

植物挥发性气体 (VOCs) 研究进展*

杨伟伟¹ 李振基^{1**} 安钰² 谢清清¹ 赵玉强¹ 沈应柏²

(¹ 厦门大学生命科学学院, 福建厦门 361005; ² 北京林业大学生命科学学院, 北京 100083)

摘要 植物挥发性气体 (VOCs) 在植物-植食性昆虫-天敌三级营养关系、植物间信息传递及适应性改变上都发挥着重要作用。植物释放 VOCs 具特异性、系统性、时序性与节律性等特点, VOCs 主要在寄主选择行为、产卵行为、求偶行为、引来昆虫天敌干涉等方面影响植食性昆虫。VOCs 介导的植物间信息传递作用包括 4 个过程: “释放者”植物合成及释放气体、气体在空气中的运输、气体在植物表面的吸附及“接收者”植株对气体信号的感知。收集 VOCs 的方法主要有吸附-溶剂洗脱法和吸附-热脱附法。

关键词 植物挥发性气体 (VOCs); 营养关系; 信息传递

中图分类号 Q948.15 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2008)08-1386-07

Plant volatile organic compounds (VOCs): A review. YANG Wei-wei¹, LI Zhen-ji¹, AN Yu², XIE Qing-qing¹, ZHAO Yu-qiang¹, SHEN Ying-bai² (¹ College of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen 361005, Fujian, China; ² College of Life Sciences, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2008, 27(8): 1386-1392

Abstract: Plant volatile organic compounds (VOCs) play important roles in three levels of trophic relationship of plant-herbivore-natural enemy, volatile signaling in plant-plant interactions, and changes of plant adaptability. The emission of VOCs has the traits of specificity, systematicness, time-dependence, and rhythmicity. VOCs affect the behaviors of herbivores in host-choice, oviposition, and courtship, and help predators or parasitoids to locate feeding herbivores. Four steps characterize the transfer of VOCs signals between plants, *i.e.*, signal release from emitter plant, transport, and adsorption and perception by receiver plant. The two methods commonly used for VOCs collection are adsorption-solvent desorption and adsorption-thermal desorption.

Key words: plant volatile organic compounds (VOCs); trophic relationship; signaling interactions

植物进化过程非常复杂,既要招徕昆虫传粉、以不同形式传布种子,又要耐受极端的生态因子、机械损伤、昆虫取食等。在生存繁衍进程中,植物自身发展了很多保护措施,如有效的物理、化学和发育抗性机制。释放挥发性气体 (volatile organic compounds, VOCs) 是植物化学抗性机制的重要方式。虽然小部分 VOCs 可能是代谢废物,但大部分 VOCs 可调节植物的授粉现象并抵御动物伤害 (Baldwin *et al.*, 2006)。人们对 VOCs 在抵御病虫害和其他环境不利因素、吸引害虫天敌、植物间信号传递等方面的研究,日益揭示出其在生态系统中的作用。近年来随着分子生物学理论和技术在化学生态学中的不断应

用,对 VOCs 的研究主要集中在植物和昆虫 2 个方面:植物方面,侧重于 VOCs 成分和数量的变化及生物合成途径蛋白和基因的表达, VOCs 调控的植物间信号传递等;昆虫方面,侧重于对天敌的吸引、昆虫的行为反应和次生物质的毒性机理和生态作用、昆虫唾液成分中的诱导引子等。本文主要对 VOCs 在调控植物间信号传递和“植物-植食性昆虫-天敌”三级营养关系上的研究成果进行总结和回顾,旨在对 VOCs 的认识和研究起到一定的借鉴作用。

1 VOCs 调控的植物间信号传递过程

VOCs 调控的植物间信号传递包括 4 个过程: VOCs 从植物中释放、在空气中运输、气体在植物表面的吸附和接收植株的感知 (图 1) (Baldwin *et al.*, 2006),下面将分别对这 4 个过程进行论述。

* 国家自然科学基金资助项目 (30370275)。

** 通讯作者 E-mail: zhenji@xmu.edu.cn

收稿日期: 2007-12-16 接受日期: 2008-04-09

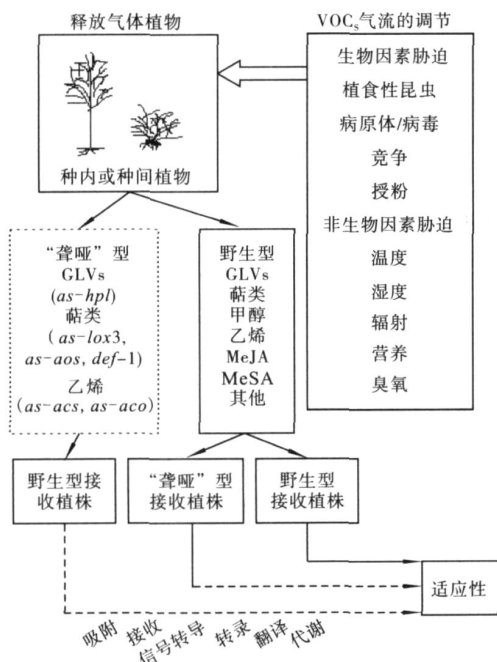


图 1 VOCs调控的植物间信号传递过程示意图 (Baldwin et al, 2006)

Fig 1 Scheme of plant-plant signal interaction mediated by VOCs

1.1 VOCs的合成与释放

目前对 VOCs的研究主要集中在其合成酶及能量来源方面 (Baldwin et al, 2006)。现在对 VOCs主要成分的生化合成途径已基本研究清楚。碳同位素标记表明, VOCs中的一部分 (包括大多数非成环萜烯) 为诱导型化合物 (Paré & Tumlinson, 1997), 另一部分 (包括绿叶气体 (green leaf volatiles, GLVs) 和其他成环萜烯) 为组成型化合物。茉莉酸甲酯 (MeJA) 是茉莉酸 (JA) 的衍生物, JA 由 亚麻酸经过 2 个 18 碳二烯合成而成, 酯氧合酶是该合成途径的关键酶和限速酶。 蒎烯和 石竹烯则是作为毒性物质被预先储存在叶片的腺毛中 (Turlings et al, 1995)。

VOCs的释放有主动和被动 2 种方式: 组成型化合物是植物在受到机械损伤后被动释放的, 而诱导型化合物是植物在受到昆虫为害 (包括由昆虫为害导致的病原体侵染) 后主动释放的 (Preston et al, 2004)。叶片 VOCs的释放同时受到气体自身理化性质的调控, 如在叶片中呈流动状态, 而到大气中呈气体状态; 同时化合物的分子大小及气孔孔径也影响着气体扩散到叶片周围大气 (即植物的顶部空间) 中的速度 (Niinemets et al, 2004)。另外, VOCs

的释放受一系列非生物因素的影响, 如营养、温度、风、紫外线、光子辐射及臭氧照射 (Paschold et al, 2006)。

当植株 (如野生型烟草) 暴露在同种植株或异种植株 (如山艾树) 释放的 VOCs 中, 受到环境胁迫的植株释放的 VOCs, 包括 GLVs, MeJA、水杨酸甲酯 (MeSA)、甲醇、乙烯、萜类及其他成分受到各种生物及非生物因素的影响。如果气体信号被植物接收到, 那么接下来在植物吸附、转录、翻译及代谢等方面会有一系列变化, 而这可能会导致植物在适应功能上的显著变化。将释放气体的野生型植株的反应与“聋哑”型突变体的反应进行比较, 突变体 VOCs 的一种或几种成分是缺失的, 这样研究人员就可以鉴定出在 VOCs 释放者及接收者之间相互关系中起调节作用的化合物。“聋哑”型植株是指与野生型植株相比, 对 VOCs 的一种或几种成分的合成释放或接收感知功能缺陷的突变体植株。

1.2 VOCs在空气中的运输

VOCs释放出来后, 这种潜在的信号必须被运输到接收植物中去。这时运输方向和时间受气温、空气对流、及风 (地面以上的信号运输) 或水 (地面以下的信号运输) 的控制。一些分子量小、挥发性强的化合物, 如乙烯、甲醇、丙烯醛、异丁烯醛及某些单萜, 可通过气孔迅速扩散到大气中去, 且浓度逐渐降低。对这类化合物, 信息传递功能很可能受到释放植株的叶片及接收植株的顶部空间的微环境的限制。而萜烯醇、MeJA、MeSA、GLVs 等分子量、挥发性弱的化合物很可能起着长距离信息传递的作用, 因为它们相对较弱的扩散性保证了信号气体的高浓度, 使到达接收植株的浓度足够诱导防御反应 (Teske & Thistle, 2004)。在运输过程中, VOCs 中的一些成分在空气中会经历一些“加工”过程 (如被氧化等), 这些“加工”一方面使气体在运输过程中浓度降低, 另一方面可导致某些成分被激活 (Kesslemeier et al, 2002)。浓度降低是否起到调节接收植株在防御反应上的作用, 有待深入研究。

1.3 气体在植物表面的吸附

气体的挥发性及接收植物的气孔导度决定了气体在植物表面的吸附速率。气体要通过张开的气孔进入植物体内。在光照情况下, 植物中开放气孔的数量增加, 可以扩大叶肉细胞与 VOCs 的接触面积 (Kesslemeier et al, 2002)。吸附过程中, 气体由大气进入植物体的过程中浓度降低很少, 从而保障了

气体的信号不会在吸附过程中减弱。Rasmann 等 (2005) 曾经在玉米根研究中证实了诱导昆虫的信息的存在, 当倍半萜烯 (E)- β -caryophyllene 从根部进入土壤后, 病原线虫就可据此找到攻击根的玉米根萤叶甲 (*Diabrotica virgifera virgifera*) 的幼虫。

1.4 接收植株对气体信号的感知

VOCs 通过吸附进入植物体内, 会引起植物在转录、翻译及代谢等方面发生一系列变化, 从而产生直接防御和间接防御, 而这或许会导致植物在适应性上的显著变化, 但是只有 VOCs 处于活性状态时才能诱导防御反应。VOCs 中许多成分具有类似于激素的性质, 如 MeSA (Shulaev *et al*, 1997)、GLVs (Arimura *et al*, 2001)、乙烯 (Tschamke *et al*, 2001) 等, 但是这些物质在信息传递过程中如何保持足够的浓度来诱导防御反应尚不清楚。研究发现 VOCs 中特定成分的单独存在可以诱导防御反应, 但移除该成分后的 VOCs 依然可诱导防御反应。Paschold 等 (2006) 研究发现, 把受机械损伤的番茄植株的裂解酶基因去除, GLVs 就不会产生, 但该植株产生的 VOCs 依然可以显著地影响邻近的同种其他植株。对 VOCs 中单一成分的活性与总混合气体活性之间的关系仍待进一步研究。

2 VOCs 在生态系统三级营养关系中的作用

VOCs 不仅仅在植物间传递信号, 在生态系统中的作用也非常重要, 它招徕传粉的昆虫, 影响其寄主选择、产卵行为、择偶行为。研究表明, 植物可以通过给予捕食动物食物奖励吸引捕食动物的到来, 从而给草食动物造成压力, 为化学生态学的研究指出了新的方向。

2.1 植物释放的 VOCs

2.1.1 组成型 VOCs 正常情况下, 植物细胞、组织或器官中的挥发物或其前体中都有 VOCs 的存在, 这些 VOCs 称为组成型 VOCs, 它们一般在昆虫取食后几分钟内就开始释放, 取食结束或移走昆虫后往往很快下降, 主要包括 GLVs 和一些成环的萜烯类物质 (Turlings *et al*, 1998; Arimura *et al*, 2000)。

也有些植物能释放单萜, 如 Mattiacci 等 (1994) 研究孢子甘蓝 (*Brassica oleracea* var. *gemmifera*) 叶片在健康、机械损伤、植食性昆虫取食、昆虫口腔分泌物处理这 4 种情况下释放出的 GLVs 和萜类物质, 发现后 2 种情况下 GLVs 明显增加, 而萜类物质的量在 4 种情况下基本相似。

沈应柏和高海波 (2006) 认为植物在遭受到机械损伤或昆虫取食后释放出的诱导挥发物, 除了具有防御功能外, 还可作为伤害信息在植株间传递, 引起群体诱导抗性的产生。

2.1.2 诱导型 VOCs 此外, 有许多 VOCs 是受昆虫取食诱导后, 由启动基因经一系列酶促反应从头合成的, 这些 VOCs 在昆虫取食几小时后才释放, 且在以后几天内都可以检测到, 主要包括大多数非成环萜烯 (Paré & Tumlinson, 1999)。

在诱导合成的过程中, 有些 VOCs 由昆虫口腔分泌物中的特定成分激活, 昆虫的口腔分泌物中某些成分能够增加 VOCs 的释放量 (Röse & Tumlinson, 2005)。目前已分离出 2 类成分: 一类是蛋白质, Albom 等 (1997) 从甜菜夜蛾 (*Spodoptera exigua*) 口腔反刍液中分离鉴定出一种低分子量的脂肪酸衍生物 N-(17-羟基-亚麻酰基)-L-谷氨酰胺 (N-(17-hydroxylinolenoyl)-L-glutamine), 他们把这种挥发物诱导素命名为 Volicitin。机械损伤的玉米幼苗不会大量释放萜类化合物, 但把含有 Volicitin 的昆虫口腔分泌物涂到玉米伤口处, 玉米就会释放大量与幼虫取食相关的萜类化合物 (Albom *et al*, 1997; Turlings *et al*, 2000)。

另一类是小分子化合物, Mattiacci 等 (1995) 在欧洲粉蝶 (*Pieris brassicae*) 幼虫口腔分泌物中发现一种 葡糖苷酶, 这种酶可诱导甘蓝释放 VOCs, 4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯是昆虫取食所诱导的一种特异性的挥发物。在自然状态下, 它以 葡糖苷的形式储存在植物体内, 当昆虫取食叶片时, 被口腔中的 糖苷酶分解, 并以挥发物形式释放出来。

有的化合物则既可以成为组成型化合物也可以被诱导合成。如乙酸-3-己烯酯是植物受到虫害后普遍释放的一种绿叶气体, 但它在损伤后相当长时间内都可以检测到 (Paré & Tumlinson, 1997; Koch *et al*, 1999)。Mattiacci 等 (1995) 和 McConn 等 (1997) 的研究也证实了这一点。

虫害诱导的 VOCs 种类很多, 包括烯烃、烷烃羧酸和醇类等, 其中占主导地位的是 GLVs 和萜烯 (Gatehouse, 2002)。机械损伤或健康植物一般不产生或只产生少量的萜类物质 (McCall *et al*, 1994), 而在受植食性昆虫取食后, VOCs 往往会包含大量的萜烯类物质 (张瑛和严福顺, 1998)。

2.1.3 VOCs 释放的特异性 对同一种昆虫来说, 当它取食不同类群的植物时, VOCs 的组成及释放

量不同。Takabayashi等(1994)分析了被棉红蜘蛛(*Teranychus urticae*)取食的亲缘关系较远的利马豆(*Phaseolus lunatus*)、黄瓜(*Cucumis sativus*)、苹果(*Malus domestica*)、黄花大蒜芥(*Sisymbrium luteum*)4种植物,发现它们产生的VOCs的组成差别较大。而对于亲缘关系很近的种来说,VOCs的差别比较小,只表现在一些小含量的组分上(Wei *et al*, 2006)。

植物还能分辨同种昆虫不同龄期的幼虫,从而做出不同的反应,如菜豆(*Phaseolus vulgaris*)被成年潜叶蝇与其二龄幼虫为害后诱导释放的VOCs有明显的不同(Wei *et al*, 2006)。

另外,VOCs诱导的量与植物被破坏的程度有关。相同龄期的幼虫,密度越大诱导的量越多(Gouinguén *et al*, 2003);同时破坏力大的取食方式也能诱导较多的VOCs,如玉米中咀嚼式口器的昆虫能诱导大量VOCs,而刺吸式口器的蚜虫基本不诱导VOCs(Turlings *et al*, 1998)。

2.1.4 VOCs释放的系统性 一般来讲,VOCs的释放具有系统性,即植物体在遭受虫害后不仅受损伤部位,而且整株植物都会有VOCs的释放,从而对植食性昆虫的为害做出系统性的反应。Karban和Carey(1984)发现棉花被叶螨为害后长出的新生组织对同一种螨也具有很强的抗性。玉米和棉花植株在遭受虫害后,其同株上的健康叶也能产生VOCs,以萜烯类物质为主,这些萜烯是从头合成的(Turlings & Tumlinson, 1992; Röse *et al*, 1996; Paré & Tumlinson, 1998)。Famer和Ryan等(1990)用番茄做的实验得出类似的结论。

2.1.5 VOCs释放的节律性 释放诱导型化合物的植物在昆虫取食后,同一部位不同时间所释放的VOCs组成不同。如玉米被取食后,几分钟后就释放六碳醇醛,其含量在损伤结束后迅速下降;接着是早期释放萜烯类,包括芳樟醇、3E-4,8-dimethyl-1,3,7-nonatriene等;然后是吲哚和后期释放的萜烯类,包括石竹烯(carryophellene), TMT[(3E, 7E)-4,8,12-trimethyl-1,3,7,11-tridecatetraene]等(Turlings *et al*, 1998)。

Loughrin等(1994)发现甜菜叶蛾(*Spodoptera exigna*)取食棉花后诱导产生的开环式萜烯(罗乐烯、蛇麻烯等)的释放具有明显的昼夜节律性,且移走昆虫后这种节律性依然保持。合作杨(*Populus simonii* × *pyramidalis*)受到杨扇舟蛾(*Clostera ana-*

choreta)幼虫取食后,植物体内的萜烯合成酶基因的表达也具有昼夜节律性的特点(胡增辉, 2007)。这种节律性产生的机理可能包括糖苷键的断裂(Mattacci *et al*, 1995)、并发生酸催化的醇脱氢反应使萜烯类碳氢化合物增多(Engel & Tressl, 1983),也可能是植食性昆虫的侵害诱导出一系列萜烯合成酶,有待于进一步的探究。

不同时间的VOCs成分变化暗示了植食性昆虫在植物上停留时间的长短,同时VOCs有昼夜节律的释放对于一些夜间活动的昆虫具有特殊意义,可见VOCs在植物-昆虫生态系统中发挥重要作用(Takabayashi *et al*, 1994; Honda *et al*, 1998; Koch *et al*, 1999)。

2.2 VOCs对植食性昆虫的影响

植食性昆虫取食可诱导植物产生富含萜烯类物质的VOCs,而这种VOCs反过来又会影响植食性昆虫的种种行为活动,具体体现在幼虫寄主选择、成虫产卵行为、求偶行为等方面,和植食性昆虫的整个生命周期联系紧密(Reddy & Guerrero, 2004; 黄翠虹, 2006)。

2.2.1 幼虫寄主选择行为 昆虫为害后的植物散发大量的VOCs,而这也使植物更加暴露在众多昆虫的感知范围内。VOCs会吸引同种昆虫,也能排斥潜在的异种昆虫。研究表明,二斑叶螨(*Tetranychus urticae*)偏爱被同种所光顾过的黄瓜,而避开被西花蓟马(*Frankliniella occidentalis*)所光顾过的黄瓜(Pallini *et al*, 1997)。玉米(*Zea mays*)被草地粘虫(*Spodoptera frugiperda*)幼虫咬食6h后释放出芳樟醇,能够吸引同种的幼虫(Carroll *et al*, 2006)。

2.2.2 成虫产卵行为 大部分鳞翅目成虫都避免在大量散发VOCs的植物叶上产卵。烟草(*Nicotiana tabacum*)受损伤后,在夜间释放(E)-2-hexenal (Z)-3-hexenyl butyrate, (Z)-3-hexenyl isobutyrate, (Z)-3-hexenyl acetate, (Z)-3-hexenyl tiglate等化合物,以排斥烟蚜夜蛾(*Heliothis virescens*)、谷实夜蛾(*Helicoverpa zea*)、烟草天蛾(*Manduca sexta*)产卵。部分绿叶气体只在夜间释放,这对鳞翅目昆虫的雌性成虫在夜间寻找产卵场所具有重要的信号意义(de Moraes *et al*, 2001)。与幼虫相比,成虫的活动能力较强,搜寻合适寄主的范围比较大,避免散发大量VOCs的植物,可以尽量避免自己的后代与潜在竞争者发生竞争,减少被天敌袭击的可能。

2.2.3 求偶行为 昆虫能利用植物的次生物质作

为寻找配偶的化学信号。植物 VOCs 中的信息素能和昆虫的性信息素共同作用加强聚集效应,一些 GLVs 能增强昆虫对性信息素的反应 (Reddy & Guerrero, 2004),如瘦蜂 (*Antistrophus rufus*) 能够改变寄主 VOCs 的配比,雄蜂利用 VOCs 作为性信息素,来寻找匿藏在植物虫瘿中的雄虫 (Tooker *et al.*, 2002)。

2.3 VOCs 对昆虫天敌的吸引

在植物植食性昆虫天敌三级营养关系, VOCs 主要起吸引天敌控制植食性昆虫的作用。VOCs 使植物的次生代谢物总量大为增加,并且有很多新的代谢物出现,它为天敌提供了一个可靠的、便于探测的信号 (Turlings *et al.*, 1995),发挥着间接防御功能。

单独的红蛛螨 (*Tetranychus ludeni*) 的气味并不吸引它的天敌普通草蛉 (*Chrysoperla carnea*),而被红蛛螨感染的茄子、黄秋葵和胡椒释放的 VOCs 则能够强烈的吸引普通草蛉 (Reddy, 2002)。有的植物释放的 VOCs 在吸引天敌的同时,也可抑制植食性昆虫的产卵量,同时发挥间接和直接防御的功能。野生烟草 (*Nicotiana attenuata*) 释放的 VOCs 能够吸引寄生性昆虫,同时还可使植食性昆虫的产卵量减少 90% (Kessler & Baldwin, 2001)。

植物遭受虫害后释放的 VOCs 包含了多种信息,包含昆虫的种类、龄期和密度等信息。最近的研究还发现,天敌能够根据 VOCs 来鉴定特定的植食性昆虫的种类 (de Moraes *et al.*, 1998)。同一种植物对不同植食性昆虫做出的反应为天敌提供不同的信息,这些信息在 VOCs 中有 2 种编码方式:一种是诱导化学成分的不同,另一种是相同化学成分不同的配比。虫害后植物释放的 VOCs 由于具有很高的浓度,传播范围比较广,比植食性昆虫的粪便气味能够传播更大的范围,对天敌来说具有更高的“可探测性”(张瑛和严福顺, 1998)。

植物通过光合作用所固定的碳有 36% 用于挥发性气体的释放 (Kesselmeier *et al.*, 2002)。这些挥发性气体在利用动物传粉与防御动物取食方面起着智能调节作用,这充分表明了植物与植物之间、植物与较高营养级动物之间的通讯水平 (Dicke *et al.*, 2003)。近年来,植物能否知道草食动物攻击的到来成为化学生态学研究的焦点 (Baldwin *et al.*, 2006)。不仅受草食动物直接影响的植物次生代谢物受到关注,通过给予捕食动物以食物奖励给草食

动物造成压力 (Heil & Kost, 2006) 或通过挥发 VOCs 帮助捕食动物和寄生蜂确定草食动物的位置 (Choh *et al.*, 2004; Ruther & Kleier, 2005) 也受到关注。

3 VOCs 的收集和分析方法

选择合适的方法收集 VOCs 是进一步分析的基础。吸附溶剂洗脱法已成为最普遍使用的一种方法 (D'Alessandro & Turlings, 2006)。常用的吸附剂有活性炭、Anasorb 747、硅胶、碳分子筛及多孔聚合物如 Chromosorb, Tenax, Super Q 等;常用的洗脱气体的溶剂是二氯甲。VOCs 中各化合物的性质差异明显,在收集时需要使用一种以上的吸附剂。

吸附热脱附法可以通过合理的温度设置脱附掉吸附剂吸附的 VOCs 中的所有成分,近年来也已在林业大学等得到广泛使用 (杨迪等, 2003; 张凤娟等, 2006; 胡永建等, 2007)。

利用固相微萃取技术 (SPME) 研究活体生物样品 (包括植物 VOCs) 也越来越受到欢迎。它有许多优点:如简单的样品处理、日益提高的可靠性、可选择性、灵敏性及分析时间的缩短。不过它也有弊端:样品在分析处理完后就失去了,不能应用于 GC-EAD、生物测定或是分离等进一步的分析 (Vas & Vitek, 2004)。由于 VOCs 的合成及释放具有很强的动态变化性,质子转化质谱仪 (PTR-MS) 等新技术的出现实现了对 VOCs 的快速取样及适时分析 (1 s/测 1 次) (Steghs *et al.*, 2004)。这些常用的方法主要是收集分析植物地上部分释放的 VOCs,对地下部分 VOCs 的合适方法及设备较少,目前常用的方法是利用根分泌物的抽提物 (Nguyen, 2003)。因此,发展、发明新的技术设备,选择合适的取样、分析方法及不同技术之间的联用是研究 VOCs 的基础和关键。

4 展 望

基于以上分析,对 VOCs 的进一步研究工作应从以下几方面开展:

1) 植食性昆虫口腔分泌物中活性因子与 VOCs 合成及释放之间的关系。

2) 对 VOCs 在植物间信息传递中的作用,在实验室中主要用到密闭或是空气流动性很小的装置,而在野外试验中,由于在实验方法、排除环境因子 (如临近其他树种、温度、光照、风等) 的干扰等方面经验及技术不足,当前这方面的研究相对滞后。

3) VOCs释放出来后在运输过程中怎样保持一定的浓度,在空气中是否处于活性状态。

4)若 VOCs中的一部分成分在空气中无活性,那它进入植物体内怎样转变为活性状态。

5) VOCs中单一成分生态功能与总混合气体功能之间的关系。

参考文献

- 黄翠虹. 2006 亚洲玉米螟取食对玉米次生代谢物质的诱导研究(博士学位论文). 北京: 北京大学.
- 胡永建, 任琴, 金幼菊, 等. 2007. 马尾松(*Pinus massoniana*)、湿地松(*Pinus elliottii*)挥发性化学物质的昼夜节律释放. 生态学报, **27**(2): 565-570.
- 胡增辉. 2007. 合作杨苗木诱导抗性产生的生理生化基础研究(博士学位论文). 北京: 北京林业大学.
- 沈应柏, 高海波. 2006. 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, **26**(1): 92-96.
- 杨迪, 李庆, 胡增辉, 等. 2003. 损伤与邻近健康复叶槭植株内脱落酸和茉莉酸含量变化. 北京林业大学学报, **25**(4): 35-38.
- 张凤娟, 金幼菊, 陈华君, 等. 2006. 光肩星天牛对4种不同槭树科寄主植物的选择机制. 生态学报, **26**(3): 870-877.
- 张瑛, 严福顺. 1998. 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, **41**(2): 204-213.
- Albom HT, Turlings TCJ, Jones TH, et al. 1997. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. *Science*, **276**: 945-949.
- Arimura GI, Ozawa R, Shimoda T, et al. 2000. Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in Lima bean leaves. *Nature*, **406**: 512-515.
- Arimura GI, Ozawa R, Horiuchi JI, et al. 2001. Plant-plant interactions mediated by volatiles emitted from plants infested by spider mites. *Biochemical Systematics and Ecology*, **29**: 1049-1061.
- Baldwin IT, Halitschke R, Paschold A, et al. 2006. Volatile signaling in plant-plant interactions: "Talking trees" in the genomics era. *Science*, **311**: 812-815.
- Carroll MJ, Schmelz EA, Meagher RL. 2006. Attraction of *Sporoptera frugiperda* larvae to volatiles from herbivore-damaged maize seedlings. *Journal of Chemical Ecology*, **32**: 1911-1924.
- Choh Y, Shimoda T, Ozawa R, et al. 2004. Exposure of lima bean leaves to volatiles from herbivore-induced conspecific plants results in emission of carnivore attractants: Active or passive process? *Journal of Chemical Ecology*, **30**: 1305-1317.
- D'Alessandro M, Turlings TCJ. 2006. Advances and challenges in the identification of volatiles that mediate interactions among plants and arthropods. *The Analyst*, **131**: 24-32.
- de Moraes CM, Lewis WJ, Paré PW, et al. 1998. Herbivore infested plants selectively attract parasitoids. *Nature*, **393**: 570-574.
- de Moraes CM, Mescher MC, Tumlinson JH. 2001. Caterpillar-induced nocturnal plant volatiles repel conspecific females. *Nature*, **410**: 577-580.
- Dicke M, Agrawal AA, Bruin J. 2003. Plants talk, but are they deaf? *Trends in Plant Science*, **8**: 403-405.
- Engel KH, Tressl R. 1983. Formation of aroma components from non-volatile precursors in passion fruit. *Journal of Agriculture and Food Chemistry*, **31**: 998-1002.
- Famer EE, Ryan CA. 1990. Intraplant communication: Airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase in plant leaves. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **87**: 7713-7716.
- Gatehouse JA. 2002. Plant resistance towards insect herbivores: A dynamic interaction. *New Phytologist*, **156**: 145-169.
- Gouinguénès S, Alborn H, Turlings TCJ. 2003. Induction of volatile emissions in maize by different larval instars of *Sporoptera littoralis*. *Journal of Chemical Ecology*, **29**: 145-162.
- Heil M, Kost C. 2006. Priming of indirect defences. *Ecology Letters*, **9**: 813-817.
- Honda K, Omura H, Hayashi N. 1998. Identification of floral volatiles from *Ligustrum japonicum* that stimulate flower-visiting by cabbage butterfly, *Pieris rapae*. *Journal of Chemical Ecology*, **24**: 2167-2180.
- Karban R, Carey JR. 1984. Induced resistance of cotton seedlings to mites. *Science*, **225**: 53-54.
- Kessler A, Baldwin IT. 2001. Defensive function of herbivore-induced plant volatiles in nature. *Science*, **291**: 2141-2144.
- Kesselmeier J, Ciccioli P, Kuhn U, et al. 2002. Volatile organic compound emissions in relation to plant carbon fixation and the terrestrial carbon budget. *Global Biogeochemical Cycles*, **16**: 1126.
- Koch T, Krumm T, Jung V, et al. 1999. Differential induction of plant volatile biosynthesis in the bean by early and late intermediates of the octadecanoid-signaling pathway. *Plant Physiology*, **121**: 153-162.
- Loughrin JH, Manukina A, Heath RR, et al. 1994. Diurnal cycle of emission of induced volatile terpenoids by herbivore-injured cotton plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **91**: 11836-11840.
- Mattiacci L, Dicke M, Posthumus MA. 1994. Induction of parasitoid attracting synomone in brussels sprouts plants by feeding of *Pieris brassicae* larvae: Role of mechanical damage and herbivore elicitor. *Journal of Chemical Ecology*, **20**: 2229-2247.
- Mattiacci L, Dicke M, Posthumus MA. 1995. β -glucosidase: An elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host searching parasitic wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **92**: 2036-2040.
- McConn M, Creelman RA, Bell E, et al. 1997. Jasmonate is essential for insect defense in Arabidopsis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **94**: 5473-

- 5477.
- McCall PJ, Turlings TCJ, Loughrin J, *et al* 1994. Herbivore-induced volatile emissions from cotton (*Gossypium hirsutum* L.) seedlings *Journal of Chemical Ecology*, **20**: 3039-3050.
- Nguyen C. 2003. Rhizodeposition of organic C by plant: Mechanisms and controls *Agronomy*, **23**: 375-396.
- Nimemets Ü, Loreto F, Reichstein M. 2004. Physiological and physico-chemical controls on foliar volatile organic compound emissions *Trends in Plant Science*, **9**: 180-186.
- Paré PW, Tumlinson JH. 1997. De Novo biosynthesis of volatiles induced by insect herbivory in cotton plants *Plant Physiology*, **114**: 1161-1167.
- Paré PW, Tumlinson JH. 1998. Cotton volatiles synthesized and released distal to the site of insect damage *Phytochemistry*, **47**: 521-526.
- Paré PW, Tumlinson JH. 1999. Plant volatiles as a defense against insect herbivores *Plant Physiology*, **121**: 325-331.
- Pallini A, Janssen A, Sabelis M. 1997. Odour-mediated responses of phytophagous mites to conspecific and heterospecific *Oecologia*, **110**: 179-185.
- Paschold A, Halitschke R, Baldwin IT. 2006. Using mute plants to translate volatile signals *Plant Journal*, **45**: 275-291.
- Preston CA, Laue G, Baldwin IT. 2004. Plant-plant signaling: Application of trans- or cis-methyl jasmonate equivalent to sagebrush releases does not elicit direct defenses in native tobacco *Journal of Chemical Ecology*, **30**: 2193-2214.
- Rasmann S, Kollner TG, Degenhardt J, *et al* 2005. Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots *Nature*, **434**: 732-737.
- Reddy GVP. 2002. Plant volatiles mediate orientation and plant preference by the predator *Chrysoperla carnea* Stephens (Neuroptera: Chrysopidae). *Biological Control*, **25**: 49-55.
- Reddy GVP, Guerrero A. 2004. Interactions of insect pheromones and plant semiochemicals *Trends in Plant Science*, **9**(5): 253-261.
- Röse USR, Manukina A, Heath RR, *et al* 1996. Volatile semiochemicals released from undamaged cotton leaves: A systemic response of living plants to caterpillar damage. *Plant Physiology*, **111**: 487-495.
- Röse USR, Tumlinson JH. 2005. Systemic induction of volatile release in cotton: How specific is the signal to herbivory. *Planta*, **222**: 327-335.
- Ruther J, Kleier S. 2005. Plant-plant signaling: Ethylene synergizes volatile emission in *Zea mays* induced by exposure to (Z)-3-hexen-1-ol *Journal of Chemical Ecology*, **31**: 2217-2222.
- Shulaev V, Silverman P, Raskin I. 1997. Airborne signaling by methyl salicylate in plant pathogen resistance *Nature*, **385**: 718-721.
- Steeghs M, Bais HP, Gouw JD, *et al* 2004. Proton-transfer-reaction mass spectrometry as a new tool for real time analysis of root-secreted volatile organic compounds in *Arabidopsis* *Plant Physiology*, **135**: 47-58.
- Takabayashi J, Dicke M, Posthumus MAV. 1994. Volatile herbivore-induced terpenoids in plant-mite interactions: Variation caused by biotic and abiotic factors *Journal of Chemical Ecology*, **20**: 1329-1354.
- Teske ME, Thistle HW. 2004. A library of forest canopy structure for use in interception modeling *Forest Ecology and Management*, **198**: 341-350.
- Tooker JF, Koenig WA, Hanks LM. 2002. Altered host plant volatiles are proxies for sex pheromones in the gall wasp *Antistrophus nufus* *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **99**: 15486-15491.
- Tschamtké T, Thiessen S, Dolch R, *et al* 2001. Herbivory induced resistance and interplant signal transfer in *Alnus glutinosa* *Biochemical Systematics and Ecology*, **29**: 1025-1047.
- Turlings TCJ, Tumlinson JH. 1992. Systemic release of chemical signals by herbivore-injured corn *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **89**: 8399-8402.
- Turlings TCJ, Lengwiler UB, Bemasconi ML, *et al* 1998. Timing of induced volatile emission in maize seedlings *Planta*, **207**: 146-152.
- Turlings TCJ, Loughrin JH, Röse USR, *et al* 1995. How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **92**: 4169-4174.
- Turlings TCJ, Alborn HT, Loughrin JH, *et al* 2000. Volicitin, an elicitor of maize volatiles in oral secretion of *Spodoptera exigua*: Isolation and bioactivity. *Journal of Chemical Ecology*, **26**: 189-202.
- Vas G, Václavík K. 2004. Solid-phase microextraction: A powerful sample preparation tool prior to mass spectrometric analysis *Journal of Mass Spectrometry*, **39**: 233-254.
- Wei JN, Zhu J, Kang L. 2006. Volatiles released from bean plants in response to agromyzid flies *Planta*, **224**: 279-287.

作者简介 杨伟伟,女,1982年生,硕士研究生。主要从事化学生态学研究。E-mail: wei500608@163.com

责任编辑 魏中青