

植物次生代谢及其与环境的关系

阎秀峰, 王 洋, 李一蒙

东北林业大学生命科学学院, 哈尔滨 150040

摘要 人类对植物次生代谢产物 (天然产物) 的早期研究源于它们的应用价值, 近些年来人们越来越认识到植物次生代谢产物广泛的生物学效应, 开始重新评价这些化合物在植物生命活动以及生态系统中可能扮演的角色。植物的次生代谢是植物在长期进化中与环境 (生物的和非生物的) 相互作用的结果, 次生代谢产物在植物提高自身保护和生存竞争能力、协调与环境关系上充当着重要的角色。介绍了植物次生代谢及其产物的特点, 概述了植物次生代谢与温度、水分、光照、养分、CO₂ 浓度、UV-B 辐射、环境污染等非生物环境以及与化学防御、化感作用、菌根共生、微生物病害的关系。研究植物次生代谢与环境的关系, 可以从更深的层次发掘植物与环境的内在联系, 为全面、深入认识植物与环境的相互关系提供新的研究途径, 同时也有利于人类更有效、合理地利用植物的次生代谢产物。

关键词 植物次生代谢 生物环境 非生物环境

文章编号 1000-0933 (2007) 06-2554-09 **中图分类号** Q142, Q945.79, Q948 **文献标识码** A

Plant secondary metabolism and its response to environment

YAN Xiu-Feng, WANG Yang, LI Yi-Meng

College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Acta Ecologica Sinica, 2007, 27 (6) 2554 ~ 2562.

Abstract : Early studies on plant secondary metabolites (natural products) were generally resulted from their application values. In recent years the bioactivities of secondary metabolites have been more and more realized and their potential roles in plant living activities and ecosystem have been reevaluated. Plant secondary metabolism is a consequence of the interaction between plants and environments (biotic and abiotic) in the long process of plant evolution. Plant secondary metabolites play important roles for plants to improve defensive and competitive abilities as well as correspond to the environments. In this overview, we briefly introduced the characteristics of plant secondary metabolism, summarized the relationship between secondary metabolism and abiotic factors such as temperature, water, light, nutrient, CO₂ concentrations, UV-B radiation and environmental pollutions, and the relationship between secondary metabolism and chemical defence, allelopathy, mycorrhizal symbiosis and micropathogens. Research on the interaction between plant secondary metabolism and environments may explore more profound understandings and new approaches to comprehensive correlations between plants and environments. It also may benefit the efficient and rational utilization of the secondary metabolites.

基金项目 国家自然科学基金资助项目 (60670325, 30528013, 30271045, 30070086, 39700013) ; 黑龙江省杰出青年科学基金资助项目 (JC-02-11) ; 新世纪优秀人才支持计划资助项目 (NCET-05-0328)

收稿日期 2006-06-05 ; **修订日期** 200-00-00

作者简介 阎秀峰 (1965 ~), 男, 黑龙江肇东人, 博士, 教授, 主要从事植物生理生态学和植物次生代谢研究. E-mail : xfyang@mail.hl.cn

Foundation item : The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30670325, 30528013, 30271045, 30070086, 39700013), Heilongjiang Provincial Foundation for Distinguished Young Scholars (No. JC-02-11), Program for New Century Excellent Talents in University (No. NCET-05-0328)

Received date 2006-06-05 ; **Accepted date** 200-00-00

Biography YAN Xiu-Feng, Ph. D., Professor, mainly engaged in plant ecophysiology and plant secondary metabolism. E-mail : xfyang@mail.hl.cn

Key Words : plant secondary metabolism ; biotic environment ; abiotic environment

植物的次生代谢和人类的繁衍关系密切,人类的祖先利用次生代谢产物的历史由来已久。这些次生代谢产物为人类提供了丰富的药物、香料和工业原料,对人类的生产和生活有着重要影响。就植物本身而言,这些次生代谢产物则与机体的防御、信号传导、适应调节、生长发育等息息相关。

植物的次生代谢是植物在长期进化中与环境 (生物的和非生物的) 相互作用的结果,次生代谢产物在植物提高自身保护和生存竞争能力、协调与环境关系上充当着重要的角色,其产生和变化比初生代谢产物与环境有着更强的相关性和对应性。近年来,有关植物次生代谢与环境的关系受到关注,本文将简要介绍植物次生代谢及其与环境关系。

1 植物次生代谢及其产物

植物的次生代谢是相对于初生代谢或称基本代谢而言的,这个概念最早是由 Kossel 于 1891 年明确提出的。一般认为,次生代谢产物 (也称次生产物、次生物质) 是指植物中一大类对于细胞生命活动或植物生长发育正常进行并非必需的小分子有机化合物,这些在植物体内含量不等的化合物均有自己独特的代谢途径,通常由初生代谢派生而来^[1]。植物次生代谢产物不直接参与植物生长和发育过程,但影响植物与环境的相互关系。

植物次生代谢具有不同于初生代谢的特点。植物次生代谢产物不仅具有明显的种属特异性,就是同一种或一类次生代谢产物在植物体内也不是普遍存在,而是限制于一些特定的细胞、组织、器官或是特定的发育时期。植物次生代谢产物的种类繁多,结构迥异,从化学结构上通常归为萜类化合物、酚类化合物和含氮化合物 (以生物碱为主) 3 个主要类群,每一类的已知化合物都有数千种甚至数万种以上。当然,根据结构特征和生理作用也可将次生代谢产物分为抗生素 (植保素)、生长刺激素、维生素、色素、生物碱与毒素等不同类型^[1,2]。

植物的初生代谢和次生代谢之间并没有清晰的界限 (图 1)。初生代谢提供了许多小分子物质作为次生代谢途径的前体,而很多情况下次生代谢产物的前体同样也用于初生代谢产物的合成,如蛋白质、脂肪酸类的生物合成。通常认为植物次生代谢主要起始于 3 种主要的前体化合物,即莽草酸 (很多芳香化合物,包括芳香氨基酸、肉桂酸和某些多酚化合物的前体)、氨基酸 (形成生物碱及肽类抗菌素) 和乙酸 (多炔类、多酚类以及萜类化合物的前体),它们均来自初生代谢,一般处于代谢的分支点。这些前体物质经酶催化形成几大类基本骨架,每一类结构大致相同,再经各种类型的酶促反应进行修饰,产生千差万别的次生代谢产物,而且每一类型的产物往往是一群化学结构非常相似的不同成分的混合物,这些混合物的组成情况与机体状态和环境条件有密切的联系^[1,2]。次生代谢产物的产生过程多种多样,许多途径目前仍然很不清楚。

有关植物次生代谢及其产物类群,以及代谢的途径和调控,国内已有学者作了较为详尽的综述介绍^[1,2]。

2 植物次生代谢与非生物环境的关系

非生物因子如温度、水分、光照、大气、盐分、养分等都会对植物的生长产生各种各样的影响甚至胁迫。植物对这些环境条件的适应可以发生在形态结构上,也可以发生在生理代谢上,而次生代谢产物则成为后一种适应的物质基础之一,很多次生代谢产物都会因环境的影响而变化。

2.1 温度

温度是调节植物代谢水平的主要环境因子,对植物的次生代谢也有很大影响。有研究表明在非最佳温度下,玉米向光面的叶片中积累花青素,从而有效防止光抑制造成的伤害^[3]。黄豆在低温下培养 24 h,根部总酚酸、染料木黄酮 (genistein)、大豆黄素 (daidzein) 和染料木苷 (genistin) 的代谢水平显著增高,而当施加苯丙氨酸解氨酶的竞争性抑制剂 AIP (L-aminoinidan-2-phenylphosphonic acid) 后酚酸含量则下降^[4],低温促进了由苯丙氨酸转向次生代谢的过程。

2.2 水分

在干旱胁迫下,植物组织中次生代谢产物的浓度常常上升,包括氰苷及其他硫化物、萜类化合物、生物碱、

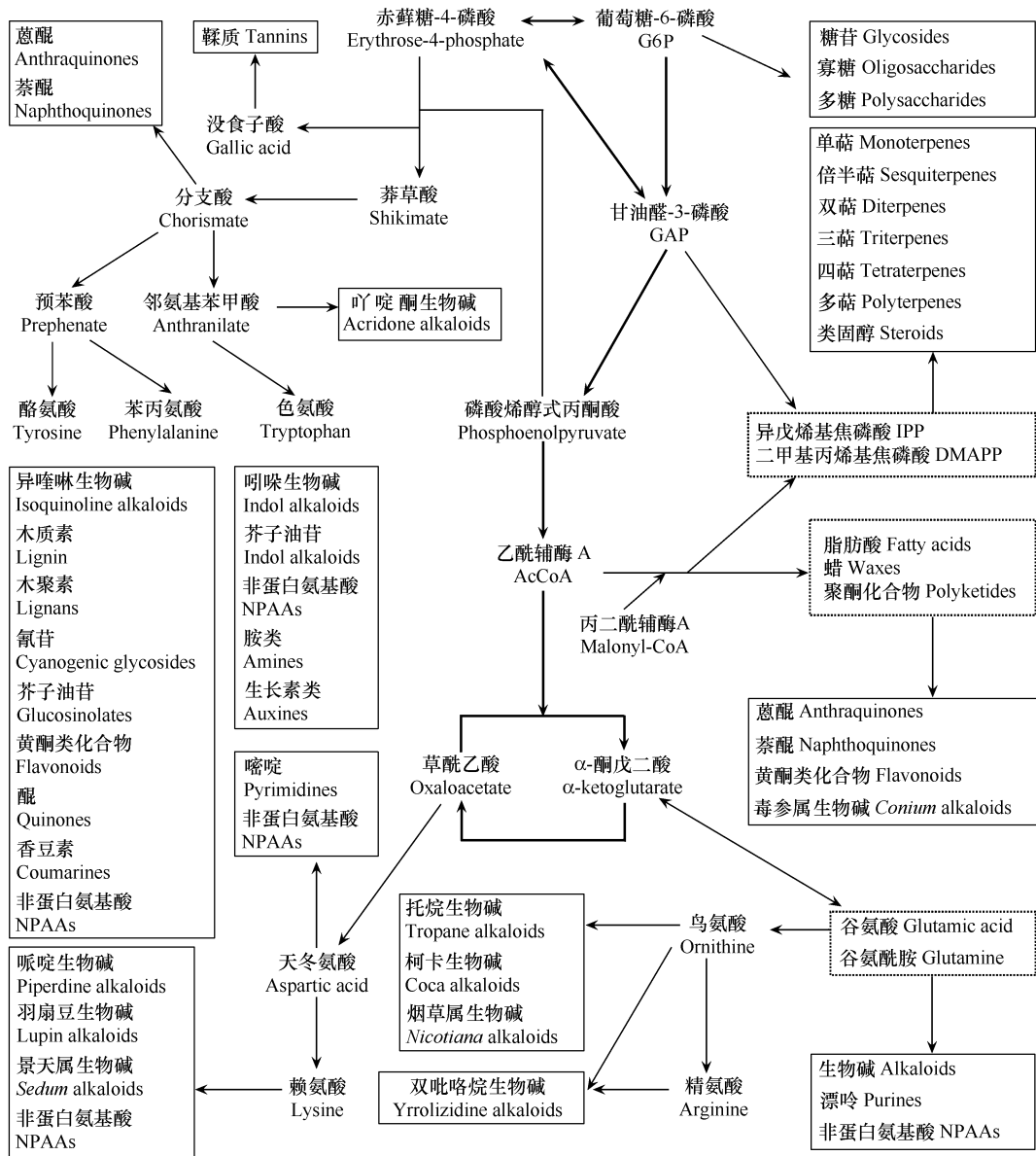


图1 植物初生代谢与次生代谢的联系 参照 Wink [1])

Fig. 1 Relation between primary and secondary metabolism of plant (efers to Wink [1])

G6P, glucose-6-phosphate ;GAP, glyceraldehyde-3-phosphate ;AcCoA, acetyl-coenzymeA ;IPP, isopentenyl diphosphate ;DMAPP, dimethyl allyl diphosphate ;NPAAs, nonprotein amino acids

单宁和有机酸等。在受到中度干旱胁迫的针叶树中,低分子量萜类化合物的浓度升高,同时树脂酸和单萜的组成发生变化,而橡胶受到严重干旱胁迫后橡胶浆汁的流速和产量均下降^[1]。干旱胁迫导致喜树(*Camptotheca acuminata*)叶片中喜树碱的含量增加^[1],高山红景天(*Rhodiola sachalinensis*)根中的红景天苷含量也因土壤含水量而变化^[1],轻度的水分胁迫则有利于乌拉尔甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)中甘草酸的积累^[1]。渗透胁迫下多种植物在体内积累渗透调节物质甜菜碱,有研究报告甜菜碱醛脱氢酶的基因表达量与甜菜碱含量平行增加^[10]。

2.3 光照

光强、光质和日照长短都对植物次生代谢有影响。林中植物上部阳生叶中酚类物质含量要比下部阴生叶中多,非洲热带雨林植物中的酚含量与光照强度正相关。温室中的烟草补加紫外光照射时绿原酸含量增加到

对照的 5 倍,受红光照射时则产生较多的生物碱、较少的酚。大棚中生长的欧洲赤松 (*Pinus sylvestris*) 由于光照强度低于棚外,树脂油和单萜类物质含量也较低^[6]。遮光条件下 *Adenostyles alpina* 叶片中的生物碱和一种倍半萜 *cacalol-trimer* 的含量增加,而其他倍半萜的浓度降低^[11]。遮荫导致高山红景天根中的红景天苷含量降低^[2],但却增加了喜树叶片中的喜树碱含量^[3]。红光成分增加提高高山红景天根中的红景天苷含量^[2],而蓝光成分增加则提高喜树叶片中的喜树碱含量^[4]。光照通过调节过氧化氢酶的活性显著地影响了长春花 (*Catharanthus roseus*) 愈伤组织中长春多灵 (indoline) 和蛇根碱等生物碱的生物合成,而这种调节作用可能是通过激活长春花中某种在黑暗种不表达的基因而实现的^[5]。

2.4 养分

早期的一些研究表明,土壤氮素的增加导致植物中非结构碳水化合物含量下降,从而使以非结构碳水化合物为直接合成底物的单萜类化合物减少,但以氨基酸为前体的次生代谢产物水平则提高,反之在使体内非结构碳水化合物增加的条件下,缩合单宁、纤维素、酚类化合物和萜烯类化合物等含碳次生代谢产物大量产生,当然结果并不完全一致^[6]。高山红景天根中红景天苷的合成与积累需要适宜的氮素营养,过高过低都不利^[6],而且在自然条件下红景天苷含量与土壤的有机质含量、pH 值以及氮素、磷素、钾素营养均有密切联系^[7]。Liu 提醒在喜树栽培中需慎重施肥,因为施肥虽对生长有利但却可能不利于喜树碱的生物合成^[8],喜树幼苗的喜树碱含量随氮素水平的增加而明显降低,适当的低氮胁迫对获取喜树碱有利,而且铵态氮/硝态氮的比例也影响喜树碱的合成与积累^①。同样,氮素形态也影响黄檗 (*Phellodendron amurense*) 幼苗中小檗碱、药根碱和掌叶防己碱的含量^[9]。

2.5 CO₂ 浓度

大气中 CO₂ 的浓度一直在增加,这种变化不仅作用于植物的初生代谢,也影响次生代谢。一些研究工作观察到,伴随着大气中 CO₂ 浓度的升高,落叶树叶片中单宁的浓度升高^[10],盐生车前 (*Plantago maritima*) 叶片中咖啡酸含量和根部 *p*-香豆素、verbascoside 含量也增加^[11]。CO₂ 浓度倍增条件下,垂枝桦 (*Betula pendula*) 幼苗的类黄酮、原花青素的浓度^[12]和欧洲赤松体内 α -蒎烯的浓度^[13]均提高。人参 (*Panax ginseng*) 根部在高浓度的 CO₂ 下增加了总酚酸和类黄酮的含量,而这个过程与葡萄糖-6-磷酸脱氢酶、莽草酸脱氢酶、苯丙氨酸解氨酶、肉桂醇脱氢酶、咖啡酸过氧化物酶和绿原酸过氧化物酶的活性增强密切相关^[14]。

2.6 UV-B 辐射

中波紫外辐射 (UV-B, 280 ~ 320 nm) 对植物的影响是近年来的研究热点,一些研究者认为 UV-B 辐射诱导产生的次生代谢产物如黄酮、单宁和木质素等的变化对生态系统营养循环的调节才是其最重要的影响。大量研究表明,UV-B 辐射增强对植物最一致的影响是诱导植物叶片中的紫外吸收物质 (主要是酚类化合物如类黄酮、黄酮醇、花色素苷以及萜萜类化合物如类胡萝卜素、树脂等,其中类黄酮最主要),并且也观察到在 UV-B 辐射下类黄酮合成途径的苯丙氨酸解氨酶和查尔酮合成酶以及其它分支点酶的酶量增加或活性加强。UV-B 辐射诱导紫外吸收物质含量增加的现象出现在不同类型的植物中,如欧洲云杉 (*Picea abies*)、垂枝桦、水稻 (*Oryza sativa*)、拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 等^[15,26]。

2.7 环境污染

一些研究表明,环境污染可导致植物次生代谢产物的组成和含量发生变化,如酚类等化合物对各种形式的污染物均有反应,较适合于污染的早期检测。在重金属及 SO₂ 污染下,受污染程度最重的毛枝桦 (*B. pubescens*) 中低分子量酚的含量最高,总酚含量 (单个酚化合物总和) 比对照区的高 20%^[17]。不过也有研究表明,SO₂ 污染使垂枝桦和 *B. resinifera* 的几种具有抗氧化和防御作用的酚类物质如杨梅苷 (myricitrin)、(+)-儿茶酚 (catechin)、3,4-二羟基丙酮 (3,4-theta-dihydroxypropiophenone) 和原花色素 (proanthocyanidins) 的量减少了^[18]。增加乙烯的释放量是植物对大气污染危害的普遍反应,在紫花苜蓿、大豆、西红柿、落叶松、欧洲赤松

① 孙世芹,喜树幼苗氮代谢和喜树碱代谢对不同氮素营养的响应,东北林业大学博士学位论文,2005

和挪威云杉中都观察到这一现象^[6]。

3 植物次生代谢与生物环境的关系

植物面对的生物环境比较复杂,包括昆虫和草食动物乃至人类的侵害、致病微生物的危害、植物之间的相互竞争和协同进化以及与真菌的共生关系等等。在植物与这些生物环境的相互作用过程中,次生代谢及其产物均发挥着重要的作用。

3.1 植物次生代谢与化学防御

很多植物中的次生代谢产物对食草动物、昆虫等具有一定的防御作用。来源于莽草酸或者芳香氨基酸的次生代谢产物中,有很多化合物在防御机制中发挥着重要作用。

氰苷是最明显的防御性次生代谢产物,广泛分布于近 3000 种植物中^[9]。动物取食破坏细胞完整性时,细胞内的氰苷和相应的水解酶接触进而释放具有毒性的氢氰酸 (HCN),作为防御物质抵制食草动物的取食。芥子油苷是一类含硫和氮的化合物,目前至少有 100 种不同的结构被确定。含芥子油苷的植物较少,多数为白花菜目 (Capparales) 植物,在番木瓜科 (Caricaceae)、大戟科 (Euphorbiaceae) 和梧桐科 (Sterculiaceae) 等 10 个科中也有零星分布^[0]。植物组织破坏后芥子油苷被黑芥子酶水解并释放出异硫氰酸酯、硫氰酸酯、腈等防御物质^[1]。芥子油苷的气味和味道降低了植物对食草动物如鸟、蛞蝓和昆虫的适口性^[2]。多数植物还具有较强的诱导防御能力,即植物被取食后某些次生代谢产物迅速增加,增强植物的防御能力^[3],例如北美云杉 (*Picea sitchensis*) 和多叶羽扇豆 (*Lupinus polyphyllus*) 在受到伤害后分别增加了创伤树脂和生物碱的含量^[4,35]。

有些植物还有利用次生代谢产物进行间接防御的能力,通常是释放挥发性信号物质来吸引取食者的天敌。红叶螨 (*Tetranyches urticae*) 取食利马豆 (*Phaseolus lunatus*) 的叶片后,能激发受害植物释放挥发性物质,吸引肉食性螨 (*Phytoseiulus persimilis*) 来捕食红叶螨^[6]。Arimura 等人^[7]的研究表明,用相同的方法诱导利马豆的叶片,其释放的挥发性物质不但引诱了肉食性天敌,还降低了邻近植物对红叶螨的易感性。Kellser 和 Baldwin^[8]量化了自然生长的烟草 (*Nicotiana attenuata*) 被 3 种鳞翅目昆虫取食时的挥发性物质并模拟了其中 5 种物质的释放,结果增加了一种肉食动物对这些昆虫的卵的掠食率,同时降低了后者的产卵率,证明了诱导的间接防御可以在自然条件下发挥作用。

食草动物取食和机械损伤能引起植物体内信号物质茉莉酸类化合物的积累,烟草 (*Nicotiana sylvestris*) 的机械损伤程度、受伤部位茉莉酸的合成量与整株植物的烟碱积累量显著正相关^[9]。茉莉酸类化合物诱导了烟草中鸟氨酸脱羧酶和腐胺 N-甲基转移酶 (putrescine N-methyl transferase) 的基因表达,从而促进了从鸟氨酸到烟碱的生物合成过程。同样,茉莉酸类化合物处理快速诱导了长春花中 ORCA (octadecanoid- derivative responsive Catharanthus AP2-domain) 的基因表达并激活先前存在的 ORCA, ORCA 与调控元件 JERE (jasmonate- and elicitor- responsive element) 结合启动异胡豆苷合成酶基因。异胡豆苷合成酶是类萜吲哚生物碱合成的关键酶,将色胺和次番木鳖苷缩合成类萜吲哚生物碱的前体异胡豆苷^[0]。

3.2 植物次生代谢与化感作用

植物间的化感作用是近年来颇受重视的研究领域,它主要是指植物产生并向环境释放次生代谢产物从而影响周围植物生长和发育的过程。具有化感潜势的次生代谢产物呈现高度的化学多样性,对于何种物质可称为化感物质的问题也仍然存在争议。例如一些研究者认为酚类物质如酚酸、肉桂酸衍生物、香豆素、黄酮、醌、单宁等在适当的浓度和条件下是化感物质^[1],而相反的观点认为很难提供它们在天然条件下具有化感作用的证据^[2]。不过萜类途径产生的众多复杂化合物通常被认为是高效的化感物质^[3],而其他次生代谢产物如生物碱、非蛋白氨基酸等也被发现具有化感潜势^[4]。Inderjit 和 Stephen^[5]则认为,“化感物质”是与化合物的作用有关的术语,而不是和实际的化学分类有关。一种物质因产生它的生物和所处环境的不同会具有不同的作用 (包括化感作用),所以同一物质有时是化感物质,有时则发挥其他作用。

化感作用包括促进和抑制两个方面,在范围上包括种群内部和物种间的相互作用。植物释放毒性物质到

环境中并抑制同种植物萌发和生长的现象称为自毒作用,自然条件下能在时间上和空间上调节种群格局,避免种内竞争,形成更好的空间分布。多种作物如小麦、水稻、玉米、绿豆、苜蓿、向日葵、油彩籽、芦笋、胡萝卜、黄瓜等被证明存在自毒作用,并引起诸如土地贫瘠和作物减产等许多生态和经济问题^[46]。研究也认为咖啡(*Coffea arabica*)种植园的退化可能与果实中咖啡因对咖啡幼根的自毒作用有关^[47]。菊科植物在自然生态系统中多具有攻击性而易形成单一群落,是物种间化感作用的典型例证,关于其化感作用已有较多报道^[48]。生物入侵是当今生态学的一个重大问题,虽然入侵植物影响邻近植物的机制还不十分清楚,但化感作用可能和这种入侵有关,Orr 等^[49]验证了生长在北美洲森林边缘的入侵植物高牛毛草(*Polium arundinaceum*)和秋橄榄(*Elaeagnus umbellata*)具有化感潜势,能不同程度的影响 3 种本地树种的生长发育。

3.3 植物次生代谢与菌根共生

菌根是自然界中一种极为普遍和重要的共生现象,自然界中约有 90% 的维管植物都能形成菌根。近年来许多研究表明菌根真菌及共生过程影响植物的次生代谢,导致植物的次生代谢产物发生变化,而这些次生代谢产物在植物和菌根真菌之间形成的共生关系中起着特别重要的作用。在形成丛枝菌根的禾本科植物中观察到倍半萜环己烯酮衍生物(研究较多的是 Blumenin)的含量增加,接种一些丛枝菌根真菌则引起番茄(*Lycopersicon esculentum*)中木质素和可溶性酚含量以及豌豆(*Pisum sativum*)和落花生(*Arachis hypogaea*)根系内总酚酸类物质含量的提高。黄酮类物质能够促进孢子萌发、菌丝生长以及菌根真菌的侵染,是菌根形成的信号传导物质,菌根形成之后也会增加黄酮类物质的含量。有些工作也表明菌根共生可显著提高药用植物如曼陀罗(*Datura stramonium*)中生物碱的含量^[50]。

3.4 植物次生代谢与致病微生物

致病微生物的侵袭是危害植物生存的又一重要因素,次生代谢产物在提高植物抗病能力方面也起着举足轻重的作用。从植物中提取的许多次生代谢物质都具有抵抗多种微生物的活性,它们主要分为两类,一类是组成型表达的物质,称为植物抗毒素(phytoanticipins)或 prohibitins,另一类是诱导型表达的物质,称为植保素(phytoalexin),通常在微生物侵染 2~3d 后才出现^[51]。植保素只存在于维管植物中,多见于单子叶植物,少数分布在双子叶植物和裸子植物中,目前已经在 25 科植物中发现了超过 200 种植保素^[52]。

简单酚类如香豆素、咖啡酸、没食子酸、阿魏酸、类黄酮和单宁具有抗真菌、细菌和病毒的活性^[53],这些物质可作为植物抗毒素、植保素甚至物理屏障如木质素的合成前体。水杨酸在对抗微生物方面有重要和复杂的作用^[53]。萜类的情况比较复杂,如树脂中的单萜组分可能是抵抗病原微生物的毒素,而二萜组分则可能作为防御病原真菌的物理屏障^[54]。

高粱(*Sorhum bicolor*)在受到真菌(*Cochliobolus heterostrophus*)侵染后会产生 apigeninidin 和 luteolinidin 两类主要的植保素,在侵染 24 h 后查尔酮合成酶基因、二氢黄酮醇还原酶基因和类黄酮 3'-羟化酶基因诱导表达,前两者的表达产物是 apigeninidin 和 luteolinidin 合成的关键酶,后者的表达产物能催化 apigeninidin 羟基化为 luteolinidin,而 luteolinidin 是更有效的抗真菌防御物质^[55]。有研究表明,与高粱的抗病品种相比,感病品种的植保素积累速度慢、积累量小,而且只产生 apigeninidin,这可能与类黄酮 3'-羟化酶的阻滞有关^[56]。

4 结语

人类对植物次生代谢产物(天然产物)的早期研究源于它们的应用价值,从 19 世纪 50 年代起有机化学家对它们的化学特性开展了广泛的研究。近些年来,人们越来越认识到植物次生代谢产物广泛的生物学效应,开始重新评价这些化合物在植物生命活动以及生态系统中可能扮演的角色。

在植物与非生物环境的关系中,人们逐渐认识到次生代谢及其产物的重要作用,在近年来的全球性环境问题如温室效应、UV-B 辐射增强、环境污染等的研究中也开始关注植物次生代谢过程和产物的响应和作用。而且,研究工作将不仅局限于植物个体水平,更需要在种群、群落乃至生态系统层次上分析次生代谢产物的作用与机制。植物与昆虫、病原体间的相互作用涉及到控制各种不同防御机制的复杂信号途径网络,其中包括茉莉酸、乙烯、水杨酸信号途径,这些信号分子的转导过程与植物次生代谢产物的相互关系成为近年来的研究

热点。对于植物间的化感作用,较多的工作还是停留在生理生态学层面,而很难深入到分子水平探讨生理机制。化感物质通常是在极小的浓度下发挥作用,并且表现为多种化感物质联合作用,增加了相关研究的工作难度。

植物与环境的关系是植物生态学的核心内容,也是生命科学和全球问题研究的一个热点。在植物对物理、化学环境的反应和适应,植物与植物之间的相互竞争和协同进化,植物对昆虫、草食动物甚至人类的化学防御以及植物与微生物的相互作用等诸多过程中,次生代谢产物都起着重要作用。在植物对环境的适应与进化的过程中,植物为应对环境变化逐渐演化形成了各种次生代谢途径,并生产相应的次生代谢产物来缓解环境的胁迫,植物的次生代谢比初生代谢包含着更多的环境信息。研究植物次生代谢与环境的关系,可以从更深的层次发掘植物与环境的内在联系,为全面、深入认识植物与环境的相互关系提供新的研究途径,同时也有利于人类更有效、合理地利用植物的次生代谢产物。

References :

[1] Chen X Y, Ye H C. Plant secondary metabolism and its regulation. In : Li C S ed. Advances in plant sciences (Vol. 1). Beijing : Higher Education Press, 1998. 293 — 304.

[2] Wang W, Zhong Y C. A review on taxol biosynthesis. Chinese Bulletin of Botany, 1999, 16 :138 — 149.

[3] Wink M. Introduction : biochemistry, role and biotechnology of secondary metabolites. In : Wink M ed. Biochemistry of Plant Secondary Metabolism. Sheffield :Sheffield Academic Press, 1999. 1 — 16.

[4] Pietrini F, Iannelli M A, Massacci A. Anthocyanin accumulation in the illuminated surface of maize leaves enhances protection from photo-inhibitory risks at low temperature, without further limitation to photosynthesis. Plant Cell and Environment, 2002, 25 :1250 — 1260.

[5] Janas K M, Cvikrova M, Palagiewicz A, Szafranska K, Posmyk M M. Constitutive elevated accumulation of phenylpropanoids in soybean roots at low temperature. Plant Science, 2002, 163 :369 — 373.

[6] Li J Q, Jin Y J. The effect of environmental factors on the allelochemicals of plants. Hebei Journal of Forestry and Orchard Research, 1999, 14 : 285 — 292.

[7] Liu Z J. Drought-induced *in vivo* synthesis of camptothecin in *Camptotheca acuminata* seedlings. Physiologia Plantarum, 2000, 110 :483 — 488.

[8] Shang X H, Wang Y, Yan X F. Effect of soil moisture on growth and root-salidroside content in *Rhodiola sachalinensis*. Plant Physiology Communications, 2003, 39 :335 — 336.

[9] Liao J X, Wang G X. The possible effects of glycyrrhizic acid on adaption of licorice to desert habitat. Plant Physiology Communications, 2003, 39 :367 — 370.

[10] Moghaieb R E A, Saneoka H, Fujita K. Effect of salinity on osmotic adjustment, glycinebetaine accumulation and the betaine aldehyde dehydrogenase gene expression in two halophytic plants, *Salicornia europaea* and *Suaeda maritime*. Plant Science, 2004, 166 :1345 — 1349.

[11] Haeghele B F, Rowell-Rahier M. Genetic and environmental-based variability in secondary metabolite leaf content of *Adenostyles alliariae* and *A. alpina* (Asteraceae). A test of the resource availability hypothesis. Oikos, 1999, 85 :234 — 246.

[12] Yan X F, Wang Y, Shang X H, Guo S L, Yu T. Effects of field light intensity and quality on biomass and salidroside content in roots of *Rhodiola sachalinensis*. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24 :674 — 679.

[13] Wang Y, Dai S J, Yan X F. Effects of light intensity on secondary metabolite camptothecin production in leave of *Camptotheca acuminata* seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24 :1118 — 1122.

[14] Dai S J, Wang Y, Yan X F, Ma M F. Effects of color films on growth and camptothecin content in leaves of *Camptotheca acuminata* seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24 :869 — 875.

[15] Zhao J, Hu Q, Zhu W. Effects of light and plant growth regulators on the biosynthesis of vindoline and other indole alkaloids in *Catharanthus roseus* callus cultures. Plant Growth Regulation, 2001, 33 :43 — 49.

[16] Wang Y, Shang X H, Yan X F. Effects of N levels on growth and salidroside content in *Rhodiola sachalinensis*. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2003, 29 :357 — 359.

[17] Yan X F, Wu S X, Wang Y, Shang X H, Dai S J. Soil nutrient factors related to salidroside production of *Rhodiola sachalinensis* distributed in Chang Bai Mountain. Environmental and Experimental Botany, 2004, 52 :267 — 276.

[18] Liu Z J, Viator H P, Constantin R J, Carpenter S B, Adams J C. Influence of soil fertilization, plant spacing, and coppicing on growth, stomatal conductance, abscisic acid, and camptothecin levels in *Camptotheca acuminata* seedlings. Physiologia Plantarum, 1999, 105 :402 — 408.

[19] Li X, Yan X F, Liu J F. Effect of nitrogen forms on berberine, jatrorrhizine and palmatine content in corktree seedlings. Acta Ecologica Sinica,

2005, 25 :2159—2164.

[20] Kinney K K, Lindroth R L, Jung S M, Nordheim E V. Effects of CO₂ and NO₃⁻ availability on deciduous trees : phytochemistry and insect performance. *Ecology*, 1997, 78 :215—230.

[21] Davey M P, Bryant D N, Cummins I, Ashenden T W, Gates P, Baxter R. Effects of elevated CO₂ on the vasculature and phenolic secondary metabolism of *Plantago maritime*. *Phytochemistry*, 2004, 65 :2197—2204.

[22] Lavola A, Julkunen-Tiitto R. The effect of elevated carbon dioxide and fertilization on primary and secondary metabolites in birch, *Betula pendula* (Roth). *Oecologia*, 1994, 99 :315—321.

[23] Heyworth C J, Iason G R, Temperton V, Jarvis P G, Duncan A J. The effect of elevated CO₂ concentration and nutrient supply on carbon-based plant secondary metabolites in *Pinus sylvestris* L. *Oecologia*, 1998, 115 :344—350.

[24] Ali M B, Hahn E J, Paek K Y. CO₂-induced total phenolics in suspension cultures of *Panax ginseng* C. A. Meyer roots :role of antioxidants and enzymes. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2005, 43 :449—457.

[25] Yao Y A, Zu Y Q, Li Y. Ultraviolet B radiation and the secondary metabolism of phenol in plant. *Plant Physiology Communications*, 2003, 39 :179—184.

[26] Xue H J, Yue M. Effects of enhanced UV-B radiation on terrestrial plant secondary metabolite. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*, 2004, 24 :1131—1137.

[27] Loponen J, Koricheva J, Haukioja E, Pihlaja K, Ossipov V. Low molecular mass phenolics in foliage of *Betula pubescens* Ehrh. in relation to aerial pollution. *Chemosphere*, 1997, 34 :687—697.

[28] Lavola A. Soluble carbohydrates and secondary phytochemicals in *Betula* as affected by SO₂-pollution. *Water Air and Soil Pollution*, 1998, 107 :25—34.

[29] Seigler D S. Cyanide and cyanogenic glycosides. In :Rosenthal G A, Berenbaum M R eds. *Herbivores :Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*, Vol. 1 The Chemical Participants. San Diego :Academic Press, 1991. 35—77.

[30] Rodman J E. A taxonomic analysis of glucosinolate producing plants, part 1 :phenetics. *Systematic Botany*, 1991, 16 :598—618.

[31] Bones A M, Rossiter J T. The myrosinase-glucosinolate system, its organization and biochemistry. *Physiologia Plantarum*, 1996, 97 :194—208.

[32] Chew F S. Biological effects of glucosinolates. In :Cutler H G ed. *Biologically Active Natural Products Potential Use in Agriculture*. Washington : American Chemical Society Press, 1988. 155—181.

[33] Karban R, Myers J H. Induced plant responses to herbivory. *Annual Review of Ecology Systematics*, 1989, 20 :331—348.

[34] Miller B, Madilao L L, Ralph S, Bohlmann J. Insect-induced conifer defense. White pine weevil and methyl jasmonate induce traumatic resinosis, *de novo* formed volatile emissions, and accumulation of terpenoid synthase and putative octadecanoid pathway transcripts in sitka spruce. *Plant Physiology*, 2005, 137 :369—382.

[35] Wink M. Wounding-induced increase of quinolizidine alkaloid accumulation in lupin leaves. *Zeitsch Naturforsch*, 1983, 38c :905—909.

[36] Dicke M, Ludeking D, Posthumus M A, Gols R. Jasmonic acid and herbivory differentially induce carnivore-attracting plant volatiles in lima bean plants. *Journal of Chemical Ecology*, 1999, 25 :1907—1922.

[37] Arimura G, Ozawa R, Shimoda T, Nishioka T, Boland W, Takabayashi J. Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in lima bean leaves. *Nature*, 2000, 406 :512—515.

[38] Kessler A, Baldwin I T. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 2001, 291 :2141—2144.

[39] Baldwin I T, Zhang Z P, Diab N, Ohnmeiss T E, McCloud E S, Lynds G Y, Schmelz E A. Quantification, correlations and manipulations of wound-induced changes in jasmonic acid and nicotine in *Nicotiana sylvestris*. *Planta*, 1997, 201 :397—404.

[40] Memelink J, Verpoorte R, Kijne J W. ORCANization of jasmonate-responsive gene expression in alkaloid metabolism. *Trends in Plant Science*, 2001, 6 :212—219.

[41] Inderjit. Plant phenolics in allelopathy. *Botanical Review*, 1996, 62 :186—202.

[42] Vaughan D, Ord B G. Excretion of potential allelochemicals and their effects on root morphology and nutrient contents. In :Atkinson D ed. *Plant Root Growth :An Ecological Perspective*. Oxford :Blackwell, 1991. 399—421.

[43] Langenheim J H. Higher plant terpenoids :A phytocentric overview of their ecological roles. *Journal of Chemical Ecology*, 1994, 20 :1223—1280.

[44] Waller G R, Einhellig F A. Overview of allelopathy in agriculture, forestry, and ecology. In :Chou C H, Waller G R, Reinhardt C ed. *Biodiversity and Allelopathy :Form Organisms to Ecosystems in the Pacific*. Taipei :Academia Sinica, 1999. 221—245.

[45] Inderjit, Stephen O D. Ecophysiological aspects of allelopathy. *Planta*, 2003, 217 :529—539.

[46] Singh H P, Batish D R, Kohli R K. Autotoxicity :Concept, organisms, and ecological significance. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 1999, 18 :757—772.

[47] Anaya A L, Waller G R, Owuor P O, Friedman J, Chou C, Suzuki T, Arroyo-Estrada J F, Cruz-Ortega R. The role of caffeine in the production

decline due to autotoxicity in coffee and tea plantations. In : Reigosa M J, Pedrol N eds. Allelopathy : From Molecules to Ecosystems. New Hampshire : Science Publishers, 2002. 71 — 91.

[48] Zhou K, Guo W M, Xu Y C. Advances of research on allelopathic potential in compositae. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24 : 1780 — 1788.

[49] Orr S P, Rudgers J A, Clay K. Invasive plants can inhibit native tree seedlings : testing potential allelopathic mechanisms. Plant Ecology, 2005, 181 (1) : 153 — 165.

[50] Zhao X, Yan X F. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plant secondary metabolism. Journal of Plant Ecology, 2006, 30 : 514 — 521.

[51] Grayer R J, Harborne J B. A survey of antifungal compounds from higher plants 1982 — 1993. Phytochemistry, 1994, 37 : 19 — 42.

[52] Reichling J. Plant-microbe interactions and secondary metabolites with antiviral, antibacterial and antifungal properties. In : Wink M ed. Functions of Plant Secondary Metabolites and Their Exploitation in Biotechnology. Sheffield : Sheffield Academic Press, 1999. 187 — 273.

[53] Cameron R K, Paiva N L, Lamb C J, Dixon R A. Accumulation of salicylic acid and PR-1 gene transcripts in relation to systemic acquired resistance (SAR) response induced by *Pseudomonas syringae* pv. tomato in *Arabidopsis*. Physiological and Molecular Plant Pathology, 1999, 55 : 121 — 130.

[54] Himejima M, Hobson K R, Otsuka T, Wood D L, Kubo I. Antimicrobial terpenes from oleoresin of ponderosa pine tree *Pinus ponderosa* : a defence mechanism against microbial invasion. Journal of Chemical Ecology, 1992, 18 : 1809 — 1818.

[55] Boddu J, Svabek C, Sekhon R, Gevens A, Nicholson R L, Jones A D, Pedersen J F, Gustine D L, Chopra S. Expression of a putative flavonoid 3'-hydroxylase in sorghum mesocotyls synthesizing 3-deoxyanthocyanidin phytoalexins. Physiological and Molecular Plant Pathology, 2004, 65 : 101 — 113.

[56] Lo S C, Verdier K D, Nicholson R L. Accumulation of 3-deoxyanthocyanidin phytoalexins and resistance to *Colletotrichum sublineolum* in sorghum. Physiological and Molecular Plant Pathology, 1999, 55 : 263 — 273.

参考文献：

[1] 陈晓亚, 叶和春. 植物次生代谢及其调控. 见 : 李承森编. 植物科学进展 (第 1 卷). 北京 : 高等教育出版社, 1998. 293 ~ 304.

[2] 王伟, 钟英长. 紫杉醇生物合成的研究. 植物学通报, 1999, 16 : 138 ~ 149.

[3] 李继泉, 金幼菊. 环境因子对植物他感化合物的影响. 河北林果研究, 1999, 14 : 285 ~ 292.

[4] 尚辛亥, 王洋, 阎秀峰. 土壤水分对高山红景天生长和红景天苷含量的影响. 植物生理学通讯, 2003, 39 : 335 ~ 336.

[5] 廖建雄, 王根轩. 甘草酸在甘草适应荒漠生境中的可能作用. 植物生理学通讯, 2003, 39 : 367 ~ 370.

[6] 阎秀峰, 王洋, 尚辛亥, 郭盛磊, 于涛. 光强和光质对野外栽培高山红景天生物量和红景天甙含量的影响. 生态学报, 2004, 24 : 674 ~ 679.

[7] 王洋, 戴绍军, 阎秀峰. 光强对喜树幼苗叶片次生代谢产物喜树碱的影响. 生态学报, 2004, 24 : 1118 ~ 1122.

[8] 戴绍军, 王洋, 阎秀峰, 马梅芳. 滤光膜对喜树幼苗叶片生长和喜树碱含量的影响. 生态学报, 2004, 24 : 869 ~ 875.

[9] 王洋, 尚辛亥, 阎秀峰. 氮素营养水平对高山红景天生长和红景天苷含量的影响. 植物生理与分子生物学学报, 2003, 29 : 357 ~ 359.

[10] 李霞, 阎秀峰, 刘剑锋. 氮素形态对黄檗幼苗三种生物碱含量的影响. 生态学报, 2005, 25 : 2159 ~ 2164.

[11] 姚银安, 祖艳群, 李元. 紫外线 B 辐射与植物体内酚类次生代谢的关系. 植物生理学通讯, 2003, 39 : 179 ~ 184.

[12] 薛慧君, 岳明. UV-B 辐射增强对陆地植物次生代谢的影响. 西北植物学报, 2004, 24 : 1131 ~ 1137.

[13] 周凯, 郭维明, 徐迎春. 菊科植物化感作用研究进展. 生态学报, 2004, 24 : 1780 ~ 1788.

[14] 赵昕, 阎秀峰. 丛枝菌根真菌对植物次生代谢的影响. 植物生态学报, 2006, 30 : 514 ~ 521.