

菊科植物化感作用研究进展

周 凯, 郭维明*, 徐迎春

(南京农业大学园艺学院, 南京 210095)

摘要:对菊科植物化感作用的研究进展进行了综述。菊科植物中至少有 39 个属存在化感作用, 特别是一枝黄花属、向日葵属、胜红蓟属、银胶菊属、蒿属植物等有较多的研究报道。鉴定出的化感物质多为萜类、聚乙炔类、酚类、有机酸类等, 这些化感物质对多种受体植物表现出程度不同的抑制或促进的效应。其化感作用机理表现在破坏受体膜系统的稳定性及水分平衡关系、抑制氧化磷酸化、促进或阻滞叶绿素的合成、影响矿质元素的吸收利用等。并对菊科植物化感物质在植物生长调节剂、天然除草剂和生物杀虫剂, 或人工合成除草剂和杀虫剂上应用的前景进行了探讨。本文显示菊科植物的化感作用将在控制外来恶性杂草及维护生态平衡上扮演重要的角色。

在当前菊科植物化感作用研究的基础上, 提出了进一步研究的 6 个方向: (1) 化感物质的生物合成途径与关键酶的特性研究; (2) 具化感潜势物种资源的调查评价及利用研究; (3) 化感作用在自然生态系统中的演变规律; (4) 菊科重要作物自毒的生化机制及克服途径; (5) 具应用前景的菊科植物化感关键酶的基因克隆和转基因, 并对受体植物基因的表达与调控进行研究; (6) 化感作用在可持续发展农业应用上的研究与开发, 特别是作为天然除草剂及杀虫剂。

关键词:化感潜势; 化感作用; 菊科

Advances of research on allelopathic potential in compositae

ZHOU Kai, GUO Wei-Ming*, XU Ying-Chun (College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(8): 1776~1784.

Abstract: Recent advances on allelopathic potential of different genera and species belonging to Compositae family were reviewed. Allelopathic potential had been confirmed in more than 39 genera and many different species of Compositae, especially in *Solidago*, *Helianthus*, *Ageratum*, *Parthenium*, *Artemisia*. The allelochemicals identified from different parts of Compositae plant included mainly terpenoids, polyacetylenes, phenolics, organic acids, which inhibited or stimulated the growth of certain treated plants. Their possible mechanisms of the action were discussed, including damage to cell membrane stability and disturbance of plant-water relationships in hibition of the oxidative phosphorylation, promotion or retardarce of chlorophyll synthesis, influence upon absorbance and utilization of mineral elements. Prospects the using some allelochemicals as plant growth regulators, natural herbicides, pesticides or leads for a synthetic herbicides and pesticides were discussed. It was expected the allelopathic potential of Compositae families might play an important role in the biocontrol of the overspread of exotic weed and maintenance of ecosystem balances.

Based on current progress, allelopathic research trends in Compositae plant in the future would focused as following (1) approach of biochemistry synthesize pathways and the key enzymes of allelochemicals; (2) investigation and evaluation of compositae germplasm of allelopathic potential; (3) evolvement of allelopathy in natural ecosystem; (4) biochemistry mechanisms of autotoxicity and the strategies to overcome in some important species; (5) gene clone encoding the key enzymes of allelochemicals, further transgenes and the study of the gene expression in target species; and (6) research and application for allelopathy in sustainable developmental agriculture, especially as natural herbicide and pesticide models.

基金项目:江苏省科技攻关资助项目 (BE2001354)

收稿日期:2003-05-21; **修订日期:**2003-09-28

作者简介:周凯 (1969~), 男, 湖北省安陆市人, 硕士研究生, 主要从事观赏植物生理研究。

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: guowm@njau.edu.cn

Foundation item: the Key Science and Technology Research Project of Jiangsu Province (No. BE2001354)

Received date: 2003-05-21; **Accepted date:** 2003-09-28

Biography: ZHOU Kai, Master candidate, mainly engaged in ornamental plant physiology, E-mail: k-zhou@tom.com

Key words:allelopathic potential; allelopathy; compositae.
文章编号:1000-0933(2004)08-1776-09 中图分类号:Q143 文献标识码:A

高等植物的化感作用(Allelopathy)是指高等植物次生代谢产生的化学物质释放到环境中,对其它临近植物或自身(即自身他感,也称自毒)产生的不利或有利的作⽤。至今,植物化感作用研究已成为化⽣⽣态学最活跃的领域之一,而菊科植物的化感作用,特别是化感物质在杂草控制和可持续发展农业上的应用成为一个新的研究热点。国家环保总局公布的首批入侵我国的16种危害极大的外来物种名单中,紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)、微甘菊(*Mikania micrantha*)、豚草(*Ambrosia artemisiifolia*)、飞机草(*E. odoratum*)均为菊科植物,其中紫茎泽兰列为首位。紫茎泽兰原产墨西哥,自缅甸、越南进入我国云南,现已蔓延到广西、贵州境内,并入侵到长江三峡一带,严重危害我国生态系统的稳定及生物的多样性,加强对包括菊科植物在内的植物的化感作用研究已刻不容缓。

菊科约有1000属,25000~30000种,是被子植物最大的一个科,广泛分布于全世界,我国约有230属,2300余种。在自然生态系统中,菊科植物多具有“攻击性”而易于形成单一群落。菊科植物的化感作用研究报道较多,粗略统计约有37个属存在化感作用,显示出菊科植物在化感机理研究及化感物质开发上的重要性。另外,菊科植物多具有观赏或药用价值,如菊属的菊花(*Dendranthema morifolium* Tzvel.)是世界四大切花之一,也是重要的盆栽和地被植物,栽培面积较大,一些主栽品种的连作障碍非常明显。此外向日葵(*Helianthus annuus*)^[1]、万寿菊(*Tagetes erecta*)^[2]等重要园艺经济作物都有化感及自毒的研究报道。因此,研究菊科植物的化感作用不仅有利于进一步揭示植物化感作用的本质,而且对确定合理的栽培对策及对人类有益化感物质的进一步开发利用都具有理论意义和实践价值。本文旨在对菊科植物化感作用研究的现状与进展进行综述。

1 菊科植物中化感作用的属、种和化感物质及其化感潜势

菊科植物的许多属、种普遍存在化感作用(表1)。从表1中可以看出,菊科植物中特别是对一枝黄花属、向日葵属、胜红蓟属、银胶菊属、蒿属植物等的研究较为深入,因这些属的植物或为分布较广的农田恶性杂草或具较高的观赏、经济价值。其中被鉴定出的化感物质多为萜类、聚乙炔类、酚类、有机酸类等,而且对多种受体植物表现出程度不同的抑制或促进的效应。

表 1 菊科植物中存在化感作用的属和种及其化感潜势

Table 1 Some genera and species with demonstrated allelopathic potential

属 Genera	种 Species	释放途径 Release pathways	化感物质 Allelochemicals	化感潜势 Allelopathic potential	参考文献 Reference
泽兰属 <i>Eupatorium</i>	紫茎泽兰	叶片淋溶	9-酮-泽兰酮 sesquiterpene lactones,	抑制豌豆(<i>Pisum sativum</i>)、三叶草	[3]
	<i>E. adenophorum</i>		sesquiterpenes, flavonoids, flavones	(<i>Trifolium repens</i>)、酸模(<i>Rumex</i>	[4]
	飞机草		and essential oils 5, 6, 7, 3', 4', 5'-	<i>nepalensis</i>)生长,促进芦笋(<i>Asparagus</i>	
	<i>E. odoratum</i>		hexametoxyflavone	<i>offinalis</i>)胚根的伸长	[5]
	<i>E. maximiliani</i>				
胜红蓟属 <i>Ageratum</i>	胜红蓟	叶片淋溶	6, 7-二甲氧基-2, 2-二甲基色烯、5,	抑制稗草(<i>Echinochloa crusgalli</i>)、萝卜	[6]
	<i>A. conyzoides</i>	残株分解	22-二烯-3 β -豆甾醇、早熟素 I、早熟	(<i>Raphanus sativus</i>)、番茄(<i>Lycopersicon</i>	[7]
			素 II、子丁香烯、红没药烯、3, 3-二甲	<i>esculentum</i>)、黑麦草(<i>Lolium perenne</i>)的	[8]
			基-5-特丁基萜、乙酸萜醇酯	的生长	
假泽兰属 <i>Mikania</i>	假泽兰	根系分泌	mikanolide, dihydromikanolide	抑制 <i>S. aureus</i> 和 <i>C. albicans</i> 的生长;抑	[9]
	<i>M. cordata</i>	叶片淋溶	Caffeic acid,	制黑麦草的生长	
	薇甘菊	残株分解	p-hydroxybenzaldehyde, resorcinol,	抑制番茄、白菜(<i>Brassica campestris</i>)的生	
	<i>M. micrantha</i>	离体培养	vanillic acid,	长	
	<i>M. glomerata</i>		courmarin	抑制自身细胞的生长	
向日葵属 <i>Helianthus</i>	向日葵	叶片淋溶	Heliannuols 酚类、萜类、甾类、倍半	抑制金光菊、加拿大飞蓬(<i>Erigeron</i>	[10]
	<i>H. annuus</i>	种子渗出	萜类	<i>canadensis</i>)、抑制单子叶植物的生长、	
	<i>H. argophyllus</i>	残株分解	lepidimoid 色烯(chromene)	促进 <i>Orobanche cumana</i> 的种子萌发	[11]
	<i>H. tuberosus</i>		反, 反-大根香叶内酯(trans, trans-	抑制 <i>Azukia angulariz</i> 下胚轴的生长	
	<i>H. rigidus</i>		germacranolides)	自毒	
银胶菊属 <i>Parthenium</i>	<i>P. hysterophorus</i>		豚草素 ambrosin	抑制胡萝卜和 <i>P. palmeri</i> 的种子萌发抑	[12]
			达牡素 damisne	制番茄幼苗和银胶菊幼苗的生长	
	<i>P. argentatum</i>		银胶菊碱 parthenine	抑 制 <i>Amaranthus palmeri</i> 和 <i>A.</i>	[13]
			反式肉桂酸	<i>retroflexus</i> 的萌发	

续表 1

属 Genera	种 Species	释放途径 Release pathways	化感物质 Allelochemicals	化感潜势 Allelopathic potential	参考文献 Reference
泽兰属	<i>A. confertiflora</i>	叶片淋溶	Confertiflorin	抑制莠苣和水稻(<i>Oryza sativa</i>)的生长	[14]
豚草属	<i>A. cumenensis</i>	根系分泌	肉桂醇、Ambrosic acid	抑制大豆(<i>Glycine soja</i>)和玉米(<i>Zea mays</i>)种子的萌发	
<i>Ambrosia</i>	<i>A. artemisiifolia</i>	残株分解	萜类、烯醇类、聚乙炔类	对 <i>A. retroflexus</i> 有明显的促进作用	[15]
	<i>A. trifida</i>			抑制莠苣、油菜、玉米的生长	
	<i>A. psilostachya</i>			驱避土壤线虫	
	<i>A. elatior</i>				
	<i>X. strumarium</i>	种子分泌	羟基苯甲酸、绿原酸、鞣酸	抑制大豆种子的萌发和胚根的生长	[16]
<i>Xanthium</i>		雨水淋溶			
鬼针属	三叶鬼针草		Phenylheptatriyne	抑制向日葵、莠苣的生长	[17]
<i>Bidens</i>	<i>B. pilosa</i>				
金光菊属	<i>R. occidentalis</i>			抑制萝卜、水稻、黄瓜(<i>Cucumis sativus</i>)、	[18]
<i>Rudbeckia</i>	<i>R. hipta</i>			绿豆种子萌发和幼苗的生长	
蟛蜞菊属	<i>W. chinensis</i>	根系分泌	Oxidoisotrilobolide-6-o-isobutyrate、	抑制大豆的种子萌发、胚根和胚芽的生长	[19]
<i>Wedelia</i>	<i>W. biflora</i>	植株淋溶	Trilobolide-6-o-isobutyrate	抑制真菌的活性	[20]
牛膝菊属	<i>G. parviflora</i>	残株分解		抑制 <i>Candida albicans</i> 和 <i>Cladosporium cucumerinum</i> 的生长	[17]
<i>Galinsoga</i>					
秋英属	<i>C. caudatus</i>	根系分泌	Phenylpropane derivatives	抑制 <i>A. hypochondriacus</i> 胚根的生长	[21]
<i>Cosmos</i>	<i>C. pringlei</i>		Sesquiterpene lactones		
假蓬属	<i>C. sumatrensis</i>	根系分泌	Phenylpropanoids	使 <i>Pinus patula</i> 根部致病	[22]
<i>Conyza</i>					
蒿属	<i>A. herba-alba</i>		<i>Artemisinin</i>	抑制浮萍(<i>Spirodele polyrrhiza</i>)叶的生长	
<i>Artemisia</i>	<i>A. tridentata</i>	根系分泌	<i>Pseudoguaianolides</i>	抑制草本植物种子的发芽和幼苗的生长	[23]
	<i>A. maritima</i> L.			抑制黄瓜的生长和促进呼吸作用	
	<i>A. princeps</i>	雨水淋溶	桉树脑、樟脑		
	<i>A. californica</i>	残株分解			
	<i>A. vulgaris</i>				
	<i>A. ordosica</i>			抑制 <i>Helianthemum squamatum</i> 的萌发、	[24]
菊属	<i>A. annua</i>	叶片淋溶	Terpenoids		
	除虫菊	根系分泌	除虫菊酯(Pyrethrin)	对昆虫有触杀和麻痹作用	[25]
<i>Chrysanthemum</i>	<i>C. cinerariaefolium</i>	残株分解		抑制玉米种子的萌发	
	<i>C. vulgare</i>				
亚菊属	细叶亚菊	细胞培养	Sesquiterpene lactones	抑制垂穗碱草的种子	[26]
<i>Ajania</i>	<i>A. tenuifolia</i>		松柏醛	萌发和幼苗生长	
母菊属	淡甘菊	根系分泌		抑制农作物	[27]
<i>Matricaria</i>	<i>M. inodora</i>				[28]
飞廉属	麝香飞廉	种子渗出		抑制牧草和豆类种子的萌发和胚根的生	[29]
<i>Carduus</i>	<i>C. nutans</i> L.			长	[30]
蓝刺头属	<i>E. echinatus</i>	根系分泌	2,2':5,2"-terthienyl.	驱避土壤线虫	[31]
<i>Echinops</i>	<i>E. pappii</i>				
牛蒡属	牛蒡	种子渗出	Lepidimolide	促进莠苣、番茄、豌豆(<i>Pisum sativum</i>)幼	[32]
<i>Arctium</i>	<i>A. lappa</i>			苗生长、促进或抑制黄化尾穗苋(<i>A. caudatus</i>)幼苗的生长	
蓟属	田蓟 <i>C. arvense</i>	植株浸提		抑制落花生(<i>Arachis hypogaea</i>)种子的萌	[33]
<i>Cirsium</i>	<i>C. vulgare</i>	残株分解		发及根的伸长	[34]
矢车菊属	<i>C. repens</i>	根系分泌	Eupatoriochromene	抑制单子叶植物胚根的生长	[35]
<i>Centaurea</i>	<i>C. diffusa</i>		encecalin	抑制甜菜(<i>Beta vulgaris</i>)的生长	[28]
	<i>C. maculosa</i>		(-)-catechin	抑制拟南芥(<i>Arabidosis thaliana</i>)的生长	
	<i>C. solstitialis</i>				
风毛菊属	<i>S. lappa</i>	根系分泌	Costunolide (闭鞘姜酯)	促进 <i>Phaseolus aureus</i> 的扦插生根	[36]
<i>Saussurea</i>					
莠苣属	莠苣 <i>L. sativa</i>	种子渗出	Lepidimolide	抑制或促进黄化尾穗苋的生长	[32]
<i>Lactuca</i>					
山柳菊属	山柳菊	花粉化感		花粉胁迫作物的生长	[37]
<i>Hieracium</i>	<i>H. aurantiacum</i>				

续表 1

属 Genera	种 Species	释放途径 Release pathways	化感物质 Allelochemicals	化感潜势 Allelopathic potential	参考文献 Reference
千里光属 <i>Senecio</i>	<i>S. jacobaea</i>	植株浸提		抑制牧草的生长	[38]
紫菀属 <i>Aster</i>	紫菀 <i>A. tataricus</i>	根系分泌 残株分解		抑制豚草种子萌发和幼苗生长 抑制向日葵的生长	[10]
飞蓬属 <i>Erigeron</i>	<i>E. canadensis</i> <i>E. annuus</i>		(5-Butyl-3-oxo-2, 3-dihydrofuran-2-yl)-acetic acid	抑制蒺藜的种子萌发	[39]
一枝黄花属 <i>Solidago</i>	<i>S. spp</i>	根系分泌 残株分解 叶片淋溶	dehydromatricaria; lepidimoide acetylenes; phenolics; terpenoids; sesquiterpene lactone; flavonoides	抑制蒺藜的种子萌发 抑制芦笋胚根和下胚轴的生长	[40] [41]
旋覆花属 <i>Inula</i>	旋覆花 <i>I. thapsoides</i> <i>I. helenium</i>	叶片淋溶 根系分泌 残株分解	lactones phenolics, ononin, hesperidin	影响芦笋叶片叶绿素的含量和净光合速率、抑制 <i>A. retroflexus</i> 的生长、抑制 <i>A. retroflexus</i> 和 <i>Chenopodium strictum</i> 的生长	[42]
阔苞菊属 <i>Pluchea</i>	阔苞菊 <i>P. lanceolata</i>		咖啡酸 (caffeic acid)	抑制乳浆草 (<i>Euphorbia esula</i>) 种子萌发、根的伸长及愈伤组织的生长	[43]
蝶须属 <i>Antennaria</i>	小叶蝶须 <i>A. microphylla</i>	离体培养			[44]
金盏菊属 <i>Calendula</i>	金盏菊 <i>C. officinalis</i>	气体挥发	triterpene alcohols	抑制共生植物的害虫生长	[45]
斑鸠菊属 <i>Vernonia</i>	斑鸠菊 <i>V. esculenta</i>	植株浸提	stigmastane-type steroid glucoside	抑制芦笋幼苗的生长	[46]
堆心菊属 <i>Helenium</i>	<i>H. amarum</i>	叶片淋溶		自毒	[47]
万寿菊属 <i>Tagetes</i>	万寿菊 <i>T. erecta</i> <i>T. patula</i> <i>T. minuta</i>	根系分泌 残株分解	倍半萜烯内酯、aromaticin、 mexicanin I、heleniamarin、 hispidulin, phenolics	抑制苜蓿和意大利黑麦草的种子萌发 自毒	[48]
醴肠属 <i>Eclipta</i>	<i>E. alba</i>	根系分泌	皂角甙 (α -terthienyl)	抑制农作物的生长	[49]
菊苣属 <i>Cichorium</i>	菊苣 <i>C. intybus</i>	根系分泌	sesquiterpene lactones		[50]
秋麒麟草属 <i>Euthamia</i>	<i>E. graminifolia</i>	根系分泌		抑制萝卜、莴苣根系的生长	[51]

2 菊科植物化感物质的作用机理研究

研究证实,脱氢母菊酯 (dehydromatricaria ester) 对芦笋 (*Asparagus officinalis*) 种子的萌发表现出了明显的光抑制现象,这种抑制作用可能涉及到其光敏效应和活性氧(如单线态氧)的参与^[41];许多菊科植物根系分泌物中存在一种天然的倍半萜内酯,即脱氢中美菊素 C (dehydrozalanin C)^[52],可引起黄瓜 (*Cucumis sativus*) 子叶原生质膜破裂、原生质降解,导致细胞内含物快速渗漏,推测脱氢中美菊素 C 是通过两个独立的机制来对受体植物发生作用,使受体细胞膜功能丧失,同时使某些氨基酸的生化合成受到抑制;据 Barkosky 等^[53]报道咖啡酸 (Caffeic acid) 对乳浆草 (*Euphorbia esula*) 的化感作用(抑制作用)在于首先破坏其水分平衡关系;孔垂华等^[54]研究了胜红蓟 (*A. conyzoides*) 的化感物质早熟素 I (precocene I)、早熟素 II (precocene II) 及 3,3-二甲基-5-特丁基茛酮 (3,3-dimethyl-5-tert-butylindenone) 能显著地降低受体植物的叶绿素含量、或叶绿素合成的酶系统,并且证实化感物质之间存在显著的协同作用;斑点矢车菊 (*Centaurea maculosa*) 根系分泌出的儿茶素 ((-)-catechin) 可以激发拟南芥 (*Arabidosis thaliana*) 体内的逆境信使 (stress messengers),从而启动某些产生氧自由基基因的表达,产生氧自由基毒害根系细胞^[55];广泛存在于菊科植物中的萜类化合物的毒性和抑制作用机理则主要表现在:(1)束缚 GA 活性,抑制植物生长;(2)干扰线粒体正常的功能;(3)影响细胞膜的功能;(4)干扰植物对矿物质的吸收;破坏营养吸收过程中的络合作用,使养分无法透过膜系统^[56,57];(5)抑制 ATP 的形成,发生亲核烷基化反应,扰乱昆虫蜕皮激素的活性;(6)与蛋白质络合或与食草类动物消化系统中的自由甾醇络合,扰乱昆虫的神经系统。银胶菊中的银胶菊碱 (parthenine) 具有拮抗受体植物生长素的功能^[58];黄花蒿 (*Artemisia annua*) 中青蒿素 (artemisinin) 及其衍生物抑制受体植物的作用位点是细胞膜^[59],其化感作用还具有选择性^[60];阿魏酸作为非配对体抑制受体植物的氧化磷酸化;阿魏酸 (ferulic acid) 影响固氮菌和硝化细菌的活性。研究还表明,菊科中酚类、有机酸类等化感物质影响矿质元素的吸收、干扰各种酶的活性及水分状况、光合作用及呼吸作用、叶绿素

含量和净光合速率。

菊科植物的化感物质还能对受体植物表现出促进生长的作用。如向日葵^[61]和牛蒡 (*Galinsoga parviflora*)^[62]种子萌发的黏液中 Lepidimoide 含量较高,可通过促进叶绿素的合成^[63]、刺激尾穗苋 (*Amaranthus caudatus*)下胚轴的生长(比赤霉素的效果要高 20~30 倍)^[64]、与激动素协同抑制离体燕麦 (*Avena fatua*) 叶片叶绿素含量的下降,抑制叶片衰老的进程^[65]、影响 δ -氨基乙酰丙酸的含量水平使某些双子叶植物的子叶在光照诱导下产生叶绿素的蓄积^[66]及延缓菜豆 (*Phaseolus vulgaris*) 外殖体叶柄的脱落^[67]等。

3 菊科植物化感作用在农业上的应用研究

3.1 生物除草剂的开发与利用

目前,利用某些菊科植物的化感物质抑制杂草的生长,从而达到生物防治杂草的目的,已成为新的研究热点。由于化学除草剂和杀虫剂的大量使用,导致杂草、害虫产生抗药性的负面效应,而化感物质的研究可为开发出新作用靶点的除草剂和杀虫剂提供新思路^[68, 69]。研究表明,大根香叶类酯 (germacranolides)^[70]、青蒿素及其衍生物^[59]、脱氢中美菊素 C^[71]均可作为天然的植物生长调节物质,直接用作除草剂或用做天然除草剂合成的模型物;利用某些菊科植物的化感作用,通过轮作、间作、覆盖^[72]等栽培措施,减少甚至逐步代替化学除草剂,这对农业的可持续发展无疑具有极为重要的意义。如 Vyvyan^[73]、Francisco 等^[36, 74, 75]分别对一枝黄花、向日葵等菊科植物中的化感物质银胶菊碱、萜类、酚类、倍半萜类开发新型生物除草剂进行了有益的探讨; Claus 等^[76]研究了一枝黄花中的化感物质环色烯酮 (cyclocolorenone) 合成酶—古芸烯 (gurjunene) 合成酶的分离、特性及作用机理,认为是通过一种环化机制,从前体反,反- 法尼基双磷酸 (trans,trans-farnesyl diphosphate, FDP) 环化开始,继而合成倍半萜;向日葵内酯生物合成的可能前体、中间体和一系列分解产物及青蒿素生物合成的可能前体^[59]为人工合成高效、安全的新型生物除草剂和杀虫剂提供新的思路。Duke 等^[77]认为,应用化感物质作为生物除草剂有两个基本途径:一是直接用做除草剂或者作为新型除草剂合成的模板;二是用某些具有化感潜势的植物作为竞争植物或覆盖植物,抑制其它杂草的生长。

3.2 生物杀虫剂开发与利用

在长期自然进化过程中,为抵抗植食性生物的取食,植物产生某些特有的有毒物质或令植食性生物厌恶的次生代谢产物^[78]。由于这些物质所具有的广谱生物活性,能对动物有拒食作用而对植物自身起到保护作用。利用菊科植物控制害虫的一个最为成功的例子,是从除虫菊 (*C. cinerariaefolium*) 中提取的除虫菊酯 (pyrethrin),这个最古老杀虫剂的有效成分是萜类化合物,与昆虫神经细胞膜受体结合,改变离子通道,可使昆虫神经传导受抑制,起触杀和驱避作用,作为有效的杀虫剂,除虫菊酯至今仍在广泛使用。Konarev 等^[79]研究认为,菊科植物中三分之一亚族里的 65 个属存在丝氨酸蛋白酶抑制剂,这种抑制剂因抑制害虫消化酶的活性而使害虫产生拒食作用,并且蛋白酶抑制剂的多态性和分布与菊科植物中的保护性蛋白质系统及对病原微生物的抗性之间是相关的。对植食性动物有毒的倍半萜内酯类化合物除了除虫菊酯外,还有四室泽兰醇、银胶菊内酯、脱氢母菊酯等,存在于菊科约 500 多种植物中。驱避性化感物质有可能作为 21 世纪对环境有益的植物保护剂应用于农业害虫防治,因此驱避性植物保护剂的开发、研制应是菊科植物化感作用研究的重点和方向之一。

3.3 对人类有益化感物质的应用

已有研究证实,某些化感物质作为新型的植物生长调节物质,直接产生促进生长效应。如存在于向日葵、牛蒡、莴苣中的 Lepidimoide 可以明显促进受体植物叶绿素的合成,特别是在低光照条件下也具有促进作用,促进受体植物生长。作为一种已被国际确认的促进型化感物质,日本已投入巨资对 Lepidimoide 进行产业化开发。采用基因工程技术,在确定了有关关键酶及其编码基因的条件下,可产生更有生化活性的化感物质、或者改变有关的生化代谢途径,产生大量新的对人类有益的化感物质。如 Kakuta 利用转基因技术,把控制 Lepidimoide 合成的相关基因导入到尾穗苋幼苗的细胞,促进了其幼苗的生长^[80];青蒿素生物合成属异戊二烯代谢途径,其生化合成的关键步骤是环状杜松烯类的合成及其前体法尼基焦磷酸 (FPP) 的供应。陈晓亚等已将杜松烯合成酶和 FPP 合成酶基因导入青蒿中,在转录水平上已有表达;模式植物胡椒薄荷 (*Mentha piperita*) 单萜生化合成相关基因的成功克隆和遗传转化^[81],对菊科植物化感物质,特别是萜类化感物质的开发与利用研究提供了借鉴。尽管目前成功的例子还不多,但无疑是个广为看好、值得努力的研究方向。

此外,可对某些具化感作用的菊科植物进行综合开发与利用,变废为宝。如薇甘菊可被开发成饲料、植物药、植物源杀虫剂、生物除草剂及用于退化生态环境的恢复^[82];紫茎泽兰则可作为饲料使用,或用于制造纤维板和沼气等^[83];用经济作物菊芋 (*Helianthus tuberosus*) 替代控制豚草的恶性蔓延^[84]等。

3.4 维护生态平衡,控制外来恶性杂草蔓延

近年来,随着某些外来恶性杂草的侵入和日益蔓延,它的危害性,特别是对农田生态系统潜在的巨大危害已引起普遍的关注。如我国东北的豚草、长江流域的加拿大一枝黄花 (*S. canadensis*)、广东珠江三角洲的薇甘菊等均已产生了巨大的危害,引起了有关专家学者的高度重视,对这些外来杂草的化感作用及化感物质的研究随之展开。另外,单斑点矢车菊就已经侵占了

美国 100 多万英亩的土地,有 35 个州已经将其列为有害杂草。如何应对当前几近难以控制的局面,维护我国生态系统的平衡及生物的多样性,已成为当务之急。目前的应对之策包括:开展菊科等植物中恶性杂草的种群动态及其构成的植物群落的调查研究,了解化感物质在植物群落演替及植被发展过程中的作用。在此基础上通过人工防治、生物防治、替代控制及现代基因工程技术等途径共同抑制其蔓延。如在斑点矢车菊中存在抗儿茶素基因^[55],该基因能够使其在自身分泌的儿茶素的环境中存活,启发我们培育出抗斑点矢车菊等外来恶性杂草的转基因植物品种,遏制杂草危害。

4 展望

当前,农业的可持续发展和保护生态环境是国际社会关注的热点问题,同时也是现代农业发展的必然趋势。充分利用菊科植物在化感作用机理和应用研究上的潜力,对促进农业生态系统的良性循环,减少有害化学物质的使用都有着极为重大的现实意义。今后应加强如下 6 个方面的研究:(1)菊科植物化感物质的生物合成途径、关键酶的特性研究;(2)菊科植物具化感潜势物种资源的调查、评价及利用研究;(3)菊科植物化感作用在自然生态系统中演变及平衡中的作用规律及机制;(4)菊科重要作物自毒的生化机制及克服途径;(5)具应用前景的菊科植物化感基因的克隆和转基因,及对受体植物基因表达与调控的研究;(6)菊科植物化感作用在可持续发展农业应用上的研究及开发。如开发有益的化感物质作为新型的植物生长调节剂、或以之为模板设计新的对环境无污染、无残留的高效“软性”农药等。

References:

- [1] Maruthi V, Sankaran N. Allelopathic effects of sunflower (*Helianthus* spp)——a review. *Agricultural reviews*, 2001, **22**(1): 57~60.
- [2] Kiran K, Kaul K. Autotoxicity in *Tagetes erecta* L. On its own germination and seedling growth. *Allelopathy Journal*, 2000, **7**(1): 109~113.
- [3] Song Q S, Fu Y, Tang J, *et al.* Allelopathic potential of *Eupatorium adenophorum*. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2000, **24**(3): 362~365.
- [4] Baruah N C, Sarma J C, Soneswar S, *et al.* Seed germination and growth inhibitory cadinenes from *Eupatorium adenophorum* Spreng. *Journal of Chemical Ecology*, 1994, **20**(8): 1885~1892.
- [5] Correa J F, Souza I F, Ladeira A M. Allelopathic potential of *Eupatorium maximiliani* Schrad. leaves. *Allelopathy Journal*, 2000, **7**(2): 225~233.
- [6] Wei Q, Zeng R S, Kong C H, *et al.* The isolation and identification of allelochemicals from aerial parts of tropic *Ageratum*. *Acta phytoecologica Sinica*, 1997, **21**(4): 360~366.
- [7] Kong C H, Xu T, Hu F. *Allelopathy of Ageratum conyzoides* II. Releasing mode and activity of main allelochemicals. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1998, **9**(3): 257~260.
- [8] Kong C H, Xu T, Hu F. Study on interactions among allelochemicals of *Ageratum conyzoides*. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1998, **22**(5): 403~408.
- [9] Ismail B S, Chong T V, Chong T V. Effects of aqueous extracts and decomposition of *Mikania micrantha* H. B. K. debris on selected agronomic crops. *Weed Biology and Management*, 2002, **2**(1): 31~38.
- [10] Franciso A M, Rosa M V, Ascensión T, *et al.* Bioactive norsesquiterpenes from *Helianthus annuus* with potential allelopathic activity. *Phytochemistry*, 1998, **48**(4): 631~636.
- [11] Franciso A M, Juan CGG, Diego C, *et al.* Sesquiterpene lactones with potential use as natural herbicide models (I): *trans,trans*-germacranolides. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 1999, **47**: 4407~4414.
- [12] Fischer N H, Weidenhamer J D, Bradow J M. Inhibition and promotion of germination by several sesquiterpenes. *Journal of Chemical Ecology*, 1989, **15**: 1785~1793.
- [13] Batish D R, Singh H P, Kohli R K, *et al.* Allelopathic effects of parthenin against two weedy species, *Avena fatua* and *Bidens pilosa*. *Environmental and Experimental Botany*, 2002, **47**(2): 149~155.
- [14] Wang D L, Zhu X R. Allelopathic research of *Ambrosia trifida*. *Acta phytoecologica Sinica*, 1996, **20**(1): 330~337.
- [15] Beres I, Kazinczi G, Narwal S S. Allelopathic plants. 4. Common ragweed (*Ambrosia elatior* L. Syn *A. artemisiifolia*). *Allelopathy Journal*, 2002, **9**(1): 27~34.
- [16] Prasad K, Srivastava V C. Teletoxic effect of weeds on germination and growth of rice (*Oryza sativa*). *Indian Journal of Agricultural Sciences*, 1991, **61**(8): 591~592.
- [17] Singh R, Hazarika U K. Allelopathic effects of *Galinsoga parviflora* Car. and *Bidens pilosa* L. on germination and seedling growth of soybean and groundnut. *Allelopathy Journal*, 1996, **3**(1): 89~92.
- [18] Ferguson I W. Allelopathic potential of western coneflower (*Rudbeckia occidentalis*). *Canadian Journal of Botany*, 1991, **69**(12): 2806~2808.

- [19] Zeng R S, Lin X L, Luo S M, *et al.* Allelopathic potential of *Wedelia chinensis* and its allelochemicals. *Acta Ecologica Sinica*, 1996, **16** (1): 20~27.
- [20] Zeng R S, Lin X L, Tan H F, *et al.* Allelopathic effects and preliminary isolation of root exudates of *Wedelia chinensis* (Osb.) Merr. *Chinese Journal of Ecology*, 1994, **13**(1): 51~56.
- [21] Fuzzati N, Sutarjadi, Dyatmiko W, *et al.* Phenylpropane derivatives from roots of *Cosmos caudatus*. *Phytochemistry*, 1995, **39**(2): 409~412.
- [22] Khalil S; Labuschagne D N. Role of mycorrhizae, pathogens and weeds in sustainable pine forest management. *International Journal of Agriculture and Biology*, 2002, **4**(1): 1~3.
- [23] Escudero A, Albert M J, Pita J M, *et al.* Inhibitory effects of *Artemisia herba-alba* on the germination of the gypsophyte *Helianthemum squamatum*. *Plant Ecology*, 2000, **148**(1): 71~80.
- [24] Stiles L H, Leather G R, Chen P K. Effects of two sesquiterpene lactones isolated from *Artemisia annua* on physiology of *Lemna minor*. *Journal of Chemical Ecology*, 1994, **20**(4): 969~978.
- [25] Beres I, Kazinczi G. Allelopathic effects of shoot extracts and residues of weeds on field crops. *Allelopathy Journal*, 2000, **7**(1): 93~98.
- [26] Wang W Z, Tan R X, Yao Y M, *et al.* Sesquiterpene lactones from *Ajania fruticulosa*. *Phytochemistry*, 1994, **37**(5): 1347~1349.
- [27] Nilsson H, Hallgren E. White mustard as a herbicide for control of *Matricaria inodora*. A greenhouse experiment. *Weeds and weed control*, 1991, **32**:157~161.
- [28] Kazinczi G, Mikulas J, Hunyadi K, *et al.* Allelopathic effects of weeds on growth of wheat, sugarbeet and *Brassica napus*. *Allelopathy Journal*, 1997, **4**(2): 335~339.
- [29] Wardle D A, Ahmed M, Nicholson K S. Allelopathic influence of nodding thistle (*Carduus nutans* L.) seeds on germination and radicle growth of pasture plants. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 1991, **34**(2): 185~191.
- [30] Wardle D A, Nicholson K S, Rahman A. Influence of plant age on the allelopathic potential of nodding thistle (*Carduus nutans* L.) against pasture grasses and legumes. *Weed Research Oxford*, 1993, **33**(1): 69~78.
- [31] Abegaz B M. Polyacetylenic thiophenes and terpenoids from the roots of *Echinops pappii*. *Phytochemistry*, 1991, **30**(3): 879~881.
- [32] Chen D Q, Chen R M, Pan R C. The new promotive allelopathy substance——Lepidimoide. *Plant Physiology Communications*, 1998, **34** (6): 455~457.
- [33] Ghosh P K, Mandal K G, Hati K M. Allelopathic effects of weeds on groundnut (*Arachis hypogaea* L.) in India—a review. *Agricultural Reviews*, 2000, **21**(1): 66~69.
- [34] Gill D S, Sandhu K S. Response of wheat and sunflower to allelopathic effects of weed residues. *Indian Journal of Ecology*, 1994, **21** (1): 75~78.
- [35] Callaway R M, Aschehoug E T. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science* 2000, **290**: 521~523.
- [36] Francisco A M, Galindo JCG, Castellano D, *et al.* Sesquiterpene Lactones with potential use as natural herbicide models (I): *trans*, *trans*-Germacranolides. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 1999, **47**: 4407~4414.
- [37] Murphy S D. The role of pollen allelopathy in weed ecology. *Weed Technology*, 2001, **15**(4): 867~872.
- [38] Ahmed M, Wardle D A. Allelopathic potential of vegetative and flowering ragwort (*Senecio jacobaea* L.) plants against associated pasture species. *Plant and Soil*, 1994, **164**(1): 61~68.
- [39] Oh H C, Lee S Y, Lee H S, *et al.* Germination inhibitory constituents from *Erigeron annuus*. *Phytochemistry*, 2002, **61**(2): 175~179.
- [40] Ikutaro I, Katsuichiro K, Tadakatsu Y. Fate of dehydromatricaria ester added to soil and its implications for the allelopathic effect of *Solidago altissima* L. *Annals of Botany*, 1998, **82**: 625~630.
- [41] Tsao R, Eto M. Light-activated plant growth inhibitory activity of cis-dehydromatricaria ester, rose bengal and fluren-9-one on lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Chemosphere*, 1996, **32**(7): 1307~1317.
- [42] Milman I A. Alanto and isoalantolactones. *Chemistry of Natural Compounds*, 1990, **26**(3): 251~262.
- [43] Inderjit, Dakshini KMM. Formononetin 7-O-glycoside (ononin), an additional growth inhibitor in soils associated with the weed *Pluchea lanceolata* (DC) C.B. Clarke (Asteraceae). *Journal of Chemical Ecology*, 1992, **18**(5): 713~718.
- [44] Hogan M E, Manners G D. Differential allelopathic detoxification mechanism in tissue cultures of *Antennaria microphylla* and *Euphorbia esula*. *Journal of Chemical Ecology*, 1991, **17**(1): 1785~1796.
- [45] Akihisa T, Kawano K, Oinuma H. Triterpene alcohols from the flowers of Compositae and their anti-inflammatory effects. *Phytochemistry*, 1996, **43**(6): 1255~1260.

- [46] Kenji G M, Nakajima S, Baba N. Biologically active substance from Kenyan plant, *Vernonia hindii* S. Moore (Asteraceae). *Scientific Reports of the Faculty of Agriculture, Okayama University*, 1998, **87**: 17~21.
- [47] Smith A E. The potential allelopathic characteristics of bitter sneezeweed (*Helenium amarum*). *Weed Science*, 1989, **37**(5): 665~669.
- [48] Kiran K, Kaul K. Autotoxicity in *Tagetes erecta* L. On its own germination and seedling growth. *Allelopathy Journal*, 2000, **7**(1): 109~113.
- [49] Dongre P N, Mishra A K. Weed infestation in fields of urd; a phytosociological analysis. *Crop Research Hisar*, 2002, **24**(1): 102~105.
- [50] Kraker J W, Franssen M C R, Groot A D, *et al.* (+)-Germacrene a biosynthesis: the committed step in the biosynthesis of bitter sesquiterpene lactones in chicory. *Plant Physiology*, 1998, **117**(4): 1381~1392.
- [51] Butcko V M, Jensen R J. Evidence of tissue-specific allelopathic activity in *Euthamia graminifolia* and *Solidago canadensis* (Asteraceae). *American Midland Naturalist*, 2002, **148**(2): 253~262.
- [52] Juan CGG, Antonio H, Frank E, *et al.* Dehydrozaluazinin C: a natural sesquiterpenoid, causes rapid plasma membrane leakage. *Phytochemistry*, 1999, **52**: 805~813.
- [53] Barkosky R R, Einhellig F A, Butler J L. Caffeic acid-induced changes in plant-water relationships and photosynthesis in leafy spurge *Euphorbia esula*. *Journal of Chemical Ecology*, 2000, **26**(9): 2095~2109.
- [54] Kong C H, Xu T, Hu F. Study on interactions among allelochemicals of *Ageratum conyzoides*. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1998, **22**(5): 403~408.
- [55] Harsh P Bais, Ramarao Vepachedu, Simon Gilroy, *et al.* Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interactions. *Science*, 2003, **301**: 1377~1380.
- [56] Anaya A L, Hernandez BBE, Torres B A, *et al.* Phytotoxicity of cacalol and some derivatives obtained from the roots of *Psacalium decompositum* (A. Gray) H. Rob. & Brettell (Asteraceae), Matarique or Maturin. *Journal of Chemical Ecology*, 1996, **22**(3): 393~403.
- [57] Gershenzon J. Metabolic costs of terpenoid accumulation in higher plants. *Journal of Chemical Ecology*, 1994, **20**(1): 281~328.
- [58] Kuldeep S, Khosla S N, Jeet K, *et al.* Parthenin from *Parthenium hysterophorus* L. - an anti auxin. *Indiana Journal of Forestry*, 1990, **13**(2): 128~131.
- [59] Chen P K, Leather G R. Plant growth regulatory activities of artemisinin and its related compounds. *Journal of Chemical Ecology*, 1990, **16**(6): 1867~1876.
- [60] Stephen O D, Kevin C V, Edward M C, *et al.* Artemisinin, a constituent of annual wormwood (*Artemisia annua*), is a selective phytotoxin. *Weed Science*, 1987, **35**: 499~505.
- [61] Yamada K, Anai T, Hasegawa K. Lepidimoide, an allelopathic substance in the exudates from germinated seeds. *Phytochemistry*, 1995, **39**(5): 1031~1032.
- [62] Chen D Q, Chen R M, Pan R C. The new promotive allelopathy substance-Lepidimoide. *Plant Physiology Communications*, 1998, **34**(6): 455~457.
- [63] Yamada K, Anai T, Yokotani-tomita K, *et al.* Physiological function of lepidimoide. *Plant cell physiology*, 1996, **37**: 150.
- [64] Hasegawa K, Mizutani J, Kosemura S, *et al.* Isolation and identification of lepidimoide, a new allelopathic substance from mucilage of germinated cress seeds. *Plant Physiology*, 1992, **100**(2): 1059~1061.
- [65] Miyamoto K, Ueda J, Yamada K, *et al.* Inhibitory effect of lepidimoide on senescence in *Avena* leaf segments. *Journal of Plant Physiology*, 1997, **150**(1~2): 133~136.
- [66] Yamada K, Matsumoto H, Ishizuka K, *et al.* Lepidimoide promotes light-induced chlorophyll accumulation in cotyledons of sunflower seedlings. *Journal of Plant Growth Regulation*, 1998, **17**(4): 215~219.
- [67] Miyamoto K, Ueda J, Yamada K, *et al.* Inhibition of abscission of bean petiole explants by lepidimoide. *Journal of Plant Growth Regulation*, 1997, **16**(1): 7~9.
- [68] Dayan F E, Romagni J G, Duke S O. Investigating the mode of action of natural phytotoxins. *Journal of Chemical Ecology*, 2000, **26**(9): 2079~2094.
- [69] Macias F A, Molinillo JMG, Galindo JCG, *et al.* The use of allelopathic studies in the search for natural herbicides. *Journal of Crop Production*, 2001, **4**(2): 237~255.
- [70] Macias F A, Galindo JCG, Castellano D, *et al.* Sesquiterpene lactones with potential use as natural herbicide models (I): trans,trans-germacranolides. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 1999, **47**(10): 4407~4414.
- [71] Macias F A, Galindo JCG, Molinillo JMG, *et al.* Dehydrozaluazinin C: a potent plant growth regulator with potential use as a natural herbicide template. *Phytochemistry*, 2000, **54**(2): 165~171.

- [72] Nagabhushana G G, Worsham A D, Yenish J P. Allelopathic cover crops to reduce herbicide use in sustainable agricultural systems. *Allelopathy Journal*, 2001, **8**(2): 133~146.
- [73] Vyvyan J R. Allelochemicals as leads for new herbicides and agrochemicals. *Tetrahedron*, 2002, **58**(9): 1631~1646.
- [74] Francisco A M, Varela R M, Torres A, *et al.* Bioactive norsesquiterpenes from *Helianthus annuus* with potential allelopathic activity. *Phytochemistry*, 1998, **48**(4): 631~636.
- [75] Francisco A M, Ascensión T, José M G, *et al.* Potential allelopathic sesquiterpene lactones from Sunflower leaves. *Phytochemistry*, 1996, **43** (6): 1205~1215.
- [76] Claus O S, Harro J B, Nils B, *et al.* Isolation , characterization , and mechanistic studies of (-)- α - Gurjunene synthase from *Solidago canadensis*. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 1999, **364** (2): 167~177.
- [77] Duke S O, Rimando A M, Baerson S R, *et al.* Strategies for the use of natural products for weed management. *Journal of Pesticide Science*, 2002, **27**(3): 298~306.
- [78] Einhellig F A. Interaction involving allelopathy in cropping systems. *Agronomy Journal*, 1996, **88**: 886~893.
- [79] Konarev A V, Anisimova I N, Gavrilova V A, *et al.* Serine proteinase inhibitors in the Compositae: distribution, polymorphism and properties. *Phytochemistry*, 2002, **59**(3): 279~291.
- [80] Kakuta H. Biomolecule tansfer into plant cells using the particle gun. *Chemistry Regulation of Plants*, 1993, **28**: 98~104.
- [81] Mahmoud S S, Croteau R B. Strategies for transgenic manipulation of monoterpene biosynthesis in plants. *Trends in Plant Science*, 2002,**7**(8): 366~373.
- [82] Shao H, Peng S L, Wang J D, *et al.* The potential utilization and exploitation of *Mikania micranth*. *Ecologic Science*, 2001, **20**(1,2): 132~135.
- [83] Qiang S. The history and status of the study on crofton weed (*Eupatorium adenophorum* Spreng.) A worst worldwide weed. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1998, **16**(4): 366~372.
- [84] Guan G Q, Han Y G, Yin R, *et al.* Studies on displacing and controlling of the ragweeds with economic plants. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 1995, **26**(3): 277~283.

参考文献:

- [3] 宋启示. 紫茎泽兰的化学互感潜力. 植物生态学报, 2000, **24**(3): 362~365.
- [6] 韦琦, 曾任森, 孔垂华, 等. 胜红蓟地上部化感作用物的分离与鉴定. 植物生态学报, 1997, **21**(4): 360~366.
- [7] 孔垂华, 徐涛, 胡飞. 胜红蓟化感作用研究 Ⅱ. 主要化感物质的释放途径和活性. 应用生态学报, 1998, **9**(3): 257~260.
- [8] 孔垂华, 徐涛, 胡飞. 胜红蓟化感物质之间相互作用的研究. 植物生态学报, 1998, **22**(5): 403~408.
- [14] 王大力, 祝心如. 三裂叶豚草的化感作用研究. 植物生态学报, 1996, **20**(1): 330~337.
- [19] 曾任森, 林象联, 骆世明, 等. 蟛蜞菊的生化他感作用及其生化他感作用物的分离鉴定. 生态学报, 1996, **16**(1): 20~27.
- [20] 曾任森, 林象联, 谭惠芬, 等. 蟛蜞菊根系分泌物的异种克生作用及初步分离. 生态学杂志, 1994, **13**(1): 51~56.
- [32] 陈大清, 陈汝民, 潘瑞炽. 一种新发现的促进型他感作用物质——Lepidimoide. 植物生理学通讯, 1998, **34**(6): 455~457.
- [82] 邵华, 彭少麟, 王继栋, 等. 微甘菊的综合开发与利用前景. 生态科学, 2001, **20**(1,2): 132~135
- [83] 强胜. 世界性恶性杂草—紫茎泽兰研究的历史及现状. 武汉植物学研究, 1998, **16**(4): 366~372.
- [84] 关广清, 韩亚光, 尹睿, 等. 经济植物替代控制豚草的研究. 沈阳农业大学学报, 1995, **26**(3): 277~283.