重的损伤^[41]。然而,在核桃青皮对萝卜、小白

菜的处理中,萝卜、小白菜叶片内 MDA 含量并未显著增加,表明萝卜、小白菜可通过自身调节抵御胁迫造成的危害^[39]。

3.2 影响植物细胞分裂、伸长等亚显微结构

化感物质可以抑制细胞分裂和伸长,损坏细胞壁以及改变细胞的结构和亚显微结构。Bais 等从细胞信号传导方面找到化感物质的作用依据与途径,证明化感物质的确改变了基因表达,使根系形态发生变化,进而造成根系萎缩与死亡^[23]。Peirce 等研究发现,肉桂酸可通过抑制芦笋根尖细胞的有丝分裂、损伤表皮细胞和影响根毛发育,从而抑制芦笋种子的发芽^[42]。Inderjit 等研究表明,安息香酸处理后的长芒棒头草幼苗根细胞形状改变,细胞器分裂,细胞中层加厚堆积^[43]。此外,Romagni 等研究发现,1,4-桉叶素(1,4-cineole)可对有丝分裂前期有抑制作用,而1,8-桉叶素(1,8-cineole)能抑制有丝分裂的整个过程^[44]。

3.3 影响植物蛋白质合成

可溶性蛋白为种子萌发和幼苗生长提供氮素营养,对种子萌发和胚的生长有着极重要的作用,同时与种子活力的形成和保持有着密切的关系。当植物受到逆境胁迫时,其水解代谢作用增强,蛋白质合成作用减弱,可溶性蛋白含量降低。据彭晓邦等报道,用低质量浓度核桃叶水浸液处理不同产地桔梗种子,其可溶性蛋白含量均明显高于对照,而用高质量浓度核桃叶水浸液处理桔梗种子后,其可溶性蛋白含量明显低于对照,这表明低质量浓度核桃叶水浸液处理能够促进桔梗种子体内淀粉和贮藏蛋白的转化^[41]。

3.4 影响植物酶活性

3.4.1 影响植物保护酶活性 自然界的植物都有保护酶体系,防御活性氧或其他过氧化物自由基对细胞膜系统的伤害,保护植株正常生长。SOD 可以催化氧自由基的歧化反应,生成过氧化氢,而 CAT 和 POD 以 H_2O_2 作为电子受体,将其转化成无害的水和分子氧。经研究表明,适宜浓度的核桃黄酮提取液能显著提高小麦和绿豆幼苗叶片 SOD、POD 的活性,同时显著降低其 $O_2^{\cdot-}$ 产生速率,MDA 含量和相对电导率^[45]。另有研究表明,核桃凋落叶各处理萝卜、白菜、芥菜的 SOD 活性随土壤中凋落叶量的增加而升高,表现出促进作用,而 3 种受体作物叶片中 POD 活性和 CAT 活性均多表现出显著受抑制作用,且呈现出随凋落叶量增加抑制作用逐渐加强的趋势^[31]。

3.4.2 影响植物诱导酶活性 硝酸还原酶是一种诱导酶,只有在施用氮肥时才能诱导产生,它的活性与根系对氮的吸收和利用有直接的影响。据研究,不同浓度的山核桃外果皮浸提液对作物新生根系硝酸还原酶活性表现出不同的化感效应,用 0.1~0.59 mg/mL 山核桃外果皮浸提液处理小麦和绿豆,其硝酸还原酶活性增强,超过 0.59 mg/mL 处理浓度,硝酸还原酶活性降低^[46]。

3.5 影响植物激素活性

Ray 等报道,低浓度的酚酸与 GA 和 ABA 混合在一起时,具有抑制 ABA、促进 GA 作用发挥的效应^[47]。李绍文研究发现,对羟基苯甲酸类物质刺激吲哚乙酸氧化酶的活性,能阻止吲哚乙酸、赤霉素等诱导的幼苗生长^[48]。刘秀芬等研究表明,施用不同浓度的阿魏酸均增加了小麦内源激素中 IAA、GA 和 CTK 的含量,并造成 ABA 含量增高,高浓度时幼苗长

势差^[49]。另外,根皮苷等多元酚能抑制 IAA 的脱羧,趋向于加强生长。而香豆酸等单元酚通过使 IAA 脱羧或作为 IAA 氧化酶的活化剂等效应抑制植物生长^[50]。

3.6 影响植物根活力

根系活力泛指根系的吸收、合成、氧化和还原能力等,是用来衡量根系长势好坏的重要生理指标。据报道,核桃种仁提取液对小麦幼根活力有一定的抑制作用,且随着提取液浓度的增大抑制作用增强^[51]。 α -NA 的氧化本质就是过氧化物酶的催化作用,过氧化物酶活力越强对 α -NA 的氧化能力越强,则根系活力越弱。研究发现, α -NA 含量随着核桃叶处理液浓度的升高而下降,因此,小麦幼苗根系活力随着处理液浓度的升高而减弱,核桃叶腐解液对 4 个品种的受体小麦(陇育 215、新品系、西峰 27、西峰 27)幼苗生长根系活力基本表现为抑制作用^[40]。

3.7 影响植物营养元素和水分的吸收

经研究,适宜浓度的山核桃外果皮浸提液处理会促进玉米对 Ca、Mg、Fe、Mn、Cu 的吸收,促进小麦对 Ca、Fe、Cu 的吸收,促进大豆对 Mg、Fe、Mn、Cu 的吸收,促进绿豆对 Ca、Mg、Fe、Mn 和 Zn 的吸收,并大都表现低浓度处理促进矿质元素吸收,高浓度抑制矿质元素吸收的趋势^[46]。李绍文研究认为,山核桃属和胡桃属植物含有的核桃醌能抑制其他植物对 K、Ca 等营养物质的吸收,从而杀死树下植物^[48]。

植物体内脯氨酸含量一定程度上反映了植株体内的水分状况。研究表明,在核桃叶腐解液处理后,随着处理液浓度的升高,小麦植株脯氨酸含量也在升高,说明小麦受到渗透胁迫,导致小麦植株体内缺水的程度随着核桃叶腐解液处理浓度的增大而增强^[40]。

3.8 影响植物光合和呼吸作用

植物的生长不能脱离光合作用的过程,化感物质可以通过降低叶片中的叶绿素含量、影响蒸腾速率和阻碍气孔的传导等方式来降低植物的光合速率,也可以通过降低叶片的水势等途径抑制光合作用,减低光合效率利用^[52-53]。

叶绿素是叶片收集光能和进行光能转换的主要色素。其含量变化很大程度影响到植物的生存、生长。研究发现,施入核桃青皮 20 d 后,小白菜叶片叶绿素含量均较 CK 降低,且随着处理时间的延长总体上呈减少趋势^[39]。另有研究表明,在核桃凋落物分解的前 115 d,各凋落叶处理菠菜的叶绿素和类胡萝卜素含量均低于 CK,且以 75 d 时表现得最为明显,经凋落叶处理的菠菜叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)均显著低于 CK^[35]。此外还发现,核桃叶水浸提液对白术幼苗叶绿素含量及净光合速率和气孔导度的影响均表现出低促高抑的双重质量浓度效应^[34]。因此推测叶绿素含量及光合因子的改变,是核桃化感物质影响植物光合作用,产生相应化感效应的生理机制之一^[54]。

陈向明研究发现,核桃外果皮浸提液对 4 种作物种子萌发过程的呼吸速率有强烈的影响,表现出低浓度处理促进、高浓度处理抑制的规律^[46]。Shibu 等认为,核桃醌浓度为 10.4 mol/L 时,玉米和大豆叶片的呼吸速率分别下降 50% 和 47%,根系呼吸速率分别下降 27% 和 52%^[55]。Koeppel 也曾报道过相似的研究结果^[56]。

3.9 影响根际土壤微生物的种群及数量

核桃醌含量在控制微生物群落结构中扮演重要角色。Birkett 等认为,通过根系分泌释放的化感物质可以直接进入土壤,经历不同类型的迁移和生物降解,直接或间接地对土壤生物产生影响^[57]。研究发现,高浓度的核桃醌对微生物的生长具有抑制作用,革兰氏阳性菌受到抑制时所需的核桃醌的浓度较高,其次是放线菌,最后是真菌^[58]。此外,在不同生长年限的核桃树根际土壤中,土壤微生物数量发生了较大的变化,与非根际土壤相比,土壤中细菌和真菌随着生长年限的增加而增多,放线菌则表现出随着生长年限的增加而降低的趋势^[20]。

3.10 影响土壤水解酶、转移酶和氧化还原酶活性

土壤酶在土壤营养物质的循环和能量转化的过程中起着很重要的作用,可以反映出土壤生物化学过程的强度和方向。研究表明,相比非根际土壤,核桃树根际土壤中的过氧化氢酶、脲酶、磷酸酶和蔗糖酶活性都有不同程度的降低,4 种酶活性随着土层剖面的加深而降低,说明土壤中各种酶的活性可能和核桃根系的分泌物有关,脲酶和蔗糖酶活性均随生长年限的增加而增强,磷酸酶活性随生长年限的增加而降低,随着生长年限的不同,各种土壤酶活性的变化规律不一致,可能是因为核桃根系分泌物的种类和数量以及根系周围的微生物对每种土壤酶的合成影响不同所致^[20]。

4 核桃化感作用影响因素的探索

4.1 化感物质的浓度

化感物质的质量浓度效应是化感作用的一个重要研究内容。大量研究表明,植物化感作用对受体作物的影响因浓度而异,具有明显的质量浓度效应,即化感作用强度随化感物质质量浓度的增大而增加。Wang 等认为,化感物质生物活性的大小首先由化感物质的质量浓度决定^[59]。研究发现,在低质量浓度核桃叶水浸液处理下,供试的大部分桔梗幼苗根长大于对照,但当水浸液质量浓度达到 0.02 g/mL 时,所有桔梗幼苗根长均小于对照,且随着水浸液质量浓度的逐渐提升,不同产地桔梗幼苗根长减小愈发明显^[60]。别智鑫等用核桃青皮水提取液对小麦和三叶草的生物活性进行测定,结果表明,青皮水提取液中含有植物生长抑制物质,且抑制率随水提取液浓度的增大而增强^[61]。张凤云等用生物鉴定法研究了核桃青皮水提取液及醇提取液对萝卜、绿豆、黄瓜、小麦等作物幼苗生长的影响,结果表明,提取液稀释到一定浓度时,对种子的萌发有不同程度的促进作用^[62]。

4.2 植物密度

植物密度也是植物化感作用的一个重要影响因素。有些报道认为,植物密度过低时,化感作用的影响会增大,化感物质的有效性增大,其原因是平均每株植物所接受的化感物质的量比较多,受到的影响大。研究表明,不同浓度核桃醌溶液对黄芩幼苗生长的影响和幼苗栽植密度有关:各密度下幼苗生长随浓度变化的响应趋势不同,其中低密度时表现为抑制作用,且随着浓度的升高抑制作用不断增强,而在高密度时则表现为低浓度下促进、高浓度下抑制的趋势^[63]。

4.3 植物遗传因素

遗传因素在化感物质产生的量和种类上起着重要的甚至

是决定性的作用。植物种类、品种不同,或同种类的不同器官,产生化感物质的能力及种类也可能不同。研究表明,核桃枝叶水溶物显著抑制绿豆种子的萌发,核桃枝条的化感作用比核桃叶的弱,通过比较不同器官各处理的化感作用效应,得出核桃叶的化感抑制作用大于核桃茎的化感抑制作用^[64]。在种子萌发试验中,发现不同质量浓度核桃叶水浸液对不同产地桔梗幼苗根长的影响比苗高更为敏感^[60]。受体不同发育时期和不同生长部位对化感作用的敏感程度不同,化感效应也存在差异。张琴等报道,植物根部比地上部对化感物质的敏感程度更高^[32]。张权也发现,薄壳山核桃叶及青皮水浸液对小麦、油菜和绿豆种子根长的抑制作用大于对苗高的抑制作用^[26]。

4.4 生物因素

现有研究表明,土壤微生物显著影响着化感物质的生物活性。当化感物质进入土壤环境后,土壤微生物的分解和转化作用影响着化感活性的表达^[58]。土壤微生物不仅影响化感物质产生的数量,也影响化感物质的种类^[65-66]。大多数的陆生植物均具有有益的根际微生物,它们能提高土壤的水分及养分的吸收能力,但对化感物质的敏感性却明显地高于其寄主对化感物质的敏感性,所以,化感物质通常可以通过对根际微生物的影响去影响作物的生长^[38]。有的植物体内含有植物毒性物质,但并不表现出化感作用,可能是由于土壤中微生物活动或土壤胶粒吸附作用的结果。土壤微生物对化感物质的消耗,可能使化感物质不能积累到足够的浓度而不表现化感活性。特定的土壤微生物种群降解特定的化感物质,而不同地域微生物的分布会有所差异,这有可能是同一化感物质会在不同地域表现不同的化感活性的原因^[44]。Schmidt 报导了一种土壤细菌—恶臭假单胞杆菌 J_1 可以快速降解核桃醌, J_1 可以把核桃醌作为它的唯一碳源^[67]。不少微生物能将基质中的酚酸和黄酮作为碳源,从而将酚酸降解,有的植物残体只有在适合微生物生长的条件下才表现出植物毒性。DeFrank 发现土壤中的放线菌能增强化感作用^[58]。Weir 等证明核桃醌在排水良好的土壤中不表现化感潜力,认为是土壤中需氧微生物对核桃醌矿化作用的结果,在水分含量大的土壤中,好氧微生物代谢分解核桃醌的能力失去活性,因此核桃醌能够积累到足够高的含量,最终抑制赤松的生长^[68-70]。

4.5 其他因素

土壤养分及质地:增施 P 肥可以有效降低化感物质对作物生长的抑制作用,证明了养分浓度与化感作用之间的负相关作用^[34]。核桃酮在通气条件好的土壤中降解快,在通气差的土壤中积累较多^[70]。

水分:水分可以通过对土壤生态条件、养分条件、化感物质的运转和植物次级代谢等方面的影响而影响化感作用。缺水可以导致某些植物的绿原酸浓度提高,干燥则可加剧萜类物质的挥发^[71]。而对于水溶性分泌物,在多雨或温度高的地区或年份,溶解在雨水或露水中的植物化感物质的作用增强。

温度:温度过高或过低都可能引起化感物质的产生,并且也具有协同效应。某种植物对另一植物的化感作用在适宜的温度下会很强烈,但温度过高时又会明显减弱。研究发现,随着温度升高,核桃醌和总黄酮的降解率都增大^[72]。

光质的影响:离子辐射、紫外线、红外和远红外光照射都

能刺激植物体内毒物的产生。

可见光强:光照下生长的植物产生的化感物质大于黑暗中生长的植物,但相对低的光照强度有利于化感物质产生。

日照长度:长日照有利于化感物质的形成。

5 核桃化感作用的应用前景

5.1 农业方面的应用前景

化感作用的理论研究和实践运用对实现农业和林业生产的可持续发展和对自然资源的维护及利用有着深刻的意义,对合理安排轮作及间作、构建高效种植制度、提高资源利用效率、防除病虫杂草具有重要的指导意义。在与核桃有关的农业生产中,需要对核桃化感作用进行深入了解,了解其作用机理的基础,深挖化感作用应用潜力,趋利避害,以便建立高效的轮作、间套作种植制度。如核桃树根系分泌物会抑制小麦、荞麦生长,故不应该在核桃树下间作小麦、荞麦。而玉米、洋葱等作物受核桃化感的抑制作用小,可与核桃间作,增加效益。

5.2 在医药方面的应用前景

林药复种是林木与药材混交的一种种植模式,它不仅可以利用林用空地或裸地栽植药用植物,减少土地争用矛盾,还可以促进植被恢复,防止水土流失。核桃与黄芩复合种植模式是核桃与多种药材混合种植中较为成功的模式,既可以促进核桃丰产,又可以缓解黄芩药材紧张的局面,充分发挥了林药混合种植模式的优势。

核桃的种仁、枝、根、外种皮、内果皮均可入药。胡桃属植物药理活性主要体现在镇痛消炎、抗菌、清除氧自由基、抗肿瘤等几个方面^[73-74]。核桃茎、皮乙醚提取物对变异链球菌等多种人体致病菌和卫生细菌有明显的抑制作用^[75]。核桃叶水提取物及胡桃醌在体外能中和破伤风及白喉毒素,核桃醌能有效抑制大鼠肠肿瘤的形成^[76]。核桃中含有的黄酮类、多酚类化合物可清除人体常见的自由基^[74,77]。

5.3 在生活方面的应用前景

核桃青皮含有着色能力比较强的多酚、黄酮、萜醌等化合物,可作为一种天然色素原料,广泛应用于食品色素、纺织品印染和染发剂等方面。此外,核桃青皮安全、无毒,是一种天然的保鲜剂^[78]。王刚霞研究了核桃青皮提取物对番茄贮藏保鲜的应用,结果表明,核桃青皮提取物具有保持番茄硬度、降低番茄腐烂率、抑制呼吸强度、延缓番茄营养物质消耗的作用,用 2% 的壳聚糖与 40 mg/mL 核桃青皮提取物等体积混合液配成 CHE-20 和用 2% 的壳聚糖与 50 mg/mL 核桃青皮提取物等体积混合液的 CHE-25 剂应用于石榴贮藏保鲜,都可以显著延缓石榴采后病害的发生^[79]。

5.4 在开发环保型农药和植物生长调节剂上的应用前景

研究开发植物源农药是新型农药发展的一条重要途径,而植物化感物质是未来农业中开发环保型农药不可忽视的材料来源,具有极大的开发价值。核桃植物本身具有杀虫、抑菌等生物活性,是一种潜在的生物农药资源,其生物活性主要表现在以下几个方面:

5.4.1 杀虫活性 研究表明,将核桃青皮压榨磨碎形成浆液,每 10~20 kg 水中加入 1 kg,喷撒可防治各种蚜虫、红蜘蛛等。核桃叶提取物对蚜虫具有较强的防治作用,且防治作

用随浓度增大而增大,核桃青皮醇提取物对小菜蛾有较为明显的拒食作用^[80]。核桃楸叶乙醇提取物及其氯仿萃取物、核桃楸树皮 95% 乙醇提取物对甘蓝夜蛾幼虫以及舞毒蛾幼虫均具有较为明显的触杀作用^[81]。

5.4.2 抗病毒活性 翟梅枝等研究发现,核桃青皮低极性组分能有效提高烟草对 TMV 侵染的抵抗力,经核桃青皮提取物处理过的烟草叶绿素水平和黄酮类化合物含量明显提高,对 TMV 的抗性也大大增加^[29]。核桃楸青果皮石油醚相和氯仿相对杨树烂皮病、樟子松枯梢病、杨树叶枯病这 3 种林业病害都有抑制作用^[72]。

5.4.3 抑菌活性 目前国内外对胡桃属植物抑菌活性方面的报道也越来越多。有研究者发现,核桃叶^[82]和青皮^[83]提取物对多种植物病原真菌和常见细菌有较强的抑制活性。10 倍核桃壳水提取物对马铃薯晚疫病菌孢子萌发的抑制率为 96.7%,对甘薯黑斑病菌的孢子发芽的抑制率为 98.7%^[84]。黄云峰等研究发现,核桃青皮乙酸乙酯和石油醚萃取液对茶藨子葡萄座腔菌的抑制率达 56.89%~57.33%^[83]。Ikekawa 等报道,核桃醌可抑制稻瘟病菌 (*P. oryzae*)、炭疽病 (*Glomerella cingulata*) 等 17 种真菌^[85]。Qa'Dan 等的研究也发现,核桃青皮能抑制大肠杆菌、金黄色葡萄球菌及枯草杆菌^[86]。

5.4.4 除草活性 别智鑫等对核桃青皮乙醇提取物乙酸乙酯相不同层析段除草活性研究发现,核桃青皮中含有对三叶草、黑麦草有强烈抑制作用的组分^[87]。另外,对从黑核桃中分离到的 21 种内生真菌的发酵产物进行除草活性的研究表明,这些内生真菌的发酵液对供试受体(小麦、油菜)均有不同程度的除草活性^[88]。

现代农业生产中应用的许多化学调节剂已被证实为化感物质,如水杨酸、赤霉素、乙烯利等,植物体中可供开发的化感物质资源十分丰富,对其进行科学筛选必能发现生物活性更强的植物生长调节剂。

6 目前核桃化感研究中存在的问题及今后发展方向

核桃植物化感作用作为一种自然现象,是植物对环境适应的一种化学表现形式。核桃化感的研究是为了揭示其本质,需要阐明核桃为什么和在什么条件下产生并释放化感物质,同种或异种植物如何识别相互作用的化学物质,核桃化感作用涉及什么样的生理、生化和生态机制以及相应的分子生物学基础这些植物化感作用的本质问题。而目前对核桃化感作用现象的观察较多,深入化学分离鉴定工作较少。另外,核桃化感作用的机理研究较多,核桃化感物的产生、释放机理研究较少。

此外,探明产生核桃化感作用的物质,并从化感物质中筛选、修饰和人工合成新型除草剂、杀虫剂一直是化感作用研究的重点方向。在其他植物中,一些化感物质如除虫菊素、鱼藤酮和烟碱等均已被成功地开发成商业杀虫剂,2,4-D、乙烯利、萘乙酸等也被开发为除草剂,但有关核桃的植物源除草剂却少有应用。

过去学者们一直偏重于研究植物间互相抑制的作用,较少研究互相有益的方面,而这方面同样具有重要意义。鉴于以上核桃化感作用中存在的问题,在今后研究中应加强以下

几个方面的研究:

6.1 微观方面的研究

自然界中化感作用受各种生物因子(基因、年龄等)和环境因子(气候条件和土壤的理化性质)的影响,因此要全面评价植物的化感作用不仅要考虑主体植物在不同的生长时期自然进入环境中的化感物质,而且要考虑环境条件和化感物质的相互作用,注重研究化感物质在土壤中的转化、转移和对微生物的影响,进而研究对土壤生态系统的影响。只有将室内试验和野外试验相结合,才能得出更正确的结论。继续加强化感物质的分离、纯化和鉴定工作,使新的化感物质不断涌现;加强化感物质对林木作用机理的研究,尤其是从基因和蛋白水平展开深入的研究,将化感物质的作用机理和遗传机理结合起来,为化感作用的研究奠定基础。

6.2 宏观方面的研究

加强林木树种种间和种内的化感作用研究,将继续增加化感物质在生物入侵、种间套作方面的研究,逐步关注化感物质在群落竞争和种群调节上的生态作用。相信随着研究的不断深入,人们会更加清楚地认识植物入侵的规律和其抑制当地物种的途径以及种间抑制途径,为找到解决生物入侵的办法和选择合理高效的种植制度提供理论依据。

6.3 应用方面的研究

应加强核桃化感物质的分离、鉴定工作,寻找抑制和杀灭杂草的化感成分,并将其开发为新的生物源农药,减少化学除草剂的使用。另外,通过更深入地研究化感作用机制、遗传规律,再结合使用遗传控制、基因转移等技术,将化感特征转移到需要的植物上,使该植物获得抗虫、抗病、抗害的能力,这将是有关化感作用的更深层次的研究课题。

植物化感作用的研究是一项相当复杂的工作,因为它涉及到化学、生态学、生物学、微生物学等多种学科,这就需要这些领域的科学工作者联合起来进行研究。核桃化感作用研究在我国还是一个相当新的领域,多数研究还停留在现象表述上,深度和广度还远远不够,尚有很多问题需要进一步探讨。其中,在农作制度研究方面就需要对核桃与主要粮食、蔬菜、经济作物(包括设施条件下)化感物质分布的时空异质性与轮作套种制度的关系进行深入探讨。

参考文献:

- [1] Rice E L. Allelopathy [M]. 2nd ed. New York: Academic Press, 1984: 309 – 315.
- [2] 孔垂华. 植物化感作用研究中应注意的问题[J]. 应用生态学报, 1998, 9(3): 109 – 113.
- [3] Rice E L. Allelopathy [M]. New York: Academic Press, 1974: 166 – 179.
- [4] 王晓玲. 胡桃醌类物质对苦荞麦苗生长及保护酶活性的影响[D]. 太原: 山西大学, 2012: 1 – 50.
- [5] 黄建贝. 核桃凋落叶分解对小麦生长的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2013: 1 – 100.
- [6] Qin F C, Liu S, Yu S X. Effects of allelopathy and competition for water and nutrients on survival and growth of tree species in Eucalyptus urophylla plantations [J]. Forest Ecology and Management, 2018, 424: 387 – 395.
- [7] Siyar S, Majeed A, Muhammad Z, et al. Allelopathic effect of aqueous

- extracts of three weed species on the growth and leaf chlorophyll content of bread wheat [J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 468: 233 – 239.
- [8] Uddin M N, Robinson R W, Buultjens A A, et al. Role of allelopathy of Phragmites australis in its invasion processes [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2017, 486: 237 – 244.
- [9] Kato – Noguchi H, Kimura F, Ohno O, et al. Involvement of allelopathy in inhibition of understory growth in red pine forests [J]. Journal of Plant Physiology, 2017, 218: 66 – 73.
- [10] 王晓玲, 程 滨, 陈 林, 等. 核桃化感作用研究进展 [J]. 山西农业科学, 2012, 40(1): 87 – 90.
- [11] Li Z H, Wang Q, Ruan X, et al. Phenolics and plant allelopathy [J]. Molecules (Basel, Switzerland), 2010, 15(12): 8933 – 8952.
- [12] 许绍惠, 唐婉屏, 韩忠环. 核桃揪毒性成分研究 [J]. 沈阳农业大学学报, 1986(2): 34 – 39.
- [13] 胥耀平, 唐静成, 高锦明, 等. 核桃叶提取物化感作用的研究 (I) [J]. 林产化学与工业, 2003, 23(3): 45 – 48.
- [14] 刘亚敏. 核桃叶生物活性成分的研究 (II) [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2004: 1 – 50.
- [15] 刘彬彬, 胥耀平, 高锦明, 等. 核桃叶石油醚提取物化感作用的研究 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2005, 33(4): 147 – 150.
- [16] 周媛媛, 刘兆熙, 孟 颖, 等. 青龙衣有效部位化学成分研究 [J]. 中草药, 2014, 45(16): 2303 – 2306.
- [17] 周媛媛, 刘兆熙, 孟 颖, 等. 青龙衣乙酸乙酯部位的化学成分研究 [J]. 中医药信息, 2015, 32(3): 20 – 22.
- [18] Buttery R G, Light D M, Nam Y, et al. Volatile components of green walnut husks [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2000, 48(7): 2858 – 2861.
- [19] Hirakawa K, Ogiue E, Motoyoshiya J, et al. Naphthoquinones from Juglandaceae [J]. Phytochemistry, 1986, 25(6): 1494 – 1495.
- [20] 崔 翠. 渭北黄土区农林复合系统核桃根际土壤及根系分泌物化感作用研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2012: 1 – 70.
- [21] Min B S, Lee H K, Lee S M, et al. Anti – human immunodeficiency virus – type 1 activity of constituents from Juglans mandshurica [J]. Archives of Pharmacal Research, 2002, 25(4): 441 – 445.
- [22] Li G, Xu M L, Choi H G, et al. Four new diarylheptanoids from the roots of Juglans mandshurica [J]. Chemical & Pharmaceutical Bulletin, 2003, 51(3): 262 – 264.
- [23] 陈 洪, 胡庭兴, 王 茜, 等. 香樟凋落叶分解对辣椒生长的抑制作用及施氮的缓解效应 [J]. 应用生态学报, 2015, 26(2): 457 – 465.
- [24] 彭晓邦, 程 飞, 张硕新. 核桃叶水浸液对不同产地黄芩的化感效应 [J]. 草地学报, 2011, 19(5): 839 – 845.
- [25] 杨巨仙. 薄壳山核桃等三种植物叶片水浸液对茶树的化感作用研究 [D]. 南京: 南京林业大学, 2016: 1 – 60.
- [26] 张 权. 薄壳山核桃根系分泌物与枯落物对小麦、大豆的化感作用研究 [D]. 合肥: 安徽农业大学, 2016: 5 – 80.
- [27] 薛金辉, 杨卫民. 核桃叶水浸液对黑豆幼苗的化感效应 [J]. 安徽农业科学, 2010, 38(29): 16120 – 16123.
- [28] 彭晓邦. 核桃叶水浸液对不同产地丹参种子的化感效应 [J]. 种子, 2011, 30(7): 26 – 30, 34.
- [29] 翟梅枝, 朱天慧, 贾彩霞. 核桃青皮中的低极性组分对几种植物种子萌发及幼苗生长的影响 [J]. 西北林学院学报, 2009, 24(4): 156 – 159.

- [30] 胡凌峰, 孙 虎, 宋曰钦, 等. 薄壳山核桃叶不同溶剂浸提物对高丹草的化感效应比较[J]. 安徽林业科技, 2018, 44(1): 24–28.
- [31] 张如义, 胡红玲, 胡庭兴, 等. 核桃凋落叶分解对 3 种作物生长、光合及抗性生理特性的影响[J]. 生态与农村环境学报, 2016, 32(4): 595–602.
- [32] 张 琴, 刘古文, 李艳宾, 等. 核桃叶水浸提液对棉花生长及棉花枯萎病菌的化感效应[J]. 生态科学, 2017, 36(1): 165–169.
- [33] 黄建贝, 胡庭兴, 吴张磊, 等. 核桃凋落叶分解对小麦生长及生理特性的影响[J]. 生态学报, 2014, 34(23): 6855–6863.
- [34] 李 茜, 蔡 靖, 姜在民, 等. 核桃叶水浸提液对白术幼苗生长及光合作用的化感效应[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2011, 39(4): 89–94.
- [35] 周光良, 胡庭兴, 吴张磊, 等. 核桃凋落叶分解对菠菜生长和生理特性的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2015, 21(4): 777–782.
- [36] 丁 伟. 核桃凋落叶分解对莴笋生长的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2014: 1–50.
- [37] 李亚敏. 核桃叶水浸液对黄芩幼苗生长和光合作用的化感效应影响[J]. 河南科学, 2013, 39(7): 968–971.
- [38] 柴 强, 黄高宝. 植物化感作用的机理、影响因素及应用潜力[J]. 西北植物学报, 2003, 23(3): 509–515.
- [39] 史洪洲, 胡庭兴, 陈 洪, 等. 核桃青皮分解对小白菜生长及生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2014, 34(12): 2467–2474.
- [40] 马世荣, 王 东, 张 博. 核桃叶腐解液对小麦幼苗生理指标的影响[J]. 黑龙江农业科学, 2013(6): 11–14.
- [41] 彭晓邦, 闫红安, 张硕新. 核桃叶水浸液对不同产地桔梗的化感效应[J]. 西北农业学报, 2011, 20(9): 143–149.
- [42] Peirce L C, Miller H G. Asparagus emergence in Fusarium – treated and sterile media following exposure of seeds or radicles to one or more cinnamic acids [J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 1993, 118(1): 23–28.
- [43] Inderjit, Dakshini K M M. Allelopathic potential of an annual weed, *Polypogon monspeliensis*, in crops in India [J]. Plant Soil, 1995, 173(2): 251–257.
- [44] Romagni J G, Allen S N, Dayan F E. Allelopathic effects of volatile cineoles on two weedy plant species [J]. Journal of Chemical Ecology, 2000, 26(1): 303–313.
- [45] 陈向明, 马云飞. 山核桃外果皮黄酮提取液对小麦和绿豆幼苗的化感效应[J]. 西北植物学报, 2010, 30(4): 827–831.
- [46] 陈向明. 山核桃外果皮几种化学成分及对植物生长影响的研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2008: 1–30.
- [47] Ray S D, Laloraya M M. Interaction of gibberellic acid, abscisic acid, and phenolic compounds in the control of hypocotyl growth of *Amaranthus caudatus* seedlings [J]. Journal of Experimental Botany, 1984, 62(10): 2047–2052.
- [48] 李绍文. 生物的化学通讯[J]. 生物学杂志, 2002, 19(5): 1–4, 32.
- [49] 刘秀芬, 胡晓军. 化感物质阿魏酸对小麦幼苗内源激素水平的影响[J]. 中国生态农业学报, 2001, 9(1): 86–88.
- [50] 丁晓文. 浅谈植物间的生化他感作用[J]. 植物杂志, 1997(4): 30–31.
- [51] 贾彩霞. 核桃种子内源抑制物质的初步研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2006: 1–40.
- [52] Einhelling F A, Rice E L, Rosser P G, et al. Effects of scopoletin on growth, CO₂ exchange rate, and concentration scopoletin, scopolin and pigweed [J]. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 1970, 97(1): 22–23.
- [53] 黄激激, 胡庭兴, 张念念, 等. 银木凋落叶腐解过程对小白菜生长和抗性生理的影响[J]. 生态学报, 2012, 32(12): 3883–3891.
- [54] 潘 丹, 翟明普, 李晓艳. 核桃醌对黄芩种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 中国农学通报, 2010, 26(17): 132–136.
- [55] Shibu J, Andrew R G. Allelopathy in black walnut (*Juglans nigra* L.) alley cropping. II. Effects of juglone on hydroponically grown corn (*Zea mas* L.) and soybean (*Glycine max* L. Merr.) growth and physiology [J]. Plant and Soil, 1998, 203(2): 199–206.
- [56] Koepe D E. Some reactions of isolated corn mitochondria influenced by juglone [J]. Physiol Plant, 1972, 27(1): 89–94.
- [57] Birkett M A, Chamberlain K, Hooper A M, et al. Does allelopathy offer real promise for practical weed management and for explaining rhizosphere interactions involving higher plants? [J]. Plant and Soil, 2001, 232(1/2): 31–39.
- [58] 孙跃志. 核桃林地胡桃醌与微生物间关系及对林下植物多样性影响的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2012: 1–50.
- [59] Wang J C, Wu Y, Wang Q, et al. Allelopathic effects of *Jatropha curcas* on marigold (*Tagetes erecta* L.) [J]. Allelopathy Journal, 2009, 24(1): 123–130.
- [60] 彭晓邦. 核桃叶水浸液对商洛桔梗的化感效应研究[J]. 陕西农业科学, 2011(6): 75–78.
- [61] 别智鑫, 翟梅枝, 贺立虎, 等. 核桃青皮水提液对小麦和三叶草的化感作用研究[J]. 西北林学院学报, 2007, 22(6): 108–110.
- [62] 张凤云, 翟梅枝, 毛富春, 等. 核桃青皮提取物对几种作物幼苗生长的影响[J]. 西北农业学报, 2005, 14(1): 62–65.
- [63] 潘 丹. 核桃化感作用物对黄芩等种子萌发和幼苗生长的影响研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2007: 1–59.
- [64] 翟梅枝, 高小红, 赵彩霞, 等. 核桃枝叶水溶物的化感作用研究[J]. 西北农业学报, 2006, 15(3): 179–182.
- [65] Findlay S, Tank J, Dye S, et al. A cross – system comparison of bacterial and fungal biomass in detritus pools of headwater streams [J]. Microbial Ecology, 2002, 43(1): 55–66.
- [66] Oliver D J, Bloem A V. Bacterial diversity in agricultural soils during litter decomposition [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2004, 70(1): 468–474.
- [67] Schmidt S K. Degradation of juglone by soil bacteria [J]. Journal of Chemical Ecology, 1988, 14(7): 1561–1571.
- [68] Weir T L, Park S, Vivanco J M. Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2004, 7(4): 472–479.
- [69] Smyth C E, Macey D, Trofymow J A. Long – term litter decay in Canadian forests and the influence of soil microbial community and soil chemistry [J]. Soil Biology & Biochemistry, 2015, 80: 251–259.
- [70] Ahmed R, Hoque A, Hossain M K. Allelopathic effects of leaf litters of *Eucalyptus camaldulensis* on some forest and agricultural crops [J]. Journal of Forestry Research, 2008, 19(1): 19–24.
- [71] 周志红. 植物化感作用的研究方法及影响因素[J]. 生态科学, 1999, 18(1): 37–40.
- [72] 王艳梅. 核桃楸青果皮生物活性及活性成分研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2008: 1–44.

- [48] 马丽美. 不同马铃薯品种钾钙铁锌的吸收积累规律[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2014:1-46.
- [49] Subramanian N. Genetics of mineral accumulation in potato tubers [D]. England:University of Nottingham,2012:1-125.
- [50] 王 潇,张 伟,白雅梅,等. 二倍体马铃薯富利亚和窄刀薯杂种块茎中铁和锌的含量及广义遗传力[J]. 作物杂志,2014(4):59-64.
- [51] Henriques A R, Chalfun - Junior A, Aarts M. Strategies to increase zinc deficiency tolerance and homeostasis in plants [J]. Brazilian Journal of Plant Physiology, 2012, 24(1):3-8.
- [52] Broadley M R, White P J, Hammond J P, et al. Zinc in plants [J]. New Phytologist, 2007, 173(4):677-702.
- [53] Gaither L A, Eide D J. Eukaryotic zinc transporters and their regulation [J]. BioMetals, 2001, 14(3/4):251-270.
- [54] Guerinot M L. Molecular aspects of Cu, Fe and Zn homeostasis in plants [J]. Biochimica et Biophysica acta, 2006, 1763(7):595-608.
- [55] Hall J L, Williams L E. Transition metal transporters in plants [J]. Journal of Experimental Botany, 2003, 54(393):2601-2613.
- [56] Lee S, An G. Over-expression of *OsIRT1* leads to increased iron and zinc accumulations in rice [J]. Plant Cell and Environment, 2009, 32(4):408-416.
- [57] Takahashi R, Ishimaru Y, Shimo H, et al. The OsHMA2 transporter is involved in root-to-shoot translocation of Zn and Cd in rice [J]. Plant Cell and Environment, 2012, 35(11):1948-1957.
- [58] Mä Ser P, Thomine S, Schroeder J I, et al. Phylogenetic relationships within cation transporter families of *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2001, 126(4):1646-1667.
- [59] Wintz H, Fox T, Wu Y Y, et al. Expression profiles of *Arabidopsis thaliana* in mineral deficiencies reveal novel transporters involved in metal homeostasis [J]. The Journal of Biological Chemistry, 2003, 278(48):47644-47653.
- [60] Moreau S, Thomson R M, Kaiser B N, et al. GmZIP1 encodes a symbiosis-specific zinc transporter in soybean [J]. Journal of Biological Chemistry, 2002, 277(7):4738-4746.
- [61] Ishimaru Y, Suzuki M, Kobayashi T, et al. OsZIP4, a novel zinc-regulated zinc transporter in rice [J]. Journal of Experimental Botany, 2005, 56(422):3207-3214.
- [62] Ishimaru Y, Masuda H, Suzuki M, et al. Overexpression of the OsZIP4 zinc transporter confers disarrangement of zinc distribution in rice plants [J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58(11):2909-2915.
- [63] Lee S, Jeong H J, Kim S A, et al. OsZIP5 is a plasma membrane zinc transporter in rice [J]. Plant Molecular Biology, 2010, 73(5):507-517.
- [64] Lee S, Kim S A, Lee J, et al. Zinc deficiency-inducible OsZIP8 encodes a plasma membrane-localized zinc transporter in rice [J]. Molecules and Cells, 2010, 29(6):551-558.
- [65] Maurya S, Vishwakarma A K, Dubey M A, et al. Developing gene-tagged molecular marker for functional analysis of OsZIP10 metal transporter gene in rice [J]. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding, 2018, 78(2):180-186.
- [66] Watts-Williams S J, Cavagnaro T R. Arbuscular mycorrhizal fungi increase grain zinc concentration and modify the expression of root ZIP transporter genes in a modern barley (*Hordeum vulgare*) cultivar [J]. Plant Science, 2018, 274:163-170.
- [67] Paul S, Ali N, Gayen D, et al. Molecular breeding of *Osfer2* gene to increase iron nutrition in rice grain [J]. GM Crops and Food: Biotechnology in Agriculture and the Food Chain, 2012, 3(4):310-316.
- [68] Johnson A T, Kyriacou B, Callahan D L, et al. Constitutive overexpression of the *OsNAS* gene family reveals single-gene strategies for effective iron- and zinc-biofortification of rice endosperm [J]. PLoS One, 2011, 6(9):1-11.
- [69] Zhang Y, Xu Y H, Yi H Y, et al. Vacuolar membrane transporters OsVIT1 and OsVIT2 modulate iron translocation between flag leaves and seeds in rice [J]. Plant Journal, 2012, 72(3):400-410.

(上接第 63 页)

- [73] Carvalho M, Ferreria P J, Mendes S, et al. Human cancer cell antiproliferative and antioxidant activities of *Juglans regia* L. [J]. Food and Chem Toxicol, 2010, 48(1):441-447.
- [74] 刘 艳,方 晨,曹 凯,等. 新疆核桃青皮提取物抗氧化作用研究[J]. 食品工业,2012,33(9):114-116.
- [75] Alkhawajah A M. Studies on the antimicrobial activity of *Juglans regia* L. [J]. American Journal of Chinese Medicine, 1997, 25(2):175-180.
- [76] Zhao L Z, Chen S, Fang Q, et al. Effect of juglone on migration of human ovarian cancer SKOV3 cells [J]. Advanced Materials Research, 2014, 912-914:1911-1914.
- [77] Gao X L, Lin H, Zhao W, et al. JA, a new type of polyunsaturated fatty acid isolated from *Juglans mandshurica* Maxim, limits the survival and induces apoptosis of hepatocarcinoma cells [J]. Apoptosis, 2016, 21(3):340-350.
- [78] 丁 芸. 核桃青皮的活性成分提取及染色性能研究[D]. 乌鲁木齐:新疆大学,2016:1-44.
- [79] 王刚霞. 核桃青皮提取物果蔬保鲜剂的研究与应用[D]. 乌鲁木齐:新疆大学,2014:1-61.
- [80] 翟梅枝,张凤云,刘朝斌,等. 核桃叶提取物对粘虫和小菜蛾的拒食活性研究[J]. 西北林学院学报,2005,20(2):138-140.
- [81] 孙墨琰. 核桃楸的杀虫活性及活性成分研究[D]. 哈尔滨:东北林业大学,2007.
- [82] 翟梅枝,李晓明,林奇英,等. 核桃叶抑菌成分的提取及其抑菌活性[J]. 西北林学院学报,2003,18(4):89-91.
- [83] 黄云峰,万众,吴夏雷,等. 薄壳山核桃外果皮提取液的抑菌活性研究[J]. 分子植物育种,2017,15(6):2389-2393.
- [84] 吴文军. 生物杀虫剂——原理·方法·实践[M]. 西安:陕西科学技术出版社,1998:1-81.
- [85] Ikekawa T, Nakanishi M, Uehara N, et al. Antitumor action of some basidiomycetes, especially *Phellinus linteus* [J]. Gan, 1968, 59(2):155.
- [86] Qa'Dan F, Thewaini A, Ali D A, et al. The antimicrobial activities of *Psidium guajava* and *Juglans regia* leaf extraction [J]. American Journal of Chinese Medicine, 2005, 33(2):197-204.
- [87] 别智鑫,翟梅枝,王 伟,等. 核桃青皮的化感作用Ⅱ层析分离物对几种植物幼苗生长的影响[J]. 西北农业学报,2006,15(6):90-94.
- [88] 翟梅枝,黄湘海,刘 枫,等. 黑核桃内生真菌 HJ₁ 发酵产物的除草活性[J]. 西北农业学报,2010,19(7):133-137.