蚕豆幼苗光合特性对土荆芥挥发性物质胁迫的响应

谷从璟[1]，周健[1,2]，马丹炜[1*]，黄素[1]，孟巧巧[1]
（1. 四川师范大学 生命科学学院，成都 610101；2. 中共成县委组织部，甘肃 成县 742500）

摘要：以蚕豆(*Vicia faba*)为受体，采用盆栽试验评价了入侵植物土荆芥（*Chenopodium ambrosioides* L.）挥发油及其两个主要成分α-萜品烯和对伞花素对受体光合特性的影响。结果表明：土荆芥挥发油及其两个主要成分不同程度地影响了蚕豆叶片的特性。挥发油处理显著降低了净光合速率（*Pn*）、气孔导度（*Gs*）、蒸腾速率（*Tr*）、最大光化学效率(*Fv/Fm*)、实际光化学效率(*ΦPs*II) 和叶绿素含量，但增加了胞间 CO_2 浓度（*Ci*），这种效应表现为剂量和时间双重效应，高剂量挥发油处理的这种效应是不可逆的；与对照相比，α-萜品烯处理组的 *Pn*、*Fv/Fm* 和*ΦPs*II降低，*Ci*、*Gs* 和 *Tr* 上升，停止处理后，各参数均趋于对照水平；整体来看，对伞花素对蚕豆幼苗的光合特性影响不大。上述研究结果说明，土荆芥化感胁迫对受体光合特性的影响是诸多化感物质协同作用的结果，并非由单一组分决定。

关键词：土荆芥，化感胁迫，光合特性，α-萜品烯，对伞花素
中图分类号：Q946　　　文献标识码：A
DOI：10.11931/guihaia.gxzw201806046

Response of photosynthetic characteristics of *Vicia faba* seedling to volatile vllelochemical stress from *Chenopodium ambrosioides*

GU Congjing [1], ZHOU Jan[1, 2], MA Danwei[1*], HANG Su, MENG Qiaoqiao[1]
(*1.College of Life Science, Sichuan Normal University*, Chengdu 610101, China; 2. *Chengxian Organization Department of the Communist Party of China*, Chengxian, 742500，Gansu, China)

Abstract: The pot experiment was conducted to evaluate the effect of volatile oil from an invasive plant, *Chenopodium ambrosioides* L. and its two main components α -terpene and cymene on the photosynthetic characteristics of *Vicia faba* Seedling. The results showed the volatile oil treatment significantly reduced the net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (*Gs*), transpiration rate (*Tr*), maximum photochemical efficiency (*Fv*/*Fm*), actual photochemical efficiency (*Φ*PsII) and total chlorophyll content. However, it increased the concentration of intercellular CO_2, which was the dual effect of dose and time, and the effect of high dosed volatile oil treatment was irreversible. Compared with the control group, α–terpene treatment reduced *Pn*, *Fv/Fm* and *ΦPs*II, and increased *Ci*, *Gs* and *Tr*, and all the parameters were gradually approaching to the control level after stopping treatment. The effect of cymene on photosynthetic characteristics of *V. faba* Seedling were not significant. These results suggested that the volatile allelochemical stress from *C. ambrosioides* on photosynthesis of receptor plant was due to the the synergistic effect of many allelochemicals, instead of a single component.

Key words： *Chenopodium ambrosioides*, allelochemical stress, photosynthetic characteristics, α-terpinene, cymene

---

收稿日期：2018-06-27
基金项目：国家自然科学基金（31370549）；四川省应用基础研究重点项目（2017JY0017）；四川省高校重点实验室开放项目（SCYZ201410）[Supported by the National Natural Science Foundation of China (31370549); Supported by the Applied Basic Research Programs of Sichuan Province (2017JY0017); Supported by the Key Laboratory Programs of Sichuan Province (SCYZ201410)]。
作者简介：谷从璟（1994-），男，云南保山人，硕士，主要从事细胞生物学的研究，（E-mail）1339154540@qq.com。
通讯作者：马丹炜，博士，教授，主要从事植物化感作用等研究，（E-mail）danwei10ma@163.com。

土荆芥（*Chenopodium ambrosioides*）为藜科藜属草本植物，原产热带美洲，适应能力强，扩散速度快，目前已经入侵中国大部分地区，严重威胁我国的生态环境安全 (徐海根和强胜, 2004)。土荆芥具有强烈的化感作用（Jimenez-Osornio et al, 1996），其挥发性物质具有较强的细胞毒性，引起受体植物细胞内活性氧过量积累，膜脂过氧化产物丙二醛含量增加（胡琬君等, 2012; Chen et al, 2016），抗氧化酶基因表达下调，抗氧化酶活性降低，细胞出现氧化损伤（陈斌等, 2015）。细胞结构紊乱甚至被破坏，细胞核出现畸变特征，细胞活性降低甚至凋亡（胡琬君等, 2011, 2012; 胡忠良等, 2015; Chen et al, 2016; 周健等, 2017; Li et al, 2018）；光合作用过程对环境变化十分敏感，在逆境胁迫下，植物光合产物减少，植物生长发育受阻(辛惠卿和霍俊伟, 2008)。有研究表明，植物向周围植物释放的化感物质明显干扰了受体植物的光合作用过程(Hussain & Reigosa, 2016)，但有关土荆芥挥发性物质对受体植物光合特性影响的报道较少。本研究选择土荆芥入侵地广泛种植的农作物蚕豆(*Vicia faba*)作为受体，采用盆栽试验，模拟土荆芥挥发性化感物质的作用过程，研究了土荆芥挥发油及其两个主要成分α-萜品烯和对伞花素对受体植物蚕豆幼苗的气体交换参数、叶绿素荧光参数和叶绿素含量的影响，以期全面阐明土荆芥化感作用抑制邻近植物生长发育的机制。

1 材料与方法

1.1 材料

供体土荆芥植株地上部分采自四川省成都市包江桥社区附近。水蒸气蒸馏法提取土荆芥挥发油（Singh et al, 2009），无水 Na_2SO_4 除去水分，所得挥发油的密度为 843 mg•L^{-1}，单点测定法测得其主要成分α-萜品烯和对伞花素的含量分别为 151 mg•L^{-1} 和 156 mg•L^{-1}；α-萜品烯和对伞花素的标准品购自成都市锐可思生化试剂公司；蚕豆种子（成胡 14$^{\#}$）购于成都市五块石种子市场。

1.2 试验方法

1.2.1 试验设计

挑选大小均匀、饱满、无虫斑的蚕豆种子，0.5%$KMnO_4$ 浸泡 15 min，蒸馏水冲洗干净后浸种 24 h，再避光 25 ℃催芽至露白；将露白种子播种于花盆（直径 10 cm，高度 6 cm）中，每盆 1 粒，以石英砂为培养基质，置于光暗交替时间 14 h/10 h、光照 25℃/黑暗 18℃的条件下培养。培养期间维持 Hoagland 营养液在 0.2%左右；5 周后，随机将盆栽苗连盆一起置于带有密封盖的特制玻璃箱（长 25 cm、宽 20 cm、高 40 cm）中，每箱 5 盆；试验设置挥发油、α-萜品烯和对伞花素 3 个处理组。根据α-萜品烯和对伞花素在挥发油中的含量，并结合预实验设置 6 个处理梯度（表 1），挥发油处理组中浓度分别为 0、0.001、0.002、0.003、0.004 μL•cm^{-3} 和 0.005 μL•cm^{-3}。分别将各处理梯度挥发油、α-萜品烯和对伞花素滴加在小培养皿上，置于玻璃箱底部中央，盖紧并用凡士林密封；各处理组均置于光照培养箱中，在 25 ℃下处理 3 h（10:00—13:00）。连续处理 3 d 后，揭开玻璃箱盖子，使挥发油、α-萜品烯和对伞花素完全挥发，然后在光照培养箱中恢复培养 3 d，整个试验过程共持续 7 d。

表 1 土荆芥挥发油及其两个主要成分的处理剂量

Table 1 The treatment doses of the volatile oil from *Chenopodium ambrosioides* and two main components

处理组	**处理梯度 Treatments**					
Treatment groups	CK	1	2	3	4	5
挥发油 Volatile oil （μL）	0	20	40	60	80	100

对伞花素 Cymene（μL）	0	3.38	6.76	10.14	13.52	16.9
α-萜品烯 α-terpinene（μL）	0	3.72	7.44	11.16	14.88	18.6

1.2.2 指标测定

气体交换参数的测定：采用 TPS-2 便携式光合测定仪测定。试验期间，每天 13:00 定时选取蚕豆植株顶端完全展开的叶片，测定净光合速率（Net photosynthetic rate, *Pn*）、气孔导度（Stomatal conductance, *Gs*）、蒸腾速率（Transpiration rate, *Tr*）以及细胞间 CO_2 浓度（Intercellular CO_2 concentration, *Ci*），每处理测定 5 株。

叶绿素荧光参数：采用 FMS-2 便携式叶绿素荧光测定仪测定。试验期间，每天 13:00 将植株暗适应 30 min 后，选取顶端完全展开的叶片，测定实际光化学效率(Actual photochemical efficiency, *ΦPs*II)和最大光化学效率(Maximal photochemical efficiency, *Fv/Fm*)，每处理测定 5 株。

叶绿素含量测定：分别取第 4 天（处理结束）和第 7 天（恢复培养结束）的叶片，剪去粗大叶脉并剪成小块，参照张志良等(2009) 的方法制备叶绿素溶液。使用 SpectraMax M2 多功能酶标仪测定溶液的吸光值 A663 和 A645，计算叶绿素含量（$mg \cdot g^{-1}$）：

$$C=8.02\times A663+20.21\times A645$$

$$叶绿素含量= C\times V\times N/（W\times 1000）$$

式中，*C* 为叶绿素浓（$mg \cdot L^{-1}$）度，*V* 为总体积（mL），*N* 为稀释倍数，*W* 为叶片鲜重（g）。

1.3 数据分析

采用 SPSS17.0 对数据进行 ANOVA 方差分析，Microsoft Excel 2007 作图。

2 结果与分析

2.1 土荆芥挥发油、α-萜品烯和对伞花素作用下气体交换参数的变化

在土荆芥挥发油作用下，蚕豆幼苗叶片的净光合速率（*Pn*）、气孔导度（*Gs*）、蒸腾速率（*Tr*）和细胞间 CO_2 浓度（*Ci*）不同程度地发生了变化（表 2-表 5）。与对照相比，*Pn*、*Gs*、*Tr* 显著降低（$P<0.05$），*Ci* 显著增加（$P<0.05$），表现出剂量和时间双重效应。停止处理后，随着恢复期延长，叶片的气体交换参数与对照组之间的差异逐渐缩小，但较高剂量挥发油处理后的叶片恢复较慢，甚至比处理期间更低，表明高剂量的挥发油处理严重伤害蚕豆幼苗的光合作用过程。

当蚕豆幼苗受到α-萜品烯作用时，叶片的 *Gs*、C_i、*Tr* 不同程度增加，*Pn* 则整体表现为下降（表 2-表 5）。大部分处理的 *Gs* 和 *Tr* 均与对照差异显著（$P<0.05$），C_i 则只有较高剂量处理（梯度 4 和梯度 5）才达到显著水平（$P<0.05$）；*Pn* 降低的幅度不大，仅梯度 4 和梯度 5 与对照差异显著（$P<0.05$）。停止处理后，虽然大部分处理仍然表现为处理期间的状态，但与对照的差异缩小。

与对照相比，对伞花素作用下蚕豆幼苗叶片的气体交换参数整体变化不大，仅较高剂量处理的 *Tr* 在处理期间（2~4 d）显著大于对照组（$P<0.05$）。停止处理后基本恢复到对照水平（表 2-表 5）。

综上所述，土荆芥挥发油对蚕豆幼苗气体交换参数的影响最大，α-萜品烯次之，对伞花素最小。土荆芥挥发油中 2 个主要成分α-萜品烯和对伞花素的作用效应与挥发油不同。

表 2 土荆芥挥发油、α-萜品烯和对伞花素对蚕豆净光合速率(*Pn*)的影响

Table 2 Effects of volatile oil from *Chenopodium ambrosioides*, α-terpinene and cymene on net photosynthetic rate(Pn) in *Vicia faba*

处理组 Treatment groups	处理梯度 Treatments（μL）	处理时间 Treatment time （day）						
		1	2	3	4	5	6	7
挥发油 Volatile oil	CK	10.10±0.23^{a}	10.10±0.23^{a}	9.67±0.19^{a}	9.57±0.15^{a}	9.73±0.39^{a}	9.7±0.12^{a}	10.17±0.20^{a}
	20	9.67±0.19^{a}	5.07±0.19^{b}	3.13±0.03^{b}	2.70±0.06^{b}	3.63±0.24^{b}	6.47±0.15^{b}	9.67±0.12^{a}
	40	9.57±0.15^{a}	3.00±0.15^{c}	2.70±0.06^{c}	2.50±0.12^{b}	3.33±0.07^{b}	5.73±0.19^{b}	7.967±0.41^{b}
	60	9.73±0.39^{a}	2.63±0.39^{c}	2.50±0.15^{c}	2.43±0.07^{b}	3.10±0.32^{b}	5.63±0.20^{b}	6.47±0.20^{c}
	80	9.73±0.12^{a}	1.50±0.12^{d}	1.43±0.09^{d}	1.30±0.06^{c}	2.20±0.47^{c}	2.80±0.32^{c}	4.43±0.33^{d}
	100	10.17±0.20^{a}	1.67±0.20^{d}	1.20±0.06^{d}	1.10±0.10^{c}	2.10±0.47^{c}	2.53±0.09^{c}	2.80±0.45^{e}
对伞花素 Cymene	CK	10.30±1.04^{a}	10.30±1.04^{a}	10.47±1.21^{a}	10.23±1.50^{a}	9.73±0.40^{a}	9.47±0.15^{a}	10.00±0.69^{a}
	3.38	10.47±1.21^{a}	10.20±1.55^{a}	9.60±0.61^{a}	10.27±0.85^{a}	10.07±0.40^{a}	9.67±0.32^{a}	9.80±0.20^{a}
	6.76	10.23±1.50^{a}	10.00±0.82^{a}	9.30±0.26^{a}	10.20±0.66^{a}	9.57±0.42^{a}	9.37±0.38^{a}	9.500±0.26^{a}
	10.14	9.73±0.40^{a}	10.13±1.15^{a}	10.63±1.17^{a}	10.80±0.87^{a}	9.60±0.53^{a}	9.307±0.20^{a}	9.83±0.50^{a}
	13.52	9.47±0.15^{a}	10.63±0.85^{a}	10.33±0.45^{a}	10.20±0.17^{a}	9.63±0.06^{a}	9.50±0.36^{a}	10.10±0.72^{a}
	16.90	10.00±0.69^{a}	10.67±0.81^{a}	11.07±0.40^{a}	11.20±1.32^{a}	9.67±0.40^{a}	9.53±0.32^{a}	9.77±0.21^{a}
α-萜品烯 α-terpinene	CK	10.23±1.02^{a}	10.23±1.02^{a}	10.07±0.34^{a}	10.63±0.62^{a}	10.40±1.22^{a}	9.90±0.7^{a}	10.20±0.23^{a}
	3.72	10.07±0.34^{a}	9.87±0.87^{b}	10.13±0.93^{a}	10.00±1.60^{b}	10.17±0.87^{a}	10.03±0.29^{a}	10.17±1.00^{b}
	7.44	10.63±0.62^{a}	9.90±2.03^{b}	9.87±1.47^{a}	9.23±1.15^{c}	9.37±0.33^{b}	9.43±0.81^{a}	9.87±0.64^{b}
	11.16	10.40±1.22^{a}	9.10±0.57^{b}	9.37±0.70^{b}	8.57±0.15^{c}	9.03±0.98^{b}	9.23±0.71^{b}	9.50±1.43^{b}
	14.88	9.90±0.7^{a}	8.80±0.38^{b}	8.80±0.3^{b}	8.47±0.24^{d}	8.27±0.20^{b}	9.47±0.98^{ac}	10.23±1.03^{c}
	18.6	10.20±0.23^{a}	8.63±0.23^{b}	8.20±0.57^{b}	8.10±0.23^{c}	8.23±0.47^{b}	8.97±0.77^{ac}	9.03±1.01^{d}

说明： 同列数据后不同小写字母表示方差分析差异达显著水平（p<0.05），下同。

Note: Data with differentcapital letters in the same mean significant different at 0.05 level. The same as below.

表 3 土荆芥挥发油、α-萜品烯和对伞花素对蚕豆细胞间 CO_2 浓度(Ci)的影响

Table 3 Effects of volatile oil from *Chenopodium ambrosioides*, α-terpinene and cymene on intercellular CO_2 concentration(Ci) in *Vicia faba*

处理组 Treatment groups	处理梯度 Treatments（μL）	处理时间 Treatment time （day）						
		1	2	3	4	5	6	7
挥发油 Volatile oil	CK	443.33±2.03^{a}	443.33±2.03^{a}	446.33±1.45^{a}	439.33±2.33^{a}	447.00±1.15^{a}	450.67±2.91^{a}	449.00±1.16^{a}
	20	446.33±1.45^{a}	502.33±1.45^{b}	520.67±8.84^{b}	510.67±2.33^{b}	464.33±3.71^{a}	461.33 ±5.36^{a}	460.33±1.77^{b}
	40	439.33 ±2.33^{a}	514.00±4.73^{c}	489.67±0.88^{c}	504.00±5.57^{b}	474.33±1.45^{b}	461.67 ±2.91^{a}	460.00±1.53^{b}
	60	447.00 ±1.15^{a}	521.00±1.00^{c}	502.67±3.76^{c}	497.67±6.69^{b}	486.33±1.20^{b}	460.00 ±7.02^{a}	458.33±3.71^{b}
	80	450.67 ±2.91^{a}	516.00±3.51^{c}	495.33±0.33^{c}	496.67±4.18^{b}	490.67±2.60^{b}	476.00 ±5.51^{b}	471.00±7.21^{c}
	100	449.00 ±1.15^{a}	524.00±4.26^{c}	505.00±2.65^{c}	481.67±15.68^{b}	486.67±17.17^{b}	498.67 ±6.49^{b}	495.33±2.33^{d}
对伞花素 Cymene	CK	465.00±2.65^{a}	465.00±2.65^{a}	456.67±29.16^{a}	462.33±10.07^{a}	452.00±22.34^{a}	455.33±28.92^{a}	446.00±4.58^{a}
	3.38	456.67±29.16^{a}	462.67±5.69^{a}	484.00±1.00^{a}	492.33±2.52^{b}	442.67±27.79^{a}	431.33±2.52^{a}	468.67±6.11^{a}
	6.76	462.33±10.07^{a}	473.67±5.51^{b}	480.33±2.52^{a}	510.33±6.03^{c}	456.00±29.55^{a}	439.67±3.51^{a}	470.00±10.39^{a}
	10.14	452.00±22.34^{a}	472.67±5.51^{b}	488.00±7.55^{a}	502.67±5.77^{c}	448.67±15.57^{a}	436.00±2.65^{a}	474.00±6.08^{a}
	13.52	455.33±28.92^{a}	470.00±1.00^{ab}	484.00±24.33^{a}	505.67±3.06^{c}	455.00±16.37^{a}	452.33±31.77^{a}	458.00±15.72^{a}
	16.90	446.00±4.58^{a}	472.67±2.52^{b}	498.67±3.06^{a}	509.00±6.24^{c}	449.33±27.47^{a}	436.67±12.50^{a}	463.33±23.67^{a}
α-萜品烯	CK	445.33±2.33^{a}	445.33±2.33^{a}	441.00±8.39^{a}	433.00±10.02^{a}	433.00±10.02^{a}	439.33±5.36^{a}	429.67±15.56^{a}

α-terpinene	3.72	441.00±8.39ª	435.00±7.00ª	434.00±3.21ª	442.67±12.77ª	442.67±12.77ª	434.67±4.70ª	428.33±3.28ª
	7.44	433.00±10.02ª	433.33±6.77ª	434.33±7.17ª	441.67±0.33ª	441.67±0.33ª	436.00±24.58ª	441.67±0.33ª
	11.16	433.00±10.02ª	450.33±9.57ª	454.33±3.84ª	456.33±9.06ª	456.33±9.06ª	451.00±2.89ª	436.33±2.96ª
	14.88	439.33±5.36ª	454.67±4.26ª	475.00±10.79ᵇ	485.00±5.13ᵇ	485.00±5.13ᵇ	466.67±5.21ª	454.67±2.96ᵇ
	18.6	429.67±15.56ª	470.33±8.67ᵇ	478.33±9.33ᵇ	488.33±3.67ᵇ	488.33±3.67ᵇ	483.00±6.43ᵇ	474.00±7.64ᵇ

表 4 土荆芥挥发油、α-萜品烯和对伞花素对蚕豆气孔导度(*Gs*)的影响

Table 4 Effects of volatile oil from *Chenopodium ambrosioides*, α-terpinene and cymene on stomatal conductance(*Gs*) in *Vicia faba*

处理组 Treatment groups	处理梯度 Treatments（μL）	处理时间 Treatment time （day）						
		1	2	3	4	5	6	7
挥发油 Volatile oil	CK	565.67±14.50ª	565.67 ±14.50ª	552.00 ±4.73ª	554.33 ±9.28ª	548.00±8.14ª	556.00±2.89ª	542.00±9.85ª
	20	552.00 ±4.73ª	562.33 ±10.97ª	461.67±5.81ª	450.00±8.62ᵇ	455.33±5.36ᵇ	433.33±20.00ᵇ	524.00±7.55ᵇ
	40	554.33 ±9.28ª	459.33±7.64ᵇ	450.00±7.57ᵇ	449.67±10.97ᵇ	449.33±9.28ᵇ	440.00±5.57ᵇ	526.67±10.2ᵇ
	60	548.00±8.14ª	475.00±50.48ᵇ	434.33±4.48ᵇ	399.00±7.23ᶜ	442.00±9.50ᵇ	445.00±4.16ᵇ	503.67±6.03ᵇ
	80	556.00±2.89ª	503.00±16.37ᵇ	423.00±16.29ᵇ	359.33±24.44ᵈ	399.33±17.91ᶜ	382.00±18.72ᵇ	460.67±85.71ᵇ
	100	542.00±9.85ª	468.67±34.27ᵇ	362.67±15.62ᶜ	301.00±7.94ᵉ	281.33±25.33ᵈ	332.33±23.62ᶜ	290.67±22.34ᶜ
对伞花素 Cymene	CK	551.00±22.91ª	551.00±22.91ª	557.67±19.86ª	554.00±12.53ª	561.33±18.45ª	547.67±12.86ª	560.67±19.14ª
	3.38	557.67±19.86ª	552.33±34.08ª	573.67±12.01ª	570.67±1.53ª	560.67±4.93ª	559.33±12.42ª	551.00±22.52ª
	6.76	554.00±12.53ª	557.67±30.73ª	567.67±23.63ª	558.33±29.26ª	551.00±23.64ª	558.00±2.65ª	548.33±19.14ª
	10.14	561.33±18.45ª	571.33±5.51ª	576.00±20.00ª	560.33±11.37ª	547.00±39.05ª	560.67±24.50ª	558.00±19.16ª
	13.52	547.67±12.86ª	565.00±34.11ª	569.00±12.00ª	573.33±12.66ª	561.67±30.67ª	538.33±55.19ª	554.33±15.3ª
	16.90	560.67±19.14ª	568.00±10.58ª	566.33±25.70ª	580.33±13.20ª	550.33±34.02ª	550.00±81.19ª	564.00±30.00ª
α-萜品烯 α-terpinene	CK	558.33±19.00ª	558.33±19.00ª	541.67±23.44ª	551.33±11.93ª	548.33±13.45ª	562.00±13.45ª	551.67±10.07ª
	3.72	541.67±23.44ª	648.67±102.44ª	792.00±65.96ᵇ	741.33±82.37ᵇ	562.00±89.24ª	560.00±126.86ª	542.33±35.44ª
	7.44	551.33±11.93ª	708.33±111.13ᵇ	641.00±269.34ᵃᵇ	699.67±95.92ᵇ	606.67±139.94ª	541.33±49.24ª	530.67±33.83ª
	11.16	548.33±30.02ª	566.00±85.56ª	882.33±111.61ᵇ	789.67±43.52ᵇ	686.33±97.17ᵇ	587.67±15.57ª	556.67±34.21ª
	14.88	562.00±13.45ª	693.33±27.43ᵇ	671.67±98.46ᶜ	1015.33±146.68ᶜ	754.00±30.81ᵇ	552.33±15.04ª	639.33±28.92ᵇ
	18.6	551.67±10.07ª	663.33±34.65ª	454.00±43.27ᶜ	739.67±43.52ᵈ	576.33±69.00ª	545.67±116.14ª	582.67±64.50ª

表 5 土荆芥挥发油、α-萜品烯和对伞花素对蚕豆蒸腾速率(*Tr*)的影响

Table 5 Effects of volatile oil from *Chenopodium ambrosioides*, α-terpinene and cymene on transpiration rate (*Tr*) in *Vicia faba*

处理组 Treatment groups	处理梯度 Treatments（μL）	处理时间 Treatment time （d）						
		1	2	3	4	5	6	7
挥发油 Volatile oil	CK	2.90±0.02ª	2.90±0.02ª	2.89±0.08ª	2.99±0.11ª	2.95±0.14ª	2.88±0.04ª	2.97±0.18ª
	20	2.89±0.08ª	2.45±0.04ᵇ	2.35±0.18ᵇ	2.28±0.05ᵇ	2.57±0.05 ᵇ	2.27±0.04ᵇ	2.53±0.08ᵇ
	40	2.99±0.11ª	2.37 ±0.12ᵇ	2.42±0.15ᵇ	2.33±0.19ᵇ	2.58±0.10 ᵇ	2.30±0.16ᵇ	2.46±0.05ᵇ
	60	2.95±0.14ª	2.42 ±0.13ᵇ	2.49±0.10ᵇ	2.29 ±0.03ᵇ	2.12±0.01 ᶜ	2.65±0.13ᶜ	2.64±0.12ᵇ
	80	2.88±0.04ª	2.71 ±0.06ᶜ	2.41±0.07ᵇ	2.48±0.04ᵇ	2.20±0.12 ᶜ	2.22±0.27ᵈ	2.41±0.12ᵇ
	100	2.97±0.18ª	2.59 ±0.07ᶜ	2.13±0.03ᵇ	2.14±0.06ᶜ	2.04±0.07 ᶜ	2.02±0.08ᵈ	2.08±0.03ᶜ
对伞花素	CK	2.90±0.29ª	2.90±0.29ª	2.81±0.52ª	2.91±0.29ª	2.90±0.08ª	2.89±0.04ª	2.94±0.18ª
	3.38	2.8±0.52ª	2.87±0.16ª	3.30±0.43ᵃᵇ	3.08±0.19ᵇ	2.84±0.16ª	3.04±0.13ª	2.85±0.14ª

Cymene	6.76	2.91±0.29^{a}	2.99±0.08^{a}	3.28±0.09^{ab}	3.30±0.52^{b}	2.87±0.08^{a}	3.20±0.07^{a}	2.95±0.05^{a}
	10.14	2.90 ±0.08^{a}	3.51±0.30^{b}	3.76±0.20^{b}	3.54±0.03^{b}	2.89±0.06^{a}	3.10±0.03^{a}	3.00±0.13^{a}
	13.52	2.89±0.04^{a}	3.58±0.24^{b}	3.58±0.18^{b}	2.93±0.05^{c}	2.95±0.21^{a}	2.99±0.15^{a}	3.09±0.08^{a}
	16.90	2.94±0.18^{a}	3.69±0.40^{b}	3.46±0.16^{b}	3.57±0.50^{d}	2.87±0.13^{a}	3.07±0.14^{a}	2.97±0.35^{a}
α-萜品烯 α-terpinene	CK	3.02±0.12^{a}	3.02±0.12^{a}	2.96±0.24^{a}	2.83±0.11^{a}	2.83±0.30^{a}	2.93±0.09^{a}	2.99±0.14^{a}
	3.72	2.96±0.24^{a}	3.59±0.24^{b}	3.29±0.14^{a}	3.92±0.15^{b}	3.19±0.25^{a}	3.42±0.43^{a}	3.28±0.17^{b}
	7.44	2.83±0.11^{a}	3.92±0.32^{b}	3.05±0.66^{a}	2.86±0.21^{c}	3.28±0.36^{b}	3.35±0.23^{a}	3.29±0.16^{b}
	11.16	2.83±0.30^{a}	3.53±0.29^{b}	3.67±0.27^{b}	3.05±0.06^{c}	3.53±0.17^{b}	3.69±0.06^{b}	3.40±0.13^{b}
	14.88	2.93±0.09^{a}	3.90±0.14^{b}	3.25±0.28^{a}	3.79±0.31^{d}	3.90±0.13^{b}	3.44±0.06^{a}	3.74±0.05^{c}
	18.6	2.99±0.14^{a}	3.86±0.11^{b}	2.69±0.25^{a}	3.80±0.10^{d}	3.47±0.18^{b}	3.37±0.53^{a}	3.46±0.20^{d}

2.2 土荆芥挥发油、α-萜品烯和对伞花素作用下蚕豆幼苗叶绿素荧光参数的变化

土荆芥挥发油处理导致蚕豆幼苗叶片的最大光化学效率（*Fv/Fm*）和实际光化学效率(*ΦPs*Ⅱ)均不同程度下降(P<0.05)，且表现出剂量和时间双重效应（表 6-7）。处理结束后，大部分处理的 *Fv/Fm* 和*ΦPs*Ⅱ无法恢复到正常状态，均显著低于对照(P<0.05)，其中梯度 5 处理的 *Fv/Fm* 和*ΦPs*Ⅱ甚至低于处理期间；α-萜品烯处理组中，*Fv/Fm* 和*ΦPs*Ⅱ的变化规律与挥发油处理组类似，但下降幅度小于挥发油处理组（表 6-7），仅梯度 5 处理下 *Fv/Fm* 和*ΦPs*Ⅱ与对照组差异显著(P<0.05)。停止处理后，各处理的 *Fv/Fm* 和*ΦPs*Ⅱ均逐渐恢复到对照水平；对伞花素对蚕豆幼苗叶片 *Fv/Fm* 和*ΦPs*Ⅱ均无显著影响（(P>0.05)）（表 6-7）。3 种处理中，挥发油对叶绿素荧光参数影响最大，α-萜品烯次之，对伞花素几乎没有影响。

表 6 土荆芥挥发油、α-萜品烯和对伞花素对蚕豆最大光化学效率(*Fv/Fm*)的影响

Table 6 Effects of volatile oil from *Chenopodium ambrosioides*, α-terpinene and cymene on maximum photochemical efficiency (*Fv/Fm*) in *Vicia faba*

处理组 Treatment groups	处理梯度 Treatments（μL）	处理时间 Treatment time （d）						
		1	2	3	4	5	6	7
挥发油 Volatile oil	CK	0.79±0.02^{a}	0.79±0.02^{a}	0.79±0.01^{a}	0.80±0.00^{a}	0.81±0.00^{a}	0.80±0.02^{a}	0.79±0.02^{a}
	20	0.79±0.01^{a}	0.75±0.02^{a}	0.75±0.01^{a}	0.73±0.03^{b}	0.74±0.02^{a}	0.75±0.01^{a}	0.72±0.02^{a}
	40	0.80±0.00^{a}	0.76±0.01^{a}	0.74±0.01^{b}	0.75±0.02^{b}	0.69±0.02^{b}	0.73±0.02^{b}	0.67±0.00^{b}
	60	0.81±0.00^{a}	0.76±0.01^{a}	0.73±0.02^{b}	0.73±0.02^{b}	0.69±0.04^{b}	0.71±0.01^{b}	0.67±0.06^{b}
	80	0.80±0.02^{a}	0.74±0.01^{b}	0.74±0.01^{b}	0.65±0.01^{c}	0.57±0.02^{c}	0.59±0.01^{c}	0.60±0.01^{b}
	100	0.7±0.02^{a}	0.78±0.01^{a}	0.71±0.02^{b}	0.63±0.01^{c}	0.52±0.04^{c}	0.43±0.03^{d}	0.42±0.06^{c}
对伞花素 Cymene	CK	0.80±0.02^{a}	0.80±0.02^{a}	0.79±0.04^{a}	0.79±0.02^{a}	0.78±0.02^{a}	0.80±0.01^{a}	0.79±0.02^{a}
	3.38	0.79±0.04^{a}	0.80±0.01^{a}	0.80±0.03^{a}	0.79±0.02^{a}	0.80±0.02^{a}	0.80±0.01^{a}	0.78±0.03^{a}
	6.76	0.79±0.02^{a}	0.79±0.04^{a}	0.79±0.03^{a}	0.78±0.01^{a}	0.78±0.02^{a}	0.80±0.02^{a}	0.79±0.02^{a}
	10.14	0.78±0.02^{a}	0.79±0.02^{a}	0.80±0.04^{a}	0.79±0.01^{a}	0.79±0.01^{a}	0.80±0.01^{a}	0.79±0.02^{a}
	13.52	0.80±0.01^{a}	0.79±0.02^{a}	0.79±0.04^{a}	0.79±0.02^{a}	0.79±0.02^{a}	0.79±0.02^{a}	0.80±0.01^{a}
	16.90	0.79±0.02	0.80±0.01^{a}	0.78±0.04^{a}	0.79±0.02^{a}	0.79±0.02^{a}	0.79±0.02^{a}	0.79±0.02^{a}
α-萜品烯 α-terpinene	CK	0.79±0.02^{a}	0.79±0.02^{a}	0.80±0.01^{a}	0.79±0.05^{a}	0.79±0.03^{a}	0.80±0.01^{a}	0.79±0.02^{a}
	3.72	0.80±0.01^{a}	0.78±0.02^{a}	0.78±0.02^{a}	0.78±0.02^{a}	0.79±0.05^{a}	0.80±0.02^{a}	0.79±0.00^{a}
	7.44	0.79±0.05^{a}	0.77±0.02^{a}	0.77±0.02^{a}	0.77±0.02^{a}	0.79±0.02^{a}	0.78±0.02^{a}	0.79±0.00^{a}
	11.16	0.79±0.03^{a}	0.78±0.02^{a}	0.77±0.01^{a}	0.74±0.02^{a}	0.74±0.02^{a}	0.79±0.01^{a}	0.78±0.01^{a}
	14.88	0.80±0.01^{a}	0.77±0.04^{a}	0.76±0.02^{a}	0.74±0.04^{a}	0.74±0.02^{a}	0.78±0.01^{a}	0.78±0.01^{a}

18.6	0.79±0.02^{a}	0.76±0.01^{a}	0.75±0.03^{a}	0.72±0.03^{a}	0.71±0.01^{b}	0.73±0.02^{b}	0.78±0.00^{a}

表 7 土荆芥挥发油、α-萜品烯和对伞花素对蚕豆实际光化学效率(*ΦPs* II)的影响

Table 6 Effects of volatile oil from *Chenopodium ambrosioides*, α-terpinene and cymene on Actual photochemical efficiency(*ΦPs* II) in *Vicia faba*

处理组 Treatment groups	处理梯度 Treatments（μL）	处理时间 Treatment time （d）						
		1	2	3	4	5	6	7
挥发油 Volatile oil	CK	0.59±0.01^{a}	0.59±0.01^{a}	0.57±0.02^{a}	0.58±0.01^{a}	0.58±0.01^{a}	0.59±0.01^{a}	0.58±0.02^{a}
	20	0.57±0.02^{a}	0.55±0.03^{a}	0.51±0.03 ^{a}	0.52±0.03 ^{a}	0.50±0.00^{a}	0.52±0.04^{a}	0.46±0.02^{a}
	40	0.58±0.01^{a}	0.54±0.03^{a}	0.52±0.02^{a}	0.50±0.02 ^{a}	0.47±0.01^{a}	0.50±0.02^{a}	0.48±0.02^{a}
	60	0.58±0.01^{a}	0.54±0.03^{a}	0.51±0.05 ^{a}	0.50±0.04 ^{b}	0.46±0.02^{b}	0.52±0.04^{a}	0.47±0.03^{a}
	80	0.59±0.01^{a}	0.46±0.04^{b}	0.46±0.02 ^{b}	0.40±0.01^{b}	0.40±0.01^{b}	0.42±0.01^{b}	0.44±0.02^{b}
	100	0.58±0.02^{a}	0.49±0.04	0.42±0.02 ^{b}	0.35±0.06^{b}	0.26±0.11^{b}	0.26±0.03^{b}	0.21±0.06^{b}
对伞花素 Cymene	CK	0.59±0.02^{a}	0.59±0.02 ^{a}	0.59±0.01^{a}	0.58±0.02^{a}	0.58±0.02^{a}	0.58±0.02^{a}	0.58±0.02^{a}
	3.38	0.59±0.01^{a}	0.59±0.02^{a}	0.59±0.02^{a}	0.58±0.01^{a}	0.56±0.03^{a}	0.59±0.02a	0.58±0.02^{a}
	6.76	0.58±0.02^{a}	0.59±0.04^{a}	0.59±0.01^{a}	0.57±0.03^{a}	0.58±0.01^{a}	0.58±0.01^{a}	0.58±0.02^{a}
	10.14	0.58±0.02^{a}	0.59±0.01^{a}	0.57±0.02^{a}	0.57±0.03^{a}	0.59±0.0^{a}	0.57±0.02^{a}	0.58±0.01^{a}
	13.52	0.58±0.02^{a}	0.58±0.03^{a}	0.58±0.03^{a}	0.57±0.02^{a}	0.57±0.02^{a}	0.57±0.01^{a}	0.58±0.01^{a}
	16.90	0.58±0.02^{a}	0.58±0.02^{ab}	0.58±0.02^{a}	0.56±0.03^{a}	0.59±0.0^{a}	0.58±0.02^{a}	0.58±0.02^{a}
α-萜品烯 α-terpinene	CK	0.57±0.02^{a}	0.57±0.02^{a}	0.59±0.02^{a}	0.58±0.06^{a}	0.58±0.04^{a}	0.59±0.01^{a}	0.58±0.02^{a}
	3.72	0.59±0.02^{a}	0.56±0.00^{a}	0.59±0.02^{a}	0.57±0.04^{a}	0.58±0.02^{a}	0.58±0.02^{a}	0.59±0.01^{a}
	7.44	0.58±0.06^{a}	0.58±0.03^{a}	0.55±0.03^{a}	0.58±0.02^{a}	0.58±0.03^{a}	0.57±0.01^{a}	0.57±0.00^{a}
	11.16	0.58±0.04^{a}	0.55±0.00^{a}	0.57±0.03^{a}	0.51±0.01^{b}	0.53±0.02^{b}	0.57±0.02^{a}	0.56±0.02^{a}
	14.88	0.59±0.01^{a}	0.55±0.01^{a}	0.54±0.01^{a}	0.50±0.02^{b}	0.51±0.01^{b}	0.57±0.02^{a}	0.56±0.02^{a}
	18.6	0.58±0.02^{a}	0.55±0.01^{a}	0.53±0.03^{a}	0.51±0.02^{b}	0.50±0.01^{b}	0.55±0.01^{a}	0.54±0.00^{b}

2.3 土荆芥挥发油、α-萜品烯和对伞花素作用下蚕豆幼苗叶绿素含量的变化

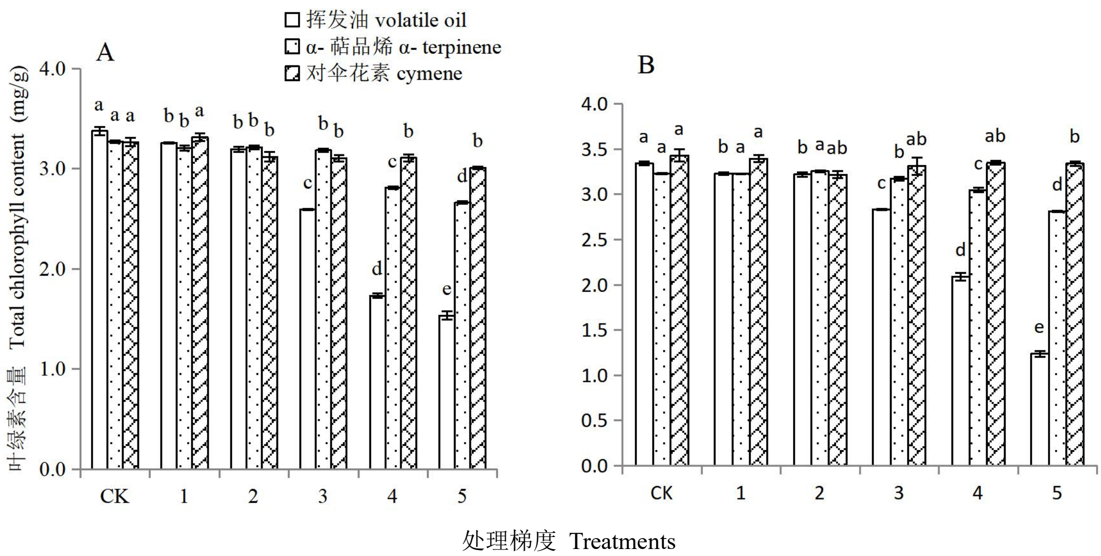

图 1 土荆芥挥发油、α-萜品烯和对伞花素作用下蚕豆幼苗总叶绿素含量的变化

Fig.1 Changes of total chlorophyll content in the leaves of *Vicia faba* exposed to volatile oil from

Chenopodium ambrosioides , α-terpinene and cymene

注：A. 处理第 3 天；B.恢复第 3 天。不同小写字母表示 p <0.05 的显著水平。

Note: A. the 3rd day of treatment；B.the 3rd day of recovery. Different lowercase letters indicates p <0.05.

从图 1：A 可见，土荆芥挥发油处理 3 d 后，蚕豆幼苗叶片的叶绿素含量明显下降(P＜0.05)，且表现出剂量依赖效应。与对照相比，梯度 5 处理组的叶绿素含量下降了 54.58%。停止处理恢复 3 d 后（图 1：B），虽然各处理剂量组叶绿素含量有不同程度的升高，仍然低于对照，其中梯度 5 处理的叶绿素含量甚至比处理期间更低，仅为对照组的 37.0%；α-萜品烯处理组和对伞花素处理组的叶片总叶绿素含量虽然有所减低，但与对照差异不显著（P＞0.05），停止处理后，叶绿素含量基本恢复到对照组的水平。本研究结果表明，挥发油对叶绿素含量影响最大，α-萜品烯次之，对伞花素最小。

3 讨论

3.1 土荆芥挥发性化感物质对蚕豆光合特性的影响

光合作用是植物合成有机物、获取能量的根本来源，易受温度、光照、水分和微生物等因素的影响(Li et al, 2016; Schmid et al, 2016)。植物释放到环境中的化感物质直接作用于邻近植物的许多生理生化过程，从而影响了植物的生长发育（El-Kenany et al, 2017），如化感物质 Benzoxazolin-2-(3H)-one (BOA)通过降低气孔导度而影响了受体植物的碳同化效率（Parizotto et al, 2017）。一般认为，影响植物光合速率的因素包括气孔因素和非气孔因素（张如义等, 2016）；本项目组前期研究发现，土荆芥挥发性化感物质诱导蚕豆保卫细胞发生了程序性细胞死亡（周健等, 2017）。本研究结果表明，在土荆芥挥发油作用下，*Pn*、*Gs*、*Tr* 显著降低，而 *Ci* 显著增加；经α-萜品烯处理后，蚕豆叶片的 *Gs*、C_i、*Tr* 不同程度增加，*Pn* 则整体表现为下降；对伞花素对蚕豆光合特性的影响不显著。根据这一结果推测，当蚕豆幼苗受到土荆芥挥发油胁迫时，蚕豆幼苗关闭气孔，或保卫细胞发生程序性死亡，降低 *Gs*，进而抑制了 *Tr* 和 *Pn*，也有可能是 RuBP 羧化酶活性降低，RuBP 的再生能力减缓，降低对 CO_2 的亲和力(孙胜楠等, 2017)。至于土荆芥挥发油引起的光合作用下降是否与 RuBP 羧化酶活性有关，尚后续研究进一步深入确定。而α-萜品烯对蚕豆光合特性的影响可能是通过非气孔因素造成的。

植物叶片的叶绿素含量和叶绿素荧光参数对环境胁迫十分敏感，任何环境因素的变化都会影响到 *Ps*II的 *Fv/Fm* 和*ΦPs*II (Cosgrove & Borowitzka, 2010; 许大全, 2002)。前人研究发现，化感物质如酚酸（谢东锋等, 2018）、BOA（El-Kenany et al, 2017）等会降低受体植物的叶绿素含量和叶绿素荧光参数。本研究结果表明，在土荆芥挥发油及其两个主要成分α-萜品烯、对伞花素作用下，蚕豆幼苗叶片的叶绿素含量、叶绿素荧光参数 *Fv/Fm* 和*ΦPs*II均不同程度地降低，尤其是高剂量挥发油处理引起这种效应几乎是不可逆的。表明土荆芥化感胁迫可能干扰了叶绿素的合成过程或引起叶绿素降解，光系统受损，光反应受到抑制，从而降低了光合速率，抑制了植物的生长发育。

土荆芥挥发油及其主要成分α-萜品烯和对伞花素均降低了蚕豆幼苗叶片的叶绿素含量、叶绿素荧光参数和净光合速率，但挥发油和主要成分对气孔导度、蒸腾速率和胞间 CO_2 浓度的影响结果具有较大的差异。

3.2 土荆芥挥发油及其主要成分α-萜品烯和对伞花素化感效应的比较

Vasilakoglou et al（2013）采用全系列评价法评估了黑麦草(*Lolium rigidum* Gaudin)挥发油化学成分的毒性效应，发现挥发油各成分之间存在协同效应，导致挥发油的毒性效应大于

各个组成成分的毒性效应。土荆芥挥发油成分复杂 (Chu et al, 2011; Jardim et al, 2008; 黄雪峰和孔令义, 2002)，大体包括单萜烯类、倍半萜烯类、含氧衍生物类等，但不同产地土荆芥的挥发油中，主要成分通常是α-萜品烯、对伞花素、驱蛔素等（Kandpal et al, 2016; Pan et al, 2007）。相对于土荆芥挥发油的化感效应而言，其主要成分的化感效应往往较弱。土荆芥挥发油及其主要成分α-萜品烯和对伞花素提高了玉米（*Zea mays*）根尖细胞的 ROS 水平，导致细胞膜脂过氧化、抗氧化酶活性失活，从而引起玉米幼根生长受到抑制（Chen et al, 2016; Li et al, 2018），这种诱导氧化损伤的效应以挥发油最大，α-萜品烯次之，对伞花素最小（陈斌等, 2015）；此外，土荆芥挥发油、对伞花素和 α-萜品烯对玉米根边缘细胞活性（胡忠良等, 2015）和叶表皮保卫细胞活性（周健等, 2016）均具有显著的抑制效应，但对伞花素和α-萜品烯的抑制效应弱于挥发油的抑制效应；本研究结果表明，土荆芥挥发油对受体光合特性的影响远远大于其两个主要成分α-萜品烯和对伞花素的影响，与前人研究结果基本一致。导致这一结果的原因可能是挥发油中的α-萜品烯、对伞花素以及其他成分同时影响受体的光合作用过程，各成分的叠加效应导致挥发油对受体光合特性的影响，远远大于其单体成分α-萜品烯和对伞花素的抑制效应。当然，也不排除挥发油成分中还存在比α-萜品烯和对伞花素化感效应更强的成分，本研究室后续将进一步深入研究和寻找土荆芥挥发油中的其他主效化感成分。

参考文献

CHEN B, ZHOU J, GOU X, et al, 2016. Volatiles from *Chenopodium ambrosioides* L. induce the oxidative damage in maize (*Zea mays L.*) radicles[J]. Allelopathy J, 38: 171-182.

CHEN B, WANG YN, MA DW, et al, 2015. The antioxidant enzyme activities and their gene expression in maize radicle under the allelochemical stress from *Chenopodium ambrosioides* L.[J]. Ecol Environ Sci, 24(10): 1640-1646.[陈斌, 王亚男, 马丹炜等, 2015. 土荆芥化感胁迫对玉米幼根抗氧化酶活性和基因表达的影响[J]. 生态环境学报, 24(10): 1640-1646.]

COSGROVE J, BOROEITZKA MA, 2010. Chlorophyll fluorescence terminology: an introduction[M]// Chlorophyll a Fluorescence in Aquatic Sciences. Methods Appl. 1-17.

CHU SS, FENG HJ, LIU ZL, 2011. Composition of essential oil of Chinese *Chenopodium ambrosioides* L. and insecticidal activity against maize weevil, Sitophilus *zeamais*.[J]. Pest Manage Sci, 67(6): 714-718.

EL-KENANY ET, El-DARIER SM, ABDELLATIF AA, et al, 2017. Allelopathic potential of invasive species: *Nicotiana glauca*, Graham on some ecological and physiological aspects of *Medicago sativa* L. and *Triticum aestivum* L.[J]. Rendiconti Lincei, 28(1): 159-167.

HU WJ, MA DW, WANG YN, et al, 2011. Allelopathic potential of volatile oil from *Chenopodium ambrosioides* L. on root tip cells of *Vicia faba*[J]. Acta Ecol Sin, 31(13): 3684-3690. [胡琬君, 马丹炜, 王亚男等, 2011. 土荆芥挥发油对蚕豆根尖细胞的化感潜力[J]. 生态学报, 31(13): 3684-3690.]

HU WJ, MA DW, WANG YN, et al, 2012. Oxidative damage of volatile oil from *Chenopodium ambrosioide*s on *Vicia faba* root tip cells[J]. Chin J Appl Ecol, 23(4): 1077-1082. [胡琬君, 马丹炜, 王亚男等, 2012. 土荆芥挥发油对蚕豆根尖细胞的氧化损伤[J]. 应用生态学报, 23(4): 1077-1082.]

HU ZL, WANG YN, MA DW, et al, 2015. The alleviate effect of extracellular DNA and protein in maize root border cells on the allelochemical stress from *Chenopodium ambrosioides* L.[J]. Chin Agric Sci, 48(10): 1962-1970.[胡忠良, 王亚男, 马丹炜等, 2015. 玉米根边缘细胞 exDNA 和胞外蛋白对土荆芥化感胁迫的缓解效应[J]. 中国农业科学, 48(10): 1962-1970.]

HUSSAIN MI, REIGOSA MJ, 2016. Plant secondary metabolite rutin affects the photosynthesis and excitation energy flux responses in Arabidopsis thaliana[J]. Allelopathy J, 38(2): 215-228.

HUANG XF, KONGLY, 2002. Study on chemical constituents of volatile oil from *Chenopodium ambrosioides* L.[J]. J China Pharm Univ, 33(3): 256-257. [黄雪峰, 孔令义, 2002. 土荆芥挥发油的化学成分分析[J]. 中国药科大学学报, 33(3): 256-257.]

JIMENEZ-OSORNIO J, KUMAMOTO J, WASSER C, 1996. Allelopathic activity of *Chenopodium ambrosioides* L.[J]. Biochem Syst Ecol 24(3): 195-205.

JARDIM CM, JHAM GN, DHINGRA OD, et al, 2008. Composition and antifungal activity of the essential oil of the brazilian *chenopodium ambrosioides* L.[J]. J Chem Ecol, 34(9):1213-1218.

KANDPAL V, JOSHI PK, JOSHI N, 2016. GC-MS analysis of seed essential oil of *Chenopodium ambrosioides* L. collected from himalayan region[J]. J Essent Oil-Bear Plants, 19(1):258-261.

LI J, HE YQ, MA DW, et al, 2018. Volatile allelochemicals of *Chenopodium ambrosioides* L. induced mitochondrion mediated Ca^{2+}-dependent and caspase dependent apoptosis signaling pathways in receptor plant cells[J]. Plant Soil, 1-12.

PARIZOTTO AV, MARCHIOSI R, BUBNA GA, et al, 2016. Benzoxazolin-2-(3H)-one reduces photosynthetic activity and chlorophyll fluorescence in soybean[J]. Photosynthetica:1-5.

PAN X, LIANG M, CHEN S, 2007. GC-MS analysis of essential oil from *Chenopodium ambrosioides* L.[J]. Chin J Pharm Anal.

SCHMID I, FRANZARING J, MULLER M, et al, 2016. Effects of CO_2 enrichment and drought on photosynthesis, growth and yield of an old and a modern barley cultivar [J]. J Agron Crop Sci, 202(2): 81-95.

SINGH HP, KAUR S, MITTAL S, et al, 2009. Essential oil of artemisia scoparia inhibits plant growth by generating reactive oxygen species and causing oxidative damage[J]. J Chem Ecol, 35(2): 154-162.

SUN SN, WANG Q, SUN CC, et al, 2017. Response and adaptation of photosynthesis of cucumber seedlings to high temperature stress[J]. Chin J Appl Ecol, 28(5): 1603-1610.[孙胜楠, 王强, 孙晨晨等, 2017. 黄瓜幼苗光合作用对高温胁迫的响应与适应[J]. 应用生态学报, 28(5): 1603-1610.]

VASILAKOGLOU I, DHIMA K, PASCHAlIDIS K, et al, 2013. Herbicidal potential on lolium rigidum of nineteen major essential oil components and their synergy[J]. J Essent Oil Res, 25(1): 1-10.

XU HG, QIANG S, 2004. Iinvasive species of China [M]. Beijing: China Environmental Science Press: 52-79. [徐海根, 强胜, 2004. 中国外来入侵物种编目. 北京: 中国环境科学出版社: 52-79.]

XIE DF, ZHANG GC, XIA XX, et al, 2018. Effects of phenolic acids on the growth and photosynthesis of Populus×euramericana'Neva'[J]. Acta Ecol Sin, 38(5): 1789-1798. [谢东锋，张光灿，夏宣宣等， 2018. 不同浓度酚酸对欧美杨 I-107 苗木生长和光合特性的影响[J]. 生态学报, 38(5): 1789-1798.]

XIN HQ, HUO JW, 2008. Effects of environment stress on photosynthesis of fruit trees[J]. J Northeast Agric Univ, 39(9): 130-135. [辛惠卿, 霍俊伟, 2008. 环境胁迫对果树光合作用的影响[J]. 东北农业大学学报, 39(9): 130-135.]

XU DQ, 2002. photosynthetic efficiency[M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers: 80-82,94. [许大全, 2002. 光合作用效率[M]. 上海: 上海科学技术出版社: 80-82, 94.]

ZHANG RY, CHEN H, HU HL et al, 2016. Allelopathic effect of *Cinnamum camphora* leaf litter on growth and photosynthetic characteristic of two intercropping crops[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 36(2): 0332-0342.[张如义, 陈洪, 胡红玲等, 2016. 香樟凋落叶分解过程对两种间作作物生长和光合特性的影响[J]. 西北植物学报, 36(2): 0332-0342.]

ZHANG ZL, QU WJ, LI XF, 2009. Plant physiology experiment tutorial[M]. Beijing: Higher Education Press: 67-70. [张志良, 瞿伟菁, 李小方, 2009. 植物生理学实验指导[M]. 北京:高等教育出版社: 67-70.]

ZHOU J, WANG YN, MA DW, et al, 2017. Volatile allelochemicals from *Chenopodium ambrosioides* L. induced guard cells apoptosis and its signal regulation in *Vicia faba* L.[J]. Acta Ecol Sin, 37(17): 5713-5721. [周健, 王亚男, 马丹炜等, 2017. 土荆芥挥发性化感物质诱导蚕豆保卫细胞死亡及信号调节[J]. 生态学报,

37(17): 5713-5721.]

ZHOU J, MA DW, CHEN YT, et al, 2016. Effects of volatile allelochemicals from *Chenopodium ambrosioides* L. on the stoma guard cells in leaf epidermis of Vicia faba[J]. Guihaia, 36(8):963－968.[周健，马丹炜，陈永甜等, 2016.土荆芥挥发性化感物质对蚕豆叶表皮保卫细胞的影响[J]. 广西植物, 36(8):963-968.]