

不同氮素水平下冬小麦叶片酚酸类物质 代谢对 FACE 的响应*

曹际玲^{1,2} 朱建国¹ 马红亮^{1,2} 朱春梧^{1,2} 颜建¹
曾青^{1**} 寇太记^{1,2} 谢祖彬¹

(1. 中国科学院南京土壤研究所土壤与农业可持续发展国家重点实验室 南京 210008;
2. 中国科学院研究生院 北京 100080)

摘要 利用开放式空气 CO₂ 浓度升高(Free Air Carbon-dioxide Enrichment, FACE)平台,研究了低氮(LN)和常氮(NN)水平下,大气 CO₂ 浓度升高对冬小麦叶片酚酸类物质代谢的影响。结果表明,CO₂ 浓度升高对小麦叶片水杨酸、对羟基苯甲酸、肉桂酸、阿魏酸和香草酸含量的影响随供氮水平的不同而有所差异。低氮下小麦通过提高叶片苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性(30.1%)而使其含量均显著增加,增幅分别达 33.7%、119.6%、26.7%、39.9%和 28.6%;而常氮下 PAL 活性和酚酸类含量变化均未达显著水平。可见,大气 CO₂ 浓度升高对冬小麦酚酸类物质代谢的影响受氮水平的调控,在未来 CO₂ 浓度升高条件下,选择适宜的施肥水平将显得更为重要。此外,总酚含量与水杨酸、对羟基苯甲酸、肉桂酸、阿魏酸和香草酸等含量变化趋势基本一致,且总酚含量变化的 79.6%~151.4%是由这几种酚酸含量变化引起的,说明 CO₂ 浓度升高使水杨酸、对羟基苯甲酸、肉桂酸、阿魏酸和香草酸等含量增加是总酚含量增加的直接原因。低氮条件下大气 CO₂ 浓度升高将通过改变酚酸类物质代谢而间接影响小麦与伴生杂草的关系。

关键词 CO₂ 浓度升高 氮水平 小麦 化感物质 总酚 酚酸类物质 苯丙氨酸解氨酶(PAL)
中图分类号: Q948.11 **文献标识码:** A **文章编号:** 1671-3990(2009)05-0837-05

Effect of Free Air CO₂ Enrichment (FACE) on phenolic acid metabolism in winter wheat leaf under different nitrogen levels

CAO Ji-Ling^{1,2}, ZHU Jian-Guo¹, MA Hong-Liang^{1,2}, ZHU Chun-Wu^{1,2},
YAN Jian¹, ZENG Qing¹, KOU Tai-Ji^{1,2}, XIE Zu-Bin¹

(1. State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; 2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China)

Abstract Effect of elevated $p\text{CO}_2$ on phenolic acid metabolism in the leaves of winter wheat under low N (150 kg·hm⁻²) and normal N (250 kg·hm⁻²) levels was determined via FACE. The results show different impacts of elevated $p\text{CO}_2$ on the contents of salicylic acid, p-Hydroxybenzoic acid, cinamic acid, ferulic acid and vanillic acid, as well as phenylalanine ammonialyase (PAL) activity in winter wheat leaves under low N and normal N levels. At low N level, salicylic acid, p-Hydroxybenzoic acid, cinamic acid, ferulic acid and vanillic acid are respectively significantly enhanced by 33.7%, 119.6%, 26.7%, 39.9% and 28.6% due to 30.9% increase in phenylalanine ammonialyase activity under elevated $p\text{CO}_2$. This, however, does not change significantly under normal N level. Hence the influence of elevated $p\text{CO}_2$ on phenolic acid metabolism in winter wheat leaf depends on N supply. It is highly important to determine appropriate fertilization rate in elevated CO₂ conditions. Furthermore, total phenol content shows the same variation trend as that of salicylic acid, p-Hydroxybenzoic acid, cinamic acid, ferulic acid and vanillic acid; and 79.6%~151.4% total phenol variation is caused by these acids changes. It then suggests that total phenol content increase in winter wheat leaf is partly

* 国家自然科学基金面上项目(30470334, 30770408)、国家自然科学基金重点项目(40231003)、中国科学院创新方向项目(KZXC3-SW-440)、国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2002CB412502)资助

** 通讯作者: 曾青(1971-), 女, 汉, 副研究员, 硕士生导师, 主要从事作物生理生态学研究。E-mail: qzeng@issas.ac.cn
曹际玲(1986-), 女, 硕士研究生, 主要从事作物生理生态学研究。E-mail: jlcao2008@163.com

收稿日期: 2008-10-18 接受日期: 2009-03-12

accounted for enhanced phenolic acid metabolism under elevated $p\text{CO}_2$. Under low N level, the rise in atmospheric CO_2 may indirectly affect wheat-weed relationship by changing phenolic acid metabolism.

Key words Elevated CO_2 , Nitrogen level, Winter wheat, Allelochemicals, Total phenol, Phenolic acid, Phenylalanine ammonia-lyase (PAL)

(Received Oct. 18, 2008; accepted March 12, 2009)

由于森林砍伐、化石燃料燃烧等人类活动的影响, 大气 CO_2 浓度已从工业革命前的 $280 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 升高至目前的 $379 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 左右, 并继续以每年 $1\sim 2 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 的速率增加, 据 IPCC 预测, 到 21 世纪末大气 CO_2 浓度将升高至 $700 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ [1,2]。大气 CO_2 浓度升高能提高植物的净光合速率 [3,4], 增加碳水化合物在植物体内的积累量, 并进一步导致同化物在体内的分配发生变化 [5], 同时还将改变氮的代谢过程, 减少植物叶片氮含量 [6], 增加氮在叶鞘和根中的分配, 打破植株的碳、氮代谢平衡。根据碳素营养平衡假说 [7], Strain、Bazzaz 和 Lambers 推断大气 CO_2 浓度升高使合成的含碳次生代谢物 (Carbon-based secondary compounds, CBSC) 增多, 如酚酸类化合物 [8,9]。

酚酸类化合物是植物体内由碳水化合物代谢衍生形成的一类次生代谢产物, 其总含量与植物的化感效应呈正比 [10], 并在植物与周围生物之间发挥着重要作用。Roshchina 等 [11] 研究认为肉桂酸及其衍生物能抑制周围生物的三磷酸腺苷合成酶 (ATPase) 活性, 使其能量释放与物质运转受阻。何华勤和林文雄 [12] 也发现酚类化合物不仅能影响靶标杂草的保护酶系统, 使其活性降低, 而且还会引起靶标杂草 ATPase 和 α -淀粉酶活性下降, 使靶标杂草生长发育不良。近年来关于 CO_2 浓度升高对植物酚酸类化合物释放的影响已经开展了一些研究。Penuelas 等 [13] 研究发现高浓度 CO_2 下小麦灌浆期旗叶内酚类化合物含量明显高于对照, 松树叶片的酚类化合物呈下降趋势, 而橙树无明显变化。Estiarte 等 [14] 也发现开放式 CO_2 浓度升高 (FACE) 条件下小麦旗叶内类黄酮 (酚类化合物) 含量显著增加。魏胜林 [15] 在大棚栽培条件下研究了不同 CO_2 浓度对亚洲型黄花多头切百合两种化感物质的影响, 发现 CO_2 浓度在一定范围内升高可以显著增加切百合多酚和类黄酮含量。另外, 植物体内酚类化合物含量还受营养水平等多种因素影响 [16]。Julkunen 等 [17] 指出低营养条件下 CO_2 浓度升高使柳树叶片稳态酚酸类化合物含量增加而动态酚酸类化合物呈下降趋势。Carlos 等 [18] 研究认为低氮处理下 CO_2 浓度升高使转基因棉花酚酸类物质含量显著增加。Fajer 等 [19] 则发现高营养水平下长叶车前含碳次生代谢物 (CBSC) 含量明显高于低营养水平, 随 CO_2 浓度升高呈下降趋势。氮素作为植物

所需的大量元素, 直接影响光合、呼吸等基本代谢, 在植物对 CO_2 浓度升高的响应方面有重要作用 [20]。因此进一步研究不同施氮水平下 CO_2 浓度升高对酚酸类物质代谢的影响及其变化机制具有重要意义。

本试验采用中国稻麦轮作 FACE 平台研究了不同氮素水平下冬小麦叶片酚酸类物质代谢对 FACE 的响应, 这不仅有助于深入了解田间条件下 CO_2 浓度升高和氮养分胁迫对小麦化感作用的影响, 还可为未来全球气候变化下小麦生产上氮肥的合理施用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试区概况

稻麦轮作 FACE 系统平台 [21] 位于江苏省无锡市安镇年余农场 ($31^\circ 37' \text{N}$, $120^\circ 28' \text{E}$), 该地年降水量 $1\ 100\sim 1\ 200 \text{ mm}$, 年均气温约 16°C , 年日照时间大于 $2\ 000 \text{ h}$, 年无霜天数大于 230 d , 耕作方式为水稻-冬小麦轮作。土壤类型为水耕人为土 (俗称黄泥土), 含有机碳 $150 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 全氮 $15.9 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 全磷 $12.3 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 速效磷 $10.4 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, pH 6.8。FACE 圈设计为直径 14.5 m 的正八面形, FACE 圈与对照圈之间间隔大于 90 m , 以减少 CO_2 释放对对照圈的影响。通过围成正八角形的 8 根橡胶管带上直径 $0.5 \text{ mm} \times 0.9 \text{ mm}$ 的小孔向圈中心喷射纯 CO_2 气体, 放气管带的高度在作物冠层上方 $50\sim 60 \text{ cm}$, 电脑控制 FACE 圈内 CO_2 浓度保持在 Ambient+200 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 控制误差为 10%。对照田块未安装 FACE 管道, 环境条件与自然状态完全一致。

1.2 供试材料和试验设计

供试小麦品种为“宁麦 9 号”。试验采用裂区设计。 CO_2 浓度为主处理, 氮肥为副处理, 每处理 3 个重复。FACE 圈 (高 CO_2 圈, F) 比对照大气升高 $200 \text{ mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, FACE 和 Ambient 圈 (对照圈, A) 内各设常氮 [NN: $250 \text{ kg}(\text{N}) \cdot \text{hm}^{-2}$]、低氮 [LN: $150 \text{ kg}(\text{N}) \cdot \text{hm}^{-2}$] 2 个副处理。小麦于 2001 年 11 月 8 日播种, 行距为 20 cm , 基本苗为 $300 \text{ 万株} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。

1.3 测定方法

1.3.1 取样及样品处理

在 2001~2002 年小麦季, 于 2002 年 3 月 17 日 (分蘖期, 128 d) 采集小麦叶片, 将 1 份叶片置于液氮储存, 用于总酚和苯丙氨酸解氨酶活性的测定; 将另 1

份用蒸馏水洗净, 在 105 °C 下杀青 2 h, 然后在 60 °C 下烘 48 h 至恒重, 取叶片烘干样磨细过 250 μm 筛, 用于全碳、全氮测定。另取烘干样用以测定酚酸类物质含量。

1.3.2 测定方法

全碳、全氮测定: 用元素分析仪 (PERKIN ELMER 2400, Series 400, CHNS/O Analyzer) 测定小麦叶片全碳、全氮。总酚含量测定: 采用 Folin-酚比色法^[22], 以没食子酸为标准曲线, 计算总酚含量。苯丙氨酸解氨酶 (PAL) 测定: 苯丙氨酸解氨酶 (PAL) 参照文献^[23]测定。酚酸类物质含量测定: 称取 1 g 样品用 10 mL 甲醇在冰箱中 5 °C 浸泡 12 h, 除去溶剂后加入蒸馏水溶解待测。待测样品在 Agilent1100 型 HPLC 仪上采用 C₁₈ 反相柱 (Hypersil125 mm × 4.00 mm, 5 μm), 以 1% 乙酸水溶液 (A) 和乙腈 (B) 混合溶液为流动相。测定条件: 在 1.5 mL · min⁻¹ 流速下, 以 10%B, 3 min, 然后 50%B, 17 min, 最后在 2 mL · min⁻¹ 流速下, 以 80%A, 2 min, 再以 10%B, 8 min, 共 30 min。进量 20 μL, 检测波长 320 nm, 采集前 20 min 内样品的色谱数据, 以相应酚酸作标样, 根据特征色谱峰的保留时间和积分, 计算相应酚酸类物质含量。

1.4 数据处理

采用 SPSS10.0 统计软件的线性模型多因素变量法 (General linear model multivariate) 进行方差分析。

2 结果与分析

2.1 CO₂ 浓度升高对不同供氮水平下冬小麦叶片 C/N 的影响

由图 1 可知, 与对照相比, CO₂ 浓度升高使小麦叶片 C/N 增加, 且 LN 处理增幅明显大于 NN 处理。在 LN 和 NN 处理下, FACE 使小麦叶片 C/N 分别增加 28.3% (P<0.05) 和 10.1%; 比较同一 CO₂ 浓度水平下, LN 处理使小麦叶片 C/N 增加, 且 FACE 下增幅 (23.9%) (P<0.05) 明显大于对照 (6.3%)。说明 CO₂

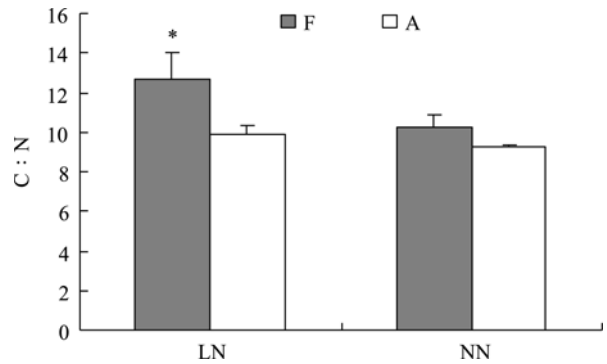


图 1 不同氮水平下 CO₂ 浓度升高对冬小麦叶片 C/N 的影响

Fig. 1 Effect of FACE on C/N ratio of winter wheat under different N levels

浓度升高使小麦的 C/N 增加, 且 LN 条件下该趋势更加明显。

2.2 CO₂ 浓度升高对不同供氮水平下冬小麦叶片总酚含量和 PAL 活性的影响

由表 1 可知, 在 LN 处理下, CO₂ 浓度升高使小麦叶片总酚含量和 PAL 活性分别增加 30.9% 和 30.1% (P<0.05), 达显著水平, 而在 NN 处理下的变化均未达显著水平, 变幅分别为 -7.9% 和 -1.4%; 从同一 CO₂ 浓度水平看, FACE 下 LN 处理使小麦总酚含量和 PAL 活性显著增加, 增幅分别达 54.9% 和 40.0% (P<0.05), 而对照分别只增加 9.0% 和 6.2%。可见不同 CO₂ 处理和不同氮水平对小麦总酚含量和 PAL 活性均有显著影响。CO₂ 浓度升高和氮养分胁迫下, 小麦叶片总酚含量和 PAL 活性与小麦叶片 C/N 的变化趋势一致, 均呈增加趋势, 统计上二者不存在明显的交互作用。总酚含量与 PAL 活性呈极显著正相关: $y=0.054x+0.12, R^2=0.62 (P=0.002)$; 总酚含量与 C/N 呈显著正相关: $y=0.083x+0.113, R^2=0.398 (P=0.028)$ 。

2.3 CO₂ 浓度升高对不同供氮水平下小麦叶片主要酚酸类物质含量的影响

CO₂ 浓度升高对不同供氮水平下小麦主要酚酸类物质含量的影响见表 2。由表 2 可知, 与对照相比,

表 1 CO₂ 浓度升高对不同供氮水平下小麦叶片总酚含量和 PAL 活性的影响

Tab. 1 Impact of FACE on the content of total phenols and the activity of PAL in winter wheat leaves under different N levels

CO ₂ 浓度 [CO ₂]	供 N 水平 N level	总酚含量 Total phenols content (mg · g ⁻¹)	PAL 活性 PAL activity (OD _{290nm} · mL ⁻¹ · h ⁻¹)
F	NN	0.82±0.10	14.43±2.00
	LN	1.27±0.09	20.20±2.10
A	NN	0.89±0.07	14.63±1.72
	LN	0.97±0.14	15.53±1.95
ANOVA	P _{CO₂}	*	*
	P _N	**	**
	P _{CO₂×N}	ns	ns

P_{CO₂}, P_N 和 P_{CO₂×N} 分别指方差来源于 CO₂ 浓度、氮水平以及 CO₂ 浓度与氮水平的交互作用, ns、* 和 ** 分别表示差异不显著、差异显著 (P<0.05) 和差异极显著 (P<0.01)。下同。P_{CO₂}, P_N and P_{CO₂×N} mean the variances from [CO₂], N level and the interaction between [CO₂] and N level, respectively. ns means the difference is not significant at P<0.05. * and ** indicate significant difference at P<0.05 and P<0.01, respectively. The same below.

表 2 CO₂ 浓度升高对不同供氮水平下小麦叶片酚酸类物质含量的影响

Tab.2 Impact of FACE on phenolic acids content in winter wheat leaves under different N levels							μg · g ⁻¹
CO ₂ 浓度 [CO ₂]	供 N 水平 N level	水杨酸 Salicylic acid	对-羟基苯甲酸 p-Hydroxybenzoic acid	肉桂酸 Cinamic acid	阿魏酸 Ferulic acid	香草酸 Vanillic acid	
F	NN	57.1±3.2	55.8±3.8	52.0±5.5	213.1±21.1	209.4±21.2	
	LN	118.2±57.5	103.0±5.4	77.3±2.8	441.4±28.6	324.6±18.8	
A	NN	60.0±1.9	57.4±1.3	51.7±2.8	213.0±1.7	261.0±10.9	
	LN	88.4±8.5	46.9±10.4	61.0±2.4	315.5±21.9	252.4±16.0	
ANOVA	P _{CO₂}	*	**	*	*	ns	
	P _N	**	*	**	**	**	
	P _{CO₂×N}	*	**	ns	*	**	

LN 处理下, CO₂ 浓度升高使水杨酸、对羟基苯甲酸、肉桂酸、阿魏酸和香草酸等物质含量均显著增加, 增幅分别达 33.7%、119.6%、26.7%、39.9% 和 28.6% ($P < 0.05$); 而在 NN 处理下, 除香草酸显著降低, 降幅达 19.8% 外, 其余几种变化不大。就同一 CO₂ 浓度水平而言, LN 处理使各主要酚酸类物质含量基本呈增加趋势, FACE 下达显著水平。说明提高 CO₂ 浓度和降低供氮水平可显著增加冬小麦叶片酚酸类物质的产生。除肉桂酸外, CO₂ 浓度和氮水平对其余几种酚酸类物质均表现出显著交互作用。

3 讨论

水杨酸、对羟基苯甲酸、肉桂酸、阿魏酸和香草酸是小麦中研究较多的几种主要酚酸类物质^[24], 其含量之和约占小麦叶片总酚含量的 70%~80%, 因此 CO₂ 浓度升高对其含量的影响必然导致总酚含量的变化。由本研究结果可知, 小麦叶片总酚含量变化的 79.6%~151.4% 是由这几种酚酸类物质含量变化引起的, 说明水杨酸、对羟基苯甲酸、肉桂酸、阿魏酸和香草酸等含量的增加是 CO₂ 浓度升高使 LN 水平下小麦叶片总酚含量增加的直接原因。LN 处理下, CO₂ 浓度升高使小麦叶片水杨酸、对羟基苯甲酸、肉桂酸、阿魏酸和香草酸的含量均显著增加, 这与前人对转基因棉花、柳树等作物的研究结论类似^[17,18]。NN 下各酚酸类物质含量的变化则不同, 与对照相比, 其含量变化均未达显著水平。表明 CO₂ 浓度升高对小麦叶片酚酸类物质代谢的影响受氮素水平的调控。

CO₂ 浓度升高使小麦叶片氮含量明显下降, C/N 显著上升, 这与同平台研究结果一致^[25]。Herms 和 Mattson^[26]指出氮含量及 C/N 是与 CBSC 含量相关的重要参数。据碳素营养平衡假说[以碳为基础的次生代谢物(如酚类)含量与 C/N 呈正相关, 而以氮为基础的次生代谢物含量与 C/N 呈负相关],

并结合总酚含量与 C/N 的相关性分析(小麦叶片总酚含量与 C/N 呈显著正相关, $R^2=0.398$, $P=0.028$), 可推断本试验不同氮素水平下小麦总酚对 FACE 的响应与用于解释环境变化对化感物质影响的碳素营养平衡假说相符。同时, 氮含量降低使合成的蛋白减少而合成酚酸类物质的底物增加, 可能是导致酚酸类物质含量增加的原因之一^[27]。庞静等^[28]在同平台的研究中也指出, FACE 下氮含量下降主要是由蛋白态氮含量下降引起的。因此, 本试验中 CO₂ 浓度升高使不同供氮水平下小麦叶片氮含量下降及降幅不同, 可能是酚酸类物质含量增加及增幅不同的原因之一。但 Estiarte 等^[14]研究发现 FACE 下氮含量下降酚酸类物质含量增加的同时蛋白浓度未发生变化。由此可见氮含量降低使合成的蛋白减少而合成酚酸类物质的底物增加, 从而导致酚酸类物质含量增加的说法还有待进一步探讨。

PAL 是次生代谢中苯丙烷类代谢途径的关键酶和限速酶, 其活性变化、中间产物及进一步的代谢产物(如酚酸类物质)与小麦化感作用存在密切关系^[29]。由本结果可看出, LN 处理下, CO₂ 浓度升高使小麦叶片 PAL 活性显著增加, 且 PAL 活性与总酚含量表现出较好的相关性($R^2=0.62$, $P=0.002$), 表明 FACE 下小麦通过提高叶片 PAL 活性影响酚酸类物质的合成, 是其含量显著增加的原因之一。本试验采用以 HPLC 为快速检测手段的特征次生代谢物质标记法与其他评价化感作用的生物测定法、田间抑草圈法有很好的相关性^[30]。因此 LN 条件下, 大气 CO₂ 浓度升高将提高小麦的化感抑草性, 改变其与伴生杂草间的关系。

综上所述, 水杨酸、对羟基苯甲酸、肉桂酸、阿魏酸和香草酸等含量的增加是 CO₂ 浓度升高使 LN 水平下总酚含量增加的直接原因。大气 CO₂ 浓度升高对小麦叶片酚酸类物质代谢的影响随供氮水平的不同而有所差异, 因此在未来 CO₂ 浓度升高条件下, 选择适宜的施肥水平将显得更加重要。

参考文献

- [1] Genthon C., Barnola J. M., Raynaud D., *et al.* Vostok ice core: Climate response to CO₂ and orbital forcing changes over the last climate cycle[J]. *Nature*, 1987, 329: 414–418
- [2] Mitchell J. F. B., Gregory J. M. Climatic consequences of emissions and a comparison of IS92a and SA90[M]// Houghton J. T., Callander B. A., Varney S. K. *Climate Change 1992: the Supplementary Report to the IPCC Scientific Assessment*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1992: 173–175
- [3] 庞静, 朱建国, 谢组彬, 等. 开放式空气二氧化碳浓度增高 (FACE) 条件下水稻的根系活力和氮同化能力[J]. *应用生态学报*, 2005, 16(8): 1482–1486
- [4] Kimball B. A., 朱建国, 程磊, 等. 开放系统中农作物对空气 CO₂ 浓度增加的响应[J]. *应用生态学报*, 2002, 13(10): 1323–1338
- [5] James A. E., Brett R. G., Stephen A. P., *et al.* Influence of CO₂ enrichment and nitrogen fertilization on tissue chemistry and carbon allocation in longleaf pine seedlings[J]. *Plant and Soil*, 1998, 200: 3–11
- [6] 马红亮, 朱建国, 谢组彬, 等. CO₂ 浓度升高对水稻生物量及 C、N 吸收分配的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2005, 13(3): 38–41
- [7] Bryant J. P., Chapin F. S., Klein D. R. Carbon / nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory[J]. *Oikos*, 1983, 40: 357–368
- [8] Strain B. R., Bazzaz F. A. Terrestrial plant communities[M]//Lemon E. R. *CO₂ and plants. The response of plants to rising levels of atmospheric carbon dioxide*. American Association for the Advancement of the Science, Selected Symposium No. 84. Boulder, Colorado: Westview Press, 1983: 177–222
- [9] Lambers H. Rising CO₂, secondary plant metabolism, plant-herbivore interactions and litter decomposition[J]. *Vegetation*, 1993, 104/105: 263–271
- [10] 陈冬梅, 沈荔花, 陈祥旭, 等. 麦类作物化感作用及其分子生态学研究[J]. *中国生态农业学报*, 2008, 16(4): 1053–1059
- [11] Roshchina V. V., Roshchina V. D. *The Excretory Function of Higher Plants*[M]. New York: Springer-Verlag, 1993: 213–215
- [12] 何华勤, 林文雄. 水稻化感作用生理生化特性研究[J]. *中国生态农业学报*, 2001, 9(6): 56–57
- [13] Penuelas J., Estiarte M., Kimball B. A., *et al.* Variety of responses of plant phenolic concentration to CO₂ enrichment[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1996, 47 (302): 1463–1467
- [14] Estiarte M., Penuelas J., Kimball B. A., *et al.* Free-air CO₂ enrichment of wheat: Leaf flavonoid concentration throughout the growth cycle[J]. *Physiologia Plantarum*, 1999, 105: 423–433
- [15] 魏胜林. 高浓度二氧化碳对百合生长和两种化感物质释放的影响[J]. *应用生态学报*, 2005, 16(1): 111–114
- [16] Bohm B. A. Intraspecific flavonoid variation[J]. *Bot. Rev.*, 1987, 53: 197–279
- [17] Julkunen T. R., Tahvanainen J., Silvola J. Increased CO₂ and nutrient status changes affect phytomass and the production of plant defensive secondary chemicals in *Salix Myrsinifolia* (Salisb.) [J]. *Oecologia*, 1993, 95: 495–498
- [18] Carlos E. C., Robert D. S., John T. T. Plant allocation to defensive compounds: interactions between elevated CO₂ and nitrogen in transgenic cotton plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53: 323–331
- [19] Fajer E. D., Bowers M. D., Bazzaz F. A. The effect of nutrients and enriched CO₂ environments on production of carbon-based allelochemicals in *Plantago*: A test of the carbon / nutrient balance hypothesis[J]. *American Naturalist*, 1992, 140(4): 707–783
- [20] Gloser V., Jezikova M., Luscher A., *et al.* Soil mineral nitrogen availability was unaffected by elevated atmospheric pCO₂ in a four-year old field experiment (Swiss FACE)[J]. *Plant and Soil*, 2000, 227: 291–299
- [21] 刘刚, 韩勇, 朱建国, 等. 稻麦轮作 FACE 系统平台. I. 系统结构与控制[J]. *应用生态学报*, 2002, 13(10): 1253–1258
- [22] 孙红梅, 李天来, 李云飞. 低温解除休眠过程中兰州百合鳞茎酚类物质含量及相关酶活性变化[J]. *中国农业科学*, 2004, 37(11): 1777–1782
- [23] 中国科学院上海植物生理研究所, 上海市植物生理学会. *现代植物生理学实验指南*[M]. 北京: 科学出版社, 1999: 318–322
- [24] 卫新菊. 小麦化感作用及其应用[J]. *小麦研究*, 2005, 26(2): 25–29
- [25] 马红亮, 朱建国, 谢组彬, 等. 开放式空气 CO₂ 浓度升高对冬小麦生长和 N 吸收的影响[J]. *作物学报*, 2005, 31(12): 1634–1639
- [26] Herms D. A., Mattson W. J. The dilemma of plants to grow or defend[J]. *Quarterly Review of Biology*, 1992, 67: 283–335
- [27] Margna U., Margna E., Vainjarv T. Influence of nitrogen nutrition on the utilization of L-phenylalanine for building flavonoids in buckwheat seeding tissues[J]. *Journal Plant Physiology*, 1989, 134: 697–702
- [28] 庞静, 朱建国, 刘刚. 开放式空气 CO₂ 浓度增高对水稻体内不同形态 N 素含量的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2005, 24(5): 833–837
- [29] 沈荔花. 低磷胁迫下水稻化感作用特性研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2004
- [30] 朱红莲, 孔垂华, 胡飞, 等. 水稻种质资源的化感潜力评价方法[J]. *中国农业科学*, 2003, 36(7): 788–792