



李菊,李玉梅,苟亚妮,等. 酚酸类物质代谢及其化感效应研究进展[J]. 黑龙江农业科学, 2019(8):175-182.

酚酸类物质代谢及其化感效应研究进展

李 菊,李玉梅,苟亚妮,张同霞,朱建龙,肖雪梅

(甘肃农业大学 园艺学院,甘肃 兰州 730070)

摘要:酚酸类物质是普遍存在于植物体内的次级代谢产物,是引起作物连作障碍的主要原因之一,因此,对酚酸类物质的研究是解决作物自毒胁迫最有力的理论支撑。本文重点对酚酸类物质的分离、提取、鉴定和生物合成途径,及酚酸类物质对作物生长、生理、基因表达和蛋白质合成等的影响机制进行了分析、整理和归纳,以期寻求作物连作障碍的防治措施和高效优质生产提供理论依据。

关键词:酚酸类物质;提取鉴定;生物合成途径;化感效应

酚酸类物质通常为芳香环上带有活性羟基的有机酸,是作物间相互作用的化感物质。许多研究证明,肉桂酸、阿魏酸、咖啡酸、对羟基苯甲酸、对香豆酸等是重要的化感物质^[1-5]。其作为化感物质几乎影响着作物生长发育的全部过程,会造成植物减产、品质下降、病虫害严重等生产障碍,与作物连作障碍关系密切。本文对酚酸类物质的来源、提取鉴定、代谢途径、影响作物生理变化的机制及相应分子水平等方面的研究进展进行了综述,以期寻求作物连作障碍的防治措施和高效优质生产提供理论依据。

1 酚酸类物质的种类及来源

1.1 酚酸类物质的定义

酚酸类物质是指同一苯环上有若干个酚性羟基的化合物^[6]。酚酸类化合物的羟基和苯环的 π -电子之间的相互作用使分子能产生自由基,这些自由基的形成可以改变自由基介导的氧化过程^[7]。

1.2 酚酸类物质的种类及存在形式

酚酸类化合物是根据它们的基本结构骨架来分类的: C_6 (简单的酚类), C_6-C_1 (酚酸和醛), C_6-C_2 , C_6-C_3 , C_6-C_4 , $C_6-C_1-C_6$, $C_6-C_2-C_6$ 等^[7]。酚酸类物质按其碳骨架结构不同可以分为两类:羟基苯甲酸类和羟基肉桂酸类^[8],羟基苯甲酸类以

苯甲酸为母核,具有 C_6-C_1 型骨架;羟基肉桂酸类以肉桂酸为母核,具有 C_6-C_3 型骨架^[2]。除羟基苯甲酸类和羟基肉桂酸类外还有两类是通过缩合形成的:绿原酸是咖啡酸和奎尼酸通过酯键结合而成,丹酚酸是简单酚酸的聚合物。

酚酸的存在形式很复杂,主要以酯键、糖苷键、醚键等化学键与其他物质相结合存在,极少数为游离态。羟基苯甲酸类酚酸在植物中主要以结合态形式存在,与糖类、有机酸结合形成各种酚酸衍生物;羟基肉桂酸类酚酸在植物中也主要以结合态形式存在,通过醚键与木质素、酯键与细胞壁中结构碳水化合物和蛋白质等组分结合^[6-10]。

1.3 酚酸类物质的来源

1.3.1 植物根系分泌 研究表明多种作物根系可以分泌酚酸类物质^[11-14]。前人已从黄瓜根系分泌物中鉴定出对羟基苯甲酸、苯甲酸等酚酸化合物,并表明这些物质对黄瓜养分吸收有直接的阻碍作用^[11]。在番茄、辣椒、西瓜、黄瓜、甜瓜等多种蔬菜的根系分泌物提取液中已鉴定出包括苯甲酸、肉桂酸和水杨酸在内的十余种酚酸类物质^[12]。杨阳等^[13]在葱属植物的浸提液、根系分泌物中检测到了肉桂酸、苯甲酸、香豆素等酚酸类物质。花生根系分泌物中也检测到酚酸类物质,主要包括:2,4-二叔丁基苯酚、2,6-二叔丁基苯酚、肉桂酸、对羟基苯辛酸和2,6-二叔丁基-4-丙酰基苯酚^[14]。

1.3.2 植物残体或凋落物分解 酚酸是植物残体腐烂分解后常见的有机物,植物的枝、叶、花、果实残体都可在土壤中分解产生酚酸类物质。杜越^[15]在草莓根系腐解物提取液中检测到丁香酸、邻苯二酸、苯甲酸、对羟基苯甲酸和香草酸5种酚

收稿日期:2019-03-10

基金项目:甘肃省自然科学基金项目(17JR5RA139);甘肃农业大学盛彤笙科技创新基金(GSAU-STS-1745);甘肃农业大学学生科研训练计划(20181205)。

第一作者简介:李菊(1996-),女,在读学士,专业为设施农业科学与工程。E-mail: 1790017646@qq.com。

通讯作者:肖雪梅(1986-),女,博士,讲师,从事设施蔬菜栽培生理与生态研究。E-mail: xiaoxm@gsau.edu.cn。

酸类物质。喻景权等^[16]先后证实了豌豆、黄瓜、番茄、西瓜、甜瓜残体中会分泌出肉桂酸等多种化感物质。

1.3.3 雨雾从植物表面淋溶 裴国平等^[17]论述了在多降水、高湿度的条件下,酚酸类化感物质的主要释放方式是淋溶,水溶性的酚酸类化感物质可以从活体植物的枝、茎、干、叶等器官表面淋溶出来。刘淑霞等^[18]发现在大豆的根、茎、叶、花、果实、种子中都含有酚酸类化感物质,主要通过叶片分泌释放到外界环境。

1.3.4 植物向体外释放挥发物质 干旱和半干旱地区的植物可以向环境释放挥发性的物质,在高温、干旱条件下,酚酸类物质的主要释放途径是挥发^[19]。

1.3.5 花粉传播和种子萌发 花粉中含有大量的化感物质,酚酸类物质可通过花粉传播的方式被释放到环境中;多数从母体植物中成熟脱落的植物种子会散布在母体植物的周围,种子萌发也会释放酚酸类物质^[17-19]。

2 酚酸类物质的提取与鉴定

酚酸类物质作为植物中含量最为丰富的次生代谢物,同时也是导致植物产生自毒作用的主要因素,因此通过对酚酸类物质的研究可为解决作物连作障碍提供理论支撑。如何提取、分离和鉴定酚酸类物质是研究工作中不可或缺的一个环节。

2.1 酚酸类物质的提取

目前,从植物中提取酚酸的方法有水、醇浸泡提取法,热、冷碱提取法和超声法等。席利莎等^[20]论述了水提取法、有机溶剂浸提法、酶解法、超临界流体萃取法、微波辅助法、超声波辅助法提取植物中绿原酸类物质。王淑梅等^[21]在黄瓜植株体内提取苯丙烯酸的研究中表明,超声法极大地缩短了提取时间,且更加有效地增强了浸出效果,同时操作简单易行。温文旭等^[22]采用超声波细胞破碎仪辅助乙醇溶剂冰浴提取的方法,提取出丝瓜中的酚酸类物质,并得出最佳的提取条件是以乙醇为提取剂,料液比为1 g:20 mL,提取溶剂为强酸(pH3~4)。前人研究表明,超声法是目前酚酸类物质提取最为快捷简便的方法。

2.2 酚酸类物质的鉴定

目前,对于酚酸类物质鉴定的方法有气相色谱法(GC-MS)、液相色谱法(LC-MS)、高效液相

色谱法(HPLC)和超高效液相色谱法(UPLC)等。胡元森等^[23]用 GC-MS 法鉴定出黄瓜根系分泌物中的主要化感物质有苯甲酸、对羟基苯甲酸、香草酸、阿魏酸、苯丙酸等苯甲酸的衍生物。于东等^[24]通过紫山药的酚酸类化合物鉴定实验,证实高压液相色谱-二极管阵列-质谱技术是快速、准确、重复性好的方法。李坤等^[25]则用 LC-MS 法检测确定苯甲酸,苯丙酸和水杨酸 3 种酚酸类物质存在于葡萄根系腐解物中。郑新宇等^[26]采用固相萃取-高效液相色谱法,分析鉴定出水稻根系分泌物中的 10 种酚酸类化合物,且该方法精密度、回收率符合分析要求,分离速度快、灵敏度高。宋亚等^[27]利用 HPLC-ESI/MS 方法对紫结球甘蓝中酚酸种类进行了鉴定。张娜等^[28]采用超高效液相色谱法定性定量分析了稻米中的酚酸类化合物。马帅等^[29]建立了能同时测定花椰菜和西兰花样品中酚酸类化合物的超高效液相色谱-串联质谱法。不同的鉴定方法各有其优点,如液相色谱可检测的物质比较多,而气相色谱检测只限于气体和沸点低的化合物或具有易挥发性的衍生物,尤其对于有机物检测效果比较好;超高效液相色谱与高效液相色谱相较,可缩短检测时间,节省流动相,提高效率。

3 酚酸类物质的代谢途径及调控机制

3.1 酚酸类物质的代谢途径

酚酸类物质的代谢途径已在许多研究中有过探讨^[2,4,30],得出酚酸类物质的基本代谢途径如图 1 所示。酚酸类物质主要通过莽草酸途径、苯丙烷代谢途径和类黄酮代谢途径合成,糖酵解(EMP)途径生成的磷酸烯醇式丙酮酸和磷酸戊糖(PPP)途径生产的赤藓糖-4-磷酸是酚酸类物质合成的前体物质^[4]。

莽草酸途径是连接糖代谢和次生代谢的重要桥梁,而位于下游的苯丙烷代谢途径是酚酸类物质最主要的代谢途径。磷酸烯醇式丙酮酸和赤藓糖-4-磷酸经过莽草酸途径生成苯丙氨酸,再进入苯丙烷代谢途径。苯丙氨酸在苯丙氨酸解氨酶(PAL)的作用下生成反式肉桂酸,是连接初生代谢和苯丙烷代谢的重要枢纽,也是苯丙烷代谢的起始步骤^[30]。反式肉桂酸在肉桂酸-4-羟化酶(C4H)催化下生成对香豆酸、咖啡酸、阿魏酸、芥子酸、苯甲酸等,对香豆酸又可在 4-香豆酰辅酶 A 连接酶(4CL)的作用下转化为绿原酸;也可

影响作物的地上、地下部分的形态指标,如种子活力、发芽率、主根长、叶面积、茎粗等,进而影响作物的产量和品质。

4.1.1 种子萌发 酚酸类物质影响种子萌发可通过抑制种子萌发所需的关键酶,如咖啡酸、绿原酸和儿茶酚抑制磷酸化酶^[50];也可导致种子在萌发过程中缺乏必需的能量或抑制了合成一些关键酶的中间产物,从而在作物种子上表现出活力下降,萌发率降低,胚根长和胚根干重均不同程度的降低^[51]。研究表明,邻苯二甲酸对萝卜种子萌发的影响表现为低浓度促进高浓度抑制^[52]。陈龙等^[52]认为肉桂酸、苯甲酸和香草酸三种单一酚酸中肉桂酸对大豆种子萌发的抑制作用最强,苯甲酸次之,香草酸最弱,并发现在两种不同酚酸组合处理中,肉桂酸与苯甲酸组合对大豆种子发芽率、胚根伸长及胚根干重的抑制作用都表现出比单一处理更强的抑制作用。吕卫光等^[53]研究发现香豆酸、肉桂酸、阿魏酸、香草酸 4 种酚酸对西瓜种子的萌发和胚根、胚轴的伸长产生显著抑制作用,且随着酚酸浓度的增加抑制作用逐渐增强。

4.1.2 幼苗生长 前人研究表明,对羟基苯甲酸和肉桂酸对黄瓜的鲜重、株高、茎粗和叶面积均有一定的抑制作用,并随着处理浓度的增加抑制作用逐渐增强,且肉桂酸的抑制效果更强^[54]。在相同的低浓度下,邻苯二甲酸对黄瓜幼苗生长无显著负效应,而对萝卜幼苗却有促进生长的效应,说明黄瓜比萝卜对邻苯二甲酸的反应更敏感^[55]。李贺敏等^[56]发现 5 种酚酸类物质对白菜幼苗苗高和干重的抑制效应大小顺序为对羟基苯甲酸>香草酸>阿魏酸>对香豆酸>丁香酸。翟彩霞等^[57]研究发现随着苯甲酸和香豆素浓度的增加,番茄幼苗的株高、复叶数、复叶长和叶面积都相应的降低或减少。

4.1.3 根系生长 根系生长对化感物质的反应表现很敏感,如酚酸类自毒物质能明显抑制根系的纵向生长和细胞分裂,从而在根系形态上表现出明显变化,进而影响到植株对养分的吸收。酚酸类物质处理后对作物根系生长总体表现为低浓度促进高浓度抑制。在酚酸对烟草幼苗生长的影响中发现:随着苯甲酸和对羟基苯甲酸浓度的增加,烟苗的总根长和总表面积呈现先增加后降低的趋势^[58]。而宋慧等^[59]研究认为随着处理时间的延长和处理浓度的增加,肉桂酸和邻苯二甲酸

均能抑制小豆根系生长,其中 $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 邻苯二甲酸处理的小豆根系干质量、根长、根体积、根表面积、根系活力和根瘤数均被显著抑制。

4.2 酚酸类物质对作物生理特性的影响

4.2.1 细胞膜透性 酚酸类物质可改变细胞膜的结构和功能进而影响植物的生理生化代谢活动。主要是通过改变细胞膜的透性使细胞物质运输和生理活动发生紊乱,选择透过能力降低,电解质外溢^[60]。

高浓度酚酸胁迫致使质膜过氧化严重,丙二醛(MDA)含量显著增加,质膜系统和渗透平衡被破坏,直接影响黄瓜幼苗生长发育^[61-64]。苯丙烯酸胁迫明显增加了黄瓜幼苗体内 MDA 的积累,随着苯丙烯酸浓度的增加,体内 MDA 的含量也随之明显增加,膜系统受损,植株生长受抑^[62]。吴凤芝等^[65]发现,苯丙烯酸对黄瓜幼苗 MDA 活性的化感效应均为促进作用。苯丙烯酸和对羟基苯甲酸处理下的黄瓜幼苗叶片 MDA 含量均显著增加^[66]。施用不同浓度的苯甲酸和肉桂酸在番茄苗期的研究中发现,两种酚酸的作用与其浓度与作用时间密切相关,均为促进了 MDA 含量的积累^[67]。高浓度的香草酸对辣椒幼苗叶片的 MDA 含量均为促进作用^[68]。

4.2.2 养分吸收 前人研究发现,不同浓度肉桂酸处理均抑制了黄瓜根系对养分离子的吸收^[69]。吴凤芝等^[70]认为,对羟基苯甲酸对黄瓜幼苗 N 素吸收具有抑制作用,苯丙烯酸对 K 素的吸收表现为抑制效应。由此可见,一定浓度的酚酸类物质可以通过抑制养分的吸收,从而抑制作物的生长。

4.2.3 幼苗体内抗氧化酶活性 酚酸类物质对蔬菜作物抗氧化代谢酶起着重要的影响。不同种类的酚酸类物质、同一酚酸不同浓度对作物幼苗体内抗氧化酶活性的影响各不相同。

辣椒幼苗叶片的超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)均随着香草酸浓度的增加而呈现出降低^[68]。低浓度的阿魏酸对白菜幼苗 SOD 和 POD 的活性具有抑制作用,而低浓度的丁香酸对白菜幼苗过氧化氢酶(CAT)活性具有促进作用^[56]。黄勇等^[71]研究发现不同浓度的阿魏酸、香豆酸、对羟基苯甲酸和香草酸对玉米幼苗的 CAT 活性均为抑制作用,不同浓度的丁香酸对玉米幼苗 CAT 活性均为促进作用。吴凤芝等^[54]认

为,对羟基苯甲酸和苯丙烯酸 2 种酚酸物质对黄瓜幼苗中 POD 活性具有抑制作用。沈玉聪等^[72]研究表明,酚酸类物质处理后,三七幼苗的 POD 和 CAT 活性均有所降低;丁香酸、香草酸和对羟基苯甲酸处理三七幼苗后 SOD 活性有所增加;低质量浓度的对香豆酸对三七幼苗 SOD 活性的影响不大,但高质量浓度能够较明显增加幼苗 SOD 活性。

4.2.4 幼苗根系活力 根系活力是根系吸收水肥的活跃程度,其强度高低可在一定程度上反映植株的生长能力。吴凤芝等^[61]等发现高浓度的苯丙烯酸对黄瓜幼苗根系活力表现为抑制作用。在酚酸类物质对白菜幼苗生理特性的影响研究中发现,高浓度的阿魏酸、羟基苯甲酸和丁香酸对白菜幼苗根系活力均表现为促进作用,而香草酸抑制了白菜幼苗的根系活力^[56]。孙文庆等^[73]报道,高浓度的酚酸物质对加工番茄幼苗根系活力表现为抑制作用。高浓度的阿魏酸、香草酸,对野燕麦幼苗最终的根系活力均表现为抑制作用^[74]。

4.2.5 呼吸作用 化感物质可以通过影响氧气的吸收来影响植物的呼吸作用。主要途径有:减少氧气吸入、阻止 NADH 氧化、抑制 ATP 酶活性,以达到抑制呼吸作用的效果,另外,还可以刺激二氧化碳的释放,从而促进呼吸作用^[60]。化感物质主要通过抑制线粒体的电子传递和氧化磷酸化两种方式来影响植物的呼吸作用^[75]。肉桂酸和 α 肉蒎通过影响氧气消耗和抑制电子传递抑制受体的呼吸作用^[76]。高粱主要化感物质 Sorgho-leone 通过阻止玉米、大豆叶片线粒体上植物色素 b、c 复合体之间电子的传递影响受体的呼吸作用^[77]。肉桂酸等化感物质可降低大豆下胚轴氧的消耗,同时使电子传递向非细胞色素等其他途径转移^[78]。

4.2.6 光合作用 化感物质通过提高气孔扩散阻力,关闭气孔,减少植物叶片内的叶绿素含量以及降低叶片内的水势等途径来影响光合作用^[60]。苯丙烯酸通过降低叶绿素 a 和叶绿素 b 的含量,从而抑制叶绿素对光能的收集和转化,减少光合作用所需的能量,降低能量的转化效率,进而影响光合作用^[61]。吴凤芝等^[79]在研究不同浓度的苯丙烯酸对黄瓜幼苗的影响中发现,苯丙烯酸在 $80 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时显著降低了黄瓜幼苗的叶绿素 a 含量、气孔张开数 ($P<0.05$)、光合速率和蒸腾速

率,抑制黄瓜幼苗的光合作用。胡举伟等^[80]指出,3-硝基邻苯二甲酸对桑树的净光合速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度和叶绿素含量表现出低浓度促进,高浓度抑制的浓度效应。对邻甲氧基苯甲酸来说,无论高浓度还是低浓度,均对桑树的净光合速率,蒸腾速率等各项指标总体表现出抑制作用。李自龙等^[81]指出,外源酚酸显著降低了马铃薯植株叶片的叶绿素含量和叶片净光合速率,且作用随着酚酸溶液浓度 ($50\sim 200 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$) 的增加而显著增加。Yu 等^[82]研究表明,用黄瓜根系分泌物和浸提物处理其幼苗后,叶片的蒸腾作用和气孔导度均下降,叶片温度有一定的上升,净光合速率和细胞内 CO_2 浓度下降。

4.2.7 激素水平 刘秀芬等^[83]指出,阿魏酸能引起小麦幼苗生长素、赤霉素和细胞分裂素含量的增加,并造成脱落酸含量升高。大豆根系分泌物及组织水浸液对下茬幼苗生长及某些生理活性的影响可能是由于其中的化感物质干扰了生长素和赤霉素的代谢,使根、茎细胞的伸长生长受到影响^[84]。Holappa 等^[85]研究表明,阿魏酸处理 8 h 后番茄、黄瓜植株体内 ABA 的含量开始上升,处理后 24 h 达到最高含量,且低浓度阿魏酸的促进作用大于高浓度。

4.3 酚酸类物质对作物基因表达和蛋白质合成的影响

4.3.1 蛋白质和核酸生物合成 酚酸类物质对蛋白质和核酸生物合成的影响是影响植物生长的机制之一。前人认为酚酸类物质可以影响 DNA 和 RNA 的完整性,也可通过阻碍氨基酸的运输来影响蛋白质的合成^[86-88]。Baziramakenga 等^[89]在研究大豆根对磷酸盐和甲硫氨酸吸收时指出,苯甲酸、肉桂酸、香草酸以及阿魏酸降低了大豆根对 ^{32}P 和甲硫氨酸的吸收,而香豆酸和对羟基苯甲酸增加了对 ^{32}P 和甲硫氨酸的吸收,所有的酚酸类物质都降低了 ^{32}P 向 DNA 和 RNA 的整合。Mersie 等^[90]研究表明,在 $10 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 阿魏酸处理下,莴苣幼苗亮氨酸组入速率可减少 50%, $50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的香豆酸和阿魏酸可降低蛋白质的合成。除香豆酸和香草酸外,其它酚酸类物质对甲硫氨酸向蛋白质整合起抑制作用^[91]。

4.3.2 基因表达和调控 研究发现,酚酸类物质的积累干扰作物体内 DNA 复制和 RNA 转录过程而影响作物正常生长发育。酚酸类物质可以与

受体 DNA 紧密结合,使得 DNA 裂解温度比正常情况下提高 5℃,且阻止 DNA 翻译和转录,抑制相应蛋白的合成和表达^[92]。酚酸类物质可以触发一系列通向启动基因组宽度的 Ca^{2+} 级联信号的活性组分,影响基因的表达,最终导致作物死亡^[93]。沈荔花等^[94]认为,转录因子 OsMYB(CT829537)可促进水稻 PI312777 的酚酸类物质代谢,抑制 PI312777 的 CT829537 基因表达,水稻的酚酸类合成相关基因表达下调,酚酸类化感物质合成量减少。研究表明,转录因子 PAP2 通过激活苯丙烷代谢途径中 PAL、C4H、4CL-1 和酪氨酸代谢途径中 TAT 基因的表达,而促进酚酸类物质的合成积累^[95]。

5 展望

酚酸类物质作为引起作物连作障碍的主要原因之一,其代谢途径及化感效应机制的研究必将为今后制定缓解连作障碍的措施提供有利的依据和参考。随着生物技术、转录组学与代谢组学的发展,今后对酚酸类物质分子水平的研究将更加深入,有利于人们更好的探明其作用机理,从而制定战略性的解决方案。

参考文献:

- [1] 陶茸,尹国丽,师尚礼. 酚酸类物质对苜蓿种子萌发的化感作用研究[J]. 草原与草坪,2018,38(3):96-101.
- [2] 陈志杰,吴嘉琪,马燕,等. 植物食品原料中酚酸的生物合成与调控及其生物活性研究进展[J]. 食品科学,2018,39(7):321-328.
- [3] 杨小燕,李立,张奇,等. 不同类型酚酸物质对莴苣的化感作用[J]. 福建农林大学学报(自然科学版),2017,46(1):21-26.
- [4] 高媛,马帅,代敏,等. 果蔬酚酸生物合成及代谢调控研究进展[J]. 食品科学,2018,39(9):286-293.
- [5] 吴风芝,赵凤艳,马凤鸣. 酚酸物质及其化感作用[J]. 东北农业大学学报,2001(4):402-407.
- [6] 乔丽萍,傅瑜,叶兴乾,等. 酚酸生物活性研究进展[J]. 中国食品学报,2013,13(10):144-152.
- [7] Cheynier V, Comte G, Kevin M D, et al. Plant phenolics: Recent advances on their biosynthesis, genetics, and eco-physiology[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2013, 27:1-20.
- [8] 林源,陈静. 常用民族药植物中酚酸类化合物的提取、纯化及生物活性研究进展[J]. 中国民族医药杂志,2014,20(9):39-41.
- [9] 扶雄,周惠芳,李超,等. 甘蔗不同组织中游离态和结合态酚酸的分布及抗氧化活性[J]. 现代食品科技,2014,30(11):17-22.
- [10] 谢星光,陈晏,卜元卿,等. 酚酸类物质的化感作用研究进

展[J]. 生态学报,2014,34(22):6417-6428.

- [11] 吴风芝. 外源酚酸对黄瓜自毒作用的生理生化机制研究[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2002.
- [12] 王延平,王华田. 植物根分泌的化感物质及其在土壤中的环境行为[J]. 土壤通报,2010,41(2):501-507
- [13] 杨阳,何师国. 蕨属植物化感作用研究进展[J]. 北方园艺,2016(3):189-194.
- [14] 刘苹,赵海军,唐朝辉,等. 连作对不同抗性花生品种根系分泌物和土壤中化感物质含量的影响[J]. 中国油料作物学报,2015,37(4):467-474.
- [15] 杜越. 作物的化感作用[J]. 吉林农业,2017(0):110.
- [16] 喻景权,杜尧舜. 蔬菜设施栽培可持续发展中的连作障碍问题[J]. 沈阳农业大学学报,2000(1):124-126.
- [17] 裴国平,雷建明,裴建文. 植物化感物质释放途径及开发利用研究进展[J]. 现代农业科技,2012(3):13-15.
- [18] 刘淑霞,潘冬梅,魏国江,等. 大豆化感物质的产生途径、提取、分离及纯化[J]. 养殖技术顾问,2011(3):244-245.
- [19] 黄良伟,文杰,任建行,等. 植物化感作用研究进展[J]. 现代园艺,2017(23):18-19.
- [20] 席利莎,木泰华,孙红男. 绿原酸类物质的国内外研究进展[J]. 核农学报,2014,28(2):292-301.
- [21] 王淑梅,吴风芝. 黄瓜植株体内苯丙烯酸提取方法的研究[J]. 东北农业大学学报,2006(4):454-458.
- [22] 温文旭,朱海生,温庆放,等. 超高效液相色谱法分析丝瓜酚类物质组分及其含量[J]. 园艺学报,2016,43(7):1391-1401.
- [23] 胡元森,李翠香,杜国营,等. 黄瓜根分泌物中化感物质的鉴定及其化感效应[J]. 生态环境,2007(3):954-957.
- [24] 于东,方忠祥,杨海花,等. 紫山药酚酸类化合物鉴定及含量测定[J]. 中国农业科学,2010,43(12):2527-2532.
- [25] 李坤,郭修武,郭印山,等. 葡萄根系腐解物的化感效应及酚酸类化感物质的分离鉴定[J]. 果树学报,2011,28(5):776-781,943.
- [26] 郑新宇,叶仁杰,何印波,等. 固相萃取-高效液相色谱测定化感水稻根系分泌的酚酸类化合物[J]. 云南大学学报(自然科学版),2013,35(2):219-224.
- [27] 宋亚,杨静,朱祝军. 紫结球甘蓝功能性成分的提取、鉴定与分析[J]. 园艺学报,2016,43(1):100-108.
- [28] 张娜,王国祥,Abacar J D,等. 超高效液相色谱法分析稻米酚酸化合物组分及其含量[J]. 中国农业科学,2015,48(9):1718-1726.
- [29] 马帅,王纪华,高媛,等. 超高效液相色谱-串联质谱法同时测定 5 个产地花椰菜和西兰花中的 23 种酚酸类化合物[J]. 食品科学,2018,39(4):176-187.
- [30] 曾慧婷,宿树兰,朱悦,等. 丹参酚酸类成分生物合成途径及调控机制研究进展[J]. 中草药,2016,47(18):3324-3331.
- [31] 李莉,赵越,马君兰. 苯丙氨酸代谢途径关键酶: PAL、C4H、4CL 研究新进展[J]. 生物信息学,2007(4):187-189.
- [32] 贺立红,张进标,宾金华. 苯丙氨酸解氨酶的研究进展[J]. 食品科技,2006(7):31-34.
- [33] Appert C, Logemann E, Hahlbrock K, et al. Structural and

- catalytic properties of the four phenylalanine ammonia-lyase isoenzymes from parsley (*Petroselinum crispum* Nym.) [J]. European Journal of Biochemistry, 1994, 225(1):491-499.
- [34] Vanholme R, Demedts B, Morreel K, et al. Lignin biosynthesis and structure[J]. Plant Physiology, 2010, 153(3): 895-905.
- [35] 朱海生, 温文旭, 刘建汀, 等. 丝瓜苯丙氨酸解氨酶基因 PAL 克隆及表达分析[J]. 植物遗传资源学报, 2018, 19(02):305-313.
- [36] Thomas V. Phenylpropanoid biosynthesis[J]. Molecular Plant, 2010, 3(1):901-918.
- [37] 杜翔宇, 刘春燕, 吴琼, 等. 大豆苯丙氨酸代谢途径关键酶基因的挖掘定位及结构分析[J]. 大豆科学, 2012, 31(2): 178-183.
- [38] 侯鹏, 梁冬, 张卫国, 等. 苯丙氨酸解氨酶基因家族在大豆中的时空表达研究[J]. 作物杂志, 2016(2):57-62.
- [39] Kováčik Jozef, Klejdus, Bořivoj. Tissue and method specificities of phenylalanine ammonia-lyase assay[J]. Journal of Plant Physiology, 2012, 169(13):1317-1320.
- [40] 马杰, 胡文忠, 毕阳, 等. 鲜切果蔬苯丙烷代谢的研究进展[J]. 食品工业科技, 2012, 33(15):391-393.
- [41] 谭国飞, 王枫, 王广龙, 等. 鸭儿芹肉桂酸 4-羟化酶基因的克隆与不同温度下的表达分析[J]. 西北植物学报, 2014, 34(7):1298-1304.
- [42] 张华玲, 刘绪, 杨春贤, 等. 甘薯肉桂酸-4-羟化酶基因克隆及序列分析[J]. 广西植物, 2018, 38(4):501-508.
- [43] Blee K, Choi J W, O'Connell A P, et al. Antisense and sense expression of cDNA coding for CYP73A15, a class II cinnamate 4-hydroxylase, leads to a delayed and reduced production of lignin in tabacco[J]. Phytochemistry, 2011, 57(7):1159-1166.
- [44] Chapple C. Molecular-genetic analysis of plant cytochrome P450-dependent monooxygenases[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1998, 49: 311-343.
- [45] 田晓明, 颜立红, 向光锋, 等. 植物 4 香豆酸: 辅酶 A 连接酶研究进展[J]. 生物技术通报, 2017, 33(4):19-26.
- [46] Logeman E, Parniske M, Hahlbrock K. Modes of expression and common structural feature of the complete phenylalanine ammonia-lyase gene family in parsley[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1995, 92(13):5905-5909.
- [47] 宛国伟. 诱导子对丹参酚酸类化合物含量及合成酶的影响[D]. 陕西: 西北农林科技大学, 2008.
- [48] 张婧一. 水杨酸诱导 H_2O_2 来源及其在酚酸类化合物生物合成中的作用研究[D]. 陕西: 西北农林科技大学, 2014.
- [49] Song J, Wang Z Z. RNAi-mediated suppression of the phenylalanine ammonia-lyase gene in *Salvia miltiorrhiza* causes abnormal phenotypes and a reduction in rosmarinic acid biosynthesis [J]. Journal of Plant Research, 2011, 124(1):183-192.
- [50] Einhellig F A. Allelopathy: Current status and future goals [M]. Allelopathy: Organisms, Processes, and Applications, Washington, D. C.: American Chemical Society, 1995.
- [51] 杨延杰, 王晓伟, 赵康, 等. 邻苯二甲酸对萝卜种子萌发、幼苗叶片膜脂过氧化及渗透调节物质的影响[J]. 生态学报, 2013, 33(19):6074-6080.
- [52] 陈龙, 李建东, 王国骄, 等. 几种酚酸对大豆种子萌发的化感效应[J]. 种子, 2011, 30(5):83-86.
- [53] 吕卫光, 杨广超, 李双喜, 等. 几种酚酸物质对西瓜种子萌发、幼苗生长和生理生化特性的影响[J]. 上海农业学报, 2013, 29(2):1-4.
- [54] 吴凤芝, 黄彩红, 赵凤艳. 酚酸类物质对黄瓜幼苗生长及保护酶活性的影响[J]. 中国农业科学, 2002(7):821-825.
- [55] 杨延杰, 林多. 邻苯二甲酸对蔬菜种子萌发和幼苗生长及根系形态的影响[J]. 北方园艺, 2013(13):9-11.
- [56] 李贺敏, 张红瑞, 沈玉聪, 等. 酚酸类物质对白菜幼苗和生理特性的影响[J]. 河南农业大学学报, 2017, 51(5): 626-633.
- [57] 翟彩霞, 张彦才, 王占武, 等. 土壤生态调控剂缓解酚酸类物质对番茄苗期生长抑制作用的效果[J]. 华北农学报, 2006(S2):54-58.
- [58] 王茂胜, 李明, 杨秀祥, 等. 酚酸对烟苗根系生长及叶片光合特性的影响[J]. 广东农业科学, 2014, 41(2):14-18.
- [59] 宋慧, 屈洋, 张盼盼, 等. 肉桂酸和邻苯二甲酸对小豆根系生长和产量的自毒效应[J]. 西北农业学报, 2016, 25(10): 1494-1501.
- [60] 王婧怡, 占今舜, 邹彩霞, 等. 植物化感物质及其机理[J]. 饲料博览, 2016(4):14-17.
- [61] 吴凤芝, 潘凯, 周秀艳. 苯丙烯酸对黄瓜幼苗生理特性的影响[J]. 应用生态学报, 2005(5):915-918.
- [62] 王文, 陈振德, 罗庆熙, 等. 苯丙烯酸胁迫对黄瓜幼苗生长和抗氧化代谢特性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2011, 30(4):625-632.
- [63] 李亮亮, 李天来, 张恩平, 等. 自毒物质对番茄幼苗光合作用及保护酶活性的影响及碳化玉米芯的缓解作用[J]. 华北农学报, 2010, 25(1):141-146.
- [64] 宋亮, 潘开文, 王进闯, 等. 酚酸类物质对苜蓿种子萌发及抗氧化酶活性的影响[J]. 生态学报, 2006(10): 3393-3403.
- [65] 吴凤芝, 阎秀峰, 马凤鸣. 苯丙烯酸对黄瓜幼苗膜脂过氧化作用的影响[J]. 生态学报, 2004(7):1335-1340.
- [66] 陈天祥, 顾欣, 孙权. 外源酚酸对设施黄瓜幼苗生物量积累和抗氧化系统的影响[J]. 北方园艺, 2016(20):44-49.
- [67] 张恩平, 张文博, 张淑红, 等. 苯甲酸和肉桂酸对番茄幼苗根部保护酶及膜质过氧化的影响[J]. 西北农业学报, 2010, 19(1):186-190.
- [68] 韩春梅, 李春龙. 外源化感物质香草酸对辣椒幼苗形态和生理生化指标的影响[J]. 江苏农业科学, 2012, 40(1): 139-140.
- [69] 肖春兰. 黄瓜和黑籽南瓜幼苗对肉桂酸响应差异的生理机制研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2006.
- [70] 吴凤芝, 黄彩红, 邓旭红. 酚酸类物质对黄瓜幼苗养分吸收的化感作用[J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版),

- 2007(3):131-133.
- [71] 黄勇,张红瑞,沈玉聪,高致明,张子龙. 酚酸类物质对玉米幼苗生长及生理特性的影响[J]. 河南农业大学学报, 2017,51(3):301-307.
- [72] 沈玉聪,张红瑞,张子龙,等. 酚酸类物质对三七幼苗的化感影响[J]. 广西植物, 2016,36(5):607-614.
- [73] 孙文庆. 加工番茄酚酸类化感物质的鉴定及对幼苗生长的影响[D]. 新疆:石河子大学, 2017.
- [74] 邵庆勤,杨安中,何克勤. 酚酸类物质对野燕麦萌发及幼苗生长的影响[J]. 中国农学通报, 2009,25(7):158-161.
- [75] Mersie W, Singh M. Phenolic acids affect photosynthesis and protein synthesis by isolated leaf cells of velvet-leaf[J]. Journal of Chemical Ecology, 1993,19(7):1293-1301.
- [76] Ortega R C, Anaya A L, Ramos L. Effects of allelopathic compounds of corn pollen on respiration and cell division of watermelon[J]. Journal of Chemical Ecology, 1988,14(1):71-86.
- [77] Hejl A M, Einhellig F A, Rasmussen J A. Effects of juglone on growth, photosynthesis, and respiration. [J]. Journal of Chemical Ecology, 1993,19(3):559-568.
- [78] Penuelas J, Ribas-Carbo M, Giles L. Effects of allelochemicals on plant respiration and oxygen isotope fractionation by the alternative oxidase[J]. Journal of Chemical Ecology, 1996,22(4):801-805.
- [79] 吴凤芝,潘凯,马凤鸣,等. 苯丙烯酸对黄瓜幼苗光合作用和细胞超微结构的影响[J]. 园艺学报, 2004(2):183-188.
- [80] 胡举伟,朱文旭,许楠,等. 外源酚酸对桑树幼苗生长和光合特性的影响[J]. 草业科学, 2013,30(9):1394-1400.
- [81] 李自龙,回振龙,张俊莲,等. 外源酚酸类物质对马铃薯植株生长发育的影响及机制研究[J]. 华北农学报, 2013,28(6):147-152.
- [82] Yu J Q, Ye S F, Zhang M F, et al. Effects of root exudates and aqueous root extracts of cucumber(*Cucumis sativus*) and allelochemicals, on photosynthesis and antioxidant enzymes in cucumber[J]. Biochemical Systematics and Ecology, 2003,31:129-139.
- [83] 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(1):96-98.
- [84] 杜英君,靳月华. 连作大豆植株化感作用的模拟研究[J]. 应用生态学报, 1999(2):82-85.
- [85] Holappa L D, Blum U. Effects of exogenously applied ferulic acid, a potential allelopathic compound, on leaf growth, water utilization, and endogenous abscissic acid levels of tomato, cucumber and bean. [J]. Journal of Chemical Ecology, 1991,17(5):865-886.
- [86] 何华勤,林文雄. 水稻化感作用生理生化特性研究[J]. 中国生态农业学报, 2001(3):60-61.
- [87] Leslie C A, Romani R J. Inhibition of ethylene biosynthesis by salicylic acid [J]. Plant Physiology, 1988. 88(3):833-837.
- [88] Baziramakenga R, Leroux G D, Simard R R. Effects of benzoic and cinnamic acids on membrane permeability of soybean roots[J]. Journal of Chemical Ecology, 1995,21(9):1271-1285.
- [89] Baziramakenga R, Leroux G D, Simard R R, et al. Allelopathic effects of phenolic acids on nucleic acid and protein levels in soybean seedlings[J]. Canadian Journal of Botany, 1997,75(3):445-450.
- [90] Mersie W, Singh M. Phenolic acids affect photosynthesis and protein synthesis by isolated leaf cells of velvet-leaf[J]. Journal of chemical ecology, 1993, 19(7):1293-1301.
- [91] 叔文,植物学. 植物生理与分子生物学[M]. 北京:科学出版社, 1992.
- [92] Wink M, Latz-Brunign B. Allelopathic of alkaloids and other nature produces[J]. The Chemistry of Allelopath, 1995, 582:117-126.
- [93] Harsh P B, Vepachedu R; Gilroys S, et al. Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interaction[J]. Science, 2003,301:1377-1380.
- [94] 沈荔花,李碧凉,任勇杰,等. OsMYB 调控化感水稻酚酸类物质合成及其抑草作用[J]. 作物学报, 2015, 41(4):531-538.
- [95] 刘芬. 转录因子 PAP2 对丹参酚酸类产物合成的影响[D]. 西安:陕西师范大学, 2011.

Research Progress in Phenolic Acid Metabolism and Allelopathic Effect

LI Ju, LI Yu-mei, GOU Ya-ni, ZHANG Tong-xia, ZHU Jian-long, XIAO Xue-mei

(College of Horticultural, Gansu Agriculture University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: Phenolic acids are the secondary metabolites commonly found in plants, which are one of the main causes of crop continuous cropping obstacles. Therefore, the study of phenolic acids is the most powerful theoretical support for the solution of autotoxicity stress. We analyzed the separation, extraction, identification and biosynthesis of phenolic acids, and analyzed the influencing mechanism of phenolic acids on crop growth, physiology, gene expression and protein synthesis, in order to provide theoretical basis for the prevention and treatment of crop continuous cropping obstacles and efficient and high-quality production.

Keywords: phenolic acid; extract the appraisal; biosynthetic pathway; allelopathic effect