

损伤冷蒿挥发性有机化合物(VOCs)成分分析 及其对牧草根系生长发育的影响

左照江^{1,3}, 张汝民¹, 王 勇³, 温国胜¹, 侯 平¹, 高 岩^{1,2,*}

(1. 浙江农林大学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, 呼和浩特 010019;
3. 南开大学生命科学学院, 天津 300071)

摘要:采用 GC-MS 测定损伤冷蒿 VOCs 的主要成分, 并通过生物测定的方法研究损伤冷蒿 VOCs 对牧草幼苗根系生长发育的影响。结果表明: 损伤冷蒿释放 30 种 VOCs, 包含萜烯类、醇类、酯类、醛类和酮类等 5 类化合物, 其中相对含量高于 1% 的化合物共占 VOCs 总量的 97.37%, 桉树脑含量最高(22.43%)。损伤冷蒿释放的 VOCs 极显著($P < 0.01$)的抑制草木樨、苏丹草、披碱草和冰草幼根的伸长, 以及苏丹草侧根与冰草须根的发育, 抑制率分别为 51.55%、55.34%、37.57%、48.68%、93.04% 和 25.00%; 同时也极显著抑制 4 种牧草幼根生物量的积累($P < 0.01$)。损伤冷蒿 VOCs 影响牧草根部分化, 使草木樨中柱内木质部、韧皮部与形成层不能正常分化; 苏丹草、披碱草和冰草的凯氏带发育不完整。由此可见, 损伤冷蒿 VOCs 对牧草根系生长发育具有明显的抑制作用。

关键词:冷蒿; 挥发物; 牧草根系; 化感作用; 石蜡切片

The composition of volatile organic compounds (VOCs) emitted from damaged *Artemisia frigida* Willd. plants and their effects on root growth and development of pasture plants

ZUO Zhaojiang^{1,3}, ZHANG Rumin¹, WANG Yong³, WEN Guosheng¹, HOU Ping¹, GAO Yan^{1,2,*}

1 School of Forestry and Biotechnology, Agricultural & Forestry University, Lin'an, Zhejiang 311300, China

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

3 College of Life Sciences, Nankai University, Tianjin 300071, China

Abstract: In plant-plant interactions, VOCs, as “pheromones”, can facilitate defense capability of neighboring plants of the same or different species. Plant VOCs can also inhibit seed germination and seedling growth of other plants in the community through allelopathic effects, so the competitiveness and population growth of the VOC emitters are strengthened. The extract of *Artemisia frigida* Willd. significantly inhibits the seed germination and seedling growth of pasture plants. The similar effects have also been found to result from VOCs, with the effects being stronger on the root growth than on the shoot growth and stronger from VOCs of damaged plants than from that of undamaged plants of *A. frigida*. In consideration of the characteristics of the allelopathy of *A. frigida* to plant growth and development, we collected the VOCs from damaged *A. frigida* plants using the dynamic headspace air-circulation method, identified the main compounds of VOCs with thermal-desorption cold trap/gas chromatography/mass spectrum (TCT/GC/MS), and investigated their effects on root growth and development of four pasture plants (i. e. *Melilotus suaveolens* Ledeb., *Sorghum sudanense*, *Elymus dahuricus* Turcz., *Agropyron cristatum* L.). Results showed that damaged *A. frigida* plants emitted 30 types of VOCs, mainly as terpenoids, alcohols, esters, aldehydes and ketones. The compounds with more than 1% relative content accounted for 97.37% of the total VOCs, in which eucalyptol was the most abundant compound (22.43%). The root growth in *M. suaveolens*, *S.*

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)

收稿日期:2009-09-15; **修订日期:**2010-04-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gaoyan1960@sohu.com

sudanense, *E. dahuricus* and *A. cristatum*, and the development of lateral roots in *S. sudanense* and fibrous roots in *A. cristatum* were significantly inhibited ($P < 0.01$) and reduced by 51.55%, 55.34%, 37.57%, 48.68%, 93.04% and 25.00%, respectively. The root biomass of the four pasture plants was also significantly inhibited ($P < 0.01$) and reduced by 61.84%, 44.81%, 63.95% and 70.97%, respectively. The structures of root stele in the four pasture plants were influenced by the VOCs emitted from damaged *A. frigida* plants; the phloem, cambium and xylem in *M. suaveolens* were not differentiated, and the structures of root stele were disordered; the Casparian strips in *S. sudanense*, *E. dahuricus* and *A. cristatum* were not developed completely; and the structures of root stele in *S. sudanense* and *E. dahuricus* were disordered. Therefore, it is evident that the VOCs emitted from damaged *A. frigida* plants markedly influence the root growth and development of pasture plants. Because the development of Casparian strip was not complete due to the impacts of the VOCs emitted from the damaged *A. frigida* plants, and the differentiation of phloem, cambium and xylem were inhibited, the development of plant roots, the absorption and transport of water and nutrients were restricted in the pasture plants studied. The change in root structure will consequently limit the growth and development of whole plant. The results provide experimental evidence to assist with elucidating the mechanism of the effect of allelopathic substance to the development of seedling root, and with clarifying the mechanism of grassland degradation.

Key Words: *Artemisia frigida* Willd.; VOCs; pasture grass roots; allelopathy; paraffin section

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 compounds, VOCs)大约有 30000 多种^[1],主要有萜烯类、苯基/苯丙烷类和脂肪酸衍生物^[2-3]。在植物与植物之间的相互关系中,植物 VOCs 通过阻止临近植株间的相向生长而产生避荫综合症(shade-avoidance syndrome, SAS)^[4];传递伤害信息并诱导临近植株合成防御物质,从而提高临近植株防御植食性昆虫的能力^[5-7];抑制周围其他植物种子萌发与幼苗生长发育^[8-10],从而增强自身竞争与种群扩大繁衍的能力^[8, 11-12]。

冷蒿(*Artemisia frigida* Willd.)是菊科(Compositae)蒿属(*Artemisia* L.)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,也是其它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,其数量也随之变化,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的最后阻击者^[13-14]。冷蒿提取液具有抑制牧草种子萌发与幼苗生长的作用^[15],其 VOCs 也能够影响植物种子萌发与幼苗生长发育,并且对根部的影响作用大于芽,同时损伤较未损伤冷蒿 VOCs 的抑制作用增强,可能是影响草场退化的重要原因^[10]。鉴于冷蒿影响植物生长发育的上述特征,本文测定了损伤冷蒿 VOCs 的气体成分及其对牧草幼苗根系生长发育的影响,以期从理论上揭示植物化感物质对幼苗根系发育的作用机制,并为揭示草场退化与退化后难于恢复的真相提供依据,进而为草场的可持续发展提供帮助。

1 材料和方法

1.1 实验材料

冷蒿(*Artemisia frigida* Willd.)于 2007 年 7 月采自武川县南段(地理坐标 40°47'—41°23' N, 110°31'—111°53' E),在内蒙古农业大学实验田中培养恢复,在 2008 年 4 月将其移植于花盆(Φ 30 cm)中,每盆 2 株,且每盆的株型一致,在室外自然光下培养,待 7 月份苗高生长到 15—20 cm 后用于实验。

受试植物为草木樨(*Melilotus suaveolens* Ledeb.)、苏丹草(*Sorghum sudanense*)、披碱草(*Elymus dahuricus* Turcz.)和冰草(*Agropyron cristatum* L.)等 4 种牧草。

1.2 植物培养及处理

选取均匀一致的种子采用 1% KMnO_4 消毒 15 min,然后用蒸馏水冲洗 5 次,每次 1 min。将处理后的牧草种子分别播种在底部垫两层滤纸的培养皿中(Φ 15 cm),每皿播种 50 粒均匀一致的种子,待种子萌动后置于双隔间玻璃箱中的一小隔间内^[16],这一小隔间为反应小隔间(responding chamber, RC);放置 2 盆损伤冷蒿的

小隔间是诱导小隔间(inducing chamber, IC), RC 与 IC 之间有一直径 5 cm 的小孔 II 相通,同时与小孔 II 相对的 IC 侧壁亦有直径 5 cm 的小孔 I,此两小孔相对,并且正对于冷蒿植株的中部;在 RC 内,幼苗采用玻璃板支架垫高,使幼苗与小孔 II 相对,在与小孔 II 相对的 RC 侧壁顶部采用真空泵进行抽气(图 1)。实验所用的损伤冷蒿为人为机械损伤,损伤程度为 1/3 叶片受损,用以模拟自然状态下羊啃食践踏对冷蒿造成的损伤。培养条件:光照 14 h (25℃)/黑暗 10 h (15℃),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(图 1 a)从旁边盛水的培养皿中为培养的种子补水。以无冷蒿为对照处理,实验共设 3 次重复。

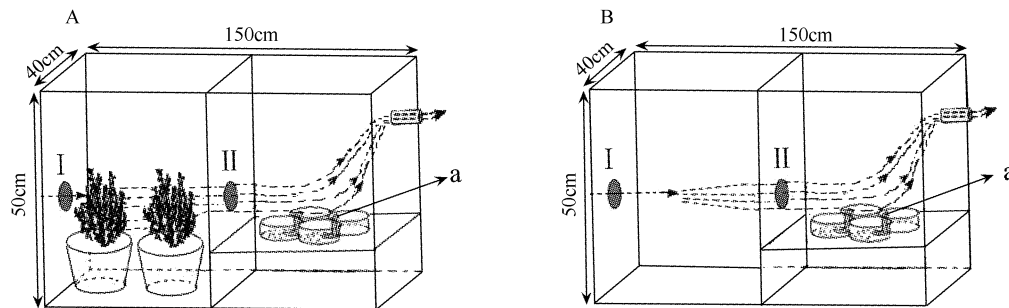


图 1 双隔间玻璃箱系统

Fig. 1 System of twin-chamber cages

(A) 损伤冷蒿 VOCs 处理牧草种子;(B) 对照,无冷蒿 VOCs 处理牧草种子

1.3 试验方法

1.3.1 气体成分的收集与测定

选择晴朗、无风的天气,将盆栽生长旺盛的冷蒿移至室内,进行机械损伤后,利用 QC-1 型大气采样仪(北京市劳动保护科学研究所科技发展公司,北京),采用活体植物动态顶空套袋采集法收集损伤冷蒿 VOCs,且采气所用冷蒿与处理幼苗所用冷蒿的株型与数量一致、损伤程度相同。对室内空气进行采气作为对照。采气时间为 15 min,采气流量为 $0.1 \text{ m}^3 \cdot \text{min}^{-1}$;3 次重复。

冷蒿 VOCs 组分分析采用热脱附/气相色谱/质谱联用法分析(Thermal-desorption Cold Trap/Gas Chromatography/Mass Spectrum, TCT/GC/MS)。TCT (CPG-4010PTI 型, Chrompack Inc, Raritan, New Jersey, USA)工作条件:系统压力 20 kPa;进样口温度 250℃;脱附温度 250℃(保持 10 min);冷阱温度 -120℃(保持 3 min);冷阱进样时温度 260℃。GC (Trace™2000 型, CE Instruments Ltd, Wigan, Lancashire, UK)工作条件:色谱柱为 CP-Sil8 Low Bleed/MS 柱 ($60 \text{ m} \times 0.25 \text{ mm} \times 0.25 \mu\text{m}$, Chrompack France, Les Ullis, France);程序升温 40°C (保持 3 min) $\rightarrow 6^\circ\text{C} \cdot \text{min}^{-1} \rightarrow 250^\circ\text{C}$ (保持 3 min) $\rightarrow$ 柱后升温到 270°C (保持 5 min)。MS (Voyager 型, Finnigan, Thermo-Quest, Milan, Italy)工作条件:EI 源,离子能 70 eV,离子源温度为 200℃;质量范围 29—350 m/z;接口温度 250℃;灯丝电流 150 μA 。

GC/MS 质量数据从 Xcalibur 软件(Thermo-Finnigan; Les Ullis, France)获得。相对含量采用面积归一化法计算。

1.3.2 幼苗根部生长的测定

牧草种子萌发 5d 后,采用刻度尺测量幼苗的根长,并记录须根(侧根)的数量,每个处理测量 10 株。挑选均匀一致的幼苗 3 株,将幼根与幼芽分开,称量鲜重;然后,置于烘箱中 105°C 杀青 0.5 h 后, 80°C 烘至恒重,称量幼根干重。3 次重复。

1.3.3 幼苗根部组织结构观察

取幼苗根的中部用 FAA 固定,经 50%、70%、80%、90%、95%、100% 梯度酒精脱水后,用二甲苯透明,经浸蜡和包埋后,进行石蜡切片,厚度为 10 μm ,经番红-固绿染色后,观察,采用 OLYMPUS BX41 显微照相系统(Olympus, Tokyo, Japan)进行拍照。

1.4 数据处理

试验数据采用 SPSS 13.0 进行统计分析。

2 结果

2.1 损伤冷蒿 VOCs 的主要气体成分

图 2 为损伤冷蒿 VOCs 通过 GC/MS 分析的总离子流图 (total ion current, TIC), 扣除本底空气中的杂质后共鉴定出了 30 种化合物 (表 1), 这些 VOCs 中萜烯类化合物 13 种、醇类 11 种、酯类 3 种、醛类 2 种、酮类 1 种, 其中相对含量大于 1% 的化合物共占 VOCs 总量的 97.37%。在这些 VOCs 中桉树脑的相对含量最高为 22.43%。

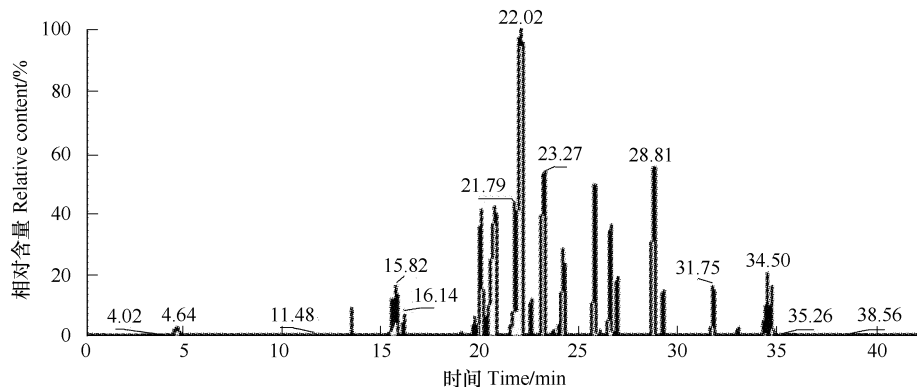


图 2 冷蒿 VOCs 经 TCT/GC/MS 分析的总离子流图

Fig. 2 The TIC of VOCs from *A. frigida* was analysed by TCT/GC/MS

表 1 损伤冷蒿 VOCs 的主要成分

Table 1 The main components of the VOCs from damaged *A. frigida*

保留时间/min Retention time	挥发性有机化合物 Volatile organic compounds		分子式 Chemical formula	相对含量/% Relative content
	中文名称 Chinese name	英文名称 English name		
13.51	顺-3-己烯醛	cis-3-Hexenal	$C_6H_{10}O$	1.15 ± 0.13
15.57	2-己烯醛	2-Pentenal	$C_6H_{10}O$	1.34 ± 0.18
15.82	3-己烯醇	3-Hexenol (c,t)	$C_6H_{12}O$	2.81 ± 0.23
16.14	己醇	1-Hexanol	$C_6H_{14}O$	0.50 ± 0.04
16.23	乙酸异戊酯	Isopentyl alcohol, acetate	$C_7H_{14}O_2$	0.17 ± 0.05
18.02	α -蒎烯	α -Pinene	$C_{10}H_{16}$	0.04 ± 0.01
18.40	β -蒎烯	β -Pinene	$C_{10}H_{16}$	0.05 ± 0.01
19.06	檀香三烯	Santolina triene	$C_{10}H_{16}$	0.07 ± 0.01
19.71	水芹烯	Phellandrene	$C_{10}H_{16}$	0.39 ± 0.09
20.09	莰烯	Camphene	$C_{10}H_{16}$	6.28 ± 0.58
20.29	1-壬烯-3-醇	1-Nonen-3-ol	$C_9H_{18}O$	0.58 ± 0.07
20.74	(E)-乙酸-3-己烯酯	(E)-3-Hexen-1-ol, acetate,	$C_8H_{14}O_2$	10.96 ± 1.37
21.79	对-伞花烃	p-Cymene	$C_{10}H_{14}$	4.11 ± 0.08
22.07	桉树脑	Eucalyptol	$C_{10}H_{18}O$	22.43 ± 2.49
22.55	萜品烯	Terpinen	$C_{10}H_{16}$	1.12 ± 0.27
23.27	α -萜品醇	α -Terpineol	$C_{10}H_{18}O$	11.01 ± 0.99
23.75	里纳醇	Linalol	$C_{10}H_{18}O$	0.13 ± 0.07
23.94	黄瓜醇	Cucumber alcohol	$C_9H_{16}O$	0.23 ± 0.04
24.22	β -萜品醇	β -Terpineol	$C_{10}H_{18}O$	3.56 ± 0.26
25.76	樟脑	Camphor	$C_{10}H_{18}O$	7.85 ± 0.84
25.87	顺-牻牛儿醇	cis-Geraniol	$C_{10}H_{18}O$	2.66 ± 0.47

续表

保留时间/min Retention time	挥发性有机化合物 Volatile organic compounds		分子式 Chemical formula	相对含量/% Relative content
	中文名称 Chinese name	英文名称 English name		
26.58	冰片	Borneol	C ₁₀ H ₁₈ O	4.47 ± 0.33
26.94	(S)-(-)-对-薄荷-1-烯-8-醇	(S)-(-)-p-menth-1-en-8-ol	C ₁₀ H ₁₈ O	1.80 ± 0.18
28.81	(1R,4R)-(+) -对-薄荷 2,8-二烯	(1R,4R)-(+) -p-Mentha-2,8-diene	C ₁₂ H ₂₀	9.15 ± 0.86
29.27	乙酸冰片酯	Bornyl acetate	C ₁₂ H ₂₀ O ₂	1.37 ± 0.29
31.75	古巴烯	Copaene	C ₁₅ H ₂₄	1.50 ± 0.15
33.02	(Z)-法呢烯	(Z)-Farnesene	C ₁₅ H ₂₄	0.13 ± 0.02
34.32	柏木烯	Cedrene	C ₁₅ H ₂₄	0.33 ± 0.03
34.50	大根叶香烯 D	Germacrene D	C ₁₅ H ₂₄	2.48 ± 0.14
34.76	4(14), 11-桉叶双烯	Eudesma-4(14),11-diene	C ₁₅ H ₂₄	1.30 ± 0.13

2.2 损伤冷蒿 VOCs 对牧草根系生长发育的影响

损伤冷蒿 VOCs 对草木樨、苏丹草、披碱草和冰草幼根长的抑制作用均达到了极显著水平 ($P < 0.01$), 抑制率分别为 51.55%、55.34%、37.57% 和 48.68%, 其中对苏丹草的抑制作用最大, 对披碱草的抑制作用最小 (图 3)。

图 4 表明, 损伤冷蒿 VOCs 对苏丹草侧根数和冰草须根数的抑制作用差异极显著 ($P < 0.01$), 对披碱草须根数的抑制作用差异显著 ($P < 0.05$)。损伤冷蒿 VOCs 对苏丹草侧根数的抑制作用最大, 抑制率高达 93.04%, 对披碱草须根数的抑制作用最小为 20.69% (图 4)。

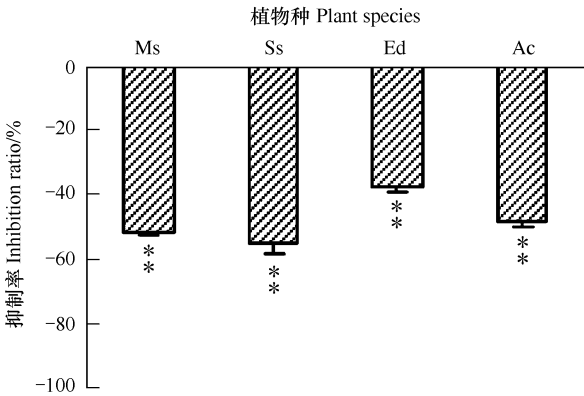


图 3 冷蒿 VOCs 对幼根长的影响

Fig. 3 Effects on the roots length with VOCs from *A. frigida*
Ms: 草木樨 *M. suaveolens*; Ss: 苏丹草 *S. sudanense*; Ed: 披碱草 *E. dahuricus*; Ac: 冰草 *A. cristatum*; * 表示 $P < 0.05$, 差异显著; ** 表示 $P < 0.01$, 差异极显著

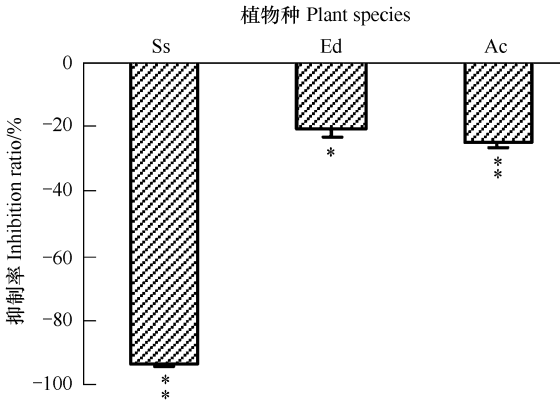


图 4 冷蒿 VOCs 对须根(侧根)的影响

Fig. 4 Effects on the fibrous (lateral) roots with VOCs from *A. frigida*
Ss: 苏丹草 *S. sudanense*; Ed: 披碱草 *E. dahuricus*; Ac: 冰草 *A. cristatum*; * 表示 $P < 0.05$, 差异显著; ** 表示 $P < 0.01$, 差异极显著

损伤冷蒿 VOCs 对 4 种牧草幼根生物量积累的影响均达到极显著水平 ($P < 0.01$)。对披碱草幼根鲜重的抑制作用最大, 为 65.67%; 对冰草幼根鲜重的抑制作用最小, 为 44.44%。对于干重而言, 损伤冷蒿 VOCs 对冰草的抑制作用最大, 为 71.43%; 对苏丹草的抑制作用最小, 为 44.70% (表 2)。

从图 5 可以看出, 对照的中柱组织结构发育完整, 木质部、韧皮部、形成层、凯氏带清晰可辨, 而损伤冷蒿 VOCs 处理后, 各部分分化发育受到不同程度的影响, 具体表现为草木樨的整个中柱结构模糊, 没有木质部、韧皮部与形成层的分化; 苏丹草、披碱草和冰草的凯氏带发育不完整, 同时苏丹草和披碱草中柱内结构分化不清晰。

表 2 冷蒿 VOCs 对幼根生物量的影响
Table 2 Effects on the mass of roots with VOCs from *A. frigida*

项目 Item		Ms	Ss	Ed	Ac
根鲜重 Fresh mass of roots/mg	CK	9.32 ± 0.19	21.81 ± 1.01	7.50 ± 0.47	2.60 ± 0.87
	TAd	3.20 ± 0.46 **	9.32 ± 0.50 **	2.74 ± 0.59 **	1.44 ± 0.35 **
根干重 Dry mass of roots/mg	CK	0.76 ± 0.12	2.41 ± 0.55	0.86 ± 0.04	0.62 ± 0.03
	TAd	0.29 ± 0.02 **	1.33 ± 0.44 **	0.31 ± 0.06 **	0.18 ± 0.01 **

TAd: 损伤冷蒿 VOCs 处理

3 讨论

植物在损伤早期主要释放大量的脂肪氧合酶衍生的 VOCs^[17], 又被称为 C₆ 绿叶挥发物 (green leaf volatiles, GLVs)^[18], 如 2-己烯醇、3-己烯醇、2-己烯醛、3-己烯醛等物质, 能引诱草食性昆虫的天敌, 但这种引诱作用在损伤形成后很快消失; 此外萜烯类碳氢化合物 (如 α-蒎烯、香叶烯、石竹烯) 也大量释放, 随着危害的继续, 早期阶段释放很少的其它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^[19]。通过比较未损伤与损伤冷蒿 VOCs 成分发现, 冷蒿在损伤后释放大量的己醛、己醇类的脂肪酸衍生物, 如 3-己烯醇、己醇、顺-3-己烯醛、2-己烯醛, 其含量分别达到 2.81%、0.50%、1.15%、1.34%; 同时释放 (1R,4R)-(+) -对-薄荷 2,8-二烯、柏木烯、4(14),11-桉叶双烯等新的萜烯物质 (表 1)。

在人工草场中, 多年生菊科杂草细叶亚菊 (*Alania tenuifolia*) 地上部分挥发油的有效成分是樟脑、桉树脑、α-蒎烯等化合物, 此 3 种单体处理垂穗披碱草 (*Elymus nutans*), 使植株叶片中的硝酸还原酶活性降低, 叶绿素含量相应减少^[20]。马瑞君等^[8]研究表明, 萜类化合物是黄帚橐吾 (*Ligularia virgaurea*) 的主要化感活性物质, 并通过挥发途径释放后影响中羊茅 (*Festuca sinensis*)、大雀麦 (*Bromus magnus*)、垂穗披碱草、早熟禾 (*Poa annua*) 和羊茅 (*F. ovina*) 等 5 种牧草种子萌发及幼苗生长。本研究表明, 桉树脑与樟脑是损伤冷蒿 VOCs 的主要成分, 并且含有一定量的 α-蒎烯, 同时萜烯类化合物是损伤冷蒿 VOCs 的主要物质类型 (表 1), 这些化合物可能是影响根系生长发育的主要化感物质, 同时 α-萜品醇、(E)-乙酸-3-己烯酯、蒎烯与萜品烯等化合物也是损伤冷蒿 VOCs 的主要成分, 这些物质是否也是发挥化感作用的重要成分, 需要通过单体试验进行验证。沈应柏等^[21]提出植物间在进行伤害信息传递时, 并不是一种 VOCs 在单独起作用, 可能是多种 VOCs 共同作用的结果, 是通过“复合信号”来实现信息传递的。损伤冷蒿 VOCs 包括多种成分 (表 1), 不可能是一种物质在进行信息传递, 可能是多种物质组成“复合信号”来传递信息。

植物在生长发育过程中, 根系具有固定植株、吸收并转运水分和无机营养以及合成脱落酸等物质的重要作用。黎华寿等^[22]通过对野外香茅 (*Cymbopogon citratus*) 草丛和密闭容器中香茅 VOCs 的研究发现, 二者均显著的抑制玉米和稗草幼苗根的生长。艾 (*Artemisia lavandulaefolia* DC. Prodr.) 的茎叶在密闭系统中产生的 VOCs 是稗草 (*Echinochloa crusgalli*)、三叶鬼针草 (*Bidens pilosa*) 和青葙 (*Celosia argentea* L.) 幼苗生长的抑制物, 但是对这 3 种植物根长的抑制效果不同; 经水蒸汽蒸馏所得艾的挥发油亦有相同作用^[23]。冷蒿 VOCs 具有抑制萝卜 (*Paphanus sativus*)、绿豆 (*Phaseolus radiatus*)、黄瓜 (*Cucumis sativus*) 和紫花苜蓿 (*Medicago sativa*) 根部生长发育的作用^[10]。这些研究成果与损伤冷蒿 VOCs 抑制牧草幼根伸长生长 (图 3)、须根 (侧根) 发育 (图 4) 以及幼根生物量积累 (表 2) 等结果相类似。

损伤冷蒿 VOCs 抑制了牧草根部中柱组织结构的发育, 使木质部、韧皮部、形成层和凯氏带等结构发育不完全 (图 5), 这与大籽蒿 (*A. sieversiana*) 中的生物碱能抑制羊草 (*Aneurolepidium chinense*) 不定根和髓射线部位形成的凸起个数^[24]的研究结果相类似。由于牧草凯氏带发育不完整, 阻碍了根压形成, 从而影响根系对水分的吸收; 由于韧皮部、形成层和木质部的分化受抑, 从而影响根系发育以及对水分和营养物质的吸收与转运。根部结构的改变最终将使整个植株的生长发育受阻并改变生物量在幼苗不同部位的分配^[10, 22, 25], 但是损伤冷蒿 VOCs 如何改变根部组织结构的分化还需要深入研究。

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^[26], 并且挥发比淋溶的

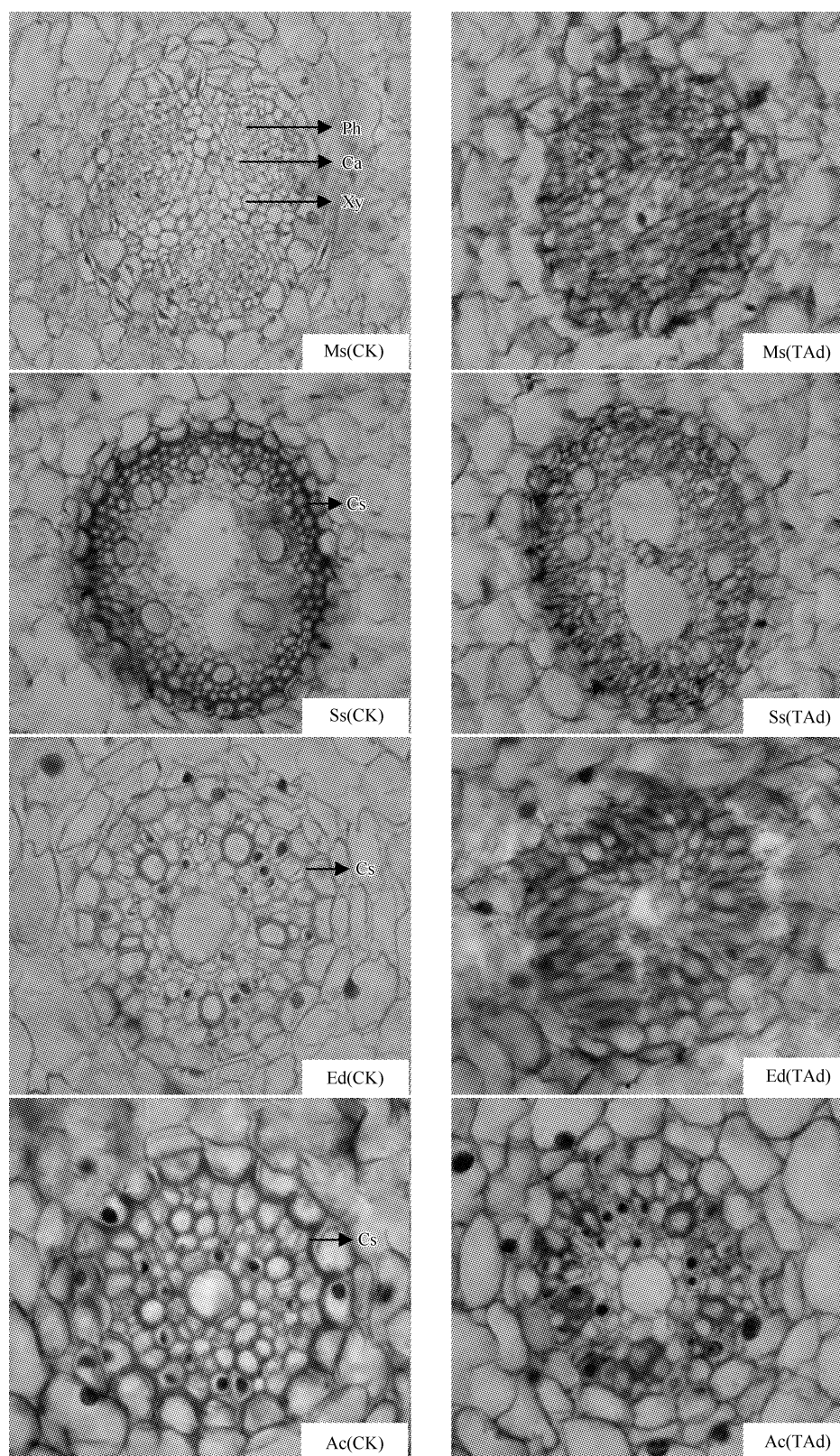


图 5 损伤冷蒿 VOCs 对根部结构的影响

Fig. 5 The effects on root structure with VOCs from damaged *A. frigida*

Ph: 韧皮部; Ca: 形成层; Xy: 木质部; Cs: 凯氏带, 图片放大倍数均为 10×40 倍

作用范围更广。Muller 等^[11-12]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^[8]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。结合冷蒿 VOCs 中存在化感物质、对 4 种植物种子萌发和幼苗生长的化感作用^[10]、损伤冷蒿 VOCs 对 4 种牧草根部长发育的影响以及内蒙古草场退化的现状推断,VOCs 的化感作用在增强冷蒿的生存竞争能力与扩大繁衍中起着不可忽视的作用,可能是造成草场退化以及退化后难于恢复的原因之一。

References:

- [1] Theis N, Lerdau M. The evolution of function in plant secondary metabolites. *International Journal of Plant Sciences*, 2003, 164: 93-102.
- [2] Dudareva N, Negre F. Practical applications of research into the regulation of plant volatile emission. *Current Opinion in Plant Biology*, 2005, 8: 113-118.
- [3] Deng X J, Chen X Y, Du J W. Plant volatiles and their metabolic engineering. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2004, 30(1): 11-18.
- [4] Ballar C L. Keeping up with the neighbors: phytochrome sensing and other signaling mechanisms. *Trends in Plant Science*, 1999, 4: 97-102.
- [5] Kessler A, Baldwin I T. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 2001, 291: 2141-2144.
- [6] Heil M, Bueno J C S. Within-plant signaling by volatiles leads to induction and priming of an indirect plant defense in nature. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 140: 5467-5472.
- [7] Kost C, Heil M. The defensive role of volatile emission and extra floral nectar secretion for Lima bean in nature. *Journal of Chemical Ecology*, 2008, 34: 2-13.
- [8] Ma R J, Wang M L, Zhu X T, Lu X W, Sun K. Allelopathy and chemical constituents of *Ligularia virgaurea* volatile. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(10): 1826-1829.
- [9] Runyon J B, Mescher M C, de Moraes C M. Volatile chemical cues guide host location and host selection by parasitic plants. *Science*, 2006, 313: 1964-1967.
- [10] Zuo Z J, Zhang R M, Zhu J H, Weng G S, Hou P, Gao Y. Effects of volatile organic compounds (VOCs) from *Artemisia frigida* on germination and growth of four plant types. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 2009, 26(1): 76-82.
- [11] Muller C H. The role of chemical inhibition (allelopathy) in vegetational composition. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1966, 93: 332-351.
- [12] Muller C H. Phytotoxins as plant habitat variables. *Recent Advances in Phytochemistry*, 1969, 3: 105-121.
- [13] Wang W, Liu Z L, Hao D Y, Liang C Z. Research on the restoring succession of the degenerated grassland in Inner Mongolia I Basic characteristics and driving force for restoration of the degenerated grassland. *Journal of Plant Ecology*, 1996, 20(5): 449-459.
- [14] Li Y H. 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. *Journal of Plant Ecology*, 1994, 18(1): 68-79.
- [15] Wang Y Z, Zhang R M, Gao Y. Allelopathy effect of extracts from *Artemisia frigida* Willd. on some feeding plants. *Chinese Journal of Grassland*, 2008, 30(2): 47-53.
- [16] Pettersson J, Ninkovic V, Ahmed F E. Volatiles from different barley cultivars affect aphid acceptance of neighboring plants. *Acta Agriculturae Scandinavica. Section B, Soil and Plant Science*, 1999, 49: 152-157.
- [17] Tutlings T C J, Benrey B. Effects of plant metabolites on the behavior and development of parasitic wasps. *Ecoscience*, 1998, 5: 321-333.
- [18] van den Boom C E, van Beek T A, Posthumus M A, de Groot A, Dicke M. Qualitative and quantitative variation among volatile profiles induced by *Tetranychus urticae* feeding on plants from various families. *Journal of Chemical Ecology*, 2004, 30: 69-89.
- [19] Vuorinen T, Nerg A M, Ibrahim M A, Reddy G V P, Holopainen J K. Emission of *Plutella xylostella*-induced compounds from cabbages grown at elevated CO₂ and orientation behavior of the natural enemies. *Plant Physiology*, 2004, 135, 1984-1992.
- [20] Bai X F, Zhang B C. Study of staple composition of *Ajania tenuifolia* oil on inhibition mechanism seedling initial growth of *Elymus nutans*. *Acta Ecologica Sinica*, 1994, 14(2): 223-224.
- [21] Shen Y B, Gao H B. Wounding signal transduction in interplant: signal and perception. *Journal of Fujian College of Forestry*, 2006, 26(1): 92-96.
- [22] Li H S, Huang J H, Zhang X Y, Chen Y F, Yang J, Hei L. Allelopathic effects of *Cymbopogon citratus* volatile and its chemical components. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(4): 763-767.
- [23] Jiang G B, Zeng R S. Allelopathic potentials of volatiles from *Artemisia lavandulaefolia* DC. *Prodr. Ecological Science*, 2006, 25(2): 106-108.
- [24] Li X Y, Piao S J, Tang H P, Wu M H. Effect of alkaloid from *Artemisia sieversiana* flower on the apparatus division of rhizome knot of *Leymus*

chinensis. Chinese Journal of Ecology, 2004, 23(2): 50-54.

- [25] Ninkovic V. Volatile communication between barley plants affects biomass allocation. Journal of Experimental Botany, 2003, 54: 1931-1939.
- [26] Baldwin I T, Halitschke R, Paschold A, von Dahl C C, Preston C A. Volatile signaling in plant-plant interactions: "talking trees" in the genomics era. Science, 2006, 311: 812-815.

参考文献:

- [3] 邓晓军, 陈晓亚, 杜家纬. 植物挥发性物质及其代谢工程. 植物生理与分子生物学学报, 2004, 30(1): 11-18.
- [8] 马瑞君, 王明理, 朱学泰, 鲁先文, 孙坤. 黄芩甙挥发物的化感作用及其主要成分分析. 应用生态学报, 2005, 16(10): 1826-1829.
- [10] 左照江, 张汝民, 朱金胡, 温国胜, 侯平, 高岩. 冷蒿 VOCs 对 4 种植物种子萌发和幼苗生长的影响. 浙江林学院学报, 2009, 26(1): 76-82.
- [13] 王炜, 刘仲龄, 郝敦元, 梁存柱. 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动力. 植物生态学报, 1996, 20(5): 449-459.
- [14] 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. 植物生态学报, 1994, 18(1): 68-79.
- [15] 王玉芝, 张汝民, 高岩. 冷蒿浸提液对几种饲用植物的化感作用. 中国草地学报, 2008, 30(2): 47-53.
- [20] 白雪芳, 张宝琛. 细叶亚菊挥发油主要化学成分对垂穗披碱草初期生长抑制机理的研究. 生态学报, 1994, 14(2): 223-224.
- [21] 沈应柏, 高海波. 植株间伤害信息的传递: 信号分子及感受机制. 福建林学院学报, 2006, 26(1): 92-96.
- [22] 黎华寿, 黄京华, 张修玉, 陈玉芬, 杨军, 黑亮. 香茅天然挥发物的化感作用及其化学成分分析. 应用生态学报, 2005, 16(4): 763-767.
- [23] 江贵波, 曾任森. 艾的挥发性物质化感作用研究. 生态科学, 2006, 25(2): 106-108.
- [24] 李新宇, 朴顺姬, 唐海萍, 吴梅花. 大籽蒿花中生物碱类化感物质对羊草根茎节器官分化的影响. 生态学杂志, 2004, 23(2): 50-54.