

冷蒿 VOCs 对 4 种植物种子萌发和幼苗生长的影响

左照江^{1,2}, 张汝民¹, 朱金胡³, 温国胜¹, 侯平¹, 高岩^{1,2}

(1. 浙江林学院 林业与生物技术学院, 浙江 临安 311300; 2. 内蒙古农业大学 农学院, 内蒙古 呼和浩特 010019;
3. 浙江省瑞安市梅屿乡人民政府, 浙江 瑞安 323508)

摘要: 为探讨冷蒿 *Artemisia frigida* 挥发性有机化合物 (VOCs) 的化感作用, 采用生物测定的方法研究了未损伤与损伤冷蒿 VOCs 对萝卜 *Paphanus sativus*, 绿豆 *Phaseolus radiatus*, 黄瓜 *Cucumis sativus* 和紫花苜蓿 *Medicago sativa* 等 4 种植物种子萌发以及幼苗生长的影响。结果表明: 未损伤冷蒿 VOCs 对萝卜和绿豆种子发芽率的抑制作用呈极显著水平 ($P < 0.01$), 分别降低了 45.8% 和 30.0%。未损伤冷蒿 VOCs 对绿豆芽干物质质量累积的抑制作用呈极显著水平 ($P < 0.01$), 与对照相比降低了 26.4%; 对 4 种植物根干物质质量累积的抑制作用呈极显著水平 ($P < 0.01$), 分别降低 67.9%, 69.4%, 51.1% 和 48.7%。损伤冷蒿 VOCs 比未损伤冷蒿 VOCs 对 4 种植物种子萌发以及幼苗生长的抑制作用显著增强。由此可见, 冷蒿 VOCs 对种子萌发和幼苗生长存在明显的化感作用。图 4 表 2 参 29

关键词: 植物学; 冷蒿; 挥发性有机化合物; 化感作用

中图分类号: Q945; S718.3 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-5692(2009)01-0076-07

Effects of volatile organic compounds (VOCs) from *Artemisia frigida* on germination and growth of four plant types

ZUO Zhao-jiang^{1,2}, ZHANG Ru-min¹, ZHU Jin-hu³, WEN Guo-sheng¹, HOU Ping¹, GAO Yan^{1,2}

(1. School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang Forestry College, Lin'an 311300, Zhejiang, China;

2. College of Agronomy, Inner Mongolia Agricultural University, Huhhot 010019, Inner Mongolia, China;

3. The People's Government of Meiyu Township, Ruian 323508, Zhejiang, China)

Abstract: In order to make clear the allelopathy of the volatile organic compounds (VOCs) from *Artemisia frigida*, we investigated seed germination and seedling growth of *Paphanus sativus*, *Phaseolus radiatus*, *Cucumis sativus* and *Medicago sativa* under the VOCs from undamaged and damaged *A. frigida* using the bioassay. Results showed that the VOCs from undamaged *A. frigida* were found to be inhibitory ($P < 0.01$) to the germination percentage of *P. sativus* and *Ph. radiatus*, with inhibition rates of 45.8%, and 30.0%, respectively. The inhibition of bud dry mass by the VOCs from undamaged *A. frigida* was significant ($P < 0.01$), with rates of inhibition of 26.4%, for *Ph. radiatus*. However, the inhibition of root dry mass by VOCs was very significant ($P < 0.01$), with rates of inhibition of 67.9%, 69.4%, 51.1%, and 48.7%, respectively, for the four species. In addition, the inhibition of the VOCs from damaged *A. frigida* was stronger than the undamaged. These results indicated that VOCs from *A. frigida* had a strong allelopathic affect on seed germination and seedling growth. [Ch, 4 fig. 2 tab. 29 ref.]

Key words: botany; *Artemisia frigida*; volatile organic compounds(VOCs); allelopathy

植物通过次生代谢途径, 在叶片、花和果实中合成并释放的挥发性有机化合物 (volatile organic

收稿日期: 2008-05-16; 修回日期: 2008-09-26

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30760193); 内蒙古农业大学博士基金资助项目(BJ05-09)

作者简介: 左照江, 从事植物化学生态研究。E-mail: zuozhaojiang@126.com。通信作者: 高岩, 教授, 博士, 从事植物化学生态和植物发育生理学等研究。E-mail: gaoyan1960@sohu.com

compounds, VOCs) 大约有 3 万多种^[1], 主要有萜烯类、苯基/苯丙烷类和脂肪酸衍生物^[2-3]。植物 VOCs 可以自发产生, 也可以通过多种因素诱导产生^[4-5]。在生态系统中, 植物 VOCs 作为信息化合物可以引诱动物进行传粉和种子传播, 从而保证植物能够成功的繁殖与演变^[6-7]; 作为植物的防御系统, 植物通过释放 VOCs 能够直接抵御微生物和植食性昆虫的侵害, 或者通过三级营养相互关系吸引植食性昆虫的天敌, 间接地实现自我保护^[8], 同时作为化学信号物质使邻近植物提高防御能力^[9]; 植物 VOCs 也是抑制周围其他植物繁殖与生长发育^[10-11], 增强自身竞争能力的他感活性物质^[12-13]。冷蒿 *Artemisia frigida* 隶属菊科 Compositae 蒿属 *Artemisia*, 是多年生小半灌木, 广布于草原带与荒漠草原带, 是草原群落的主要建群植物之一, 也是其他草原群落的伴生植物种或亚优势植物种。冷蒿种群在草原植物群落中具有非常特殊的行为, 它伴随着草场退化演替的各个阶段, 其数量也随之增加, 这种变化对群落结构与功能具有重要影响, 是群落演替过程的显著标志之一。因此, 冷蒿被称为草场退化为荒漠的最后阻击者^[14-15]。在生长期冷蒿能够自发释放出具有强烈特殊气味的 VOCs, 经牲畜践踏取食后, 气味会更加浓烈。这些 VOCs 是否会影响群落中其他植物的生长、繁衍、数量及分布, 进而造成草场退化, 并形成退化后难以恢复的恶果? 作者就这一问题, 采用 4 种植物种子为实验材料, 通过生物检测的方法初步验证活体冷蒿 VOCs 的化感作用, 以期从理论上揭示植物间的相互关系, 并为揭示草场退化是否与植物的化感作用有关提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 实验材料

冷蒿于 2006 年 7 月采自内蒙古武川县南段, 在内蒙古农业大学实验田中培养恢复。2007 年 4 月移植于盆径 30 cm 花盆中, 每盆 2 株, 在室外自然光下培养, 待苗高长到 15 ~ 20 cm 后用于实验。

受试植物种子为萝卜 *Paphanus sativus*, 绿豆 *Phaseolus radiatus*, 黄瓜 *Cucumis sativus* 和紫花苜蓿 *Medicago sativa*。受试种子为 2006 年收获的新种子, 2007 年购于内蒙古种子公司。

1.2 植物培养及处理

受试植物种子采用 $10 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 高锰酸钾消毒 15 min, 然后用蒸馏水冲洗 5 次, 每次 1 min。将处理后的种子分别播种在底部垫 2 层滤纸直径为 15 cm 的培养皿中, 每皿播种 50 粒均匀一致的种子。培养条件: 光照为 14 h(25 °C)/黑暗 10 h(15 °C), 光照强度 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 采用宽度为 1 cm 的双层滤纸条从旁边盛水的培养皿中为培养的种子补水, 每天分别在 8:00 和 20:00 给培养箱各通风 1 次, 每次通风 30 min。

冷蒿 VOCs 处理: 选取株高和株型一致的冷蒿用于实验, 将 3 盆冷蒿置于光照培养箱内受试植物种子下面, 与受试种子垂直距离为 20 cm。损伤冷蒿 VOCs 处理: 人为机械损伤冷蒿以模拟牲畜的践踏啃食, 损伤程度为 1/3 叶片受损。以放置没有种植冷蒿花盆的培养箱作为对照处理。3 次重复。

1.3 研究方法

1.3.1 种子萌发的测定 按照《1996 国际种子检验规程》(ISTA), 第 5 天统计发芽率, 最后称取幼苗鲜质量, 求得平均鲜质量, 计算种子活力指数与发芽指数。

发芽率(%) = (规定时间内种子发芽数/供试种子数) × 100%。

$V_i = G_i \times S$; $G_i = \sum (G_i/d_i)$ 。其中 V_i 为活力指数, G_i 为发芽指数, S 为平均鲜质量, G_i 为时间 t 内发芽数, d_i 为相应的发芽日数。

1.3.2 幼苗生长的测定 种子萌发 5 d 后, 采用刻度尺测量幼苗的芽长与根长, 并记录侧根的数量, 每个处理测量 10 株。选取 3 株幼苗, 将根和芽分开, 称量鲜物质量; 然后, 置于烘箱中 105 °C 杀青 30 min 后, 80 °C 烘至恒量, 分别称量干质量, 并计算单株干质量。3 次重复。

1.4 数据处理

试验数据采用 SPSS 12.0 软件进行分析, 用 Excel 作图。

2 实验结果

2.1 冷蒿 VOCs 对种子萌发的影响

萝卜、绿豆、黄瓜和紫花苜蓿等4种植物种子分别采用未损伤与损伤冷蒿 VOCs 处理, 统计种子发芽率, 并计算发芽指数, 结果如图1所示。

冷蒿 VOCs 对不同植物种子发芽率的影响存在明显差异。未损伤冷蒿 VOCs 对萝卜种子发芽率影响最大, 与对照相比其发芽率降低了45.8%; 绿豆、黄瓜和紫花苜蓿种子发芽率分别降低了30.0%, 12.8%和5.1%(图1a)。损伤冷蒿 VOCs 除对黄瓜种子发芽率的影响与未损伤冷蒿 VOCs 的抑制程度相同外, 对萝卜、绿豆和紫花苜蓿种子发芽率的抑制率分别比未损伤冷蒿 VOCs 处理增加了20.8%, 18.3%和37.3%(图1a)。 F 检验结果表明, 损伤冷蒿 VOCs 处理对紫花苜蓿种子发芽率的影响与未损伤冷蒿 VOCs 处理相比差异极显著($P < 0.01, **$)。

由图1b可见: 未损伤冷蒿 VOCs 对萝卜、绿豆、黄瓜和紫花苜蓿种子发芽指数均有抑制作用, 与对照相比分别降低了70.0%, 61.6%, 26.1%和16.2%; 损伤冷蒿 VOCs 对4种植物种子发芽指数的抑制作用较未损伤冷蒿 VOCs 增强, 其抑制率分别增加了4.7%, 2.0%, 6.0%和39.1%。 F 检验结果表明, 损伤冷蒿 VOCs 处理对紫花苜蓿种子发芽指数的抑制作用与未损伤冷蒿 VOCs 处理相比差异极显著($P < 0.01, **$)。

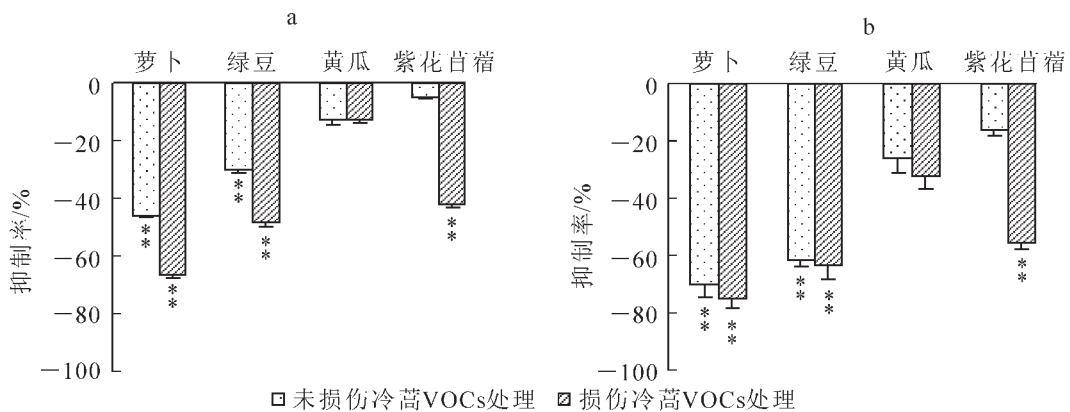


图1 冷蒿 VOCs 对发芽率(a)及发芽指数(b)的影响

Figure 1 Effects of VOCs from *Artemisia frigida* on germination percentage(a) and germination index(b)

2.2 冷蒿 VOCs 对幼苗生长的影响

除未损伤冷蒿 VOCs 对紫花苜蓿芽生长的抑制作用差异显著外($P < 0.05, *$), 冷蒿 VOCs 对所有受试植物芽和根的生长均存在极显著($P < 0.01, **$)的抑制作用。其中, 未损伤冷蒿 VOCs 对绿豆芽生长的抑制作用最大, 抑制率达到了56.9%, 对紫花苜蓿的抑制作用最小, 抑制率为10.5%(图2a)。对绿豆根生长的抑制作用最大, 抑制率达到了76.8%, 对黄瓜根生长的抑制作用最小, 抑制率为19.5%(图2b)。损伤冷蒿 VOCs 对萝卜、绿豆、黄瓜和紫花苜蓿芽生长的抑制率比未损伤冷蒿 VOCs 处理分别提高了18.8%, 13.0%, 14.7%和28.3%(图2a); 对根生长的抑制率分别增加了2.9%, 3.4%, 24.8%和37.3%(图2b)。 F 检验结果表明, 损伤与未损伤冷蒿 VOCs 处理相比, 对黄瓜根、紫花苜蓿芽与根生长的抑制作用差异显著($P < 0.05, *$)。

冷蒿 VOCs 对萝卜、绿豆和黄瓜幼苗侧根的形成均有抑制作用, 其中对萝卜侧根形成的抑制作用最为明显, 未损伤和损伤冷蒿 VOCs 对其抑制率分别为88.0%和93.0%(图2c); 未损伤冷蒿 VOCs 对绿豆和黄瓜侧根形成的抑制率分别为75.6%和46.9%; 损伤冷蒿 VOCs 比未损伤冷蒿 VOCs 对绿豆和黄瓜侧根形成的抑制率分别增加了16.5%和29.3%(图2c)。 F 检验结果表明, 损伤与未损伤冷蒿 VOCs 处理相比, 对黄瓜侧根形成的抑制作用差异显著($P < 0.05, *$)。

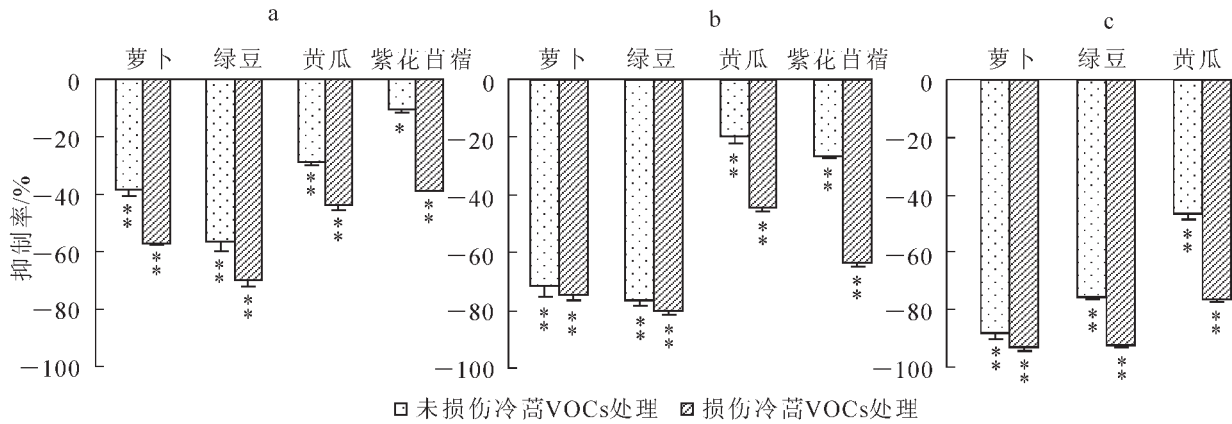


图 2 冷蒿 VOCs 对芽长(a), 根长(b)和侧根(c)的影响

Figure 2 Effects of VOC sfrom *Artemisia frigida* on bud length(a), root length(b) and lateral root(c)

2.3 冷蒿 VOCs 对幼苗生物量的影响

未损伤与损伤冷蒿 VOCs 对 4 种植物幼苗生长具有明显的抑制作用, 但对植物不同部位的抑制程度具有明显差异。未损伤与损伤冷蒿 VOCs 对萝卜芽鲜质量影响均最大, 抑制率分别为 50.0%和 63.8%, 对绿豆芽鲜质量的影响均最小, 抑制率分别为 17.1%和 31.7%; 对萝卜根鲜质量影响均最大, 抑制率分别为 61.9%和 76.4%, 未损伤冷蒿 VOCs 对黄瓜根鲜质量的影响最小, 抑制率为 50.3%, 而损伤冷蒿 VOCs 则对绿豆根鲜质量的抑制作用最小, 抑制率为 64.3%(表 1)。F 检验结果表明, 损伤冷蒿 VOCs 处理对 4 种植物幼苗鲜质量的抑制作用与未损伤冷蒿 VOCs 处理相比, 除黄瓜芽鲜质量外其余均达到显著水平($P < 0.05$, *)。

表 1 冷蒿 VOCs 对幼苗鲜质量的影响

Table 1 Effects of VOCs from *Artemisia frigida* on the fresh mass of seedlings

项目	处理	幼苗鲜质量 / (mg·株 ⁻¹)			
		萝卜	绿豆	黄瓜	紫花苜蓿
芽鲜质量	ck	79.54 ± 2.76	233.46 ± 17.98	87.73 ± 1.98	11.33 ± 0.94
	T _A	39.74 ± 3.49**	193.50 ± 14.87*	53.40 ± 1.34**	9.01 ± 0.92*
	T _{Md}	28.78 ± 2.10**	159.40 ± 1.41**	47.17 ± 8.79**	4.81 ± 0.28**
根鲜质量	ck	25.94 ± 1.27	49.26 ± 10.94	74.22 ± 5.94	9.21 ± 0.92
	T _A	9.88 ± 0.97*	21.39 ± 0.21*	36.87 ± 3.92**	4.39 ± 0.33**
	T _{Md}	6.11 ± 0.94**	17.59 ± 0.85**	26.02 ± 4.97**	2.39 ± 0.19**
单株质量	ck	105.49 ± 7.53	282.71 ± 24.23	161.96 ± 8.61	20.54 ± 1.65
	T _A	49.62 ± 3.81**	214.89 ± 12.36*	90.27 ± 3.82**	13.40 ± 0.46**
	T _{Md}	34.89 ± 2.16**	176.99 ± 7.84**	73.19 ± 9.99**	7.20 ± 0.34**

说明: ck, 对照; T_A, 未损伤冷蒿 VOCs 处理; T_{Md}, 损伤冷蒿 VOCs 处理; * 表示 $P < 0.05$, 差异显著; ** 表示 $P < 0.01$, 差异极显著。

未损伤冷蒿 VOCs 对 4 种植物幼苗干质量存在不同的抑制作用, 其中对绿豆芽和根干质量的抑制作用最大, 抑制率分别为 26.4%和 69.4%; 对黄瓜芽和紫花苜蓿根干质量的抑制作用最小, 抑制率分别为 5.3%和 48.7%(表 2)。损伤冷蒿 VOCs 对 4 种植物芽和根干物质质量的抑制作用均比未损伤冷蒿 VOCs 增强, 其中, 对萝卜、绿豆、黄瓜和紫花苜蓿芽干物质质量的抑制率分别比未损伤冷蒿 VOCs 提高了 28.6%, 16.6%, 10.5%和 26.4%; 对 4 种植物根干物质质量的抑制率分别比未损伤冷蒿 VOCs 增加

了 13.8%, 14.6%, 7.1% 和 37.1%。F 检验结果表明, 损伤与未损伤冷蒿 VOCs 处理相比, 除对黄瓜芽和单株干质量的抑制作用不显著外, 其余均达到了显著水平 ($P < 0.05$, *)。

表 2 冷蒿 VOCs 对幼苗干质量的影响

Table 2 Effects of VOCs from *Artemisia frigida* on the dry mass of seedlings

项目	处理	幼苗干质量 / (mg·株 ⁻¹)			
		萝卜	绿豆	黄瓜	紫花苜蓿
芽干质量	ck	8.23 ± 0.78	34.79 ± 1.32	12.34 ± 0.31	1.21 ± 0.14
	T _A	7.11 ± 0.14*	25.60 ± 1.53**	11.69 ± 1.77	1.06 ± 0.12
	T _M	4.76 ± 0.19**	19.83 ± 2.88**	10.39 ± 0.45*	0.74 ± 0.07**
根干质量	ck	2.43 ± 0.28	6.83 ± 0.68	5.03 ± 0.05	0.76 ± 0.21
	T _A	0.78 ± 0.14**	2.09 ± 0.09**	2.46 ± 0.09**	0.39 ± 0.07**
	T _M	0.53 ± 0.07**	1.69 ± 0.14**	1.80 ± 0.12**	0.22 ± 0.02**
单株干质量	ck	10.67 ± 0.79	41.62 ± 1.43	17.38 ± 1.06	1.97 ± 0.36
	T _A	7.89 ± 0.25**	27.69 ± 1.38**	14.14 ± 1.25*	1.44 ± 0.04
	T _M	5.29 ± 0.10**	21.52 ± 2.14**	12.19 ± 0.56**	0.97 ± 0.03**

说明: ck, 对照; T_A, 未损伤冷蒿 VOCs 处理; T_M, 损伤冷蒿 VOCs 处理; * 表示 $P < 0.05$, 差异显著; ** 表示 $P < 0.01$, 差异极显著。

3 讨论

种子繁殖是种子植物最典型也是最重要的繁殖方式。某些植物通过释放 VOCs 影响其所在群落中其他植物的种子萌发与幼苗生长, 以实现自身的生存竞争与扩大繁衍, 从而保证自身对环境资源的竞争优势^[16]。黄帚橐吾 *Ligularia virgaurea* VOCs 能够抑制中羊茅 *Festuca sinensis*, 大雀麦 *Bromus mag-nus*, 垂穗披碱草 *Elymus nutans*, 早熟禾 *Poa annua* 和羊茅 *Festuca ovina* 等 5 种牧草种子的萌发和幼苗生长^[10]; 在密闭系统中, 艾 *Artemisia lavandulaefolia* 茎叶产生的 VOCs 对稗草 *Echinochloa crusgalli*, 三叶鬼针草 *Bidens pilosa* 和青葙 *Celosia argentea* 幼苗生长具有显著的抑制作用, 但对这 3 种植物根长和苗高的抑制效果不同^[17]。可见, 植物在受到 VOCs 影响后, 不同部位所受到的抑制程度存在差异。这些均与本文的研究结果相一致。冷蒿 VOCs 能够降低植物种子活力, 其中最高可达 90.1% (萝卜), 最低亦达 46.9% (紫花苜蓿) (图 3)。由于受冷蒿 VOCs 的影响, 种子活力降低, 势必影响种子萌发过程中激素的合成与利用, 改变细胞分裂、伸长和亚显微结构, 影响膜通透性和蛋白质合成^[18], 从而使其发芽减慢, 发芽不整齐, 导致发芽率与发芽指数降低, 进而影响幼苗生长发育, 但其具体的作用机制还有待于进一步深入研究。

植物 VOCs 由于对植物不同部位的影响不同, 通过一定时期累积, 势必会改变生物量分配^[19]及总生物量^[20]。Ninkovic^[19]用大麦 *Hordeum vulgare* 和其突变体 (Alva 和 Kara) 进行研究表明, Kara 暴露于 Alva VOCs 中根的生物量受到严重影响, 而叶面积却明显增加; 当 Kara 暴露于 Kara VOCs 或清洁空气中则无明显差异, 这表明植物间的相互作用不影响总体生物量, 但影响生物量的分配。黎华寿等^[20]研究表明, 香茅 *Cymbopogon citrates* VOCs 对玉米 *Zea mays* 和稗草幼苗的总生物量具有显著影响。未损伤冷蒿 VOCs 不但抑制 4 种植物幼苗生物量积累 (表 2), 而且影响生物量分配, 对根的影响大于芽 (图 4); 损伤冷蒿 VOCs 处理对萝卜与绿豆生物量分配的影响与未损伤冷蒿 VOCs 处理之间无差异, 而对黄瓜和紫花苜蓿芽的影响作用增强 (图 4)。冷蒿 VOCs 对植物生物量分配的影响可能与植物对 VOCs 的应答反应有关。

损伤冷蒿 VOCs 对 4 种植物种子萌发和幼苗生长的抑制作用均较未损伤冷蒿 VOCs 增强。造成这种现象的原因一方面可能是由于损伤后它们释放 VOCs 在成分和浓度上增加, 使植物受到的抑制作用

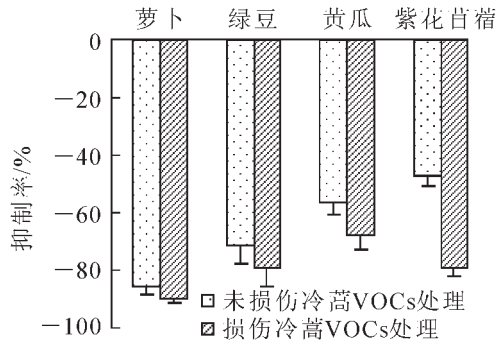


图 3 冷蒿 VOCs 对种子活力指数的影响

Figure 3 Effects of VOCs from *Artemisia frigida* on the vitality index

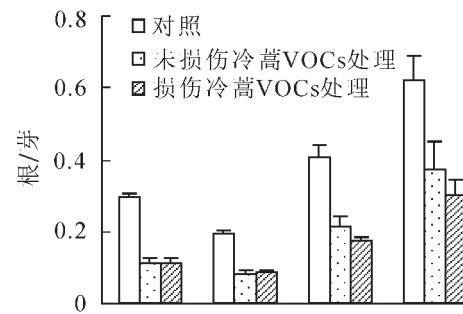


图 4 冷蒿 VOCs 对幼根/幼芽的影响

Figure 4 Effects of VOCs from *Artemisia frigida* on the ratio of root/bud

增强。Turlings 等^[21]研究表明, 植物在损伤早期主要释放大量的脂肪酸衍生物(如(Z)-3-己醛, (Z)-3-己烯基乙酸)和萜类碳氢化合物(如 α -蒎烯, 香叶烯和石竹烯等), 随着危害的继续, 早期阶段释放很少的其他一些萜类物质开始增多, 并且伤害引起的 VOCs 释放总量是完整植株的 2.5 倍^[4]。另一方面可能是由于损伤冷蒿 VOCs 诱导植物产生防御应答, 将一部分本应用于生长的营养物质而用于防御消耗上^[22-23]。北美艾 *Artemisia tridentate* VOCs 能使番茄 *Lycopersicon esculentum*^[24], 烟草 *Nicotiana tabacum*^[25-27] 产生防御性蛋白酶抑制剂(Pis), 从而减少植食性昆虫的伤害。造成本试验结果的原因可能为其中一方面, 也可能是两者共同造成, 对于此方面的研究还有待进一步深入进行。

在自然界中, 植物 VOCs 主要通过挥发、雨水以及雾滴等的淋溶而发挥化感作用^[23], 并且挥发比淋溶的作用范围更广。Muller 等^[28-29]研究表明, 化感和放牧的共同作用造成原本优良的草地退化为灌木丛。马瑞君等^[10]研究表明, 黄帚橐吾 VOCs 的化感作用在其生存竞争、种群扩大与入侵中起着重要作用, 是造成高寒草场退化的重要原因。根据冷蒿 VOCs 对 4 种植物种子萌发和幼苗生长的化感作用事实推断, 它可能会影响草场中牧草的正常生长发育, 进而引起草场的退化, 但是对于此方面的研究还有待于深入进行。

参考文献:

- [1] THEIS N, LERDAU M. The evolution of function in plant secondary metabolites[J]. *Int J Plant Sci*, 2003, **164** (3): 93 - 02.
- [2] DUDAREVA N, NEGRE F. Practical applications of research into the regulation of plant volatile emission[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2005, **8**: 113 - 118.
- [3] 邓晓军, 陈晓亚, 杜家纬. 植物挥发性物质及其代谢工程[J]. *植物生理与分子生物学学报*, 2004, **30** (1): 11 - 18.
DENG Xiaojun, CHEN Xiaoya, DU Jiawei. Plant volatiles and their metabolic engineering [J]. *J Plant Physiol Mol Biol*, 2004, **30** (1): 11 - 18.
- [4] VUORIMEN T, NERG A M, IBRAHIM M A, et al. Emission of *Plutella xylostella*-induced compounds from cabbages grown at elevated CO₂ and orientation behavior of the natural enemies[J]. *Plant Physiol*, 2004, **135**: 1984 - 1992.
- [5] HUANG J, CARDOZA Y J, SCHMELZ E A, et al. Differential volatile emissions and salicylic acid levels from tobacco plants in response to different strains of *Pseudomonas syringae*[J]. *Planta*, 2003, **217** (5): 767 - 775.
- [6] REINHARD J, SRIVIVASAN M V, ZHANG S. Scent-triggered navigation in honeybees[J]. *Nature*, 2004, **427**: 411.
- [7] PICHERSKY E, GERSHENZON J. The formation and function of plant volatiles: perfumes for pollination attraction and defense[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2002, **5**: 237 - 243.
- [8] ENGELBERTH J, ALBORN H T, SCHMELZ E A, et al. Airborne signals prime plants against insect herbivore attack [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, **101**: 1781 - 1785.
- [9] KESSLER A, BALDWIN I T. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature[J]. *Science*, 2001, **291**: 2141 - 2144.
- [10] 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 Mingli, ZHU Xuetai, *et al.* Allelopathy and chemical constituents of *Ligularia virgaurea* volatile[J]. *Chin J Appl Ecol*, 2005, **16** (10): 1826 - 1829.
- [11] RUNYON J B, MESCHER M C, De MORAES C M. Volatile chemical cues guide host location and host selection by parasitic plants[J]. *Science*, 2006, **313**: 1964 - 1967.
- [12] STEEGHS M, BAIS H P, De GOUW J, *et al.* Proton-transfer- reaction mass spectrometry (PTR-MS) as a new tool for real time analysis of root-secreted volatile organic compounds(VOCs) in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant Physiol*, 2004, **135**: 47 - 58.
- [13] CHEN F, RO D K, PETRI J, *et al.* Characterization of root-specific *Arabidopsis* terpene synthase responsible for the formation of the volatile monoterpene 1, 8-cineole[J]. *Plant Physiol*, 2004, **135**: 1956 - 1966.
- [14] 王炜, 刘仲龄, 郝敦元, 等. 内蒙古草原退化群落恢复演替的研究(I)退化草原的基本特征与恢复演替潜力[J]. 植物生态学报, 1996, **20** (5): 449 - 459.
- WANG Wei, LIU Zhongling, HAO Dunyuan, *et al.* Research on the restoring succession of the degenerated grassland in Inner Mongolia (I)Basic characteristics and driving force for restoration of the degenerated grassland [J]. *J Plant Ecol*, 1996, **20** (5): 449 - 459.
- [15] 李永宏. 内蒙古草原草场放牧退化模式研究及退化监测专家系统雏议[J]. 植物生态学报, 1994, **18** (1): 68 - 79.
- LI Yonghong. Research on the grazing degradation model of the main steppe rangelands in Inner Mongolia and some considerations for the establishment of a computerized rangeland monitoring system[J]. *J Plant Ecol*, 1994, **18** (1): 68 - 79.
- [16] TURK M A, TAWAHA A M. Allelopathic effect of black mustard(*Brassica nigra* L.) on germination and growth of wild oat (*Avena fatua* L.)[J]. *Crop Prot*, 2003, **22**: 673 - 677.
- [17] 江贵波, 曾任森. 艾的挥发性物质化感作用研究[J]. 生态科学, 2006, **25** (2): 106 - 108.
- JIANG Guibo, ZENG Rensen. Allelopathic potentials of volatiles from *Artemisia lavandulaefolia* DC. Prodr [J]. *Ecol Sci*, 2006, **25** (2): 106 - 108.
- [18] PASCHOLD A, HALITSCHKE R, BALDWIN I T. Using ‘mute’ plants to translate volatile signals[J]. *Plant J*, 2006, **45**: 275 - 291.
- [19] NINKOVIC V. Volatile communication between barley plants affects biomass allocation[J]. *J Exp Bot*, 2003, **54** (389): 1931 - 1939.
- [20] 黎华寿, 黄京华, 张修玉, 等. 香茅天然挥发物的化感作用及其化学成分分析 [J]. 应用生态学报, 2005, **16** (4): 763 - 767.
- LI Huashou, HUANG Jinghua, ZHANG Xiuyu, *et al.* Allelopathic effects of *Cymbopogon citratus* volatile and its chemical components[J]. *Chin, J Appl Ecol*, 2005, **16** (4): 763 - 767.
- [21] TURLINGS T C J, BENREY B. Effects of plant metabolites on the behavior and development of parasitic wasps[J]. *Ecoscience*, 1998, **5** (3): 321 - 333.
- [22] HEIL M, BALDWIN I T. Fitness costs of induced resistance: emerging experimental support for a slippery concept[J]. *Trends Plant Sci*, 2002, **7**: 61 - 67.
- [23] BALDWIN I T, HALITSCHKE R, PASCHOLD A, *et al.* Volatile signaling in plant-plant interactions: “talking trees” in the Genomics Era[J]. *Science*, 2006, **311**: 812 - 815.
- [24] FARMER E E, RYAN C A. Interplant communication: airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1990, **87**: 7713 - 7716.
- [25] KESSLER A, HALITSCHKE R, DIEZEL C, *et al.* Priming of plant defense responses in nature by airborne signaling between *Artemisia tridentata* and *Nicotiana attenuate*[J]. *Oecologia*, 2006, **148** (2): 280 - 292.
- [26] KARBAN R, BALDWIN I T, BAXTER K J, *et al.* Communication between plants: induced resistance in wild tobacco plants following clipping of neighboring sagebrush[J]. *Oecologia*, 2000, **125**: 66 - 71.
- [27] KARBAN R, MARON J. The fitness consequences of interspecific eavesdropping between plants[J]. *Ecology*, 2002, **83**: 1209 - 1213.
- [28] MULLER C H. The role of chemical inhibition(allelopathy) in vegetational composition[J]. *Bull Torrey Bot Club*, 1966, **93**: 332 - 351.
- [29] MULLER C H. Phytotoxins as plant habitate variables[J]. *Recent Adv Phytochem*, 1969, **3**: 105 - 121.