

昆虫取食诱导的植物防御反应

秦秋菊, 高希武*

(中国农业大学昆虫系, 北京 100094)

摘要: 植物被昆虫取食后可产生直接防御或间接防御。直接防御通过增加有毒的次生代谢产物或防御蛋白对昆虫生理代谢产生不利的影响, 但对植物的消耗较大。间接防御通过释放挥发性化合物吸引天敌昆虫, 并以此控制植食性昆虫。特异性的昆虫激发子(insect specific elicitors)能够诱导挥发性化合物的释放。多种信号途径参与昆虫取食诱导的植物防御反应, 它们之间的相互作用协同或拮抗。了解昆虫取食诱导的植物防御反应, 对于害虫综合治理策略的完善具有重要的意义。

关键词: 昆虫取食; 植物; 诱导防御反应; 直接防御; 间接防御

中图分类号: Q965.9 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2005)01-0125-10

Plant defense responses induced by insect herbivory

QIN Qiu-Ju, GAO Xi-Wu* (Department of Entomology, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

Abstract: Plants respond to insect herbivory with a myriad of inducible responses, broadly categorized as direct defenses and indirect defenses. Herbivore-induced plant direct defenses include the production of toxic metabolites and proteins. Direct defenses can negatively affect a herbivore's physiology, but exact large resource demands on plant metabolism. Plants can also defend themselves against herbivores indirectly by emitting specific blends of volatiles that attract carnivorous natural enemies. Herbivore-induced plant volatiles can be triggered by some insect specific elicitors. Multiple signaling transduction pathways are involved in plant defense responses to insect herbivores, and they can interact with each other, either synergistically or antagonistically. Understanding herbivore-induced plant responses can provide important information for the complement of integrated pest management tactics.

Key words: Insect herbivores; plants; induced defense responses; direct defenses; indirect defenses

植物在进化过程中对昆虫和病原菌危害形成了多种防御机制, 一般分为组成型防御机制(constitutive defenses)和诱导型防御机制(induced defenses)。前者指植物中原本就存在的、阻碍昆虫取食或病原菌侵染的物理和化学因子; 后者是由昆虫和病原菌诱导产生的(Mauricio *et al.*, 1997)。诱导防御机制在植物自我保护中发挥着重要作用(Maleck and Dietrid, 1999)。包括: 增加有毒物质含量; 产生局部过敏反应或系统获得抗性(systemic acquired resistance); 产生有毒化合物和防御蛋白, 延缓昆虫发育速度; 以及释放挥发性化合物来吸引捕食性和寄生性天敌等作用。关于植物对病原菌防御反应在细胞水平的研究已取得了许多进展(Baker *et al.*, 1997), 而对植物是如何识别昆虫取食机制的了解还非常有限, 第1个昆虫特异性的激发子——昆

虫口腔分泌物 volicitin 直到 1997 年才得到详细描述。将甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 幼虫口腔分泌物中的活性成分 N-17-羟基亚麻酰基-L-谷氨酰氨涂抹于玉米伤口部位, 能够增加挥发性有机化合物的释放(Albom *et al.*, 1997), 这些释放的物质具有吸引天敌的作用。表明植物能够招引三级营养关系中的天敌来消灭害虫, 达到自我保护的目的, 这一点与抵抗病原菌不同。

近年来, 植物诱导抗性的研究报道较多, 尤其是昆虫取食诱导的植物间接防御, 已经成为新的研究热点。昆虫与植物相互关系的研究在生态学、害虫综合治理研究中的地位越来越受到人们的重视。关于植物诱导抗虫性的基本特征、理化机制和对昆虫及其天敌的影响, 松树诱导抗虫性机制, 外源茉莉酸类物质诱导的植物抗虫性及作用机理, 昆虫诱导的

基金项目: 国家重大基础研究发展规划“973”项目(G2000016207); 国家自然科学基金资助项目(30170621, 39970496)

作者简介: 秦秋菊, 女, 1977 年生, 河北人, 博士生, 主要从事昆虫毒理学方面的研究, E-mail: qinqiuju1977.student@sina.com

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: gaowiwu@263.net.cn

收稿日期 Received: 2004-08-18; 接受日期 Accepted: 2004-11-18

植物蛋白酶抑制剂和挥发性化合物国内已有一些研究综述(姜永根和程家安, 1997, 2001; 宗娜等, 2003; 刘兴平等, 2003; 桂友连等, 2004)。本文主要从植物生物化学角度, 对昆虫取食诱导的植物次生代谢及其相关信号途径进行综述。

1 植物直接防御反应

直接防御反应分为 3 类: (1) 产生有毒的次生化合物(如烟碱、呋喃香豆素等)直接杀伤昆虫或病原菌; (2) 产生防御蛋白(如蛋白酶抑制剂、多酚氧化酶等)降低昆虫对食物的消化能力; (3) 改变自身的营养状况使昆虫不能获得足够的营养。虫害诱导的植物直接防御反应最典型的例子就是番茄、马铃薯、大豆等植物受虫害诱导后, 能够系统性累积蛋白酶抑制剂来抑制昆虫消化道中的丝氨酸蛋白酶活性, 从而减少昆虫的进一步取食(Farmer and Ryan, 1992), 烟草等植物叶片受机械伤害或昆虫取食后诱导叶片和根部烟碱的合成(Baldwin *et al.*, 1997)。根部的烟碱运输到叶片和繁殖器官, 可阻止昆虫的进一步取食。

1.1 产生防御蛋白或防御酶活性升高

植物产生的防御蛋白包括蛋白酶抑制剂、氧化酶系、苯丙烷类代谢途径酶、糖结合蛋白和病程相关蛋白(pathogenesis-related protein)等。在番茄中, 昆虫取食会导致原系统素(prosystemin)断裂, 产生 18 个氨基酸的系统素(systemin)。系统素由木质部传导至叶端引起磷脂的羟基化, 进而引起亚麻酸的释放。亚麻酸经过十八烷代谢途径, 迅速生成信号物质茉莉酸(jasmonic acid), 茉莉酸激活编码蛋白酶抑制剂的基因, 产生蛋白酶抑制剂。虫害诱导植物产生蛋白酶抑制剂需要茉莉酸和乙烯的参与(O'Donnell *et al.*, 1996)。植物被昆虫取食后, 通过系统素或细胞膜信号级联反应, 经茉莉酸途径在转录水平上正向调控蛋白酶抑制剂基因的表达, 引起蛋白酶抑制剂快速增加(Koiwa *et al.*, 1997)。斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 可诱导水稻脂氧合酶基因和丙二烯氧化物合酶基因(徐涛等, 2003); 尺蠖能够诱导棉花脂氧合酶的活性, 增强棉花对棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 的抗性(Kranthi *et al.*, 2003)。美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea* 能够诱导大豆脂氧合酶以及脂质过氧化物酶活性的增加(Felton *et al.*, 1994)。脂氧合酶与酚氧化酶联合作用能释放 H_2O_2 , 为植物合成代谢提供活性氧(Liu *et al.*, 1993)。蚜虫取食植物后能引起乙烯

的大量释放, 并诱导可溶性过氧化物酶以及细胞膜过氧化物酶活性的增加。蚜虫侵染大麦、棉花后, 引起苯丙烷类代谢途径的关键酶——苯丙氨酸解氨酶活性升高, 在大麦中抗蚜品种的苯丙氨酸解氨酶活性以及水杨酸的含量均高于敏感品种(Chaman *et al.*, 2003)。虫害还能诱导植物体内催化酚类物质氧化的多酚氧化酶, 多酚氧化酶在腺体香毛簇中与适当的酚类底物结合后产生类似“超级黏着(super glue)”作用的物质, 借以捕获体型微小的昆虫(Constabel *et al.*, 1996; Stout *et al.*, 1998); 多酚氧化酶在叶肉细胞中能共价修饰(covalently modify)昆虫的消化蛋白(dietary proteins)并与之交连, 降低昆虫中肠蛋白酶的水解能力。在番茄中, 茉莉酮酸类和系统素可诱导多酚氧化酶基因家族高度特异性表达(Constabel *et al.*, 1996), 其中的多酚氧化酶 *F* 基因可被乙烯、茉莉酸和水杨酸激活(Thipyapong and Steffens, 1997)。表 1 为昆虫取食诱导植物产生的防御蛋白和酶。

1.2 产生有毒的次生代谢物

昆虫取食或机械损伤还可诱导植物产生酚类化合物、萜类化合物和烟碱等 3 类次生化合物。野生型欧洲防风草(parsnip)受害后, 呋喃香豆素类和肉豆蔻醚浓度大大增加(Zangerl *et al.*, 1997)。呋喃香豆素类化合物能被昆虫细胞色素 P450 降解, 而肉豆蔻醚作为双氧基苯抑制剂, 可作为呋喃香豆素的增效剂(Berenbaum and Zangerl, 1993)。棉铃虫取食棉花后能够诱导棉酚以及过氧化物的增加。尺蠖能够诱导棉花体内总碳水化合物、单宁、棉酚、槲皮素、芦丁和氯原酸的增加, 从而增强棉花对棉铃虫的抗性。表 2 为昆虫取食诱导的非挥发性植物次生物。

1.3 植物直接防御的局限性

植物在遭受胁迫与激活防御反应之间存在一定时间上的间隔。通常在数小时甚至数天内对生物胁迫都很敏感, 以后, 随胁迫天数的增加植物抗性增强, 但自身适应度(fitness)降低。虫害诱导的直接防御反应中, 植物次生代谢的消耗很大(Karban and Baldwin, 1997)。例如, 昆虫取食野生型欧洲防风草, 可诱导呋喃香豆素的合成(Zangerl *et al.*, 1997), 结果植物大部分能量用于增加呼吸代谢而使分配给其他活动的能量减少。烟草遭受害虫攻击后, 植物 6% 的氮素用于增加烟碱的合成, 造成供给其他活动(如种子生长)的氮素不足(van Dam and Baldwin, 1998)。

表 1 昆虫取食诱导的植物防御酶系或蛋白质类

Table 1 Defensive enzymes and proteins induced by herbivory

酶或蛋白 Enzymes or proteins	植物 Plant	取食昆虫 Herbivore	参考文献 References
蛋白酶抑制剂 Protease inhibitors			
丝氨酸蛋白酶抑制剂 Serine protease inhibitor	番茄 <i>Lycopersicon esculentum</i> 、 马铃薯 <i>Solanum tuberosum</i> 、 大豆 <i>Glycine max</i> 、玉米 <i>Zea mays</i> 等	鳞翅目幼虫 Larvae of Lepidoptera	Farmer and Ryan, 1992
氧化酶 Oxidative enzymes			
多酚氧化酶 Polyphenol oxidase	番茄 <i>L. esculentum</i>	鳞翅目幼虫 Larvae of Lepidoptera	Constabel <i>et al.</i> , 1996
过氧化物酶 Peroxidase	番茄 <i>L. esculentum</i>	粉虱 <i>Bemisia argentifolii</i>	Duffey and Felton, 1991
脂氧合酶 Lipoxigenase	番茄 <i>L. esculentum</i> 、大豆 <i>G. max</i> 、 棉花 <i>Gossypium hirsutum</i>	鳞翅目幼虫 Larvae of Lepidoptera	Felton <i>et al.</i> , 1994; Bi <i>et al.</i> , 1997
抗坏血酸氧化酶 Ascorbate oxidase	棉花 <i>G. hirsutum</i>	美洲棉铃虫 <i>Helicoverpa zea</i>	Bi <i>et al.</i> , 1997
苯丙烷类代谢途径酶 Phenylpropanoid enzymes			
苯丙氨酸解氨酶 Phenylalanine ammonia-lyase	大麦 <i>Hordeum vulgare</i> 、棉花 <i>G. hirsutum</i>	蚜虫 <i>Schizaphis graminum</i> 棉蚜 <i>Aphis gossypii</i>	Chaman <i>et al.</i> , 2003; 李润植等, 1998
萜类代谢途径酶 Terpenoid enzyme			
萜合酶 Terpene synthase	玉米 <i>Z. mays</i>	甜菜夜蛾 <i>Spodoptera exigua</i>	Degenhardt and Gershenzon, 2000
糖结合蛋白 Carbohydrate-binding proteins			
几丁质酶 Chitinase			
降低活性 Reduced activity	南瓜 <i>Cucurbita pepo</i> 、	粉虱 <i>B. argentifolii</i>	Jimenez <i>et al.</i> , 1995; Mayer
升高活性 Increased activity	番茄 <i>L. esculentum</i> 、小麦 <i>Triticum aestivum</i> 、	蚜虫 <i>S. graminum</i>	<i>et al.</i> , 1995; van Dam and
β-1,3 葡聚糖酶 β-1,3 glucanase	高粱 <i>Sorghum bicolor</i> 、三叶草 <i>Trifolium subterraneum</i>		Baldwin, 1998
病程相关蛋白 (PR) Pathogenesis-related protein			
PR-1	番茄 <i>L. esculentum</i>	粉虱 <i>B. argentifolii</i>	Mayer <i>et al.</i> , 1995
PR-10	土层三叶草 <i>T. subterraneum</i>	红腿土蠊 <i>Halotydeus destructor</i>	Brooderick <i>et al.</i> , 1997

表 2 昆虫取食和伤口诱导的植物次生化合物

Table 2 Phytochemicals induced by herbivory and wounding

植物次生物质 Phytochemicals	植物 Plant	昆虫 Herbivore	文献 References
酚类化合物 Phenolics			
酚酸 Phenolic acids	棉花 <i>Gossypium hirsutum</i>	尺蠖 <i>Anomis flava</i>	Kranthi <i>et al.</i> , 2003
呋喃香豆素 Furanocoumarins	欧洲防风草 Parsnip	伤口 Wounding	Zangerl <i>et al.</i> , 1997
香豆素 Coumarins	向日葵 <i>Helianthus annuus</i>	向日葵甲虫 <i>Zygogramma exclamationis</i>	Olson and Roseland, 1991
单宁 Tannin	栎树 <i>Quercus</i> 、 棉花 <i>G. hirsutum</i>	<i>Ocneria dispake</i>	Schultz and Baldwin, 1982
总酚 Total phenolics	桦树 <i>Betula lenta</i> 、栎树 <i>Quercus</i> 、 棉花 <i>G. hirsutum</i>	鳞翅目、鞘翅目等 Lepidoptera, Coleoptera, etc.	Mattson and Palmer, 1988
萜类化合物 Terpenoids			
单萜 Monoterpenes	冷杉 <i>Abies grandis</i>	鞘翅目昆虫 Coleoptera	Litvak and Monson, 1998
棉酚 Gossypol	棉花 <i>G. hirsutum</i>	棉铃虫 <i>Helicoverpa armigera</i>	汤德良等, 1997
含油树脂 Oleoresin	冷杉 <i>A. grandis</i>	甲虫 Bark beetle	Raffa, 1991
生物碱 Alkaloids			
烟碱 Nicotine	烟草 <i>Nicotiana tabacum</i>	伤口 Wounding	Baldwin <i>et al.</i> , 1997
氧肟酸 Hydroxamic acids	小麦 <i>Triticum aestivum</i>	蚜虫 <i>Diuraphis noxia</i>	Niemeyer <i>et al.</i> , 1989

此外，在昆虫与植物的协同进化过程中，特定的昆虫种类对某些植物化学防御会产生适应，它们不仅可以利用植物次生化合物的特殊气味寻找寄主食物，还可利用植物次生物质防御天敌。因此，植物直接防御反应虽能阻止大多数昆虫的取食，但是能量消耗巨大而且不能阻止特定种类的昆虫取食 (Agrawal and Karban, 1997)。一些种类的昆虫在取食含有高浓度的蛋白酶抑制剂的叶肉组织后，会改变消化道内的蛋白酶的种类，从而保证正常的消化功能。甜菜夜蛾幼虫取食高度表达蛋白酶抑制剂基因的烟草后，中肠只有 18% 的蛋白酶活力被抑制，取食低蛋白酶抑制剂水平的非转基因烟草后，78% 的蛋白酶活力被抑制。马铃薯被茉莉酸甲酯诱导后，木瓜蛋白酶抑制剂的含量增加，马铃薯甲虫取食茉莉酸甲酯诱导的马铃薯，也会产生类似的反应。植食性昆虫的这种补偿性反应，在取食高水平蛋白酶抑制剂的昆虫中是非常普遍的 (Jongsma and Bolter, 1997; Giri et al., 1998)。烟草天蛾 *Manduca sexta* 取食含有烟碱的植物后，诱导幼虫体内 P450 解毒酶的活性，从而增加对烟碱的解毒作用 (Snyder and Glendinmig, 1996)。近年来研究发现，一些昆虫能够

截获茉莉酸和水杨酸发出的信号，在植物次生物质产生之前就增加体内解毒酶活性，以此来抵消植物的防御策略 (Li et al., 2002)。

总之，植物的直接防御反应不仅消耗较大的能量，在某种程度上还能引起特定昆虫解毒代谢能力的增强，使昆虫对其产生适应性。因此，植物要保护自身免受虫害，仅仅依靠直接防御反应还是不够的。

2 昆虫取食诱导的植物间接防御反应

许多植物被昆虫取食后能释放挥发性物质吸引昆虫天敌。例如，利马豆 *Phaseolus lunatus* 受螨类取食后释放出萜类和莽草酸途径产生的挥发性化合物，吸引二斑叶螨的捕食性螨 (Dicke et al., 1990)；玉米受甜菜夜蛾幼虫危害后，释放出萜类、吲哚和脂氧合途径的产物，吸引小茧蜂 *Cotesia marginiventris* 在甜菜夜蛾幼虫体内产卵，导致被寄生的幼虫取食能力显著降低 (Turlings et al., 1990)。植物中有 13 个科 20 多种植物受虫害诱导可产生吸引天敌的挥发性物质，吸引多种捕食性和寄生性天敌 (表 3)。

表 3 昆虫取食诱导的植物挥发性化合物引诱的昆虫天敌

Table 3 Carnivorous natural enemies attracted by herbivore-induced plant volatiles

植物 Plant	植食性昆虫 Phytophagous insects	天敌 Natural enemy	参考文献 References
利马豆 <i>Phaseolus lunatus</i>	二斑叶螨 <i>Tetranychus urticae</i>	捕食性螨 <i>Phytoseiulus persimilis</i>	Dicke, 1990; Dicke et al., 1990
玉米 <i>Zea mays</i>	甜菜夜蛾 <i>Spodoptera exigua</i>	寄生蜂 <i>Cotesia marginiventris</i>	Turlings et al., 1990
黄瓜 <i>Cucumis sativus</i>	二斑叶螨 <i>Tetranychus urticae</i>	捕食性螨 <i>Phaseolus lunatus</i>	Takabayashi et al., 1994
棉花 <i>Gossypium hirsutum</i>	美洲棉铃虫 <i>Helicoverpa zea</i>	黑头折脉茧蜂 <i>Cardiochiles nigriceps</i>	De Moraes et al., 1998
玉米 <i>Zea mays</i>			
烟草 <i>Nicotiana tabacum</i>	烟芽夜蛾 <i>Heliothis virescens</i>	黑头折脉茧蜂 <i>Cardiochiles nigriceps</i>	De Moraes et al., 1998
	番茄天蛾		
烟草 <i>Nicotiana tabacum</i>	<i>Manduca quinquemaculata</i>	西部大眼长蝽 <i>Geocoris pallens</i>	Kessler and Baldwin, 2001
	草小盲蝽 <i>Dicypus minimus</i>		
	烟草跳甲 <i>Epicrux hirtipennis</i>		
番茄 <i>Lycopersicon esculentum</i>	甜菜夜蛾 <i>Spodoptera exigua</i>	镶颞姬蜂 <i>Hyposter exigua</i>	Thaler et al., 1996
梨树 <i>Pyrus communis</i>	梨木虱 <i>Psylla pyri</i>	花蝽 <i>Anthocoris nemorum</i>	Scutareanu et al., 1997
榆树 <i>Ulmus pumila</i>	榆叶象甲 <i>Xanthogaleruca luteola</i>	卵寄生蜂 <i>Oomyzus gallerucae</i>	Meiners and Hilker, 2000

2.1 昆虫取食诱导的挥发性化合物

昆虫取食植物诱导的挥发性化合物 (volatiles, VOC)，按合成途径分为 3 类：第 1 类是绿叶挥发物，主要为 C6 的醇或醛，来源于脂氧合途径，由亚麻酸和亚油酸氧化生成。一些绿叶挥发物可能还参与直接防御反应，如去除 HPL (脂氧合途径中的过氧化物水解酶) 基因的马铃薯抗蚜性极低。绿叶挥发物还可作为利它素起作用，如顺式-3-己烯-1-醇是害虫

取食后植物释放的一种常见物质 (Turlings and Benrey, 1998; Halitschke et al., 2001)，可以吸引捕食性天敌；而另一种反式-2-己烯醛具有生物杀伤性能，在昆虫取食后由植物体释放，激发棉花和拟南芥积累倍半萜类植保素，还可能在植物体内或植物之间作为信号物质起作用；许多亲电子的 α, β -不饱和羰基化合物可能具有诱导植物抗逆反应和防御反应的作用 (Farmer, 2001)。一般虫害诱导后释放较快

的 VOC 来自于脂氧合途径, 包括(*Z*)-3-己烯醛、(*E*)-2-己烯醛、异构化己烯醛和丁醛化合物(Loughrin *et al.*, 1994)。

第 2 类 VOC 来源于甲羟戊酸途径和脱氧-5-磷酸木酮糖途径。单萜和倍半萜不仅作为植保素对昆虫取食起直接防御作用(Howell *et al.*, 2000), 还作为吸引捕食性和寄生性天敌的利它素发挥重要作用(Turlings and Benrey, 1998)。昆虫取食或口腔分泌物中的激发子, 可诱导植物释放单萜和倍半萜化合物(Halitschko *et al.*, 2001)。许多单萜, 同型萜和倍半萜受昆虫取食后数小时由植物体全程合成。其中, 4,8-二甲基 1,3,7-壬三烯(DMNT)是许多植物 VOC 的一个重要组分。一些植物种类能够转化烯丙基倍半萜醇-(3*S*)(*E*)-橙花叔醇形成 DMNT。受二斑叶螨危害的利马豆和黄瓜, (3*S*)(*E*)-橙花叔醇合成酶活性急剧增加, 与释放的 DMNT 的量存在很好的相关性, 因此, (3*S*)(*E*)-橙花叔醇合成酶在信号分子 DMNT 释放中具有调控作用。橙花叔醇合成酶可能调控 DMNT 合成的起始和其後一系列步骤(Degenhardt and Gershenzon, 2000)。虫害诱导的其他萜类化合物的产生最早发现是依赖于甲羟戊酸的途径, 后来发现了 1-脱氧-*D*-木酮糖-5-磷酸途径, 最终都能产生异戊烯焦磷酸, 该途径在虫害诱导的单萜释放中起重要作用(Piel *et al.*, 1998)。对于植物利用不同的代谢途径产生同一类化合物的生理和生态学意义还有待于进一步研究。

第 3 类 VOC 来源于莽草酸途径。利马豆和野生型烟草被昆虫取食后释放出水杨酸甲酯, 水杨酸甲酯对利马豆田捕食性螨类具有吸引作用(Baldwin, 2001)。玉米释放的萜类和吲哚的混合气体对鳞翅目内寄生蜂 *Cotesia marginiventris* 有吸引作用(Turlings and Benrey, 1998)。鳞翅目昆虫口腔分泌物能够激活吲哚-3-甘油磷酸化酶基因。

寄生蜂和捕食性天敌利用特定的 VOC 寻找寄主。卵寄生蜂 *Oomyzus gallerucae* 容易被释放 VOC 的叶片吸引, 从而选择被甲虫取食的植物叶片, 在榆叶象甲 *Xanthogaleruca luteola* 的卵上寄生。另外, 昆虫的龄期可能影响 VOC 的组成。寄生蜂 *Cotesia kariyal* 仅被 1~3 龄粘虫幼虫取食的玉米所吸引, 而对 4 龄以后幼虫无效应(Takabayashi and Dicke, 1996)。可能寄生前者对植物组织损伤程度较小, 而引起这种特异的机制目前还不清楚。

虫害诱导植物释放的 VOC 还可以影响相邻的健康植株。利马豆被二斑叶螨侵染后, 其相邻植株

对捕食性螨的吸引力增加, 对二斑叶螨的敏感性降低。用雌二斑叶螨侵染利马豆叶片 1~3 天, 可诱导相邻未被侵染叶片中编码病程相关蛋白、脂氧合酶、苯丙氨酸解氨酶和法尼基焦磷酸合成酶(异戊二烯类化合物合成途径中的酶)基因的表达(Arimura *et al.*, 2000)。这些基因的表达方式与外源性茉莉酸诱导的基因表达方式类似, 但脂氧合酶抑制剂羟氨基水杨酸能够阻止基因的表达, 说明茉莉酸是诱导相邻植物基因表达所必须的信号物质之一。

2.2 昆虫的特异性激发子(insect specific elicitors)

任何来源于昆虫并与植物在细胞水平发生互作的化合物都是潜在的激发子(Kessler and Baldwin, 2001)。从鳞翅目昆虫口腔分泌物和象甲的产卵液中分离得到了昆虫特异性的激发子, 2 类物质都能与虫害造成的伤口相接触。昆虫消化道中的一些微生物与口腔分泌物中激发子的形成有关(Spiteller *et al.*, 2000)。

昆虫取食诱导的 VOC 的释放可以利用咀嚼式口器昆虫的口腔分泌物或茉莉酸处理进行模拟。鳞翅目昆虫口腔分泌物中有 2 类物质可引起植物的防御反应。第 1 类为水解酶, 例如大菜粉蝶 *Pieris brassica* 幼虫口腔中 β -葡萄糖苷酶可引起甘蓝 VOC 的释放(Mattiaci *et al.*, 1995); 又如美洲棉铃虫唾液腺中的葡萄糖氧化酶, 葡萄糖氧化酶通过伤口部位产生 H_2O_2 , 抑制植物体中烟碱的合成(Felton and Eichenseer, 1999); 此外, 白粉虱 *Bemisia tabaci* 唾液中的碱性磷酸酶(Funk, 2001)以及蚜虫唾液中的一系列水溶性的消化酶(Miles, 1999)也可能是激发子; 第 2 类激发子是在夜蛾科幼虫中发现的脂肪酸-氨基酸酯合物(Alborn *et al.*, 1997; Pohnert *et al.*, 1999)。如甜菜夜蛾口腔分泌物(oral secretion)的 *N*-(17-羟基亚麻酰基)-*L*-谷胺酰胺, 能够诱导离体的玉米叶片产生萜类和吲哚混合物。随后, 许多脂肪酸-氨基酸酯合物被证明具有诱导植物释放挥发物的作用。虫害诱导的许多间接防御反应都可用脂肪酸-氨基酸酯合物在伤口上涂抹进行模拟。脂肪酸-氨基酸酯合物与挥发性萜类化合物释放、内源性茉莉酸增加以及虫害防御基因调控有关(Halitschko *et al.*, 2001)。与茉莉酸相比, 昆虫口腔分泌物激发的 VOC, 释放能力较差(Schittko *et al.*, 2000)。

另一类昆虫特异性的激发子由长链二元醇和 3-羟丙酸单酯化或双酯化而成, 它和菜豆象或豇豆象产卵液一起排出, 因此称为“Bruchins”。在某些基因型的菜豆中, 这种激发子可激发豆荚的整生性生长,

使卵的位置从产卵部位升高,延长初孵幼虫进入豆荚的时间,同时使卵暴露于天敌和干燥环境(Doss *et al.*, 2000)。与此相似,榆叶象甲的产卵液也能激发寄主植物产生特异性的 VOC (Meiners and Hilker, 2000),这些挥发性化合物能够吸引象甲寄生蜂。

目前昆虫激发子诱导植物防御反应的过程还不清楚。病原菌激发植物防御反应时,植物中存在识别抗性基因产物的受体,而昆虫激发的防御反应没有发现相似的受体。一种机制认为,激发子中的葡萄糖氧化酶可能增加取食部位的过氧化氢产物,通过形成活性氧激发防御反应(Felton and Eichenseer, 1999);另一种机制认为,寄生性真菌 *Trichoderma viridae* 产生的通道-形成肽(channel-forming peptides)激发了利马豆挥发物释放(Engelberth *et al.*, 2000),但在昆虫唾液中尚未发现这种通道-形成肽。在烟草-烟草天蛾体系中,烟草天蛾口腔分泌物中的脂肪酸-氨基酸轭合物激发茉莉酸和乙烯激增,从而改变损伤造成的反应。

2.3 茉莉酸和水杨酸的作用

茉莉酸是一种类似动物前列腺素(prostaglandins)的信号物质,它与哺乳动物前列腺素在结构上非常类似,两者前体化合物分别是亚麻酸和花生四烯酸。茉莉酸在植物代谢调控、防御反应、创伤反应、繁殖及信号交流中发挥非常重要的作用(Liechti and Farmer, 2001)。用茉莉酸甲酯处理植物后能够增加田间鳞翅目幼虫的被寄生率。在利马豆植物中,茉莉酸甲酯诱导的 VOC 与二斑叶螨危害释放的类似,说明茉莉酸是植物间接防御反应中主要的信号物质。用植物乙烯感受抑制剂 1-甲基环丙烷预处理玉米,粘虫取食后乙烯和 VOC 的释放量降低,但不影响茉莉酸甲酯的积累。说明茉莉酸在挥发性化合物释放中起重要的调节作用,而植物对乙烯的感受决定了挥发性物质的释放程度(Schmelz *et al.*, 2003)。

除茉莉酸外,水杨酸也作为信号物质参与了虫害诱导的植物间接防御反应。二斑叶螨危害后诱导许多种植物释放出水杨酸甲酯(Takabayashi and Dicke, 1996),进而激活与防御反应相关的蛋白基因(Arimura *et al.*, 2000)。

特定的茉莉酸和水杨酸混合物处理植物可产生与二斑叶螨危害相似的挥发性物质。水杨酸甲酯和水杨酸水溶液处理植物后诱导酸性几丁质酶蛋白基因和基本病程相关蛋白(basic pathogen-related protein)基因的表达。因此水杨酸和茉莉酸的信号

途径都参与了二斑叶螨危害诱导的植物间接防御反应。

3 植物防御反应中几种信号途径的相互作用

水杨酸和茉莉酸是植物防御反应的信号物质。水杨酸主要在植物对病原菌的过敏反应和系统获得抗性中起作用(Maleck and Dietrid, 1999),它还可能参与了刺吸式害虫(如蚜虫、二斑叶螨等)取食诱导的植物间接防御反应。茉莉酸和乙烯主要在机械损伤、真菌性病原菌和虫害诱导的直接和间接防御反应中起作用。水杨酸、茉莉酸和乙烯,各个信号途径之间可以相互影响。例如,水杨酸和它的作用类似物 2, 6-二氯异烟酸(2, 6-dichloroisonicotinic acid, INA)和苯并噻二唑(benzothiadiazole, BTH)可抑制依赖茉莉酸的防御基因的表达,其原因可能是水杨酸、INA 或 BTH 抑制了茉莉酸的合成和茉莉酸的作用(Pena-Cortes *et al.*, 1993)。同样,受烟草花叶病毒(TMV)侵染的烟草表达系统获得抗性基因后,不能产生正常植株的茉莉酸介导的伤口反应,原因可能是 TMV 侵染后水杨酸水平增加,抑制了茉莉酸信号途径(Preston *et al.*, 1999)。因此,用高度表达水杨酸的方法以增加植物对广谱性病原菌抗性的途径,可能会使植物对昆虫或另外一些病原真菌的抗性降低。很多报道都认为茉莉酸和乙烯具有协同作用,它们能够协同激活编码防御蛋白(如蛋白酶抑制剂)的基因。某些情况下,茉莉酸和乙烯能够促进水杨酸的作用导致病程相关蛋白基因的表达。沉默苯丙氨酸解氨酶基因,获得低水平水杨酸的转基因烟草,对 TMV 表现出较低的系统获得抗性而对烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 幼虫抗性增加,高度表达苯丙氨酸解氨酶基因的烟草对 TMV 的系统获得抗性增加而对美洲烟夜蛾幼虫的抗性下降(Felton and Eichenseer, 1999)。利用系统获得抗性诱导物 BTH 处理,番茄对甜菜夜蛾的抗性降低,原因可能是 BTH 抑制茉莉酸的合成或增加水杨酸的合成。茉莉酸处理野生型拟南芥 *Arabidopsis* 能增加其对埃及棉叶虫 *Spodoptera littoralis* 的抗性(Stotz *et al.*, 2000)。缺乏茉莉酸反应途径的突变体 *Coil* 对埃及棉叶虫敏感,缺乏系统获得抗性的突变体 *npr1* 对埃及棉叶虫具有较高的抗性。

在烟草与烟草天蛾系统中存在一些特殊的情况。当烟草被耐烟碱的烟草天蛾取食后,茉莉酸水

平增加,一般同机械伤害的程度成正比,随后形成茉莉酸高峰,产生 2~10 倍的伤害水平引起的茉莉酸量,在昆虫继续取食前迅速传导到叶片前端(Schittko *et al.*, 2000)。伤口和茉莉酸诱导的反应不产生乙烯,但烟草天蛾取食能诱导乙烯大量产生,并在幼虫取食过程中一直存在。乙烯抑制了伤口和茉莉酸诱导的烟碱合成、*NaPMT1* 基因表达等植物的直接防御反应(Winz and Baldwin, 2001),但不抑制释放 VOC 的间接防御反应,因而能够吸引寄生性天敌(Kessler and Baldwin, 2001),但这种间接防御不能被伤口诱导(Halitschko *et al.*, 2001)。总之,烟草天蛾取食会导致烟草对害虫的直接防御(烟碱合成)反向调控,而对间接防御进行正向调控,释放吸引天敌的化合物。由于烟碱能被烟草天蛾所代谢并作为烟草天蛾对寄生蜂的防御物质,因此烟草可能调整自身的变化增加间接防御以对抗烟草天蛾的取食。

4 结语和展望

植物对生物胁迫的反应非常敏感,同一种植物

对不同种类昆虫或病原菌的反应可能完全不同,当一种防御机制不能达到自我保护的目的时,植物还能进行自我调整,选用另一种更为有效的防御机制(如在烟草-烟草天蛾系统中)。植物激素水杨酸、茉莉酸和乙烯在植物防御反应的信号转导途径中发挥主要作用,三者之间的信号途径可以相互作用,或者协同或者拮抗,它们不仅在病原菌诱导的植物防御反应中作为信号物质,还是虫害诱导的直接防御反应或间接防御反应中的信号物质(图 1)。因此,最早发现的植物依赖水杨酸途径的抗病性和依赖茉莉酸途径的抗虫性的观点存在一定的局限性。水杨酸、茉莉酸和乙烯之间的相互作用为激活植物多抗机制提供可能,并有可能使植物一种信号途径的作用超过另一种信号途径,对特定入侵的生物提供最佳的防御机制。植物对昆虫的间接防御机制充分利用生物的生理自主性,协调植物-害虫-天敌甚至植物-植物之间的相互关系,对植物消耗小,对天敌有利无害。因此,与利用直接防御反应的抗虫植物相比,利用植物间接防御反应的转基因抗虫植物具有更加广阔的应用前景。

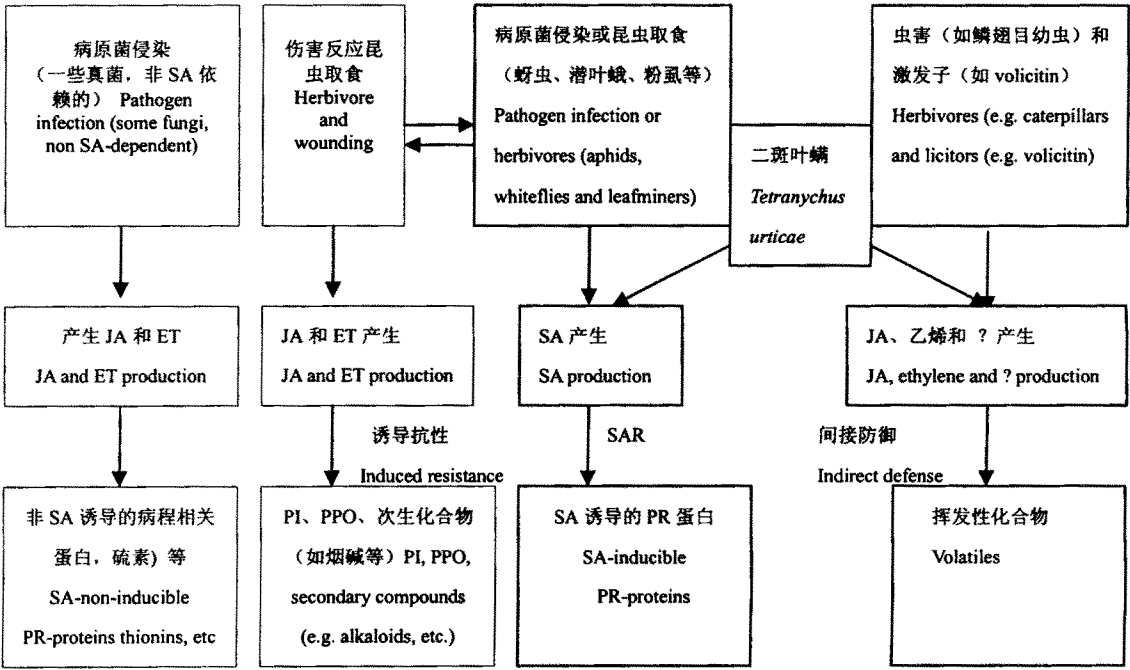


图 1 植物防御反应中的信号途径

Fig. 1 Signaling pathways involved in plant defense responses

SA: 水杨酸 Salicylic acid; JA: 茉莉酸 Jasmonic acid; ET: 乙烯 Ethylene; SAR: 系统获得抗性 Systemic acquired resistance;
PI: 蛋白酶抑制剂 Proteinase inhibitors; PPO: 多酚氧化酶 Polyphenol oxidase; PR: 病程相关蛋白 Pathogenesis-related protein;
?: 未知的信号物质 An unknown endogenous signal.

参考文献 (References)

- Agrawal AA, Karban R, 1997. Domatia mediate plant-arthropod mutualism. *Nature*, 387: 562–563.
- Alborn T, Turlings TCJ, Jones TH, Stenhagen G, Loughrin JH, Tumlinson JH, 1997. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. *Science*, 276: 945–949.
- Arimura G, Ozawa R, Shimoda T, Nishioka T, Boland W, Takabayashi J, 2000. Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in lima bean leaves. *Nature*, 406: 512–514.
- Baker B, Zambryski P, Staskiewicz B, Dinesh-Kumar SP, 1997. Signaling in plant-microbe interactions. *Science*, 276: 726–733.
- Baldwin IT, 2001. An ecologically motivated analysis of plant-herbivore interactions in native tobacco. *Plant Physiol.*, 127: 1 449–1 458.
- Baldwin IT, Zhang ZP, Diab N, Ohnmeiss TE, McCloud ES, Lynds GY, Schmelz EA, 1997. Quantification correlations and manipulations of wound-induced changes in jasmonic acid and nicotine in *Nicotiana sylvestris*. *Planta*, 201: 397–404.
- Berenbaum MR, Zangerl AR, 1993. Furanocoumarin metabolism in *Papilio polyxenes*: biochemistry, genetic variability, and ecological significance. *Oecologia*, 95: 370–375.
- Bi JL, Murphy JB, Felton GW, 1997. Antinutritive and oxidative components mechanisms of induced resistance in cotton to *Helicoverpa zea*. *J. Chem. Ecol.*, 23: 97–117.
- Broderick K, Pittock C, Arioli T, Creaser EH, Weinman JJ, Rolfe BG, 1997. Pathogenesis-related proteins in *Trifolium subterraneum*: A general survey and subsequent characterization of a protein inducible by ethephon and redlegged earth mite attack. *Aust. J. Plant Physiol.*, 24: 819–829.
- Chaman ME, Copaja SV, Argandona VH, 2003. Relationships between salicylic acid content, phenylalanine ammonia-lyase (PAL) activity, and resistance of barley to aphid infestation. *J. Agric. Food Chem.*, 51: 2 227–2 231.
- Constabel CP, Bergery DR, Ryna CA, 1996. Polyphenol oxidase as a component of the inducible defense response in tomato against herbivores. *Rec. Adv. Photochem.*, 30: 231–252.
- Degenhardt J, Gershenzon J, 2000. Demonstration and characterization of (E)-nerolidol synthase from maize: a herbivore-inducible terpene synthase participating in (3E)-4, 8-dimethyl-1, 3, 7-nonatriene biosynthesis. *Planta*, 210: 815–822.
- De Moraes CM, Lewis WJ, Pare PW, Alborn HT, Tumlinson JH, 1998. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoid. *Nature*, 393: 570–573.
- Dicke M, 1990. Evolution of induced indirect defence of plants. In: *The Ecology and Evolution of Inducible Defenses*. Princeton University Press. 62–88.
- Dicke M, Subeltis MW, Takabayashi J, Bruin J, Posthumus MA, 1990. Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: prospects for application in pest control. *J. Chem. Ecol.*, 16: 3 091–3 118.
- Doss RP, Oliver JE, Proebsting WM, Potter SW, Kuy S, Clement SL, Williamson RT, Carney JR, DeVilbiss ED, 2000. Bruchins: insect-derived plant regulators that stimulate neoplasm formation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 97: 6 218–6 223.
- Duffey SS, Felton GW, 1991. Enzymatic antinutritive defenses of the tomato plant against insects. In: Hedin PA ed. *Naturally Occurring Pest Bioregulators*. Washington DC: ACS Press. 167–197.
- Engelberth J, Koch T, Schueler G, Bachmann N, Rechtenbach J, Boland W, 2000. Ion channel-forming alamethicin is a potent elicitor of volatile biosynthesis and tendril coiling. Crosstalk between jasmonate and salicylate signaling in lima bean. *Plant Physiol.*, 125: 369–377.
- Farmer EE, Ryan CA, 1992. Octadecanoid precursor of jasmonic acid activate the synthesis of wound-inducible proteinase inhibitors. *Plant Cell*, 4: 129–134.
- Farmer EE, 2001. Surface-to-air signal. *Nature*, 411: 854–856.
- Felton GW, Eichenseer H, 1999. Herbivore saliva and its effects on plant defense against herbivores and pathogens. In: *Induced Plant Defenses against Pathogens and Herbivores: Ecology and Agriculture*. St. Paul, MN: Am Phytopathol Soc Press. 19–36.
- Felton GW, Summers CB, Mueller AJ, 1994. Oxidative response in soybean foliage to herbivory by bean leaf beetle and three cornered alfalfa hopper. *J. Chem. Ecol.*, 20: 639–650.
- Funk CJ, 2001. Alkaline phosphatase activity in whitefly salivary glands and saliva. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 46: 165–174.
- Giri AP, Harsulkar AM, Deshpande VV, Sainani MN, Gupta VS, Ranjekar PK, 1998. Chickpea defensive proteinase inhibitors can be inactivated by podborer gut proteinases. *Plant Physiol.*, 116: 393–401.
- Gui LY, Liu SS, Chen ZM, 2004. Plant resistance to insects induced by application of exogenous jasmonic acid and methyl jasmonate. *Acta Entomol. Sin.*, 47(4): 507–514. [桂连友, 刘树生, 陈宗懋, 2004. 外源茉莉酸和茉莉酸甲酯诱导植物抗虫作用及其机理. 昆虫学报, 47(4): 507–514]
- Halitschke R, Schitko U, Pohnert G, Boland W, Baldwin IT, 2001. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata* ||| Fatty acid-amino acid conjugates in herbivore oral secretions are necessary and sufficient for herbivore-specific plant responses. *Plant Physiol.*, 125: 711–717.
- Howell CR, Hanson LE, Stipanovic RD, Puckhaber LS, 2000. Induction of terpenoid synthesis in cotton roots and control of *Rhizoctonia solani* by seed treatment with *Trichoderma virens*. *Phytopathology*, 90: 248–252.
- Jimenez DR, Yokomi RK, Mayer RT, Shapiro JP, 1995. Cytology and physiology of silverleaf whitefly-induced squash silverleaf. *Physiol. Mol. Plant Path.*, 46: 227–242.
- Jongsma MA, Bolter C, 1997. The adaption of insects to plant protease inhibitors. *J. Insect Physiol.*, 43: 885–895.
- Karban R, Baldwin IT, 1997. *Induced Response to Herbivory*. Chicago: Chicago University Press.
- Kessler A, Baldwin IT, 2001. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 291: 2 141–2 144.
- Koiwa H, Bressan RA, Hasegawa PM, 1997. Regulation of protease inhibitors and plant defense. *Trends Plant Sci.*, 2: 379–383.
- Kranthi S, Kranthi KR, Wanjari RR, 2003. Influence of semilooper damage

- on cotton host-plant resistance to *Helicoverpa armigera* (Hub.). *Plant Sci.*, 164: 157–163.
- Li RZ, Mao X, Li CX, Gao LF, 1998. The relationship between secondary metabolic enzyme activity and induced resistance to cotton aphids in cotton. *J. Shanxi Agric. Univ.*, 18(2): 165–168. [李润植, 毛雪, 李彩霞, 高丽峰, 1998. 棉花诱导抗蚜性与次生代谢相关酶活性的关系. 山西农业大学学报, 18(2): 165–168]
- Li XC, Schuler MA, Berenbaum MR, 2002. Jasmonate and salicylate induce expression of herbivore cytochrome P450 genes. *Nature*, 419: 712–715.
- Liechti R, Farmer EE, 2001. The jasmonate pathway. *Science*, 296: 1 649–1 754.
- Litvak ME, Monson RK, 1998. Patterns of induced and constitutive monoterpene production in conifer needles in relation to insect herbivory. *Oecologia*, 114: 531–540.
- Liu S, Norrius DM, Li J, 1993. Peroxidase activity is correlated with stress inducible insect resistances in *Glycine max*. *Trends Agric. Sci.*, 1: 75–84.
- Liu XP, Ge F, Chen CP, Wang GH, Li ZY, 2004. Progress in induced resistance of pines. *Scientia Silvae Sinica*, 39(5): 119–128. [刘兴平, 戈峰, 陈春平, 王国红, 李镇宇, 2004. 我国松树诱导抗虫性研究进展. 林业科学, 39(5): 119–128]
- Lou YG, Cheng JA, 1997. Induced plant resistance to phytophagous insects. *Acta Entomol. Sin.*, 40(3): 320–331. [娄永根, 程家安, 1997. 植物的诱导抗虫性. 昆虫学报, 40(3): 320–331]
- Lou YG, Cheng JA, 2000. Herbivore-induced plant volatiles: primary characteristics, ecological functions and its release mechanisms. *Acta Ecologica Sinica*, 20(6): 1 097–1 106. [娄永根, 程家安, 2000. 虫害诱导的植物挥发物: 基本特性、生态学功能及释放机制. 生态学报, 20(6): 1 097–1 106]
- Loughrin JH, Mamukian A, Heath RR, Turlings TCJ, Tumlinson JH, 1994. Diurnal cycle of emission of induced volatile terpenoids by herbivore-injured cotton plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 91: 11 836–11 840.
- Maleck K, Dietrid RA, 1999. Defense on multiple fronts: how do plants cope with diverse enemies? *Trends Plant Sci.*, 4: 215–219.
- Mattiaci L, Dicke M, Posthumus MA, 1995. Beta-glucosidase-an elicitor of herbivore-induced plant order that attracts host-searching parasitic wasps. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92: 2 036–2 040.
- Mattson WJ, Palmer SR, 1988. Changes in levels of foliar minerals and phenolics in trembling aspen, *Populus tremuloides* in response to artificial defoliation. In: Mattson WJ, Levieux J, Bernard-Dagan C eds. Mechanisms of Woody Plant Defenses against Insects. New York: Springer Verlag. 157–169.
- Mauricio R, Rausher MD, Burdick DS, 1997. Variation in the defense strategies of plant: are resistance or tolerance mutually exclusive? *Ecology*, 78: 1 301–1 311.
- Mayer RT, McCollum TG, McDonald RE, Polston JE, Doostdar H, 1995. *Bemisia* feeding induces pathogenesis-related proteins in tomato. In: Gerling D, Mayer RT eds. *Bemisia*: Taxonomy, Biology, Damage, Control and Management. Andover: Intercept Ltd. 179–188.
- Meiners T, Hilker M, 2000. Induction of plant synomones by oviposition of a phytophagous insect. *J. Chem. Ecol.*, 26: 221–232.
- Miles PW, 1999. Aphid saliva. *Biol. Rev.*, 74: 41–85.
- Niemeyer HM, Pesel E, Copaja SV, Bravo HR, Franke S, Francke W, 1989. Changes in hydroxamic acid levels of wheat plants induced by aphid feeding. *Phytochemistry*, 28: 447–449.
- O'Donnell DJ, 1996. Ethylene as a signal mediating the wound response of tomato plants. *Science*, 274: 1 914–1 917.
- Olson MM, Roseland CR, 1991. Induction of the coumarins scopoletin and ayapin in sunflower by insect-feeding stress and effects of coumarins on the feeding of sunflower beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). *Environmental Entomology*, 20: 1 166–1 172.
- Pena-Cortes H, Prat S, Albrecht T, Weiler E, Willmitzer L, 1993. Aspirin prevents wound-induced gene expression in tomato leaves by blocking jasmonic acid biosynthesis. *Planta*, 191: 123–128.
- Piel J, Donath J, Bendemer K, Boland W, 1998. Mevalonate-independent biosynthesis of terpenoid volatiles in plants induced and constitutive emission of volatiles. *Angew. Chem. (Int. Edn. English)*, 37: 2 478–2 481.
- Pohnert G, Jung V, Haukioja E, Lempa K, Boland W, 1999. New fatty acid amides from regurgitant of lepidopteran (Noctuidae, Geometridae) caterpillars. *Tetrahedron Lett.*, 55: 11 275–11 280.
- Preston CA, Lewandowski C, Enyedi AJ, Baldwin IT, 1999. Tobacco mosaic virus inoculation inhibits wound induced jasmonic acid-mediated responses within but not between plants. *Planta*, 209: 87–95.
- Raffa KF, 1991. Induced defensive reactions in conifer-bark beetle systems. In: Tallamy DW, Raupp MJ eds. Phytochemical Induction by Herbivores. New York: John Wiley. 245–276.
- Schittko U, Preston CA, Baldwin IT, 2000. Eating the evidence? *Manduca sexta* cannot disrupt specific jasmonate induction in *Nicotiana attenuata* by rapid consumption. *Planta*, 210: 343–346.
- Schmelz EA, Alborn HT, Banchio E, Tumlinson JH, 2003. Quantitative relationships between induced jasmonic acid levels and volatile emission in *Zea mays* during *Spodoptera exigua* herbivory. *Planta*, 216: 665–673.
- Schultz JC, Baldwin IT, 1982. Oak leaf quality declines in response to defoliation by gypsy moth larvae. *Science*, 217: 149–151.
- Scutareanu P, Drukker B, Bruin J, Posthumus MA, Sabelis MW, 1997. Volatiles from Psylla-infested pear trees and their possible involvement in attraction of anthocorid predators. *J. Chem. Ecol.*, 23 (10): 2 241–2 260.
- Snyder MJ, Glendinning JJ, 1996. Causal connection between detoxification enzyme activity and consumption of a toxic plant compound. *J. Comp. Physiol. A – Sensory Neural. Behav. Physiol.* 179(2): 255–261.
- Spiteller D, Dettner K, Boland W, 2000. Gut bacteria may be involved in interactions between plants, herbivores and their predators: microbial biosynthesis of N-acetylglutamine surfactants as elicitors of plant volatiles. *Biol. Chem.*, 381: 755–762.
- Stotz HU, Pittendrigh BR, Kroymann J, Weniger K, Fritsche J, Bauke A, Mitchell-Olds T, 2000. Induced plant defense responses against chewing insects. Ethylene signaling reduces resistance of *Arabidopsis* against Egyptian cotton worm but not diamondback moth. *Plant Physiol.*, 124: 1 007–1 017.

- Stout MJ, Workman KV, Bostock RM, Duffey SS, 1998. Specificity of induced resistance in the tomato *Lycopersicon esculentum*. *Oecologia*, 113: 74–81.
- Takabayshi J, Dicke M, Posthumas MA, 1994. Volatile herbivore-induced terpenoids in plant-mite interactions: variation caused by biotic and abiotic factors. *J. Chem. Ecol.*, 20: 1 329–1 354.
- Tang DL, Wang WG, Tan WJ, Guo YY, 1997. Changes of contents of some substances in cotton leaves induced by cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Hübner) attack. *Acta Entomol. Sin.*, 40(3): 332–333. [汤德良, 王武刚, 谭维嘉, 郭予元, 1997. 棉铃虫为害诱导棉花内物质含量变化. 昆虫学报, 40(3): 332–333]
- Thaler JS, Stout MJ, Karban R, Duffey SS, 1996. Exogenous jasmonates simulate insect wounding in tomato plants (*Lycopersicon esculentum*) in the laboratory and field. *J. Chem. Ecol.*, 22: 1 767–1 779.
- Thipyapong P, Steffens JC, 1997. Tomato polyphenol oxidase-differential response of the polyphenol oxidase F promoter to injuries and wound signal. *Plant Physiol.*, 115: 409–418.
- Turlings TCJ, Benrey B, 1998. Effects of plant metabolites on the behavior and development of parasitic wasps. *EcoScience*, 5: 321–333.
- Turlings TCJ, Tumlinson JH, Lewis WJ, 1990. Exploitation of herbivore-induced plant orders by host-seeking parasitic wasps. *Science*, 250: 1 251–1 253.
- van Dam NM, Baldwin IT, 1998. Costs of jasmonate-induced response in plants competing for limited resources. *Ecol. Lett.*, 1: 30–33.
- Winz RA, Baldwin IT, 2001. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata* |V insect-induced ethylene reduces jasmonate-induced nicotine accumulation by regulating putrescine N-methyltransferase transcripts. *Plant Physiol.*, 125: 2 189–2 202.
- Xu T, Zhou Q, Chen W, Zhang GR, He GF, Gu DX, Zhang WQ, 2003. Jasmonic acid signaling pathway is involved in herbivore induced plant defense in rice. *Chinese Science Bulletin*, 48(13): 1 442–1 447. [徐涛, 周强, 陈威, 张古忍, 何国锋, 古德祥, 张文庆, 2003. 茉莉酸信号转导途径参与了水稻的虫害诱导防御过程. 科学通报, 48(13): 1 442–1 447]
- Zangerl AZ, Arntz AM, Berenaum MR, 1997. Physiological price of an induced chemical defense – photosynthesis, respiration, biosynthesis and growth. *Oecologia*, 109: 433–441.
- Zong N, Yan YH, Wang CZ, 2003. Plant proteinase inhibitor: induction and adaptation in insects. *Acta Entomol. Sin.*, 46(4): 533–539. [宗娜, 阎云花, 王琛柱, 2003. 昆虫对植物蛋白酶抑制素的诱导及适应机制. 昆虫学报, 46(4): 533–539]

(责任编辑: 黄玲巧)