

植物体中萜类物质化感作用的研究进展

张秋菊^{1,2}, 张爱华¹, 孙晶波¹, 张连学^{1*}

1. 吉林农业大学中药材学院, 吉林 长春 130118; 2. 通化师范学院生物系, 吉林 通化 134002

摘要: 萜类物质主要以挥发油的形式广泛存在于高等植物中, 尤以菊科植物含量丰富。萜类是天然物质中种类最多的一类, 按结构可分为单萜、双萜、倍半萜、三萜及多萜等, 是第二大类化感物质, 尤其是单萜和倍半萜化感活性很强。萜类化感物质合成后大多通过植物体挥发或根系分泌等途径进入土壤, 从而影响自身及邻近植物的生长。植物体中萜类物质化感作用已成为近年来国内外研究的热点。文章从萜类物质在植物中的分布、积累特点、释放途径及影响因素等方面进行了系统论述, 分析了萜类对植物化感作用的机理及特点, 总结了近年来该领域所取得的研究成果。文章认为萜类物质具有独特的化感活性, 往往在较低的浓度即能表现出很强的抑制作用, 影响其释放的内外因素较多, 而且因其种类繁多化感作用机制也较复杂。最后指出了萜类物质化感作用研究中存在的关键问题, 并对今后的研究方向进行了展望, 希望研究者能进一步创新萜类化感物质的收集方法, 关注土壤及空气等媒介对萜类物质化感活性的影响, 采用多学科交叉的手段深入探索萜类物质的化感机理。

关键词: 萜类物质; 化感作用; 自毒作用; 机理; 媒介

中图分类号: Q946

文献标志码: A

文章编号: 1674-5906 (2012) 01-0187-07

化感作用主要是指活体植物通过根系分泌、茎叶淋溶、挥发及残株腐解等形式向环境释放某些化学物质, 抑制或促进自身及其邻近植物生长发育的现象。化感作用广泛存在于自然界, 对农林生态系统具有重要影响, 如作物连作障碍、植物种群分布及生物入侵等过程都与化感作用密切相关。植物体中的化感物质主要来自次生代谢物质, 其中萜类是第二大类化感物质, 因其很多种类具有强烈的化感活性, 近年来引起了国内外很多学者的关注^[1]。

萜类物质 (Terpenoids) 是所有异戊二烯聚合物及其衍生物的总称, 广泛分布于高等植物中, 是天然物质中种类最多的一类, 大约有 1 万多种。很多植物在生长和发育阶段都不断地合成各种各样的萜类化合物。萜类的分子结构是以异戊二烯为基本单位递增的, 通式为 $(C_5H_8)_n$, 根据所含异戊二烯的数目不同分为单萜、倍半萜、双萜、三萜及多萜等, 其中单萜和倍半萜及简单含氧衍生物是挥发油的主要成分, 二萜是形成树脂道的主要成分, 而三萜则以皂苷的形式普遍存在。类萜尤其是含氧单萜和倍半萜对很多植物具有活跃的化感活性^[2]。萜类对高等植物化感活性的研究已取得了很多研究成果, 但由于其独特的化学特性和释放途径, 阻碍了萜类化感作用的深入研究。本文在对萜类物质的合成、积累和释放特点及环境影响因子等综合分析的基础上, 进一步总结了萜类物质对植物化感及自毒作用的内在机理, 以期为该领域今后的研究方向

提供一点启示。

1 高等植物中萜类物质的分布

植物中含有萜类物质的种类很多, 多以挥发油的形式存在。含量最为丰富的还是种子植物, 尤其是被子植物。如富含倍半萜的植物有菊科 *Compositae*、睡莲科 *Nymphaeaceae*、兰科 *Orchidaceae* 等^[3], 尤其是菊科的向日葵属 *Helianthus*^[4]; 含有单萜的有松科 *Pinaceae*、杉科 *Taxoidaceae*、樟科 *Lauraceae*、唇形科 *Labiatae*、木兰科 *Magnoliaceae* 等大多数裸子、被子植物, 尤以木兰科植物中分布较多; 含二萜类较多的植物如夹竹桃科 *Apocynaceae*、玄参科 *Scrophulariaceae*; 含三萜皂苷较多的植物有五加科 *Araliaceae*、桔梗科 *Campanulaceae*、毛茛科 *Ranunculaceae*、石竹科 *Caryophyllaceae*、芸香科 *Rutaceae* 等, 其中在双子叶植物分布较为普遍, 单子叶植物含三萜皂苷植物较少见, 仅见于禾本科 *Poaceae* 少数属^[5]。

许多菊科植物都含有大量的挥发性萜类物质, 如柠檬烯、蒾烯、樟脑等, 对其他植物的生长产生抑制作用, 从而在竞争中占据优势, 很多外来入侵的杂草都是菊科植物^[6]。

2 萜类物质的积累与释放

植物化感物质必须是那些能够通过有效途径释放到环境中的次生物质, 而次生物质的代谢与生长发育无关, 为了充分利用有限资源进行生长, 植物生长初期并不进行次生代谢。萜类物质主要通过

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31070316); 国家“十一五”科技支撑计划项目 (2007BAI38B01)

作者简介: 张秋菊 (1968 年生), 女, 副教授, 博士研究生, 主要研究方向为植物生理生态学。E-mail: zhangqiuju5515@163.com

*通信作者: 张连学 (1955 年生), 男, 博士生导师。E-mail: zlx863@163.com

收稿日期: 2011-10-25

甲羟戊酸途径(MVA)和2-甲基赤藓糖醇-4-磷酸途径(MEP)途径合成。萜类物质的合成和积累具有时序性,不是在任何生长阶段都能积累的,往往是在特定的时间及特定的条件下,甚至有些只是在植物受到危害时才能合成^[7]。银杏 *Ginkgo biloba* 叶中萜内酯的含量以萌芽期幼叶中含量最低,随着叶片的发育和成熟,叶中萜内酯的含量逐渐增加^[8]。尾叶香茶菜 *Isodon excisus* 中二萜类化合物在开花前期含量最高,而进入花果期其二萜类物质的含量就开始下降^[9]。

2.1 积累部位

植物次生物质多贮存于液泡、细胞壁和其他分泌组织中,蓄积到一定数量时根据所处环境的变化来决定释放化感物质的种类和数量。

单萜物质合成后首先贮存在植物体特有的结构中,这种结构具有种属特异性,如薄荷 *Mentha haplocalyx* 叶中的腺体毛、松树针叶里的树脂道,冷杉 *Abies concolor* 的树脂泡,芸香科植物叶片上的腺点,桉树 *Eucalyptus* 里的储存洞等^[10],黄花蒿 *Artemisia annua* 合成的青蒿素可在细胞壁间隙积累^[11]。在多年生党参 *Codonopsis pilosula* 根中,木栓形成层、栓内层薄壁细胞、次生韧皮部及次生木质部的薄壁细胞中均含有萜类物质,其中次生韧皮部的含量最多。茎的韧皮部及皮层薄壁细胞和乳汁管中也有大量萜类物质存在,是其药用成分积累和运输的重要部位^[12]。人参 *Panax ginseng* 和西洋参 *Panax quinquefolius* 中的三萜皂苷类物质主要在主根周皮及须根中积累^[13]。

2.2 释放途径

多数萜类化感物质都是通过地上部茎、叶、花的挥发进入环境,如从叶、根的表皮细胞或分泌腺中释放出来,松针叶树脂道中的单萜必须从针叶表面的气孔释放出来^[10]。单萜类物质每天只有很小一部分释放到大气中,其合成和释放的速率不同。

根分泌是指那些健康完整的活体植物根系向土壤中释放化学物质。一般而言,新根和未木质化的根是分泌化感物质的主要场所。人参和西洋参都可通过根系分泌、须根脱落及残根腐解等多种形式向土壤中释放三萜皂苷类物质^[14-16];菊科至少有39个属具有化感作用,因为许多菊科植物的根系都能分泌一种天然的倍半萜内酯,即脱氢中美菊素 C(dehydrozalanin C)^[5,17]。种子萌发时也可以分泌萜类物质,如向日葵种子萌发时产生很多粘液质,影响邻近植物的生长^[4]。残体或落叶腐解也可以分解释放出萜类物质而产生化感作用^[17]。

2.3 影响萜类释放的因素

植物释放化感物质的种类和数量取决于自身

因素和外界环境因素的共同作用,自身因素包括植物种类、品种、不同部位及发育时期等,环境因素包括光照、温度、营养、水分等非生物因子和病虫害及动物侵扰等生物因子。

2.3.1 自身因素

植物种类不同,释放萜类物质的种类和数量也不同。对于挥发性萜类来说,主要通过叶片上的气孔来释放,因此气孔的分布密度和运动规律及叶片的生长发育状态对其挥发速率有很大影响。桉树、薄荷和艾草 *Artemisia* 的低龄叶都比老叶能释放出更多的萜烯和萜类物质^[10,18-19];而气孔导度对单萜的释放调控能力很小^[10]。蟛蜞菊在生长过程中每个茎节都能长根,节根不断分泌化感物质。萜类的产生随着植物年龄的增加而增加,随着器官的衰老而减少。

2.3.2 环境因素

含有萜类的植物大多分布于干旱地区,夏季炎热,因此气候是影响萜类物质释放的重要因子,特别是高挥发性的单萜类。通常在高温、干旱条件下,地上部分挥发是萜类物质主要的释放途径,如反枝苋 *Amaranthus retroflexus* 为 C₄ 植物,生长在高温干旱环境下,常挥发释放以类萜为主的化合物^[20];在降雨多、湿度大条件下,茎叶淋溶则成为萜类主要释放途径。

植物单萜的释放主要受温度和湿度的影响。一般温度高的季节释放率高,温度低的季节释放率低,甚至在高温的夜间也挥发。迷迭香 *Rosmarinus officinalis* 在高温季节,其释放的单萜明显高于其他季节^[21];湿地松 *Pinus elliotii* 单萜的挥发速率与叶温成正比^[10]。高湿度促进单萜类释放可能主要通过影响气孔开闭来实现^[22];当空气湿度小于40%时,美国黄松 *Pinus ponderosa* 单萜释放速率急剧降低^[23]。

光对萜类化合物释放的影响因植物种类不同而异。一些针叶树幼叶挥发某些单萜类物质与光强有关^[10]。橡胶 *Hieronyma spp.* 树及栎属 *Quercus* 中一些树种释放单萜类物质具有光依赖性,而有些单萜类化合物的释放却与光强无关^[24]。在缺肥、缺水等逆境下,胜红蓟 *Ageratum conyzoides* 释放单萜和倍半萜增多使化感作用明显增强^[25]。增加 N、P 供应能显著提高银杏叶萜类内酯含量,干旱胁迫降低银杏萜类内酯的含量^[26]。水分缺乏会使迷迭香等植物中单萜和倍半萜物质明显减少^[27]。地中海石砾 *Quercus ilex* 在光照、温度恒定的条件下,当 CO₂ 浓度升高时,3种单萜的释放明显受到抑制^[28]。而随着 CO₂ 浓度的增加,迷迭香和薄荷中单萜的总量会显著增加^[10,21]。季节变化对植物单萜释放有显著影响。胜红蓟素的释放以秋季最多^[29];春季和夏季侧柏 *Platycladus orientalis* 以释放单萜类物质远大

于秋季; 油松 *Pinus tabulaeformis* 释放的萜烯类物质秋季>春季>夏季>冬季^[30]。萜类化合物的释放也伴随着昼夜节律发生变化, 即夜间挥发物释放少, 而白天释放量大, 释放量由气孔调控^[31]。

2.3.3 微生物刺激

有研究表明, 萜烯类物质的产生主要与植物受到微生物的侵害有关, 该类物质能够抵御微生物的进攻。萜类物质的释放往往具有滞后性。内生真菌能影响大戟 *Euphorbia pekinensis* 中萜类物质的产生^[32]。接种 VAM 真菌能显著提高银杏萜类内酯含量^[26]。

3 萜类物质化感与自毒作用的机理

植物化感作用首先是对膜的伤害, 通过细胞膜上的靶位点, 将化感物质胁迫的信息传送到细胞内, 进而影响植物的激素合成、离子和水分的吸收等相关的生理代谢活动, 抑制了其他植物及自身的生长发育。

3.1 化感作用

萜类对植物的化感作用机理主要表现为抑制植物生长, 影响细胞膜的功能及妨碍生理代谢作用的进行等, 具体表现为抑制和促进两个方面。

3.1.1 对种子萌发和幼苗生长的影响

植物精油中柠檬烯、蒎烯、樟脑、长叶薄荷酮、香茅醇等萜类能够强烈抑制种子发芽和幼苗生长^[33]。菊科的加州蒿 *Artemisia californica* 由于叶中不断挥发出萜类物质在植物周围形成“萜类云”, 抑制周围和其他植物的种子萌发和幼苗生长^[34]。华北落叶松 *larch* 枝叶的自然挥发物和挥发油对自身种子都表现出延迟萌发和抑制萌发的作用^[35]。倍半萜内酯类化合物可以促进弯管列当 *Orobancha cumana* 的发芽和生长, 使红豆 *Azuki* 下胚轴生长减少 40%^[4]。从香茶菜中分离出 3 种二萜都不同程度抑制了莴苣幼根的伸长, 并影响根毛的发育^[36]。从假连翘 *Duranta repens* 中分离出 3 种三萜皂苷对芥菜根的生长均有抑制作用^[37]。

3.1.2 对细胞生理功能的影响

化感物质对细胞膜的伤害可能是化感效应的起始点, 是化感作用的靶位点。萜类增强或减弱细胞器的质膜透性, 从而使细胞的生理活动和物质运输出现紊乱。黄花蒿中的青蒿素及其衍生物抑制受体植物的作用位点就是细胞膜^[38]。脱氢中美菊素 C 可引起黄瓜子叶细胞膜通透性的增加, 并造成原生质膜功能的破坏^[39]。鼠尾草叶片中的挥发性萜类物质可引起黄瓜根尖细胞中脂质小体的积累, 如线粒体数目的下降以及细胞器外膜的破裂^[5]。桉叶素能抑制有丝分裂的过程^[40]。

3.1.3 干扰生理代谢过程

由鼠尾草叶片所释放的桉叶素和蒎烯可显著降低野燕麦和黄瓜线粒体悬浮液对 O_2 的吸收, 而这种影响主要定位在 TCAC 中琥珀酸向延胡索酸或延胡索酸向苹果酸转化的过程中^[5]。银叶鼠尾草产生的挥发性樟脑等单萜类物质能抑制芸薹属 *Brassica campestris* 根尖细胞中 DNA 合成, 影响分生组织细胞伸长^[41]。三裂叶蟛蜞菊 *Wedelia trilobata* 浸出物能显著降低花生种子的呼吸速率, 影响酶的活性^[42]。萜类化感物质能刺激一些植物幼苗及愈伤组织的抗氧化酶活性升高^[43]。从紫茎泽兰 *Ageratina adenophora* 中分离出的 2 种萜类衍生物能降低旱稻中 ABA、GA 和 IAA 的含量^[44]。

3.2 自毒作用

植物萜类化感物质有时还抑制自身幼苗的生长发育从而产生自毒效应。杉木释放的萜类物质能引起强烈的自毒作用^[45]; β -桉叶醇是苍术的主要有效成分但对苍术的胚芽伸长有显著自毒作用^[46]; 湿地植物灯心草 *Juncus effusus* 分泌的一种倍半萜内酯能明显抑制自身种子萌发和幼苗的生长发育^[47]。茶树和蟛蜞菊产生的倍半萜内酯都能抑制自身的生长^[48]。

植物通过自毒作用维持种群的适当密度, 促进种群向外扩展, 占据更多的生存空间, 增强竞争能力, 在进化中有利于自然选择。有害杂草黄帚橐吾 *Ligularia virgaurea* 挥发的萜类对增强其自身生存竞争力和种群增长起着重要作用^[49]。萜类低促高抑的浓度效应利于种群自身密度的调节, 当植物数量少时, 其刺激性物质能加速植物的繁殖和蔓延, 但当群体达到一定数量后, 随着化感物质浓度的增加, 抑制作用加强, 将种群数目限制在环境所能承受的水平上。假高粱 *Sorghum halepense* 挥发物以倍半萜类为主, 其挥发油饱和水溶液对所有受试植物幼苗生长均有较强的抑制作用, 但对种子萌发无明显影响, 这种化感特性使其在竞争中处于有利地位, 助其成功入侵、定植和蔓延^[50]。

含萜类植物为避免萜类物质的自毒作用, 进化出多种不同的解毒机制, 如胞外合成、液泡隔离及囊泡转运等。青蒿素属于倍半萜内酯, 对黄花蒿具有自毒性, 但青蒿素可在细胞壁与叶和花腺毛状表皮之间的空隙积累, 使自身免受毒害^[11]。如长春花 *Catharanthus roseus* 合成的萜类吲哚生物碱经 H^+ -逆向转运蛋白和 ABC 转运子向液泡转运, 防止自身产生有毒物质毒害^[51]。

4 萜类化感作用的特点

4.1 选择性

很多萜类物质的化感作用都具有选择性^[52]。黄花蒿化感作用具有选择性^[11]; 黑胡桃 *Juglans nigra*

产生的化感物质能抑制苹果树及多种常见草类的生长,但不抑制梨、桃、李树以及六月禾的生长^[53];灯心草有自毒作用,但对群落中其他植物的生长基本上没有影响^[47]。

4.2 浓度效应

自然状态下,植物释放的化感物质不足以发挥化感效应,化感效应必须建立在化感物质一定浓度基础上^[54]。萜类往往在较低浓度就会产生很强的化感作用。水稻根系分泌的二萜类及其衍生物都具有很强化感活性,且作用浓度低,抑草效果好^[55]。大多数萜类化感物质都表现为低促高抑的浓度相关性效应。当两种植物都存在化感作用时,最终起作用决定于二者浓度的高低。

单萜虽然有低的水溶性,但同样能经雨雾淋溶或者直接被吸附进入土壤中,从而对植物根系产生影响。其实真正有效的化感物质是那些既有一定的水溶性,又能在土壤中滞留并有可逆聚合-解聚过程的物质。含氧单萜的适宜水溶性使其具有活跃的化感活性。许多内酯和三萜皂苷在水中的溶解度适中,既不易被雨水冲洗消失,又能缓慢溶解而表现化感效应^[3]。

4.3 存在协同作用

任何植物都不只合成一种化感物质,在自然状态下多种来源的化感物质间共同作用形成了有序但却十分复杂的相互作用。化感物质间存在协同、加合、拮抗的作用。

5种萜类物质组合后对稗草的抑制率均高于单独使用一种萜类物质^[56];胜红蓟提取物中单个化合物不起化感作用,多个化合物混合后化感作用却增强^[29]。

4.4 通过载体和媒介起作用

根系分泌的化感物质一旦进入土壤,必须经过根际滞留、土壤转化和迁移3个基本过程,这些过程又与土壤的物理、化学及生物学特性密切相关,所以土壤媒介的转化问题是非常关键的。三裂叶豚草挥发出的单萜不仅能以空气为载体对其他植物显示直接的化感作用,而且也能以土壤为载体进行间接的化感作用^[57]。除了土壤载体之外,在植物根冠周围存在很多有活性的根缘细胞(BC),它先于根系接触到化感物质,根缘细胞能降低反枝苋挥发萜类对其根系的伤害^[20]。有些土壤微生物在化感物质向受体植物迁移过程中也扮演了媒介的角色,在萜类化合物土壤转化中起着重要作用^[16]。而入侵植物胜红蓟产生的重要化感物质胜红蓟素(类萜)的转化与土壤营养水平显著相关,在高水平营养条件下胜红蓟素先聚合成二聚体失活后,又再度降解为小分子物质失去化感活性,表现出化感物质土壤转

化的复杂性^[25];加拿大蓬挥发的萜类经土壤载体的化感作用大于空气载体^[58]。

5 展望

目前关于萜类化感作用的报道大多数是针对植物化感潜力和生理现象的描述,而缺少作用机理方面的实质性研究。自然挥发是植物释放萜类化感物质的一种主要途径,由于特殊的释放形式使如何收集挥发性化感物质用于实验测试成为一个关键问题。而萜类物质低水溶性的限制,也为其进一步研究而平添了很多困难,制约了研究者对其饱和水溶液的相关研究。实际上许多萜类化合物在水中的溶解性远远在它们能够表现生物活性的浓度之上。

很多萜类在土壤中既能影响植物的生长又能刺激微生物种群的繁殖,如人参皂苷对老参地中一些土传病菌的生长产生了刺激或抑制作用,菌类以皂苷作为碳源,同时也对人参和西洋参的幼苗生长产生影响,而究竟是根系分泌的皂苷原物质直接起了化感作用还是其分解后的产物或是分解代谢的中间产物起了作用,还很难确定。因此化感物质在土壤中的环境行为及浓度的动态变化是今后萜类物质化感作用研究的关键环节。

植物常挥发出多种萜类化合物,目前关于单体萜类化合物起作用的研究较多,多种萜类物质协同作用的研究进展缓慢,而且萜类也常常是很多植物的药效成分或防御物质,一物多用的情况是很普遍的,这可能也干扰了萜类对植物化感活性的研究。

基于以上分析建议今后应加强对萜类物质在土壤及空气中的传递媒介的研究,重视化感物质在土壤中的迁移、吸附及降解等环境行为,创新萜类物质的收集方法和实验手段如采用悬空气培养法进行生物测试,采用微生物学、物理学及分子生物学等多学科交叉的方法来深入研究萜类化感作用的机理将是切实可行的。

参考文献:

- [1] 孔垂华, 胡飞. 植物化感作用(相生相克)及其应用[M]. 北京: 中国农业出版社, 2001: 5.
KONG Chuihua, HU Fei. Plant allelopathy and its application [M]. Beijing: China Agricultural Press, 2001: 5.
- [2] BOHLMANN J, GILBERT M G, RODNEY C. Plant terpenoid syntheses: Molecular biology and phylogenetic analysis [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1998, 95(8): 4126-4133.
- [3] 谷文祥, 段舜山, 骆世明. 萜类化合物的生态特性及其对植物的化感作用[J]. 华南农业大学学报, 1998, 19(4): 108-110.
GU Wenxiang, DUAN Shunshan, LUO Shiming. Ecological characteristic of terpenoids and their allelopathic effects to plants [J]. Journal of South China Agricultural University, 1998, 19(4): 108-110.
- [4] 索茂荣, 杨峻山. 向日葵属植物倍半萜类化学成分及其生物活性研究概况[J]. 中草药, 2006, 37(1): 135-140.
SUO Maorong, YANG Junshan. Survey in studies on chemical consti-

- tments of sesquiterpene and their physiological activities in plants of *Helianthus* L.[J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2006, 37(1): 135-140.
- [5] 彭少麟, 南蓬, 钟扬. 高等植物中的萜类化合物及其在生态系统中的作用[J]. 生态学杂志, 2002, 21(3): 33-38.
PENG Shaolin, NAN Peng, ZHONG Yang. Terpenoids in higher plants and their roles in ecosystems [J]. Chinese Journal of Ecology, 2002, 21(3): 33-38.
- [6] 周凯, 郭维明, 徐迎春. 菊科植物化感作用研究进展[J]. 生态学报, 2004, 24(8): 1780-1788.
ZHOU Kai, GUO Weiming, XU Yingchun. Advances of research on allelopathic potential in compositae[J]. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(8): 1780-1788.
- [7] 韩军丽, 李振秋, 刘本叶, 等. 植物萜类代谢工程[J]. 生物工程学报, 2007, 23(4): 561-567.
HAN Junli, LI Zhenqiu, LIU Benye, et al. Metabolic engineering of terpenoids in plants[J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2007, 23(4): 561-567.
- [8] 刘叔倩, 郑俊华, 王弘, 等. 不同气候区银杏叶中黄酮和萜内酯含量的变化[J]. 中草药, 2000, 31(6): 424-426.
LIU Shuqian, ZHENG Junhua, WANG Hong, et al. Variation of Flavonoids and Terpenlactones in Ginkgo (*Ginkgo biloba*) Leaves from Regions with Different Climatic Conditions[J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2000, 31(6): 424-426.
- [9] 王雪. 尾叶香茶菜萜类成分的研究[D]. 长春: 吉林农业大学, 2007: 45
WANF Xue. Studies on the Terpenoids in the *Isodon Excisa* (Maxin.) Hara[D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2007.
- [10] 李继泉, 金幼菊, 沈英柏, 等. 环境因子对植物释放挥发性化合物的影响[J]. 植物学通报, 2001, 18(6): 649-656.
LI Jiquan, JIN Youju, SHEN Yingbai, et al. The effect of environmental factors on emission of volatile organic compounds from plants[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2001, 18(6): 649-656.
- [11] 赵红梅, 杨顺义, 郭鸿儒, 等. 黄花蒿对 4 种受体植物的化感作用研究[J]. 西北植物学报, 2007, 27(11): 2292-2297
ZHAO Hongmei, YANG Shunyi, GUO Hongru, et al. Allelopathy of *Artemisia annua* on 4 Receptor Plants[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2007, 27(11): 2292-2297
- [12] 夏丹. 党参营养器官的发育解剖学研究[D]. 西安: 西北大学, 2009: 23
XIA Dan. Developmental Anatomy Study on Vegetative Organs of *Codonopsis Pilosula*[D]. Xian: Xibei University, 2009.
- [13] 李方元. 中国人参和西洋参[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2002: 25
LI Fangyuan. Chinese ginseng and American ginseng [M]. Beijing: Chinese agricultural science and Technology Press, 2002
- [14] NICOL R W, YOUSEF L, TRAQUAIR J A, et al. Ginsenosides stimulate the growth of soil-borne pathogens of American ginseng [J]. Phytochemistry, 2003, 64: 257-264.
- [15] 杨靖春, 李治平, 酒井斐子. 人参根系分泌物及其对人参根际微生物作用的研究[J]. 东北师大学报: 自然科学版, 1982(1): 71-77.
YANG Jingchun, LI Ziping, SAKAI S. Ginseng root exudates on ginseng with and microbial action research [J]. Journal of Northeast Normal University (Natural Science Edition), 1982(1): 71-77.
- [16] INDERJIT, MUKKERJI K G. Allelochemicals: Biological control of plant pathogens and disease[M]. Springer Press, Netherlands, 2006: 157.
- [17] 倪利晓, 陈世金, 任高翔, 等. 陆生植物化感作用的抑藻研究进展[J]. 生态环境学报, 2011, 20(6-7): 1176-1182.
NI Lixiao, CHEN Shijin, REN Gaoxiang, et al. Advance research on the allelopathy of terrestrial plants in inhibition of algae[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2011, 20(6-7): 1176-1182.
- [18] JONATHAN G, MARIE E M, RODNEY B C. Regulation of monoterpene accumulation in leaves of Pepper mint[J]. Plant Physiology, 2000, 122: 205-214
- [19] JACOB N B, ANTHONY G H, LESLIE A W. Isolation and characterization of allelopathic volatiles from mugwort (*Artemisia vulgaris*)[J]. Journal of Chemical Ecology, 2005, 31(2): 247-265.
- [20] 刘爽, 张红, 马丹炜, 等. 反枝苋水浸提液与挥发油对黄瓜根尖的影响[J]. 西北植物学报, 2010, 30(3): 569-574.
LIU Shuang, ZHANG Hong, MA Danwei, et al. Effects of aqueous extracts and volatile oil from *Amaranthus retroflexus* L. on root tip of cucumber[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2010, 30(3): 569-574.
- [21] JOSEP P, JOAN L. Effects of carbon dioxide, water supply and seasonally on terpene content and emission by *Rosmarinus officinalis*[J]. Journal of Chemical Ecology, 1997, 23: 979.
- [22] TINGEY D T, TUMER D P, WEBER J A. Factors controlling the emission of monoterpenes and other volatile organic compounds. In TD Sharkey, EA Holland, HA Mooney, eds, Trace Gas Emissions by Plants[M]. Academic Press, San Diego, 1991: 93 ~ 119.
- [23] LERDAU M, DILTS S B, WESTBERG H, et al. Monoterpene emission from ponderosa pine?[J]. Journal of Geophysical Research-atmospheres, 1994, 99(8): 609-615.
- [24] LERDAU M, GRAY D. Tansley Review: The ecology and evolution of light-dependent and light-independent volatile organic carbon emission by plants [J]. New Phytologist, 2003, 157: 199 ~ 211.
- [25] 孔垂华, 徐效华, 陈建军. 胜红蓼化感作用研究 IX-主要化感物质在土壤中转转化[J]. 生态学报, 2002, 22(8): 1183-1189.
KONG Chuihua, XU Xiaohua, CHEN Jianjun. Allelopathy of *Ageratum conyzoides* IX. Transformation of main allelochemical in the soil[J]. Acta Ecologica Sinica, 2002, 22(8): 1183-1189.
- [26] 冷平生, 苏淑钗, 李月华, 等. 施肥与干旱胁迫对银杏生长及黄酮苷和萜类内酯含量的影响[J]. 北京农学院学报, 2001, 16(1): 32-37.
LENG Pingsheng, SU Shuchai, LI Yuehua, et al. Effects of fertilizer and drought stress on growth as well as flavonol glycosides and terpene lactone content of ginkgo biloba seedlings[J]. Journal of Beijing Agricultural College, 2001, 16(1): 32-37.
- [27] ORMENO E, MEVY J P, VILA B. Water deficit stress induces different monoterpene and sesquiterpene emission changes in Mediterranean species. Relationship between terpene emissions and plant water potential[J]. Chemosphere, 2007, 67(2): 276-284.
- [28] LORETO F, ROBERT J.F, SCHNITZLER J P, et al. Monoterpene emission and monoterpene synthase activities in the Mediterranean evergreen oak *Quercus ilex* L. grown at elevated CO₂ concentrations[J]. Global Change Biology, 2001, 7: 706 ~ 709.
- [29] 孔垂华, 徐涛, 胡飞. 胜红蓼化感物质之间相互作用的研究[J]. 植物生态学报, 1998, 22(5): 403-408
KONG Chuihua, XU Tao, HU Fei. Study on interactions among allelochemicals of *Ageratum conyzoides*[J]. Acta Phytocologica Sinica, 1998, 22(5): 403-408.
- [30] 李娟. 侧柏和油松挥发物动态变化规律研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2009
LI Juan. The VOCs emission of two tree species of *Platycladus orientalis*

- lis and pinus tabulaeformis in urban environment [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry Sciences, 2009
- [31] 胡永健, 任琴, 金幼菊, 等. 马尾松(*Pinus massoniana*)、湿地松(*Pinus elliottii*)挥发性化学物质的昼夜节律释放[J]. 生态学报, 2007, 27(2): 565-570.
- HU Yongjian, REN Qin, JIN Youju, et al. Diurnal cycle of emission of volatile compounds from *Pinus massoniana* and *Pinus elliottii*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(2): 565-570.
- [32] 勇应辉, 戴传超, 高伏康, 等. 大戟内生真菌对其生长和两种萜类物质质量的影响[J]. 中草药, 2009, 40(7): 1136-1139.
- YONG Yinghui, DAI Chuanchao, GAO Fukang, et al. Effects of endophytic fungi on growth and two kinds of terpenoids for *Euphorbia pekinensis*[J]. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 2009, 40(7): 1136-1139.
- [33] BRADOW J M, CONNICK W J. Volatile seed germination inhibitors from plant residues [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1990, 16(3): 645-666.
- [34] 赵杨景. 植物化感作用在药用植物栽培中的重要性和应用前景[J]. 中草药, 2000, 31(8): 附 1-4.
- ZHAO Yangjing. Application prospect and importance of allelopathy of plants in cultivation of medicinal plants[J]. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 2000, 31(8): attach to: 1-4.
- [35] 韩芬, 王辉, 边银霞, 等. 华北落叶松枝叶挥发性物质的化学成分及其化感作用[J]. 应用生态学报, 2008, 19(11): 2327-2332.
- HAN Fen, WANG Hui, BIAN Yinxia, et al. Chemical components and their allelopathic effects of the volatiles from *Larix principis-rupprechtii* leaves and branches[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(11): 2327-2332.
- [36] 丁兰, 祁林林, 景宏伟, 等. 四种对映-贝壳杉烷二萜化合物化感作用潜能的初步评价[J]. 西北师范大学学报: 自然科学版, 2008, 44(6): 74-78.
- DING Lan, QI Linlin, JING Hongwei, et al. Preliminary evaluation of the allelopathic potential of four ent-kaurene diterpenes[J]. *Journal of Northwest Normal University Natural Science*, 2008, 44(6): 74-78.
- [37] HIRADATE S, YADA H, ISHII T. Three plant growth inhibiting saponins from *Duranta repens* [J]. *Phytochemistry*, 1999, 52(7): 1223-1228.
- [38] CHEN P K, LEATHER G R. Plant growth regulatory activities of artemisinin and its related compounds [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1990, 16(6): 1867 ~ 1876.
- [39] JUAN G, ANTONIO H, FRANCK E, et al. Dehydrozalanin C: a natural sesquiterpenoid, causes rapid plasma membrane leakage [J]. *Phytochemistry*, 1999, 52: 805 ~ 813.
- [40] JOANNE G R, STACY N A, FRANCK E D. Allelopathic effects of volatile cineole on two weedy plant species [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2000, 26(1): 303-313.
- [41] NISHIDA N, TAMOTSU S, NAGATA N, et al. Allelopathic effects of volatile monoterpenoids produced by *Salvia leucophylla*: inhibition of cell proliferation and DNA synthesis in the root apical meristem of *Brassica campestris* seedlings [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2005, 31(5): 1187-1203
- [42] 聂呈荣, 任森, 黎华寿, 等. 三裂叶蟛蜞菊对花生化感作用的生理生化机理[J]. 花生学报, 2002, 31(3): 1-5
- NIE Chengrong, REN Shen, LI Huashou, et al. Physiological and biochemical mechanism of allelopathy of *Wedelia trilobata* L. on Peanut (*Arachis hypogaea* L.)[J]. *Peanut Science and Technology*, 2002, 31(3): 1-5.
- [43] 张爱华, 雷锋杰, 许永华, 等. 外源人参皂苷对人参种子萌发和幼根抗氧化酶活性的影响[J]. 生态学报, 2009, 29(9): 4934-4941.
- ZHANG Aihua, LEI Fengjie, XU Yonghua, et al. Effects of ginsenosides on the germinating of ginseng seeds and on the activity of antioxidant enzymes of the radicles of ginseng seedlings *in vitro*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(9): 4934-4941.
- [44] 马祥庆, 刘爱琴, 黄宝龙. 杉木人工林自毒作用研究[J]. 南京林业大学学报, 2000, 24(1): 12-16.
- MA Xiangqing, LIU Aiqin, HUANG Baolong. A Study on self-poisoning effects of Chinese fir plantation [J]. *Journal of Nanjing Forestry University*, 2000, 24(1): 12-16.
- [45] GUO Qingyang, FANG Haowen, WAN Xueliu, et al. Influence of two allelochemicals from *Ageratina adenophora* sprengel on ABA, IAA and ZR contents in roots of upland rice seedlings[J]. *Allelopathy Journal*, 2008, 21(2): 253-262.
- [46] 郭兰萍, 黄璐琦, 蒋有绪, 等. 苍术根茎及根际土水提取物生物活性研究及化感物质鉴定[J]. 生态学报, 2006, 26(2): 528-535.
- GUO Lanping, HUANG Luqi, JIANG Youxu, et al. Bioactivity of extracts from rhizoma and rhizosphere soil of cultivated *Atractylodes lancea* DC. and identification of their allelopathic compounds [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(2): 528-535.
- [47] ERVIN G N, WETZEL R G. Allelochemical autotoxicity in the emergent wetland macrophyte *Juncus effusus* (Juncaceae) [J]. *American Journal of Botany*, 2000, 87(6): 853 ~ 860.
- [48] 曾任森, 林象联, 骆世明. 蟛蜞菊的生化他感作用及生化他感作用物的分离鉴定[J]. 生态学报, 1996, 16(1): 20 ~ 27.
- ZENG Renshen, LIN Xiangzhen, LUO Shiming. Allelopathic potential of *wedelia chinensis* and its allelochemicals[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1996, 16(1): 20 ~ 27.
- [49] 马瑞君, 王明理, 朱学泰, 等. 黄帚橐吾挥发物的化感作用及其主要成分分析[J]. 应用生态学报, 2005, 16(10): 1826-1829.
- MA Ruijun, WANG Minli, ZHU Xuetai, et al. Allelopathy and chemical constituents of *Ligularia virgaurea* volatile[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(10): 1826-1829.
- [50] 孟庆会, 黄红娟, 刘艳, 等. 假高粱挥发油化学成分及其化感潜力[J]. 植物保护学报, 2009, 36(3): 277-282.
- MENG Qinghui, HUANG Hongjuan, LIU Yan, et al. Chemical compositions and allelopathic potential of volatile oil from *Sorghum halepense* (L.) Pers[J]. *Acta Phytolacica Sinica*, 2009, 36(3): 277-282.
- [51] ROYTRAKUL S, VERPOORTE R. Role of vacuolar transporter proteins in plant secondary metabolism: *Catharanthus roseus* cell culture[J]. *Phytochemistry Review*, 2007, 6(3): 383-396.
- [52] FISCHER N H, et al. In search of allelopathy in the Florida scrub: The role of terpenoids[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1994, 20: 135 ~ 138.
- [53] JOSE S, GILLESPIE A R. Allelopathy in black walnut (*Juglans nigra* L.) alley cropping: Effects of juglone on hydroponically grown corn (*Zea mays* L.) and soybean (*Glycine max* L. Merr.) growth and physiology[J]. *Plant and Soil*, 1998, 203: 199-205.
- [54] 王延平, 王华田. 植物根分泌的花干物质及其在土壤中环境行为[J]. 土壤通报, 2010, 41(2): 501-506.
- WANG Yanping, WANG Huatian. Allelochemicals from roots exudation and its environment behavior in soil[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2010, 41(2): 501-506.
- [55] KIM K U, SHIN D H. Rice Allelopathy[M]. Taegu (Korea): Kyungpook National University press, 2000: pp 15-16.
- [56] 王海斌, 何海滨, 曾聪明, 等. 含氧萜类化合物对稗草的化感抑制作用[J]. 中国生态农业学报, 2009, 17(2): 307-311.

- WANG Haibin, HE Haibin, ZENG Congming, et al. Allelopathic effect of oxygenic terpenoid on *Echinochloa crus-galli* L.[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2009, 17(2): 307-311.
- [57] 王朋, 王莹, 孔垂华. 植物挥发性单萜经土壤载体的化感作用: 以三裂叶豚草(*Ambrosia trifida* L)为例[J]. 生态学报, 2008, 28(1): 62-68.
- WANG Peng, WANG Ying, KONG Chuihua. Allelopathy of plant volatile monoterpenes mediated by soil: a case study of *Ambrosia trifida* L.[J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(1): 62-68.
- [58] 张红, 贾贵芳, 王亚南, 等. 加拿大蓬挥发油经不同载体对蚕豆根尖的细胞毒性[J]. 生态环境学报, 2010, 19(8): 1872-1875.
- ZHANG Hong, JIA Gui fang, WANG Yanan, et al. Cytotoxicity of volatile oil from *Erigeron canadensis* L. mediated by air and soil[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2010, 19(8): 1872-1875.

Advances of research on allelopathic potencial of terpenoids in plants

ZHANG Qiuju^{1,2}, ZHANG Aihua¹, SUN Jingbo¹, ZHANG Lianxue^{1*}

1. College of Chinese Medicinal Materials, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China;

2. Department of Biology, Tonghua Normal University, Tonghua 134002, China

Abstract: Terpenoids widely exist in higher plants as volatile oil, especially in Compositae family. They have the largest variety of plant secondary metabolization products and are classified into monoterpene, diterpene, sesquiterpene, triterpene and polyterpene according to their structures. Terpenoids are one of the main types of allelochemicals, of which monoterpene and sesquiterpene have stronger bioactivities. The synthesized terpenoids are mainly released from plants into soil through volatilization or root exudation and disturb the growth and development of neighboring plants and selfish. Currently, the allelopathy on terpenoids had received increased attention in plant ecology field in China and abroad. This paper made a systematic discussion on the distribution of terpenoids, accumulation characteristic, releasing pathways in plants and its impact factors, etc. And it analyzed the allelopathic mechanism of terpenoids and summarized the research progress in this area in recent years. The paper considered that the terpenoids played a special role on allelopathic activity and exhibited a stronger inhibitory even though the concentration was lower. The complicated allelopathy of terpenoids may be due to their wide varieties. Moreover, many factors all influenced the releasing of terpenoids. Finally, the paper pointed out some key problems in current researches and also made a prospect for the research trends in the future on the allelopathy of terpenoids. It is suggested that further study should be focused on the collecting method of terpenoid allelochemicals and the influences of transformed medium such as soil or air on allelopathic activity. In addition, it is effective and feasible to study allelopathic mechanism of terpenoids through the solution of discipline-crossing.

Key words: Terpenoids; allelopathy; autotoxicity; action mechanism; medium