

# 环境胁迫下植物的化感作用及其诱导机制

孔垂华, 徐 涛, 胡 飞, 黄寿山

(华南农业大学热带亚热带生态研究所, 广州 510642)

**摘要:**植物化感作用是生态学研究中的一个十分活跃的领域,对植物为什么和在什么条件下释放化感物质这一重要问题有不同的认识。在对环境胁迫下植物化感作用的变化及环境胁迫因子对化感物质的诱导机制等方面进行了评述后,指出植物化感物质的产生和释放是植物在环境胁迫的选择压力下形成的,植物化感作用是植物在进化过程中产生的一种对环境的适应性机制。

**关键词:**化感作用;化感物质;环境胁迫;诱导机制

## Allelopathy under environmental stress and its induced mechanism

KONG Chui-Hua, XU Tao, HU Fei, HUANG Shou-Shan (Institute of Tropical and Subtropical Ecology, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

**Abstract:** Allelopathy is an active research area of ecology. There are different opinions on the important problem, such as why the plant produces and releases the allelochemicals, and under which conditions, it does so. Allelopathy and allelochemicals induced mechanism under the environmental stress were reviewed in this paper. It is pointed out that the producing and releasing of allelochemicals are formed by the plant under the selective pressure of environmental stress, and allelopathy is an adaptation mechanism of plant to environment over evolutionary time.

**Key words:** allelopathy; allelochemicals; environmental stress; induced mechanism

文章编号:1000-0933(2000)02-0849-06 中图分类号:Q143, Q948.1, X171 文献标识码:A

生态系统中生物间存在着各种相互关系,以次生代谢物质为媒介的化学关系是其中一个重要方面。近年来,植物与其它生物间的化学关系在化学生态学的研究中占有重要地位,尤其是植物化感作用(Allelopathy)的研究引人注目。其研究内容主要涉及到化感物质的分离鉴定及其生物活性、化感物质对受体生物的作用机理以及化感作用的应用潜力等几个方面。然而,随着研究的深入,一些不可回避的问题摆在面前:化感作用在生态系统中到底处于一个什么样的地位?植物为什么和在什么条件下释放化感物质?化感物质在什么环境条件下才能影响其它植物?这些问题是认识化感作用本质和其得到实际应用的根本所在,它们制约着植物化感作用这一自然规律在农林业生产上的进一步应用。

自然界的资源是相对有限的,一种生物最终是否得以生存,取决于它在不良环境条件下的竞争效率<sup>[1]</sup>。一般而言,植物不会无缘无故地释放化感物质。这一方面是因为植物的任何代谢功能都直接或间接地需要能量和碳源<sup>[2]</sup>;另一方面,植物有在体内贮存和在特定条件下从头合成次生代谢物质的功能<sup>[3]</sup>。但是,植物所生活的环境总是在不断变化着,有时变化幅度超过了植物正常生活的范围,即所谓逆境(Environmental stress)。除此之外,植物还要承受其它生物的侵扰。植物面对这些胁迫时,有些植物会采用释放次生代谢物质的方式来抵御昆虫、动物和微生物的侵袭,抑制邻近植物的生长,以增强自身的生存竞争能力(即化感作用)。同时,受体植物在其逆境条件下,本身的抗逆性减弱,此时,其它植物对它的化感作用可能成为其生长的限制因子。因此,对不同逆境下植物化感作用的研究,不仅可以探寻植物在什么条件下和

基金项目:国家自然科学基金资助项目

收稿日期:1999-06-04 修订日期:1999-06-04

作者简介:孔垂华(1962~),男,安徽人,博士,副研究员。主要从事化学生态学研究。

为什么要释放化感物质,也就是植物化感物质的释放机制问题;而且有助于了解植物释放的化感物质在什么环境条件下才能影响其它植物。这对全面评价植物化感作用在生态系统中的地位,揭示化感作用这一植物在生态系统中的自然化学调控规律有着重要的价值。

## 1 环境胁迫对植物化感作用的影响

### 1.1 对化感物质产生和释放的影响

经过长期对环境的适应,植物已经选择了较为适宜的自然环境,但同时也必须经受自然环境的突然变故<sup>[4]</sup>。在环境胁迫条件下,植物通过物理手段与其它植物竞争有限资源的能力大为降低,化学的方法就会上升为其竞争的重要手段。因此,环境胁迫下,植物化感作用的增强具有重要的意义。

酚类物质是研究最多、也被证实是化感活性较强的一类物质<sup>[5]</sup>。Tang 等人<sup>[6]</sup>发现,万寿菊(*Tagetes erecta*)在水分胁迫条件下(干旱),其酚类物质的含量明显高于其在水分充足时的含量。Hall 等人<sup>[7]</sup>研究发现,随着营养胁迫程度的增强,向日葵(*Helianthus annuus*)产生的酚类物质含量相应增加,因此,在营养胁迫时,其对苋属植物西风谷(*Amaranthus retroflexus*)萌发的抑制作用明显增强。Koeppel 等人<sup>[8]</sup>认为,在环境胁迫条件下(非生物因子),酚类化合物的积累在植物化感作用中有着重要的作用。他们的研究发现,P 胁迫下,向日葵根分泌物中酚类物质的含量显著增加<sup>[8]</sup>。

萜类物质是另一类研究较多且活性较强的化感物质,其在环境胁迫下含量的变化是近年来研究的热点。Josep 等人<sup>[9]</sup>研究了 CO<sub>2</sub> 浓度对迷迭香(*Rosmarinus officinalis*)中单萜含量及其释放的影响,发现随着 CO<sub>2</sub> 浓度的增加,其体内单萜含量显著增加。同时,其释放受外界环境影响很大,在高温季节,其释放的单萜明显高于其他季节。作者在对胜红蓟化感作用的研究中发现,在缺肥、缺水等逆境下,胜红蓟的化感作用明显增强,这与其体内早熟素 II 的增加有直接关系<sup>[10]</sup>。

作者认为,在缺水、缺肥、高温等环境胁迫条件下,一方面,植物可以通过释放化感物质的方式抑制周围其它植物的生长,从而增加其对养分、水分等的相对竞争能力;另一方面,有些化感物质(如酚类、酸类物质)有助于植物吸收 N、P 以及金属离子等营养元素<sup>[11,12]</sup>,提高抗逆性等生理作用(如多胺的增加能显著提高植物的抗寒性能<sup>[13]</sup>),从而增加了植物在逆境条件下的相对竞争能力,对其它植物就会产生间接的抑制作用。而后者更可能是环境胁迫下,植物化感物质增多、化感作用增强的主要原因。

植物生长发育过程中,除了经受非生物环境的突然变故外,还要经受病原微生物、植食性昆虫以及其它侵占性植物的侵扰,而病原微生物和植食性昆虫的侵袭往往是致命的。因此,病虫害诱导的植物抗性以及植物与草食动物的协同进化近年来成为人们研究的热点问题。人们发现,在植物对病虫害的防御机制中,最重要的是化学因素,其次才是物理因素<sup>[14]</sup>。

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<sup>[15]</sup>。许多研究也表明,植物在受虫害损伤后,在次生代谢方面一个最明显的变化是酚类化合物含量的增加<sup>[16]</sup>。此外,虫害诱导植物产生的挥发物中,萜烯类物质是其中最主要的组成部分<sup>[17]</sup>。这些研究主要集中在次生代谢物质在植物抵御微生物侵袭以及植物通过释放挥发性物质调节植物、植食性昆虫及其天敌三者间的相互关系,从而达到防御植食性昆虫的目的上。然而,如前所述,许多酚类和萜烯类物质是具有化感活性的。当病原微生物或植食性昆虫所诱导的这些次生代谢物质进入环境时,植物周围的任何生物对这些次生代谢物质都是一个接受者,这就势必对这些生物包括植物和微生物产生影响。因此,在病虫害胁迫条件下,植物化感作用增加是可能的。

植物竞争是否对化感物质的产生具有诱导作用,目前尚未见报道。一方面是因为植物竞争涉及到营养、水分等非生物因子的影响,从而很难区分起主导作用的因子。同时,也可能是由于植物竞争的诱导作用不明显,难以鉴定其化感物质的变化。毕竟,植物竞争的影响在大多数情况下并非是致命的。

总之,植物化感物质的产生,不可能完全是植物与植物之间的选择压力下形成的,更有可能是以植物与物理环境或者植物与其进攻者,如植物与病原微生物或植物与植食性昆虫之间的选择压力为基础而形成的。

## 万方数据

### 1.2 对化感物质作用强度的影响

许多研究表明,受试植物在其逆境条件下,受化感物质的影响会显著增大。Einhellig<sup>[18]</sup>的研究表明,在高温条件下,阿魏酸对作物化感作用的最低作用浓度明显降低,如其对玉米的最低作用浓度 29℃ 时为 400 $\mu\text{g}/\text{ml}$ ,而 37℃ 时为 200 $\mu\text{g}/\text{ml}$ ;类似地,在 23℃ 时,阿魏酸在 100 $\mu\text{g}/\text{ml}$  对大豆无作用,而在 34℃ 时,具有明显的抑制作用,尽管在这两个作用温度下,对照几乎无明显变化。同样,Einhellig<sup>[18,19]</sup>证实,在水分胁迫时(缺水),化感物质对受试植物的活性也会增加。这可能是因为,土壤水分含量增加时,兼性厌氧微生物(Facultative anaerobic organisms)增加,化感物质就会因发酵而降解<sup>[20]</sup>。

许多化感物质能影响植物对营养元素的吸收<sup>[19,21]</sup>,在营养缺乏时,是否会加强化感物质的活性呢?许多研究证实了这一点。Williamson 等人<sup>[22]</sup>报道,在低 N,低 K 条件下,肉桂酸对受试植物 *Schischyrium scoparium* 的抑制作用明显加强。最近,作者研究了胜红蓟挥发油对不同营养水平下植物的化感作用,发现,随着营养水平的降低,胜红蓟挥发油的化感作用强度明显增加<sup>[23]</sup>。这可能是因为,一方面,在逆境条件下,受试植物抗逆性较差,对化感物质的敏感性会增加;另一方面,施肥能够削弱化感物质的作用强度<sup>[24]</sup>。目前,有关化感物质作用的环境条件问题,研究尚不多见,特别是萜烯类化感物质。加强这方面的研究有助于揭示化感作用的作用机制。

## 2 环境胁迫对植物化感物质的诱导机制

化感物质在环境胁迫条件下产生变化的内在生理机制问题,目前尚未见报道,但是,在次生代谢物质随环境条件变化的生理机制方面,提出了一些有意义的假说。虽然环境胁迫下化感物质的变化可能会有所不同,但化感作用的理论基础仍然是植物的次生代谢。因此,用这些假说来认识环境胁迫条件下化感物质产生和释放的诱导机制是有意义的。

### 2.1 碳素/营养平衡(Carbon/Nutrient Balance,CNB)假说

CNB 假说认为,植物体内以 C 为基础的次生代谢物质(如酚类、萜烯类和其它一些仅以 C、H、O 为主要结构的化合物)与植物体内的 C/N(碳素/营养)比呈正相关,而以 N 为基础的次生代谢物质(如生物碱等含 N 化合物)与植物体内 C/N 比呈负相关<sup>[25]</sup>。该假说建立在植物营养对植物生长的影响大于其对光合作用影响的理论基础之上。在营养胁迫时,植物生长的速度大为减慢,与之相比,光合作用变化不大,植物会积累较多 C、H 元素,体内 C/N 比增大,因此,酚类、萜烯类等以 C 为基础的次生代谢物质就会增多。然而,在遮阴条件,光合作用降低,植物体内 C/N 比降低,导致酚类、萜烯类等不含 N 次生代谢物质数量降低。

CNB 假说成功地预测了许多有关营养、光照对植物次生代谢物质的影响<sup>[26,27]</sup>,但是许多研究也得出了相反的结论<sup>[26,27]</sup>。这可能是由于不同植物之间确实存在着这种差异。但另一方面,植物次生代谢物质的产生,不只与体内的 C、H、O、N 等元素的比例有关,它还受到诸如酶活力等许多因素的影响。此外,许多研究者认为,植物次生代谢物质的产生是植物牺牲生长为代价的<sup>[28,29]</sup>,在环境胁迫程度足以影响到植物的生命时,植物就只能以生长为主要目的,相应就会减少次生代谢物质的产生<sup>[27~29]</sup>。

### 2.2 生长/分化平衡(Growth/Differentiation Balance,GDB)假说

植物的生长发育从细胞水平上可分为生长和分化两个过程。前者主要包括细胞的分裂和增大,后者主要包括细胞的特化和成熟。次生代谢物质是细胞特化和成熟过程中生理活动的产物<sup>[30]</sup>。GDB 假说认为,在资源充足的情况下,植物以生长为主,而在资源匮乏的情况下,植物以分化为主<sup>[27,31,32]</sup>,该假说与 CNB 假说具有相同的理论基础。但它比 CNB 假说的内容更为广泛。GDB 假说认为,任何对植物生长影响超过对植物光合作用影响的环境因子,都会导致次生代谢物质的增多(如营养匮乏、低温、CO<sub>2</sub> 浓度升高等)。

尽管 GDB 假说较之 CNB 假说有了很大的适用范围,而且许多研究结果都支持这一假说,但它也同样存在着 CNB 假说相同的不足,如次生代谢的成本问题。这两个假说均认为次生代谢物质的产生是不会以减少植物生长为代价的。

### 2.3 最佳防御(Optimum Defense,OD)假说

植物次生代谢物质的产生是以减少植物生长为“机会成本”(Opportunity cost),OD 假说认为,植物只有在其产生次生代谢物质所获得的防御(Defense)收益大于其生长所获得的收益时,才产生次生代谢物质<sup>[28,29]</sup>。在环境胁迫条件下,植物生长减慢,此时,产生次生代谢物质的成本较低。同时,植物受损害的补偿

能力较差,次生代谢物质的防御收益增加。因此,在环境胁迫条件下,植物会产生较多的次生代谢物质。

OD 假说能从次生代谢物质的成本方面来考虑其随环境条件变化,有其合理之处。但是,它只考虑了次生代谢物质所具有的防御性作用,而没有考虑其还有一些其它的功能,这些功能的存在,也就降低了它的产生成本。如环境胁迫条件下,植物通过物理手段进行竞争的能力受到限制。它通过释放次生代谢物质(化感物质)来增强自身的生存竞争能力,也会降低产生次生代谢物质的“机会成本”。

#### 2.4 资源获得(Resource Availability, RA)假说

所有植物的生长发育,都依赖于光、水、营养等必需资源的获得。然而,自然界中的环境条件多种多样,有资源丰富、良好的自然条件,也有资源匮乏、恶劣的自然条件。RA 假说认为,由于自然选择的结果,在环境恶劣的自然条件下生长的植物,具有生长慢而次生代谢物质多的特点;而在良好自然条件下生长的植物,其生长较快且次生代谢物质较少<sup>[28,29,33]</sup>。该假说认为,当植物的潜在生长速度降低时,植物产生的用于防御的次生代谢物质的数量就会增加<sup>[28,29,33]</sup>。这是因为,一方面,在环境胁迫条件下,植物生长的潜在速度较慢,受到损害时,其损失的相对成本较高,必然会产生较多的防御性物质用于防御。此外,在适宜的环境条件下生长的植物,其生长速度较快,其产生次生代谢物质的相对成本较高,因而其数量就少。

RA 假说从植物进化的角度来分析植物次生代谢物质随环境条件变化的内在机制,认为植物次生代谢物质产生变化是植物长期对环境条件适应的结果。同时,该假说也认为次生代谢物质的产生是需要成本的。但是,该假说是针对不同植物种间比较而提出的,很难说明同种植物在不同环境条件下次生代谢物质是如何变化的。

比较以上 4 个假说,可以发现其不同主要集中在以下两个方面:一是次生代谢物质的产生是否需要成本;二是次生代谢物质的产生是一个主动的过程还是一个被动的过程。根据前两个假说,植物次生代谢物质的产生是由于外界环境条件变化引起植物体内物质积累的一个被动过程;而后两者则认为植物次生代谢物质的产生是根据其产生成本的变化而变化的主动过程,但是,这些假说都从各自的角度说明环境胁迫条件下,植物次生代谢物质的数量是增加的。

植物化感物质作为次生代谢物质的一部分,其变化必然会受到植物体内次生代谢物质变化的影响。尽管人们很难说明植物体内次生代谢物质含量增加,其释放的化感物质就一定会增加,但这至少从一个侧面反映了环境胁迫条件下,植物增强向环境释放化感物质的可能性。

目前,关于虫害诱导植物产生次生代谢物质存在着两种主要的假说。(1) 积极防御(Active Defense, AD)假说;(2) 碳素/营养平衡(Carbon/Nutrient Balance, CNB)假说。前者认为,在虫害胁迫下,植物产生具有抗性的次生代谢物质(主要是酚类、萜烯类物质)是植物对植食性昆虫的一种积极的防御反应,是植物与植食性昆虫协同进化的产物<sup>[17,34,35]</sup>。AD 假说认为,植物在虫害胁迫时产生的化学防御物质是一种积极的主动的过程。后者则认为,由于植食性昆虫的为害,导致植物营养含量下降,使植物体内的碳素/营养失去平衡,碳素过量积累,从而使植物合成一些不含 N 的化合物,如酚类、萜烯类等<sup>[34,35]</sup>,这些物质的产生会对植食性昆虫产生不利的影响。由此可见,CNB 假说认为植物在虫害胁迫下产生的化学防御物质是一个消极、被动的过程。

目前,许多实验结果分别给两种假说提出了难题。如植食性昆虫的口腔分泌物中存在着能够诱导植物产生挥发性物质的化学诱导物(即激发子 Elicitor)<sup>[36,37]</sup>。植食性昆虫对植物某一部位的为害,能导致整株植物甚至邻近植物系统性地释放化学物质<sup>[27,38,39]</sup>。对于这些实验结果,CNB 假说很难作出圆满的解释。

同样,积极防御假说也遇到了一些难以解释的实验结果,如 Bryant 等人<sup>[16]</sup>发现,虫害诱导植物释放化学防御物质,仅存在于营养胁迫条件下生长较慢的植物中,在营养丰富的环境条件下,却不存在这种现象。同时,施肥能够减少这种化学防御物质的释放<sup>[16,34]</sup>。

尽管这两种假说在很多方面几乎是相互矛盾的,但至少在一个方面是相同的:虫害胁迫能够导致植物次生代谢物质的增加。而且这些次生代谢物质大多数是一些具有化感活性的物质,如酚类和萜烯类物质。这就给了人**有力数据**,植物化感物质的产生也可能是植物与植食性昆虫的选择压力下产生的。这也从一个方面证实,环境胁迫条件下,植物化感物质是增加的这一观点。

### 3 环境胁迫下的信号传递

生物体的新陈代谢和生长发育主要是受遗传信息及环境信息的调节控制,遗传基因规定个体发育的潜在模式,其现在很大程度上受控于环境信息。植物受到外界环境的刺激时会产生某些信号,这些信号经过一系列的传导过程,最终会引起植物形态上或生理上的变化。Chapin<sup>[40]</sup>认为,在植物体内存在一个胁迫反应的中心系统,它可以被多种环境胁迫所激活(如营养匮乏、缺水等),通过某种机制来调控植物的生长速率及物质分配。这种调控的结果是否会导致植物化感物质的变化呢?换言之,导致植物体内是否存在某种信号系统,如化学信号、物理信号,在环境胁迫的刺激下,激发该信号系统,植物体内代谢系统发生改变,从而引起植物化感物质产生变化呢?目前,人们还没有从化感作用的角度去探讨这一问题。但这种猜测不是没有根据的。有研究表明,植物在病原微生物的胁迫作用下产生的防御物质——植物抗菌素(萜烯类),常常是由病原微生物或寄主植物细胞壁衍生的激发子引起,激发子的作用首先是作用于寄主细胞表面受体,通过两者之间的识别与受体激活引起胞内的防御反应<sup>[41]</sup>在研究植食性昆虫诱导的植物挥发物的释放机制方面,一些学者也认为植物体内存在系统性传递信息的信号物。这方面的研究,国内已有详尽的综述,本文不再重复<sup>[34,38]</sup>。

### 4 结束语

植物有别与动物,它难以逃避或改变环境,因此,适应多变的环境是其维持生存的主要出路。在资源匮乏条件下,植物对有限资源的竞争能力决定着其生存能力,而此时,植物通过物理手段获得资源的能力大大降低,植物就会采用化学方法来增强其竞争能力,因此,化感作用的增强无疑具有重大的意义。在病虫害胁迫条件下,植物通过释放次生代谢物质的方法来达到防御的目的,而这些次生代谢物质又必然会对周围其它植物和微生物的生长产生影响,一物多用的生态功能在化感物质中是普遍存在的<sup>[4]</sup>。环境变化,尤其是环境胁迫,植物必然产生一系列的生理和化学响应,环境、生理和化感物质三者之间必然存在着联系。因此,笔者认为,植物化感物质的产生和释放是植物在环境胁迫的选择压力下形成的。植物化感作用是植物在进化过程中产生的一种对环境的适应性机制。虽然这种机制,尤其是有关环境胁迫诱导植物化感物质变化的内在生理机制目前尚无系统的研究。但可以相信,随着愈来愈多不同学科学者对这一问题的关注,化感作用这一植物在生态系统中的自然化学调控规律的本质必将被揭示。

### 参考文献

- [1] Mann J. 曹日强译. 次生代谢作用. 北京: 科学出版社, 1983. 283~309.
- [2] Gershenzon J. Metabolic costs of terpenoid accumulation in higher plants. *J. Chem. Ecol.* 1994, **20**: 1281~1328.
- [3] Pare P W, Tumlinson J H. Induced synthesis of plant volatiles. *Nature*. 1997, **385**: 30~31.
- [4] 孔垂华. 植物化感作用研究中应注意的问题. *应用生态学报*, 1998, **9**: 332~336.
- [5] Rice E L. *Allelopathy*. 2nd ed. New York: Academic Press Inc., 1984. 267~290
- [6] Tang C S, Cai W F, Kohl K, et al. Plant stress and allelopathy. *ACS. Symp. Ser.* 1995, **582**: 142~147.
- [7] Hall A B, Blum U and Fites R C. Stress modification of allelopathy in *Helianthus annuus* L. debris on seed germination. *Amer. J. Bot.* 1982, **69**: 776~783.
- [8] Koeppel E D E, Southwick L M and Bittell J E. The relationship of tissue chlorogenic acid concentrations and leaching of phenolics from sunflowers grown under varying phosphates nutrient conditions. *Canad. J. Bot.* 1976, **54**: 593~599.
- [9] Josep P and Joan L. Effects of carbon dioxide, water supply, and seasonally on terpene content and emission by *Rosmarinus officinalis*. *J. Chem. Ecol.* 1997, **23**: 979~993.
- [10] 孔垂华, 胡飞, 骆世明. 胜红蓟对作物的化感作用. *中国农业科学*, 1997, **30**(5): 95.
- [11] Northup R R, Zengshou Y, Daligren R A, et al. Polyphenol control of nitrogen release from pine litter. *Nature*. 1995, **377**: 227~229.
- [12] Chapin F S III. New cog in the nitrogen cycle. *Nature*. 1995, **377**: 199~200.
- [13] 孔垂华, 胡飞, 谢月亮, 等. 外源多胺对水稻萌发和前期生长的作用及其在土壤中的滞留. *应用生态学报*, 1996, **7**: 377~380.
- [14] 钦俊德. 昆虫与植物的关系——论昆虫与植物的相互作用及其演化. 北京: 科学出版社, 1987. 38~61.
- [15] 薛应龙, 欧阳光察. 植物抗病的物质代谢基础. *植物生理与分子生物学*. 见: 余叔文主编. 北京: 科学出版社,

1998. 770~782.
- [16] Brant J P, Reichardt P B, Clausen T P, *et al.* Effects of mineral nutrition on delayed inducible resistance in Alaska paper birch. *Ecology*. 1993, **74**: 2077~2084.
- [17] Dicke M. Local and systemic production of volatile herbivore-induced terpenoids; their role in plant-herbivore mutualism. *J. Plant Physiol.* 1994, **143**: 465~472.
- [18] Einhellig F A. Interaction involving allelopathy in cropping system. *Agron. J.* 1996, **88**: 886~893.
- [19] Einhellig F A. Interactions among allelochemicals and other stress factors of the plant environment. *ACS. Symp. Ser.* 1987, **330**: 343~357.
- [20] Dao T H. Sorption and mineralization of plant phenolic acids in soil. *ACS. Symp. Ser.* 1987, **330**: 358~370.
- [21] Yu J Q. and Matsui Y. Effects of root exudates of cucumber and allelochemicals on ion uptake by cucumber seedlings. *J. Chem. Ecol.* 1997, **23**: 817~827.
- [22] Williamson G B, Elizabeth M O and Jeffrey D W. Inhibition of Poaceae by the allelochemical hydrocinnamic acid. *J. Chem. Ecol.* 1992, **18**: 2095~2105.
- [23] 徐涛, 孔垂华, 胡飞. 胜红蓟化感作用研究Ⅲ. 挥发油对不同营养水平下植物的化感作用. *应用生态学报*, 1999, **10**(6): 748~750.
- [24] Klein K and Blum U. Effects of soil nitrogen level on ferulic acid inhibition of cucumber leaf expansion. *J. Chem. Ecol.* 1991, **16**: 1371~1383.
- [25] Bryant J P, Chapin F S III and Klein D R. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*. 1983, **40**: 357~368.
- [26] Gershenzon J. Changes in the levels of plant secondary metabolites under water and nutrient stress. *Recent Adv. Phytochem.* 1984, **18**: 273~320.
- [27] Herms D and Mattson W J. The dilemma of plants; To grow or to defend. *Q. Rev. Biol.* 1992, **67**: 283~335.
- [28] Bazzaz F A, Nona R C, Coley P D, *et al.* Allocating resources to reproduction and defense. *Bioscience*. 1987, **37**: 58~67.
- [29] Chapin F S III, Arnold J B, Christopher B F, *et al.* Plant response to multiple environmental factors. *Bioscience*. 1987, **37**: 49~77.
- [30] Wareing P F and Phillips I D. *Growth and different in plants*. 3rd ed. Oxford: Pergamon Press, 1981. 481~499.
- [31] Lerdaun M, Litvak M, and Monson R. Plant chemical defense; Monoterpenes and the growth-differentiation balance hypothesis. *Trends Ecol. Evol.* 1994, **9**: 58~61.
- [32] Stout M J, Raymond A B and Sean S D. Effects of nitrogen availability on expression of constitutive and inducible chemical defenses in tomato. *J. Chem. Ecol.* 1998, **24**: 945~963.
- [33] Coley P D, Brant J P and Chapin F S III. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*. 1985, **230**: 895~899.
- [34] 姜永根, 程家安. 植物的诱导抗虫性. *昆虫学报*, 1997, **40**: 320~331.
- [35] Hunter M D and Schultz J C. Fertilization mitigates chemical induction and herbivore response within damaged oak trees. *Ecology*. 1995, **76**: 1226~1232.
- [36] Alborn H T, Turlings T C J, Jones T H, *et al.* An elicitor of volatile from beet armyworm oral secretion. *Science*. 1997, **276**: 945~947.
- [37] De Moraes C M, Lewis W J, Pare P W, *et al.* Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature*. 1998, **393**: 570~572.
- [38] 张瑛, 严福顺. 虫害诱导的植物挥发性次生物质及其在植物防御中的作用. *昆虫学报*, 1998, **41**: 204~212.
- [39] Dicke M, Baarlen P V, Wessels R, *et al.* Herbivory induces systematic production of plant volatiles that attract predators of herbivore; extraction of endogenous elicitor. *J. Chem. Ecol.* 1993, **19**: 581~599.
- [40] Chapin F S III. Effects of nutrient deficiency on plant growth; evidence for a centralized stress response system. In: *Importance of Root to Shoot. Communication in the Responce to Environmental Stress*. Davies W J and Jeffcoat B, eds, 1990, 135~148.
- [41] 孙大业. 植物细胞信号转导研究进展. *植物生理学通讯*, 1996, **32**: 81~91.