

不同列当抗性的向日葵品种根系分泌物 对向日葵列当种子萌发的影响

君睿红, 陈贵林*, 李美佳, 李 伟

(内蒙古大学 生命科学学院, 呼和浩特 010021)

摘 要: 以对向日葵列当抗性不同的向日葵幼苗为材料, 利用水培法收集其根系分泌物, 经二氯甲烷萃取后结合硅胶柱色谱分离法, 研究不同列当抗性的向日葵品种根系分泌物对向日葵列当种子萌发的影响。结果表明: (1) 在一定浓度范围内, 向日葵根系分泌物对向日葵列当种子萌发具有低浓度促进、高浓度抑制的作用; 二氯甲烷萃取的向日葵根系分泌物浓度为 0.1 mg/mL 时, 其向日葵列当萌发率高于其他浓度的作用。(2) ‘星火大白边’和‘白葵杂 9 号’根系分泌物提取物作用下向日葵列当萌发率最高分别为 46.92% 和 43.88%, 显著高于免疫品种‘MGS’根系分泌物提取物作用下列当的萌发率(27.81%)。(3) 根系分泌物提取物正己烷-乙酸乙酯 1:1 洗脱组分的萌发刺激活性显著高于其他组分, ‘星火大白边’、‘白葵杂 9 号’和‘MGS’的该组分作用下向日葵列当最高萌发率分别为 49.90%、45.66% 和 30.00%。(4) ‘MGS’的根系分泌物提取物与 GR24 或脱氢木香内酯共同作用时种子萌发率显著低于 GR24 或脱氢木香内酯的单独作用, 说明‘MGS’根系分泌物中可能含有抑制 GR24 或脱氢木香内酯刺激向日葵列当种子萌发的物质, 使其对向日葵列当表现出免疫特性。

关键词: 向日葵; 根系分泌物; 向日葵列当; 萌发; 抗性

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Effect of Different Resistant Sunflower Varieties Root Exudates on Germination of *Orobanche cumana* Seeds

JUN Ruihong, CHEN Guilin*, LI Meijia, LI Wei

(College of life sciences, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China)

Abstract: In order to study the effect of different resistant sunflower root exudates on the germination of *Orobanche cumana* Wallr., we collected the root exudates of three sunflower varieties by hydroponics and extracted with CH_2Cl_2 . The dichloromethane extracts were then separated with silica gel column. The result showed that: (1) In a certain range of concentration, low concentration of sunflower root exudates promoted *O. cumana* seeds to germination, but high concentration inhibited it. (2) The germination rate was the highest when treated with 0.1 mg/mL dichloromethane extracts, *O. cumana* seeds germination rate under the ‘Xinghuodabaibian’ and ‘Baikuiza NO. 9’ root exudates were 46.92% and 43.88%, immune variety ‘MGS’ was lower than the formers, germination rate was 27.81%. (3) The hexane-ethyl acetate (1:1) fractions had the higher germination activity than other four fractions, *O. cumana* seeds germination rate under this fraction of ‘Xinghuodabaibian’, ‘Baikuiza NO. 9’ and ‘MGS’ were 49.90%, 45.66% and 30.00%, respectively. (4) When added GR24 or dehydrocostus lactone to the root exudates of ‘MGS’, *O.*

收稿日期: 2014-02-27; 修改稿收到日期: 2014-06-18

基金项目: 内蒙古科技引导奖励资金项目(2010)

作者简介: 君睿红(1989—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事植物寄生生理研究。E-mail: junruihong@gmail.com

* 通信作者: 陈贵林, 博士, 教授, 主要从事药用植物化学研究。E-mail: guilinch@aliyun.com

cumana seeds germination rate was decreased compare to GR24 or dehydrocostus lactone only, this indicated that the immune sunflower variety ‘MGS’ root exudates had the negative effect on the germination of *O. cumana* seed and there were some chemicals in its root exudates that inhibited the *O. cumana* seeds germination.

Key words: sunflower; root exudates; *Orobancha cumana*; germination; resistant

向日葵列当(*Orobancha cumana* Wallr.)属于列当科列当属,它主要寄生在向日葵(*Helianthus annuus* L.)根部吸取其水分和养分^[1-2],给向日葵生产带来很大的危害^[3-4]。不同向日葵品种对向日葵列当的抗性差异很大^[5-6],研究向日葵品种对列当的抗性机制,对于从根本上防治列当寄生至关重要。列当种子只有在寄主根系分泌的萌发刺激物作用下才会萌发^[7]。研究发现独脚金内酯是大部分列当科植物种子萌发刺激物^[8-9],其中人工合成的独脚金醇类似物 GR24 活性最高^[10]。尽管向日葵根系分泌独脚金内酯^[11],但 Joel 等^[12]发现向日葵根系分泌物中刺激向日葵列当种子萌发的主要作用物质不是独脚金内酯,而是脱氢木香内酯(dehydrocostus lactone, DCL)。

影响寄主对列当抗性强弱的因素有寄主根系分泌物、根际微生物如丛枝菌根真菌^[13]、温度和水分等条件^[14-16]及寄主本身在列当寄生前后的根部物理化学防御机制^[17-18]等。其中对寄主根系分泌物的研究逐渐成为目前研究的热点^[19-20]。本研究通过考察不同抗性品种向日葵根系分泌物对向日葵列当种子萌发的影响,探讨不同品种向日葵对向日葵列当表现抗性差异的机制。

1 材料和方法

1.1 材料与试剂

1.1.1 种子来源 于 2012 年 3~4 月从内蒙古、黑龙江、吉林和甘肃等省(区)收集 31 个品种向日葵种子。通过盆栽试验和田间试验,调查不同品种向日葵幼苗期和成株期列当寄生情况。根据向日葵对列当的抗性鉴定标准^[21]对其抗性进行评价,选出免疫品种‘MGS’、抗性品种‘白葵杂 9 号’和敏感品种

‘星火大白边’进行实验,其抗性表现见表 1。

向日葵列当种子于 2011 年 9 月采集于内蒙古巴彦淖尔市乌拉特前旗(108°43'E, 40°47'N)向日葵列当发生严重的向日葵种植田,经内蒙古大学白学良教授鉴定为向日葵列当。

1.1.2 试剂 脱氢木香内酯标准品(纯度>99.0%)购买自 Sigma 公司,人工合成萌发刺激物 GR24 由美国弗吉尼亚理工大学植物病理、生理和杂草科学系 James H Westwood 教授惠赠。

1.2 根系分泌物的收集、提取与分离

1.2.1 粗提物收集 向日葵种子参照 Goldwasser 等^[22]的方法消毒后室温黑暗浸种催芽。将发芽整齐的种子播于装有经过灭菌蛭石的 72 孔塑料穴盘中,每孔播种 1 粒种子,每个品种播种 9 盘。播种后常规管理,每天浇水 1 次,温度 25℃/18℃(白天/夜间),人工光照 12 h/d(3 000 lx)。待幼苗均长至两叶一心时,参照曹丽霞等^[23]的条件置于盛有 150 mL 营养液的锥形瓶中培养,每瓶 10 株幼苗。

幼苗长到 4 片真叶时,轻轻取出幼苗,用蒸馏水小心清洗根系 3 次,置于盛有 150 mL 0.5 mmol/L CaCl₂ 溶液的锥形瓶中按上述方法培养 4 h,每瓶 10 株,得到向日葵根系分泌物溶液。根系分泌物溶液旋转蒸发浓缩至约 1 L 后用二氯甲烷萃取,有机相过滤后旋转蒸发浓缩,氮气吹干,得到棕褐色油状的粗提物,-20℃保存备用。

1.2.2 粗提物分离 取根系分泌物粗提物进行硅胶色谱柱分离,依次用 100%正己烷、正己烷-乙酸乙酯 1:1、100%乙酸乙酯、甲醇-乙酸乙酯 1:9 和甲醇-乙酸乙酯 3:7 进行洗脱,分别收集各部分洗脱液,于旋转蒸发仪中 30℃浓缩近干,取出后用氮气吹干,得到 5 种洗脱组分,-20℃保存备用。

表 1 不同向日葵品种幼苗期和成株期对列当抗性鉴定

Table 1 The resistance of sunflowers to *O. cumana* at seedling and maturation stage

向日葵品种 Sunflower variety	幼苗期 Seedling stage		成株期 Adult-plant stage		抗性等级 Resistance grade
	寄生率 Affect rate/%	寄生程度 Affect degree	寄生率 Affect rate/%	寄生程度 Affect degree	
MGS	0	0	0	0	免疫 Immunity
白葵杂 9 号 Baikuiza No. 9	28.19±2.65	0.85±0.09	9.03±1.54	0.80±0.12	高抗 Highly resistance
星火大白边 Xinghuodabaibian	100.00±0.00	13.27±1.03	87.36±4.28	5.11±0.86	敏感 Susceptible

1.3 列当种子萌发刺激处理设计

1.3.1 根系分泌物刺激处理 取 1 mg 吹干的根系分泌物粗提物,加入少量丙酮使其溶解后加入 1 mL 蒸馏水,放置 1 h 使丙酮挥发,得到 1 mg/mL 粗提物溶液,依次稀释成 0.1、0.01、 1.0×10^{-3} 、 1.0×10^{-4} 、 1.0×10^{-5} 和 1.0×10^{-6} mg/mL 根系分泌物刺激处理溶液。每个浓度重复 3 次,观察不同浓度向日葵根系分泌物粗提物对向日葵列当种子萌发刺激作用。

1.3.2 粗提物洗脱组分刺激处理 将 5 个洗脱组分各自按照 1.3.1 方法配成 1 mg/mL 溶液,依次将原液稀释成 0.1 mg/mL、0.01 mg/mL、 1.0×10^{-3} mg/mL 和 1.0×10^{-4} mg/mL 溶液,进行向日葵列当种子萌发实验,观察不同浓度各洗脱组分对向日葵列当种子萌发的影响,每个浓度重复 3 次。

1.3.3 GR24 和脱氢木香内酯刺激处理 分别将 GR24 和脱氢木香内酯标准品配制成 0.1、0.01、 1.0×10^{-3} 、 1.0×10^{-4} 和 1.0×10^{-5} mmol/L 溶液,进行向日葵列当种子萌发实验,每个浓度设 3 次重复,分别观察不同浓度 GR24 和不同浓度脱氢木香内酯对向日葵列当种子萌发的影响。

1.3.4 根系分泌物粗提物与 GR24 或脱氢木香内酯共同刺激处理 向预培养后的向日葵列当种子中同时加入向日葵根系分泌物粗提物和 GR24(或脱氢木香内酯)溶液共 20 μ L,使根系分泌物粗提物终浓度分别为 0.1、 1.0×10^{-3} 和 1.0×10^{-5} mg/mL,GR24 终浓度为 1×10^{-5} mol/L,脱氢木香内酯终浓度为 1×10^{-7} mol/L。观察不同浓度向日葵根系分泌物粗提物与 GR24(或脱氢木香内酯)共同作用对向日葵列当种子萌发的影响。

1.4 向日葵列当种子萌发实验

取向日葵列当种子 0.1 g(约 30 000 粒),参照 Goldwasser^[22] 等方法进行消毒,晾干。在 90 mm 培养皿中放 2 张滤纸,均匀摆上直径 5 mm 玻璃纤维滤纸片(Whatman GF/A),高温灭菌。已消毒的列当种子均匀撒在玻璃纤维滤纸片上,每片约 25~40 粒种子。向培养皿中加入 2.0 mL 灭菌的蒸馏水,Parafilm 封口膜密封后放入恒温培养箱中 18 $^{\circ}$ C 黑暗条件下预培养 10 d。

在灭菌的培养皿(70 mm)中放入 2 层内径 6 cm 的滤纸环,滤纸环上加 1 mL 蒸馏水,将经过预培养后的带有向日葵列当种子的玻璃纤维滤纸片放到培养皿中,然后分别加入 20 μ L 在 1.3 中配置的 4 类萌发刺激物处理液,以 20 μ L 蒸馏水为阴性对

照,20 μ L 1.0×10^{-5} mol/L GR24 为阳性对照,用封口膜将培养皿密封,18 $^{\circ}$ C 恒温黑暗培养 10 d 后,统计各类萌发刺激物处理的向日葵列当种子萌发率。

1.5 数据分析

采用 SAS 9.0 版数据分析软件和 Microsoft Excel 2003 对数据进行分析。

2 结果与分析

2.1 向日葵根系分泌物对向日葵列当种子的萌发刺激作用

由图 1 看出,向日葵列当种子的萌发率随根系分泌物浓度增加而表现出先升高后降低的趋势,但各处理均低于阳性对照 CK₂(GR24),高于阴性对照 CK₁(水)。其中,当‘星火大白边’和‘白葵杂 9 号’根系分泌物浓度为 0.1 mg/mL 时,向日葵列当种子萌发率最高分别达到 46.92% 和 43.88%,但其萌发刺激活性仍低于阳性对照 GR24(51.10%);免疫品种‘MGS’根系分泌物浓度分别为 1.0×10^{-3} 、0.01 和 0.1 mg/mL 时,向日葵列当种子萌发率处于较高水平,分别为 22.77%、24.25% 和 25.64%,

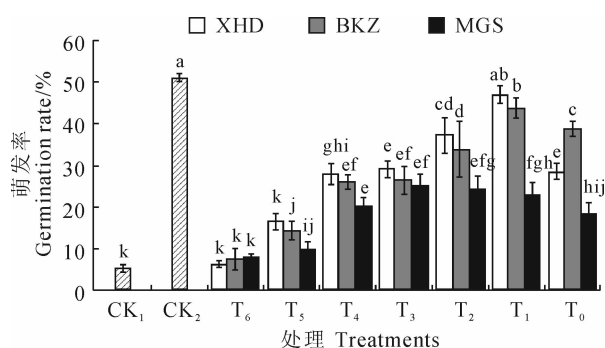


图 1 不同浓度向日葵根系分泌物粗提物作用下向日葵列当种子萌发率

CK₁ 表示阴性对照(水);CK₂ 表示阳性对照(1.0×10^{-5} mol/L GR24);T₀、T₁、T₂、T₃、T₄、T₅ 和 T₆ 分别表示 1、0.1、0.01、 1.0×10^{-3} 、 1.0×10^{-4} 、 1.0×10^{-5} 、 1.0×10^{-6} mg/mL 粗提物浓度;XHD、BKZ 和 MGS 分别表示‘星火大白边’、‘白葵杂 9 号’和‘MGS’向日葵品种;不同字母表示品种处理间在 0.05 水平有显著性差异;下同

Fig. 1 The germination rate of *O. cumana* seeds exposed to different concentrations of root crude extracts from sunflower

CK₁ means negative control(water);CK₂ means positive control (1.0×10^{-5} mol/L GR24);T₀、T₁、T₂、T₃、T₄、T₅ and T₆ mean 1、0.1、0.01、 1.0×10^{-3} 、 1.0×10^{-4} 、 1.0×10^{-5} and 1.0×10^{-6} mg/mL crude exudates of sunflower root, respectively;XHD,BKZ and MGS mean ‘Xinghuodabaibian’, ‘Baikuiza No. 9’ and ‘MGS’ sunflower varieties, respectively; Different letters mean significant difference among treatments at 0.05 level; The same as below

其间没有显著差异,但仍显著低于前两个品种;当根系分泌物浓度增加到 1 mg/mL 时,由于萌发刺激物浓度过高而抑制了向日葵列当种子的萌发,与其他浓度根系分泌物作用相比,列当种子萌发率反而下降。可见,各向日葵品种根系分泌物刺激均有利于向日葵列当种子萌发,且表现为低浓度促进高浓度抑制的效应;向日葵品种对列当的抗性愈强,其根系分泌物刺激向日葵列当种子萌发的效应愈弱。

2.2 向日葵根系分泌物各洗脱组分对向日葵列当种子的萌发刺激作用

向日葵根系分泌物不同洗脱组分对向日葵列当种子萌发有不同程度的萌发刺激作用(图 2)。其中,正己烷-乙酸乙酯 1:1 洗脱组分对向日葵列当种子萌发刺激活性最高,并在 0.01 mg/mL 时效应最佳,此时‘星火大白边’和‘白葵杂 9 号’对应组分刺激下的向日葵列当种子萌发率分别为 49.90% 和 45.66%,前者与阳性对照 GR24 作用下的萌发率没有显著差异,而此时‘MGS’对应组分作用下向日葵列当萌发率较低(30.00%),但三者均比它们根系分泌物粗提物作用下的萌发率高(图 2,A)。同样,向日葵列当种子的萌发率在‘星火大白边’和‘白葵杂 9 号’根系分泌物 100% 乙酸乙酯洗脱组分浓度为 0.01 mg/mL 时最高,分别达到 17.55% 和 18.26%;

而在‘MGS’对应洗脱组分浓度为 0.1 mg/mL 时萌发率最高(12.43%),且显著低于前两个品种(图 2,B)。当‘星火大白边’根系分泌物 100% 正己烷洗脱组分浓度为 0.01 mg/mL 时,向日葵列当种子萌发率最高(14.97%);而‘白葵杂 9 号’和‘MGS’根系分泌物粗提物对应洗脱组分浓度为 0.1 mg/mL 时,向日葵列当种子萌发率达最高,分别为 15.94% 和 13.18%(图 2,C)。在 3 个品种向日葵根系分泌物甲醇-乙酸乙酯 1:9 洗脱组分作用下,向日葵列当种子萌发率均在组分浓度为 0.01 mg/mL 时最高,此时‘星火大白边’处理萌发率为 12.91%,另外 2 个品种萌发率均为 10% 左右(图 2,D)。另外,在各品种根系分泌物甲醇-乙酸乙酯 3:7 洗脱组分作用下,向日葵列当种子萌发率与蒸馏水处理(阴性对照)没有显著差异(文中未列出数据),说明该洗脱组分中萌发刺激物含量太低或不含有萌发刺激物。可见,向日葵根系分泌物不同洗脱组分对向日葵列当种子萌发刺激作用的强弱有异,表现为正己烷-乙酸乙酯 1:1 > 100% 乙酸乙酯 > 100% 正己烷 > 甲醇-乙酸乙酯 1:9 > 甲醇-乙酸乙酯 3:7,萌发刺激物主要存在于正己烷-乙酸乙酯 1:1 洗脱组分中;在各品种根系分泌物洗脱组分浓度为 0.1 或者 0.01 mg/mL 时刺激效果最佳。

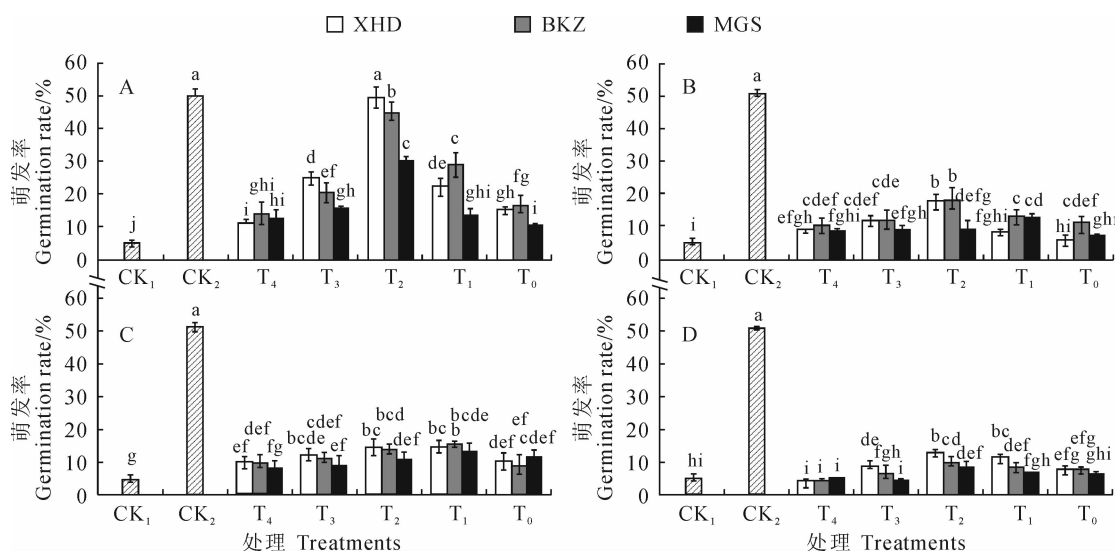


图 2 向日葵根系分泌物不同洗脱组分作用下向日葵列当种子萌发率

A~D 依次为正己烷-乙酸乙酯(1:1)、100% 乙酸乙酯、100% 正己烷和甲醇-乙酸乙酯(1:9)洗脱组分作用下向日葵列当种子萌发率;T₀~T₄ 表示的各组分浓度大小同图 1

Fig. 2 The germination rate of *O. cumana* seeds exposed to different elutions

A~D are the percentage germination of *O. cumana* seeds exposed to hexane-ethyl acetate(1:1), 100% ethyl acetate, 100% hexane and methanol-ethyl acetate(1:9) elutions, respectively; T₀~T₄ mean the concentration of different fractions are the same with Fig. 1

2.3 GR24 和脱氢木香内酯对向日葵列当种子的萌发刺激作用

图 3 显示,随着 GR24 和脱氢木香内酯处理浓度的增加,向日葵列当种子萌发率均表现出先升高后降低的变化趋势,且分别在脱氢木香内酯浓度为 1.0×10^{-4} mmol/L 和 GR24 浓度为 0.01 mmol/L 时达到各自最高值,它们分别为 52.27% 和 51.10%;除处理浓度为 0.01 mmol/L 时,脱氢木香内酯对向日葵列当萌发刺激活性低于 GR24 外,其他相同浓度下脱氢木香内酯对向日葵列当的萌发刺激活性均高于 GR24。可见,脱氢木香内酯对向日葵列当种子萌发的刺激活性比 GR24 更强。

2.4 向日葵根系分泌物粗提物与 GR24 或 DCL 共同作用对向日葵列当种子萌发的影响

由图 4,A 可见,各品种向日葵根系分泌物浓度为 0.1 mg/mL 时,其与 GR24 共同作用下列当种子萌发率均显著低于阳性对照 GR24(51.11%),此时萌发刺激物总浓度过高,抑制了种子萌发;当‘星火大白边’根系分泌物浓度分别为 1.0×10^{-3} 和 1.0×10^{-5} mg/mL 时,以及‘白葵杂 9 号’根系分泌物浓度为 1.0×10^{-5} mg/mL 时,它们与 GR24 共同作用下向日葵列当种子萌发率均达到了对照的水平,分别达到 46.36%、49.17% 和 47.95%;而‘MGS’根系分泌物与 GR24 共同作用下向日葵列当萌发率最高为 38.59%,仍显著低于对照。

同时,向日葵根系分泌物和脱氢木香内酯共同

刺激向日葵列当种子萌发结果与 GR24 相似(图 4, B)。其中,当各品种向日葵根系分泌物浓度为 0.1 和 0.001 mg/mL 时,它们与脱氢木香内酯共同作用的向日葵列当萌发率均显著低于阳性对照脱氢木香内酯(52.27%);而当根系分泌物浓度为 1.0×10^{-5} mg/mL 时,‘MGS’根系分泌物与脱氢木香内酯共同作用下的向日葵列当萌发率最高为 40.77%,仍显著低于阳性对照,而另外两个品种均可达到阳性对照水平。以上结果说明加入不同浓度‘MGS’根系分泌物后削弱了脱氢木香内酯和 GR24 对向日葵列当的萌发刺激作用。因此,推测抗性向日葵品种

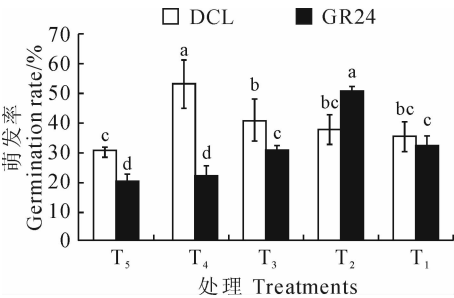


图 3 不同浓度 DCL 和 GR24 作用下向日葵列当种子萌发率
T₁~T₅ 的处理浓度分别为 0.1、0.01、 1.0×10^{-3} 、 1.0×10^{-4} 、 1.0×10^{-5} mmol/L
Fig. 3 The germination rate of *O. cumana* seeds exposed to different concentrations of DCL and GR24
T₁~T₅ stand for the treatment concentration are 0.1, 0.01, 1.0×10^{-3} , 1.0×10^{-4} and 1.0×10^{-5} mmol/L, respectively

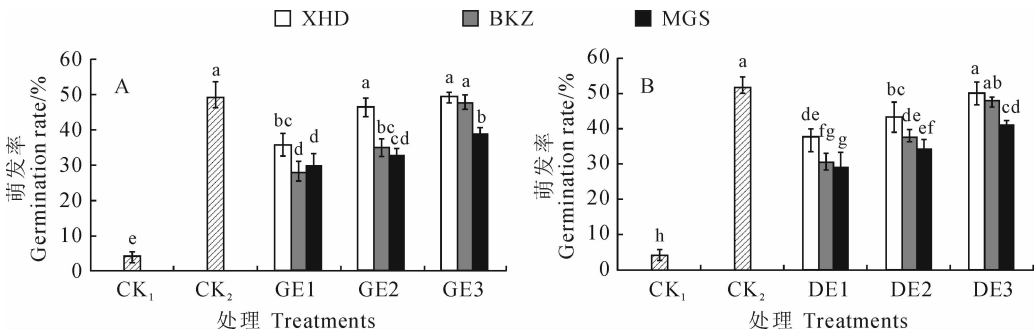


图 4 向日葵根系分泌物粗提物与 GR24(A)或者脱氢木香内酯(B)共同作用下向日葵列当种子萌发率
CK₁ 表示阴性对照(水);CK₂ 表示阳性对照 GR24(1.0×10^{-5} mol/L);GE1、GE2 和 GE3 分别表示 1.0×10^{-5} mol/L GR24 与 0.1、0.001 和 1.0×10^{-5} mg/mL 根系分泌物粗提物溶液共同作用;CK₃ 表示阳性对照脱氢木香内酯(1.0×10^{-7} mol/L);
DE1、DE2 和 DE3 分别表示 1.0×10^{-7} mol/L 脱氢木香内酯与 0.1、0.001 和 1.0×10^{-5} mg/mL 根系分泌物粗提物溶液共同作用

Fig. 4 The germination rate of *O. cumana* seeds exposed to sunflower root exudates and GR24(A) or dehydrocostus lactone(B) (DCL)

CK₁ means negative control(water);CK₂ means positive control GR24(1.0×10^{-5} mol/L);GE1,GE2 and GE3 means 1.0×10^{-5} mol/L GR24 combined with 0.1,0.001 and 1.0×10^{-5} mg/mL crude exudates of sunflower root;CK₃ means positive control dehydrocostus lactone(1.0×10^{-7} mol/L);DE1,DE2 and DE3 mean 1.0×10^{-7} mol/L dehydrocostus lactone combined with 0.1,0.001 and 1.0×10^{-5} mg/mL crude exudates of sunflower root

‘MGS’根系分泌物中可能含有抑制向日葵列当种子萌发的物质,使其对向日葵列当免疫。

3 讨 论

本试验通过不同抗性向日葵根系分泌物对向日葵列当种子萌发的影响研究发现,敏感品种‘星火大白边’和抗性品种‘白葵杂 9 号’的根系分泌物能够刺激向日葵列当种子萌发,并对向日葵列当的化感作用表现为‘低促高抑’效应。免疫品种‘MGS’根系分泌物虽能够刺激向日葵列当种子萌发,但其最高萌发率显著低于前两者,且在对苗期‘MGS’植株上列当寄生调查情况发现列当寄生率为 0,说明萌发的向日葵列当种子不能与‘MGS’根系建立寄生关系,因此‘MGS’表现出对向日葵列当免疫的特性。Serghini 等^[24]研究推测抗性向日葵根中具有毒素作用的 7-羟基香豆素可能是向日葵对弯管列当(*Orobancha cernua* Loefl.)具有抗性的原因之一。金付平等^[25]从菊花、黄连等多种中草药甲醇或水浸提液中提取到对小列当(*Orobancha minor*)种子萌发有抑制作用的物质,抑制率最高达 70%以上。‘MGS’根系分泌物虽然刺激向日葵列当种子萌发,但其萌发刺激活性与另外两个品种相比较低,

而且没有表现出“低促高抑”的作用。‘MGS’根系分泌物与 GR24 或脱氢木香内酯共同作用时,向日葵列当的萌发率低于 GR24 或脱氢木香内酯单独作用,说明其根系分泌物中可能存在某种抑制 GR24 和脱氢木香内酯对向日葵列当种子萌发刺激的物质,它与萌发刺激物同时作用,降低了向日葵列当种子萌发率。

列当属植物种子萌发刺激物质主要是独脚金内酯类化合物,如列当醇^[26]、乙酸独脚金内酯^[27]、黑蒴醇^[28]和 Solanacol^[29]等,但 Joel 等^[12]研究证明向日葵根系分泌物中对向日葵列当起萌发刺激作用的物质是脱氢木香内酯,另有报道几种倍半萜内酯如桉叶内酯、trans, trans-germacranolides 和 guaianolides 可以诱导向日葵列当萌发,但不能诱导锯齿列当(*Orobancha crenata*)和分枝列当(*Orobancha ramosa*)发芽^[30-31]。在本实验中向日葵列当萌发刺激物主要存在于根系分泌物的正己烷-乙酸乙酯 1:1 的洗脱组分中,Gao 等^[32]从向日葵叶片中提取的倍半萜内酯类化合物发现在正己烷-乙酸乙酯洗脱组分中含量最高,综上作者推测本实验中所用向日葵材料根系分泌的萌发刺激物可能是倍半萜内酯类化合物,具体的化学成分还有待后续的研究。

参考文献:

- [1] KONG L X(孔令晓),WANG L SH(王连生),ZHAO J Y(赵聚莹),et al. Occurrence and biocontrol of *Orobancha cumana* on tobacco and sunflower[J]. *Acta Phytopathological Sinica* (植物病理学报),2006,**36**(5):466—469(in Chinese).
- [2] PUJADAS-SALVA A J,VELAXCO L. Comparative studies on *Orobancha cernua* L. and *O. cumana* Wallr(Orobanchaceae) in the Iberian peninsula[J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*,2000,**134**(4):513—527.
- [3] SHINDROVA P,IVANOV P,NIKOLOVA V. Effects of broomrape intensity of attack on some morphological and biochemical indices of sunflower[J]. *Helia*,1998,21:55—62.
- [4] ANTONOVA T S,ARASLANOVA N M,GUCHETL S Z,et al. Virulence of sunflower broomrape(*Orobancha cumana* Wallr.) in some regions of northern Caucasus[J]. *Helia*,2009,**32**(51):101—110.
- [5] LABROUSSE P,ARNAUD M C,GRIVEAU Y,et al. Analysis of resistance criteria of sunflower recombined inbred lines against *Orobancha cumana* Wallr. [J]. *Crop Protection*,2004,**23**(5):407—413.
- [6] ZHANG M J(张默靖),LI M J(李美佳),JUN R H(君睿红),et al. Effect of *Orobancha cumana* parasitization on growth and antioxidant enzymes activity of different *Helianthus annuus* varieties in seedling stage[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报),2013,**33**(7):1 403—1 408(in Chinese).
- [7] SONG W J(宋文坚),JIN Z L(金宗来),CAO D D(曹栋栋),et al. Seed germination characteristics of parasitic plant and its host recognition mechanisms[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报),2006,**17**(2):335—339(in Chinese).
- [8] BOUWMEESTER H J,MATUSOVA R,SUN Z K,et al. Secondary metabolite signalling in host-parasitic plant interactions[J]. *Current Opinion in Plant Biology*,2003,**6**(4):358—364.
- [9] FENG D(冯 丹),CHEN G L(陈贵林). Shoot-branching control with strigolactones:research progress[J]. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志),2011,**30**(2):349—356(in Chinese).
- [10] BERGMANN C,WEGMANN K,FRISCHMUTH K,et al. Stimulation of *Orobancha crenata* seed germination by(+)-strigol and structural analogues dependence on constitution and configuration of the germination stimulants[J]. *Journal of Plant Physiology*,1993,**142**

- (3):338—342.
- [11] YONEYAMA K,XIE X N,KISUGI T,*et al.* Characterization of strigolactones exuded by Asteraceae plants[J]. *Plant Growth Regulation*,2011,**65**(3):495—504.
- [12] JOEL D M,CHAUDHURI S K,PLAKHINE D,*et al.* Dehydrocostus lactone is exuded from sunflower roots and stimulates germination of the root parasite *Orobanche cumana* [J]. *Phytochemistry*,2011,**72**(7):624—634.
- [13] FERNÁNDEA-APARICIO M,GARCÍA-GARRIDO J M,OCAMPO J A,*et al.* Colonization of field pea roots by arbuscular mycorrhizal fungi reduces *Orobanche* and *Phelipanche* species seed germination[J]. *Weed Research*,2010,**50**(3):262—268.
- [14] SONG W J,ZHOU W J,JIN Z L,*et al.* Germination response of *Orobanche* seeds subjected to conditioning temperature,water potential and growth regulator treatments[J]. *Weed Research*,2005,**45**(6):467—476.
- [15] KEBREAB E,MURDOCH A J. Modelling the effects of water stress and temperature on germination rate of *Orobanche aegyptiaca* seeds [J]. *Journal of Experimental Botany*,1999,**50**(334):655—664.
- [16] EIZENBERG H,PLAKHINE D,HERSHENHORN J,*et al.* Resistance to broomrape(*Orobanche* spp.) in sunflower(*Helianthus annuus* L.) is temperature dependent[J]. *Journal of Experimental Botany*,2003,**54**(385):1 305—1 311.
- [17] PÉREZ-DE-LUQUE A,DOLORES LOZANO M,CUBERO J,*et al.* Mucilage production during the incompatible interaction between *Orobanche crenata* and *Vicia sativa* [J]. *Journal of Experimental Botany*,2006,**57**(4):931—942.
- [18] PÉREZ-DE-LUQUE A,MORENO M T,RUBIALES D. Host plant resistance against broomrapes(*Orobanche* spp.); defence reactions and mechanisms of resistance[J]. *The Annals of Applied Biology*,2008,**152**(2):131—141.
- [19] FERNÁNDEZ-APARICIO M,ANDOLFI A,EVIDENTE A,*et al.* Fenugreek root exudates show species-specific stimulation of *Orobanche* seed germination[J]. *Weed Research*,2008,**48**(2):163—168.
- [20] FERNÁNDEA-APARICIO M,FLORES F,RUBIALES D. Recognition of root exudates by seeds of broomrape (*Orobanche* and *Phelipanche*) species[J]. *Annals of Botany*,2009,**103**(3):423—431.
- [21] WANG P D(王鹏冬),YANG X Y(杨新元),ZHAO X J(赵晓军),*et al.* The preliminary identification of sunflower germplasm resources resistance to *Orobanche cumana* Wallr. in Shanxi[J]. *Gansu Agricultural Science and Technology* (甘肃农业科技),2007,1:16—17 (in Chinese).
- [22] GOLDWASSER Y,YONEYAMA K,XIE X,*et al.* Production of strigolactones by *Arabidopsis thaliana* responsible for *Orobanche aegyptiaca* seed germination[J]. *Plant Growth Regulation*,2008,**55**(1):21—28.
- [23] CAO L X(曹丽霞),CHEN G L(陈贵林),DUN H X(敦惠霞),*et al.* Effect of phosphorus deficiency on root growth and root exudates of *Cucurbita ficifolia* B. [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica* (华北农学报),2009,**24**(5):164—169(in Chinese).
- [24] SERGHINI K,PÉREZ-DE-LUQUE A,CASTEJÓN-MUÑOZ M,*et al.* Sunflower(*Helianthus annuus* L.) response to broomrape(*Orobanche cernua* Loebl.) parasitism:induced synthesis and excretion of 7-hydroxylated simple coumarins[J]. *Journal of Experimental Botany*,2001,**52**(364):2 227—2 234.
- [25] JIN F P(金付平),HUA G H(华国辉),MA Y Q(马永清),*et al.* Effect of traditional Chinese medicinal herb extracts on *Orobanche minor* seed germination[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报),2008,**28**(4):777—783(in Chinese).
- [26] YOKOTA T,SAKAI H,OKUNO K,*et al.* Aleictrol and orobanchol,germination stimulants for *Orobanche minor*,from its host red clover[J]. *Phytochemistry*,1998,**49**(7):1 967—1 973.
- [27] SATO D,AWAD A A,TAKEUCHI Y,*et al.* Confirmation and quantification of strigolactones,germination stimulants for root parasitic plants *Striga* and *Orobanche*,produced by cotton[J]. *Bioscience Biotechnology and Biochemistry*,2005,**69**(1):98—102.
- [28] XIE X,YONEYAMA K,KUSUMOTO D,*et al.* Isolation and identification of aleictrol as(+)-orobanchyl acetate,a germination stimulant for root parasitic plants[J]. *Phytochemistry*,2008,**69**(2):427—431.
- [29] TAKIKAWA H,JIKUMARU S,SUGINOTO Y,*et al.* Synthetic disproof of the structure proposed for solanacol,the germination stimulant for seeds of root parasitic weeds[J]. *Tetrahedron Letters*,2009,**50**(31):4 549—4 551.
- [30] PÉREZ-DE-LUQUE A,GALINDO J C G,MACÍAS F A,*et al.* Sunflower sesquiterpene lactone models induce *Orobanche cumana* seed germination[J]. *Phytochemistry*,2000,**53**(1):45—50.
- [31] GALINDO J C G,DE-LUQUE A P,JORRIN J,*et al.* SAR studies of sesquiterpene lactones as *Orobanche cumana* seed germination stimulants[J]. *Journal of Agriculture and Food Chemistry*,2002,**50**(7):1 911—1 917.
- [32] GAO F,WANG H P,MEBRY T J. Sesquiterpene lactones and flavonoids from *Helianthus* species[J]. *Journal of Natural Products*,1987,**50**(1):23—29.