

外来植物黄顶菊(*Flaveria bidentis*)的研究进展

任艳萍, 江 莎*, 古 松*, 王永周, 郑书馨

(南开大学, 天津 300071)

摘要: 黄顶菊(*Flaveria bidentis*)是近年来新发现的一种外来植物,隶属菊科黄菊属,为一年生草本,是较为少见的双子叶 C₄植物。黄顶菊异常强大的繁殖能力和生存能力已使其成为一种潜在的入侵植物。对黄顶菊的译名、生物及生态学特性、遗传学及次生代谢产物的研究状况进行了概述;重点对黄菊属植物的系统进化史、光合生理特性与 C₄途径演化的关系,以及黄顶菊体内碳酸酐酶、NADP-苹果酸酶、苹果酸脱氢酶、Rubisco 及其活化酶等 C₄光合重要酶的分子及基因工程研究进行了综述;并对今后的研究提出了展望。

关键词: 黄顶菊; 黄菊属; 外来植物; C₄途径演化; C₄光合酶; 次生代谢产物

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2008)04-0390-07

Advances in *Flaveria bidentis* (L.) Kuntze, A New Exotic Plant

REN Yan-ping, JIANG Sha*, GU Song*, WANG Yong-zhou, ZHENG Shu-xin

(Nankai University, Tianjin 300071, China)

Abstract: *Flaveria bidentis* (L.) Kuntze, an annual alien weed of *Flaveria* Juss. (Asteraceae), was newly found in China. It may be a potential invasive plant because of its very strong reproductive and survival abilities. The following aspects of *F. bidentis*: name, biological and ecological characteristics, physiological and molecular biology of C₄ photosynthesis enzymes, genetics and secondary metabolites, were reviewed. Progresses in the study on the systematics evolution of *Flaveria* Juss., relationship between photosynthesis characteristics and the evolution of C₄ pathway, and four important C₄ photosynthesis enzymes were summarized in detail, and the prospects were also discussed. It might provide more information on its invasive characteristics.

Key words: *Flaveria bidentis* (L.) Kuntze; *Flaveria* Juss.; Exotic plant; C₄ pathway evolution; C₄ photosynthetic enzymes; Secondary metabolites

外来植物入侵是当今人们极为关注的问题。黄顶菊是近年来新发现的一种外来植物,为一年生草本,原产于南美洲,分类学上隶属于菊科堆心菊族黄菊属^[1-3]。2001年首次在天津南开大学发现,目前在河北邯郸、邢台、衡水、沧州、廊坊、石家庄、保定等地不同程度发生,呈现以河北省中南部为中心向周边其他省市扩散趋势^[1-2,4-6]。黄顶菊给其入侵地生态系统造成了严重危害,被称为“生态杀

手”,已列入河北省补充植物检疫有害生物^[6-7]。因为入侵时间还不太长,国内对黄顶菊的研究较少,多集中于对其译名、来源、形态特征、发生特点与危害等生物学和生态学特性及防除对策等方面^[1,4-9];而国外对黄顶菊的研究较充分,多集中于黄菊属植物的系统进化、光合生理特性与 C₄途径演化、遗传学及黄顶菊体内 C₄重要光合酶及次生代谢产物等方面。本文对黄顶菊的研究进展进行综述,为进一步研究提供科学依据。

收稿日期: 2007-09-06 接受日期: 2007-12-18

基金项目: 天津市自然科学基金项目(07JCYBJC12400,07JCYBJC12500); 国家林业局 948 项目(2006-4-02); 南开大学科研启动基金项目资助

* 通讯作者 Corresponding author

1 黄顶菊的译名及其生物学特性

1.1 译名

目前我国学者对外来植物黄顶菊(*Flaveria bidentis* (L.) Kuntze)的译名有两种看法。高贤明等^[1]根据其拉丁名的中文意思,认为译为黄顶菊比较恰当,将属名译为黄顶菊属比黄菊属更为恰当,译为黄菊属也未尝不可。2005年刘全儒^[2]又将其命名为二齿黄菊,隶属于黄菊属。这两个报道中植物鉴定人同为陈艺林先生。因此,我们认为至于译为哪个名称更确切,有待于分类学家评判。从目前的情况来看,黄顶菊这一名称被普遍使用,可能与该名称首次出现有关。对于属的译名两位学者意见比较统一,故我们在本文中采用了黄菊属这一名称^[1-2]。

1.2 生物学及生态学特性

黄顶菊生物学特性如下:一年生草本,高(10~)25~100 cm,茎直立,常带紫色,被微绒毛;叶交互对生,亮绿色,披针状椭圆形,有锯齿或刺状锯齿,基生三出脉;头状花序密集成蝎尾状伞形花序,总苞片3(~4)枚,头状花序具(2~)3~8朵花;染色体 $2n=36$ ^[1-3]。入侵我国之后,该植物在形态上发生了一定变化,如植株变高,小花数增加^[4]。在天津地区,黄顶菊开花期为7月下旬到9月中旬,盛花期在8月中到9月初,果期在8月下旬到10月中旬。黄顶菊繁殖能力很强,整株花多达上万朵,成熟种子量可高达36万粒/株^[4]。黄顶菊为种子繁殖,成熟种子瘦果黑色,无冠毛,倒披针形或近棒状,具10条纵肋,长约2.0~3.3 mm,千粒重为 0.2042 ± 0.005 g。

黄顶菊的生境范围非常广,在靠近河、溪旁的水湿处、峡谷、悬崖、峭壁、陡岸、原野、牧场、弃耕地、街道附近、村旁、道旁、渠旁、堤旁以及含砾岩或沙子的黏土上都能生长。黄顶菊喜生于荒地,尤其偏爱废弃的厂矿、工地和滨海等富含矿物质及盐分的环境^[3]。对天津地区的黄顶菊进行野外调查发现,黄顶菊在贫瘠的建筑垃圾或砖石瓦块横生的荒郊生长良好,其伴生种多为一些藜科植物和禾本科杂草,如地肤,灰绿藜,狗尾草,虎尾草等。另外,还常见碱蓬和怪柳等耐盐碱耐干旱植物。

黄顶菊喜光、喜湿、耐盐碱和干旱、生长迅速,种子在4月下旬至9月下旬均可出土,因此在一个群落内表现出世代重叠现象。天津地区,2007年5

月中旬黄顶菊种子开始萌发,这时日均温度在20℃左右,之后随日均温升高,种子萌发数量增多,一场大雨过后,地表上即可见密密麻麻的黄顶菊小苗,这说明在自然状况下,当温度、水分等条件适宜时,黄顶菊种子具有极高的萌发和生长速率。根据我们对黄顶菊种子进行的萌发试验来看,黄顶菊种子具有极高的萌发速率和萌发率。35℃下培养2 d的种子发芽率即可达95%以上;低浓度的NaCl(0.01 mol/L和0.05 mol/L)胁迫下种子发芽率仍保持在90%以上,而且这些低的盐分胁迫一定程度上反而使种子发芽指数及活力指数提高及胚根伸长。此外,黄顶菊种子产量巨大,且种子小而轻,易于扩散。因此,单从黄顶菊种子具有的这些特性来看,黄顶菊一定程度上已具有相当强的入侵基础。

2007年8~9月份对天津地区黄顶菊野外观察发现,黄顶菊一般以单居群生长,推测可能是由于其化感物抑制了入侵群落的土著物种的生长,从而形成黄顶菊的单优群落。目前,黄顶菊在我国天津和河北等地迅速扩散、恶性蔓延。综合其生物、生理、生态学特性与入侵生境分析,黄顶菊在耐盐碱、贫瘠、干旱等方面的抗逆性强;其植株高大、根系发达、通过C₄途径同化CO₂,并且具有繁殖系数高等竞争优势;之外,黄顶菊还分泌化感物质以抑制其它植物生长,因此,黄顶菊具有相当强的入侵性,存在发展成外来入侵杂草的潜在危险性^[1,4,9]。

2 黄顶菊的光合特性

黄顶菊隶属黄菊属,国外对该属植物已经有一些研究报道。这些研究报道主要集中在与C₄植物相关的光合特性方面。黄顶菊是双子叶植物中较少见的C₄植物,是光合作用研究的极好材料。

2.1 黄菊属植物与C₄途径演化

黄菊属相对较小,目前认为共有23种植物^[10],该属除包含严格意义上的C₃和C₄植物之外,还存在C₃-C₄和C₄-like两种中间型或称居间型的植物,黄顶菊属于典型C₄植物^[11-13]。众所周知,C₄植物的演化问题一直是人们争论的热点,而在同一属植物中存在不同光合型植物是很特殊的,因此该属植物在光合演化研究中占有举足轻重的地位。

2.1.1 黄菊属植物的系统进化与C₄途径演化

从系统关系上来看,多数学者认为,C₄植物是

从 C₃ 植物独立演化为分类学上不同的类群,但也有研究者认为,C₃ 植物是经过 C₃-C₄ 及 C₄-like 中间型过渡演化为 C₄ 植物^[13]。Powell^[3]、Kopriva^[14] 和 Westhoff^[15] 分别基于形态学、甘氨酸脱羧酶(GDC)的 H-蛋白和 PEPCase 分子对黄菊属植物进行研究,结果表明 C₄ 或 C₄-like 植物在 A 分支(3~4 总苞片)和 B 分支(5~6 总苞片)中各进化了 1 次,但 C₃-C₄ 植物在 A 分支只进化了 1 次。McKown^[10] 综合形态学、生活史、叶绿体及核中的 DNA 序列对黄菊属植物的研究揭示,C₃ 植物是 C₃-C₄ 及 C₄-like 两种中间型植物和 C₄ 植物的祖先,C₃-C₄ 植物在 A 分支中进化两次,C₄-like 植物在 A 和 B 分支中各进化 1 次,C₄ 植物则可能在 A 分支中进化了 3 次。关于 C₄ 途径演化在黄菊属植物中进行的这些研究表明,中间型植物是 C₃ 植物向 C₄ 植物进化的过渡类型,具有多个起源,而 C₄ 途径的演化具有独立性。

2.1.2 黄菊属植物光合生理特性与 C₄ 途径演化

C₄ 途径的演化是一个逐渐进行的过程,植物顺次形成整个演化过程中某特定阶段的某些特性。例如气孔导度对光强的响应,随着 C₃ 向 C₄ 进化,保卫细胞通过光受体直接感受光强变化的组分显著下降,而通过感受胞间 CO₂ 分压来间接感受光强的变化的组分相对来说逐渐增多,而后的增加对 C₄ 途径的进行是有优势的^[16]。与 C₄ 光合演化相伴的植物功能上的改变还可表现在光合作用和产物输出方面。C₄ 植物无论是单子叶还是双子叶,在较低 CO₂ 浓度下,其光合作用和产物输出相对于同属内的其他光合型植物来说都应该是最高的,但在单子叶黍属中,C₃-C₄ 植物的光合作用和产物输出比 C₃ 植物要高,而双子叶黄菊属中 C₃-C₄ 却低于 C₃ 植物^[17]。

在高等植物中,GDC 是光呼吸过程中一个重要的多酶复合物,C₃ 和 C₄ 植物中 GDC 的分布有很大不同:C₃ 植物中,GDC 存在于所有细胞类型,而在 C₄ 植物中 GDC 仅存在于维管束鞘细胞^[18-20],说明随着 C₃ 到 C₄ 植物的进化,GDC 在叶肉细胞中的表达逐渐丧失。GDC 由 H-,P-,T-和 L- 4 个亚基组成,其中,叶肉细胞 GDC P-蛋白亚基生物合成的抑制是该进化过程的第一步^[21-23]。陈帅^[24] 对黄菊属 C₃-C₄ 植物 *Flaveria anomala* 中 GDC P-亚基的 *gdcsP* 启动子的研究也证实了这一点。GDC H-亚基的 mRNA 可发生选择性剪接反应,产生两种不

同的 H 蛋白^[25],在黄菊属植物中研究发现该剪接反应仅仅在高度进化的 C₄ 植物中发生,而该属其他光合型如 C₃,C₃-C₄,甚至 C₄-like 植物中都不发生,而且剪接位点和成熟 H-蛋白 N 端的两个氨基酸也呈高度保守^[26]。有关 GDC 的研究说明 C₄ 途径的演化具有相当的保守性。

2.1.3 C₄ 途径演化的环境适应

C₄ 植物是从 C₃ 植物进化而来的,与 C₃ 植物相比,C₄ 植物对高温具有强的光合适应性。Dwyer^[27] 研究了黄顶菊和另外两种 C₄ 植物对高温的光合响应,相对于适温条件,高温下生长的植物 CO₂ 同化速率的最适温度升高,叶片含氮量及单位面积的叶重减少,同时 Rubisco、细胞色素 f 和碳酸酐酶(CA)活性下降,这说明 C₄ 植物在进化过程中通过调节一些光合组分来维持不同生长温度下光合代谢的平衡。

2.2 黄顶菊 C₄ 光合重要酶与高光效基因工程

C₄ 植物所具有的 C₄ 光合途径赋予其较高的光合效率,作为典型 C₄ 植物,黄顶菊体内的 C₄ 光合酶已被广泛研究,而将 C₄ 光合酶转入 C₃ 农作物体内以提高产量的植物高光效育种工程也促进了对这些酶的深入研究^[28-29]。因此,黄顶菊体内的碳酸酐酶、NADP-苹果酸酶、苹果酸脱氢酶以及 Rubisco 和其活化酶等 C₄ 光合酶的研究也受到了很大关注。

2.2.1 碳酸酐酶(CA, EC 4.2.1.1)

CA 是 C₄ 光合途径中的一种关键酶。CA 有两种,即细胞质 CA 和叶绿体 CA,在 C₄ 植物中主要是细胞质 CA,催化 C₄ 循环的第一个反应;而在 C₃ 植物中主要是叶绿体 CA,协助 CO₂ 从胞质扩散进入叶绿体。CA 在由 C₃ 向 C₄ 植物进化过程中这些功能和定位的改变反映在 CA 分子及生理水平的改变上。双子叶 C₄ 植物黄顶菊 CA 有类似于 C₃ 植物 CA 转导肽的前导序列,且该序列未经翻译后剪切而保留在成熟 CA 中,同时两者在 N 端起始序列氨基酸残基及剪切位点上也存在不同^[30]。反义转化黄顶菊胞质中 CA(CA3),转化植株中 CA 活性降低,同时净 CO₂ 同化速率也大幅下降;而在 C₃ 植物烟草中,当 CA 活性降低到野生型水平的 2% 以下时,净 CO₂ 同化速率仍没有显著下降^[31]。正是 CA 的这些改变,保证了其在 C₄ 植物高光合速率进行中发挥的重要作用。

2.2.2 NADP-苹果酸酶(NADP-ME, EC 1.1.1.40)

NADP-苹果酸酶(NADP-ME)是 C_4 途径的特异性光合酶,仅存在于 C_4 植物维管束鞘细胞中。黄菊属中的 C_4 植物都是 NADP-ME 光合亚型^[10],黄顶菊中的 NADP-ME 由 *Mel* 基因编码,该基因的特异性和高水平表达一直是研究热点。Marshall^[32]对 *Mel* 基因研究揭示 *Mel* 5'端决定鞘细胞表达的特异性,而 3'端赋予了基因高水平表达特性。Ali^[33-34]研究表明 *Mel* 3'-UTR 区域对调控该基因高水平表达起着关键作用,之后,他们将 *Mel* 3'-UTR 与异源启动子融合后进行表达,*Mel* 3'与任一启动子结合均能提高基因表达的量,同时也未改变任一启动子的表达方式,后续研究还证实 *Mel* 3'与异源启动子的这种相互作用并不依赖于仅存在于 C_4 植物中的作用因子。NADP-ME 的酶催化动力学研究也表明,NADP-ME 具有 C_4 途径演化的特异性,存在潜在的 NAD-ME 活性^[35]。黄顶菊 *Mel* 的表达具有的特异性和高水平,并且 *Mel* 3'不影响异源启动子的作用方式,这些重要特征对依赖器官特异性或时期特异性高水平表达的遗传工程来说是非常有用的。

2.2.3 苹果酸脱氢酶(NADP-MDH, EC1.1.1.82)

NADP-MDH 也是 C_4 光合碳同化的关键酶,为光调节酶。黄顶菊 NADP-MDH 是同源二聚体,每个单体上有两个二硫键^[36]。NADP-MDH 的活化程度与光强变化间能迅速响应,并且这种响应随光合速率的改变而变化,NADP-MDH 这种通过光活化作用来调节活性的方式,是植物适应不同光条件的重要因素^[36-37]。

2.2.4 Rubisco (EC 4.1.1.39) 及其活化酶

Rubisco 是一个双功能酶,联系着光呼吸和光合作用两个重要生理过程。黄顶菊体内 Rubisco 含量的减少导致 CO_2 同化速率的下降和碳同位素分辨率的升高,因此 Rubisco 对加强 CO_2 浓缩,减少鞘细胞中 CO_2 的泄漏来说意义深远^[38]。植株体内 Rubisco 的激活需要 Rubisco 活化酶的存在。研究表明,反义转化 Rubisco 活化酶,转化植株体内 Rubisco 的含量虽然与野生型相似,但因其活化酶含量极度减少,导致 Rubisco 的氨甲酰化和叶片光合作用降低,Rubisco 活化酶对 C_4 途径的顺利进行也是很重要的^[39]。

3 黄顶菊的遗传学研究

黄顶菊植物为二倍体, $2n = 36$ ^[3]。黄顶菊一般

在 7~9 月份开花,这与大多数土著菊科植物开花期交叉重叠,因此比较容易发生属间杂交。时丽冉等^[40]对黄顶菊染色体数目及核型进行分析,表明其体细胞染色体数目为 $2n = 36$,核型公式为 $K(2n) = 2x = 36 = 24m + 8sm + 4st$,由此看来,黄顶菊在入侵我国后,其染色体数目还没有发生变异,也未与本土植物发生杂交,其染色体核型属于较进化类型。

C_4 与 C_3 植物杂交是评估通过植物育种将 C_4 光合特性整合进 C_3 植物的可行性手段, $C_3 \times C_4$ 产生可育后代在研究 C_4 遗传上具有重要的作用^[29]。Huber^[41]将黄菊属 1 种 C_4 -like 与 3 种 C_3 - C_4 中间型植物进行杂交,表明其 F_2 代具有很高的可育性;同时,杂交后代在 CO_2 交换、细胞遗传学和叶片解剖等特征上也更接近于 C_4 -like 植物。因此,黄菊属植物有望成为研究 C_4 遗传和 C_4 光合的范式植物。

4 次生代谢物质的研究

次生代谢产物是指植物体中一大类并非生长发育所必需的小分子有机化合物,其产生和分布通常有种属、器官、组织和生长发育期的特异性^[42-43]。黄菊属植物都能合成硫酸盐类黄酮等次生代谢产物^[3],这些物质对增强植物的抗病虫害,抵御天敌,并通过化感作用提高植物种间竞争力,维护植物种群的稳定性方面具有重要作用。

4.1 次生代谢产物与植物抗虫性

菊科植物常用来提取天然杀虫剂。有研究表明,黄顶菊的二氯甲烷、甲醇和氯仿提取液具有强的抗虫、抗菌活性^[44-45];黄菊属的近缘属植物万寿菊已被列入杀虫性植物,其主要杀虫成分 α -三噻吩是一种典型的光活化毒素^[2,46-47]。而 α -三噻吩在黄顶菊中分布广泛、含量很高^[48]。因此,黄顶菊有望成为一新的天然农药提取植物。

4.2 次生代谢产物与化感作用

黄顶菊在其原产地是一种较多见的一年生杂草,随着扩散范围的扩大逐渐成为入侵种,其原因之一就是黄顶菊的根系能分泌化感物质抑制其他植物生长^[4,9]。化感作用在自然界中普遍存在,是植物生存的一种重要生态机制,也是外来植物入侵的一种重要机制^[49]。植物的化感物质主要是次生代谢产物,根据其结构可分为 14 类,其中酚类和萜类物质较为常见^[50-51]。黄菊属植物都能合成酚类化合物中的硫酸盐类黄酮物质^[3],而类黄酮物质是一

类重要的化感物质,对很多植物生长有抑制作用^[52]。

槲皮素及其衍生物是植物界分布最广的黄酮类化合物,具有多种生物活性和很高的药用价值^[53],近年来关于槲皮素的生理性能的研究受到国内外学者的广泛关注。黄顶菊是目前已知的合成槲皮素衍生物中硫酸化程度最高的植物,其叶片主要成分3-乙酰-7,3',4'-三硫酸槲皮素(ATS)和硫酸化达到饱和的3,7,3',4'-四硫酸槲皮素(QTS)等类黄酮物质已成为该植物的特异性特征^[54-56]。硫酸盐类黄酮除了作为化感物质外,还有以下几方面的作用:

第一,用于化学分类,为物种的精确分类提供化学依据:根据硫酸盐类黄酮等物质在植物体内的分布及存在方式的不同,将 *Flaveria bidentis* 和 *F. bidentis* var. *angustifolia* 划分为两个物种^[48,57];第二,用于黄色染料:Zhang^[58]对考古纺织品中的染料进行分离时,第一次分离到了可能来自 *F. haumanii* 的黄色染料,在阿根廷及周边国家,黄顶菊和 *F. haumanii* 长期被用来提取染料;第三,用于医学研究:ATS 和 QTS 是黄顶菊叶片中的主要化学组分,Guglielmono^[59-60]研究表明 ATS 和 QTS 具有重要的抗凝血、抗血小板聚集等药理作用,其中 QTS 抗凝血活性更强,是凝血酶的有效抑制剂;同时,与目前临床上常用的血小板聚集抑制剂相比,QTS 又表现出了相当强的抗血小板聚集效应。QTS 作为天然黄酮类化合物,其水溶性高、毒副作用小且疗效好,因此,黄顶菊是可用于提取天然生物活性成分的理想植物。

5 展望

目前,外来物种入侵已受到国际社会和科学家的高度重视,外来植物的入侵对我国的生物多样性、生态系统安全、区域经济的发展造成了巨大危害,成为不可忽视的一个重要课题。黄顶菊植物是近年来进入我国的入侵种,因此对它的防范和防治显得刻不容缓。同时,我们应对该植物进行系统的研究,使其在得到有效控制的情况下,能够变废为宝,为人类生活服务。为此,我们认为有必要从以下几个方面进行研究和探讨。

5.1 防范与防治

识别黄顶菊是防范和防治的首要条件。因此,有关部门应普及有关黄顶菊的基本知识,对于未入

侵地区,应该加强防范;已入侵的地区,应加强防治。同时要更全面研究黄顶菊的生长特性、生理生态特性、危害性及传播途径等,为防治黄顶菊的扩散和蔓延、变废为宝提供基础资料。根据目前所掌握的资料来看,在黄顶菊开花之前进行全面清除是一种必要的防治手段,而其它防治入侵的方法、手段和策略有待于进一步研究和开发。

5.2 加强系统性研究

尽管国外文献已对黄顶菊的光合进化及光合酶等方面作了详细报道,但是作为潜在入侵种,目前我国对黄顶菊的研究仅限于很少的几篇概述性文章,基本处于空白状态,因此,我们非常有必要对该植物进行全面而系统的研究。

(1)目前,黄顶菊已经对其入侵地生态系统造成了严重危害,因此我们应在加强防范的同时考证其引入途径,从而有效地控制或减少更多有害生物入侵我国。

(2)黄顶菊在入侵我国后形态上发生了一些变化,且该属植物极易发生种间杂交。因此,入侵我国的该植物是属内杂交的一种新类型还是 *F. bidentis* 的变种有待于进一步研究证实。

(3)入侵植物的入侵手段多以无性繁殖和有性繁殖两种手段进行侵入和扩散。黄顶菊的种子产量大、体积小、易于快速地扩散和传播。黄顶菊为有性生殖,它通过种子的传播来进行远距离扩散进而大量繁衍生长,因此对黄顶菊生殖生物学特性进行研究,以控制其种子的形成,达到降低其繁殖和扩散的目的是非常必需的。

(4)野外生长的黄顶菊适应性强,繁殖系数高,抗干扰并且可产生化感物质,因此我们可将黄顶菊作为入侵模式植物来深入研究其入侵过程,特别是对其化感作用进行研究,以期为生物入侵机理提供素材。目前对入侵我国的黄顶菊化感物质的提取、鉴定及在植株体内的分布等研究资料尚缺,而化感物质在天然除草剂、杀虫剂和药物提取等方面具有广阔的发展前景。

(5)次生代谢物质是植物在长期进化过程中适应生态环境的结果。类黄酮的硫酸盐类复合物在黄菊属植物中特征性存在,具有多种生物学活性,因此有很好的应用前景,但对调节其合成的因子知之甚少,对他们的精细合成及生物学意义有待于深入研究;如果能有效控制黄顶菊在适当的范围内生长,从而进行生物活性物质的提取、入侵机理的研

究或光合机理的研究将对我们充分利用黄顶菊这一外来入侵植物,以达到变害为利具有重要意义。

参考文献

- [1] Gao X M(高贤明), Tang TG(唐廷贵), Liang Y(梁宇), et al. An alert regarding biological invasion by a new exotic plant, *Flaveria bidentis*, and strategies for its control [J]. Biodiver Sci(生物多样性), 2004, 12(2): 274-279.(in Chinese)
- [2] Liu Q R(刘全儒). *Flaveria* Juss. (Compositae), a newly naturalized genus in China [J]. Acta Phytotaxon Sin(植物分类学报), 2005, 43(2): 178-180.(in Chinese)
- [3] Powell A M. Systematics of *Flaveria* [J]. Ann Missou Bot Gard, 1978, 65(2): 590-636.
- [4] Li X J(李香菊), Wang G Q(王贵启), Zhang C X(张朝贤), et al. The distribution, characteristics and chemical control of alien species *Flaveria bidentis* [J]. Weed Sci(杂草科学), 2006(4): 58-61.(in Chinese)
- [5] Lu Z G(芦站根), Cui X G(崔兴国), Jiang W J(蒋文静). The primary investigation and studies on the alien invasion of *Flaveria bidentis* Kuntze in Hengshui Lake [J]. J Hengshui Univ(衡水学院学报), 2006, 8(1): 69-71.(in Chinese)
- [6] 任英. 黄顶菊发生规律初探 [J]. 植物检疫, 2006, 20(5): 329-330.
- [7] 王民. 外来有害生物黄顶菊入侵河北 [J]. 农村实用技术, 2006, 27(452): 31.
- [8] 张秀红, 李跃, 韩会智, 等. 黄顶菊生物学特性及防治对策 [J]. 河北林业科技, 2006(1): 48-49.
- [9] Lu Z G(芦站根), Zhou W J(周文杰). Assessment of potential danger for exotic plant species *Flaveria bidentis* and controlling strategy [J]. Weed Sci(杂草科学), 2006(4): 4-6.(in Chinese)
- [10] McKown A D, Moncalvo J M, Dengler N G. Phylogeny of *Flaveria* (Asteraceae) and inference of C₄ photosynthesis evolution [J]. Amer J Bot, 2005, 92: 1911-1928.
- [11] Bauwe H. Photosynthetic enzyme activities and immunofluorescence studies on the localization of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in leaves of C₃, C₄, and C₃-C₄ intermediate species of *Flaveria* (Asteraceae) [J]. Biochem Physiol Pflanzen, 1984, 179: 253-268.
- [12] Ku M S B, Monson R K, Littlejohn J R. Photosynthetic characteristics of C₃-C₄ intermediate *Flaveria* species: Leaf anatomy, photosynthetic responses to O₂ and CO₂, and activities of key enzymes in the C₃ and C₄ pathways [J]. Plant Physiol, 1983, 71: 944-948.
- [13] Zheng W J(郑文菊), Li X J(李兴军). Evolutionary pattern in the C₄ metabolic phenotype [C]// Li C S(李承森). Advances in Plant Sciences Vol. 4. Beijing: China Higher Education Press; Heidelberg: Springer-Verlag, 2001: 15-24.(in Chinese)
- [14] Kopriva S, Chu C C, Bauwe H. Molecular phylogeny of *Flaveria* as deduced from the analysis of nucleotide sequences encoding the H-protein of the glycine cleavage system [J]. Plant Cell Environ, 1996, 19: 1028-1036.
- [15] Westhoff P, Gowik U. Evolution of C₄ phosphoenolpyruvate carboxylase. Genes and proteins: A case study with the genus *Flaveria* [J]. Ann Bot, 2004, 93: 13-23.
- [16] Huxman T E, Monson R K. Stomatal responses of C₃, C₃-C₄ and C₄ *Flaveria* species to light and intercellular CO₂ concentration: implications for the evolution of stomatal behaviour [J]. Plant Cell Environ, 2003, 26: 313-322.
- [17] Leonardos E D, Grodzinski B. Photosynthesis, immediate export and carbon partitioning in source leaves of C₃, C₃-C₄ intermediate, and C₄ *Panicum* and *Flaveria* species at ambient and elevated CO₂ levels [J]. Plant Cell Environ, 2000, 23: 839-851.
- [18] Hylton C M, Rawsthorne S, Smith A M, et al. Glycine decarboxylase is confined to the bundle-sheath cells of leaves of C₃-C₄ intermediate species [J]. Planta, 1988, 175: 452-459.
- [19] Rawsthorne S. C₃-C₄ intermediate photosynthesis: Linking physiology to gene expression [J]. Plant J, 1992, 2: 267-274.
- [20] Devi M T, Rajagopalan A V, Rajhendra A S. Predominant localization of mitochondria enriched with glycine-decarboxylating enzymes in bundle sheath cells of *Alternanthera tenella*, a C₃-C₄ intermediate species [J]. Plant Cell Environ, 1995, 18: 589-594.
- [21] Morgan C L, Turner S R, Rawsthorne S. Coordination of the cell-specific distribution of the four subunits of glycine decarboxylase and of serine hydroxymethyltransferase in leaves of C₃-C₄ intermediate species from different genera [J]. Plant, 1993, 190: 468-473.
- [22] Edwards G E, Ku M S B. Biochemistry of C₃-C₄ intermediates [M]// Hatch M D, Boardman N K. The Biochemistry of Plants. New York: Academic Press, 1987: 275-325.
- [23] Rawsthorne S, Douce R, Oliver D J. The glycine decarboxylase complex in higher plant mitochondria: structure, function and biogenesis [M]// Wallsgrave R W. Amino Acids and Their Derivatives in Higher Plants. London: Cambridge University Press, 1994: 87-109.
- [24] Chen S(陈帅), Qu N(瞿南), Cao S Y(曹守云), et al. Expression analysis of *gdcSP* promoter from C₃-C₄ intermediate plant *Flaveria anomala* in transgenic rice [J]. Chin Sci Bull(科学通报), 2001, 46(11): 939-943.(in Chinese)
- [25] Kopriva S, Cossu R, Bauwe H. Alternative splicing results in two different transcripts for H-protein of the glycine cleavage system in the C₄ species *Flaveria trinervia* [J]. Plant J, 1995, 8: 435-441.
- [26] Kopriva S, Chu C C, Bauwe H. H-protein of the glycine cleavage system in *Flaveria*: Alternative splicing of the pre-mRNA occurs exclusively in advanced C₄ species of the genus [J]. Plant J, 1996, 10(2): 369-373.
- [27] Dwyer S A, Ghannoum O, Nicotra A, et al. High temperature acclimation of C₄ photosynthesis is linked to changes in photosynthetic biochemistry [J]. Plant Cell Environ, 2007, 30: 53-66.
- [28] Li W H(李卫华), Hao N B(郝乃斌), Ge Q Y(戈巧英), et al. Advances in study on C₄ pathway in C₃ plant [J]. Chin Bull Bot(植物学通报), 1999, 16(2): 97-106.(in Chinese)
- [29] Hou A J(侯爱菊), Xu D C(徐德昌). Current advance of high

- photosynthetic efficiency breeding by gene engineering in plants [J]. *China Biotechn*(中国生物工程杂志), 2005, 25(9): 19–23.(in Chinese)
- [30] Cavallaro A, Ludwig M, Burnell J. The nucleotide sequence of a complementary DNA encoding *Flaveria bidentis* carbonic anhydrase [J]. *FEBS Lett*, 1994, 350: 216–218.
- [31] Caemmerer S V, Quinn V, Hancock N C, et al. Carbonic anhydrase and C₄ photosynthesis: A transgenic analysis [J]. *Plant Cell Environ*, 2004, 27: 697–703.
- [32] Marshall J S, Stubbs J D, Chitty J A, et al. Expression of the C₄ *Mel* gene from *Flaveria bidentis* requires an interaction between 5' and 3' sequences [J]. *Plant Cell*, 1997, 9: 1515–1525.
- [33] Ali S, Taylor W C. The 3' non-coding region of a C₄ photosynthesis gene increases transgene expression when combined with heterologous promoters [J]. *Plant Mol Biol*, 2001, 46: 325–333.
- [34] Ali S, Taylor W C. Quantitative regulation of the *Flaveria Mel* gene is controlled by the 3'-untranslated region and sequences near the amino terminus [J]. *Plant Mol Biol*, 2001, 46: 251–261.
- [35] Ashton A R. NADP-malic enzyme from the C₄ plant *Flaveria bidentis*: Nucleotide substrate specificity [J]. *Arch Biochem Biophys*, 1997, 345(2): 251–258.
- [36] Ashton A R, Trevanion S J, Carr P D, et al. Structural basis for the light regulation of chloroplast NADP malate dehydrogenase [J]. *Physiol Plant*, 2000, 110: 314–321.
- [37] Miginiac-Maslow M, Johansson K, Ruelland E, et al. Light-activation of NADP-malate dehydrogenase: A highly controlled process for an optimized function [J]. *Physiol Plant*, 2000, 110: 322–329.
- [38] Caemmerer S V, Millgate A, Farquhar G D, et al. Reduction of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase by antisense RNA in the C₄ plant *Flaveria bidentis* leads to reduced assimilation rates and increased carbon isotope discrimination [J]. *Plant Physiol*, 1997, 113: 469–477.
- [39] Caemmerer S V, Hendrickson L, Quinn V, et al. Reductions of rubisco activase by antisense RNA in the C₄ plant *Flaveria bidentis* reduces rubisco carbamylation and leaf photosynthesis [J]. *Plant Physiol*, 2005, 137: 747–755.
- [40] Shi L R(时丽冉), Gao R Y(高汝勇), Lu Z G(芦站根), et al. The chromosome number and karyotype analysis of *Flaveria bidentis* [J]. *Acta Agrest Sin*(草地学报), 2006, 14(4): 387–389.(in Chinese)
- [41] Huber W E, Brown R H, Bouton J H, et al. CO₂ exchange, cytogenetics, and leaf anatomy of hybrids between photosynthetically distinct *Flaveria* species [J]. *Plant Physiol*, 1989, 89: 839–844.
- [42] Xiao C Q(肖春桥), Zhang H X(张华香), Gao G(高洪), et al. Techniques to promote the production of plant secondary metabolites by plant cell culture [J]. *J Wuhan Inst Chem Techn*(武汉化工学院学报), 2005, 27(1): 28–31.(in Chinese)
- [43] Li J M(李钧敏), Jin Z X(金则新), Zhou Y(周杨). An analysis on the secondary metabolite contents in the leaves of *Torreya jackii* [J]. *J NW For Univ*(西北林学院学报), 2007, 22(2): 123–126.(in Chinese)
- [44] Broussalis A M, Ferraro G E, Martino V S, et al. Argentine plants as potential source of insecticidal compounds [J]. *J Ethnopharmacol*, 1999, 67: 219–223.
- [45] Bardón A, Borkosky S, Ybarra M I, et al. Bioactive plants from Argentina and Bolivia [J]. *Fitoterapia*, 2007, 78(3): 227–231.
- [46] Wang X G(王新国), Xu H H(徐汉虹), Zhao S H(赵善欢). Progress in insecticidal plant marigold, *Tagetes erecta* [J]. *J Xi'an United Univ*(西安联合大学学报), 2002, 5(2): 5–10.(in Chinese)
- [47] Zhang J C(张继冲), Xu J R(续九如), Li F R(李福荣), et al. Review of studies on African marigold (*Tagetes erecta* L.) [J]. *SW Hort*(西南园艺), 2005, 33(5): 17–20.(in Chinese)
- [48] Agnese A M, Montoya S N, Espinar L A, et al. Chemotaxonomic features in Argentinian species of *Flaveria* (Compositae) [J]. *Biochem System Ecol*, 1999, 27: 739–742.
- [49] Shi G R(史刚荣), Ma C C(马成仓). Biological characteristics of alien plants successful invasion [J]. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), 2006, 17(4): 727–732.(in Chinese)
- [50] Rice E L. Allelopathy [M]. 2nd ed. Orlando: Academic Press, 1984: 432.
- [51] Yang Q H(杨期和), Ye W H(叶万辉), Liao F L(廖富林), et al. Effects of allelochemicals on seed germination [J]. *Chin J Ecol*(生态学杂志), 2005, 24(12): 1459–1465.(in Chinese)
- [52] Kong C H(孔垂华), Hu F(胡飞). Allelopathy and the Application [M]. Beijing: China Agricultural Press, 2001: 100–101.(in Chinese)
- [53] Harborne J B, Mabry T J, Mabry H. The Flavonoids [M]. London: Chapman and Hall, 1975: 442–466.
- [54] Agrawal P K. Carbon-13 NMR of Flavonoids [M]. Elsevier: Amsterdam, 1989: 95–182.
- [55] Pereyra de S O J, Juliani H R. Isolation of quercetin 3,7,3',4'-tetrasulphate from *Flaveria bidentis* L. *Otto Kuntze* [J]. *Experientia*, 1972, 28: 380–381.
- [56] Cabrera J L, Juliani H R. Quercetin-3-acety-7,3',4'-trisulphate from *Flaveria bidentis* [J]. *Lloydia*, 1976, 39: 253–254.
- [57] Suarez S S, Cabrera J L, Juliani H R. Flavonoides en *Flaveria bidentis* (L.) O. K. y *Flaveria bidentis* var. *angustifolia* O. K. (Compuestas) [J]. *Anal Asoc Quim Argent*, 1979, 67: 229–230.
- [58] Zhang X, Boytner R, Cabrera J L, et al. Identification of yellow dye types in pre-columbian andean textiles [J]. *Anal Chem*, 2007, 79: 1575–158.
- [59] Guglielmo H A, Agnese A M, Nunez-Montoya S, et al. Anticoagulant effects and action mechanism of sulphated flavonoids from *Flaveria bidentis* [J]. *Thromb Res*, 2002, 105: 183–188.
- [60] Guglielmo H A, Agnese A M, Nunez-Montoya S, et al. Inhibitory effects of sulphated flavonoids isolated from *Flaveria bidentis* on platelet aggregation [J]. *Thromb Res*, 2005, 115: 495–502.