

·综述·

DOI: 10.16605/j.cnki.1007-7847.2017.05.016

虫害诱导植物合成防御性次生代谢产物的研究进展

顾小辉^{1,2}, 魏建和^{2,3}, 王国全^{1*}, 高志晖^{2*}

(1. 广西大学农学院, 中国广西 南宁 530004; 2. 中国医学科学院北京协和医学院药用植物研究所(中草药物质基础与资源利用教育部重点实验室, 濒危药材繁育国家工程实验室), 中国北京 100193; 3. 中国医学科学院北京协和医学院药用植物研究所海南分所(海南省南药资源保护与开发重点实验室, 国家中医药管理局沉香可持续利用重点研究室), 中国海南 海口 570311)

摘要: 昆虫对植物的取食活动可以激活植物的防御反应, 诱导植物通过调控自身的代谢网络合成防御性次生代谢产物, 抵御外界不良刺激。虫害诱导植物合成防御性次生代谢产物及其机制研究已成为近年来的研究热点之一。现对虫害诱导的植物防御性次生代谢产物、昆虫危害产生的各类激发子、植物对激发子的识别、虫害应答相关的信号转导通路及其对次生代谢物质积累的调控进行了综述, 可为虫害诱导植物合成防御性次生代谢产物的机制研究提供参考, 为植物虫害防治研究、植物次生代谢物质的生产和利用提供理论依据。

关键词: 植食性昆虫; 激发子; 次生代谢; 信号转导; 防御反应

中图分类号: Q946.8

文献标识码: A

文章编号: 1007-7847(2017)05-0458-08

Progresses on the Defensive Secondary Metabolites Induced by Herbivorous Insects in Plants

GU Xiao-hui^{1,2}, WEI Jian-he^{2,3}, WANG Guo-quan^{1*}, GAO Zhi-hui^{2*}

(1. Agricultural College, Guangxi University, Nanning 530004, Guangxi, China; 2. Key Laboratory of Bioactive Substances and Resources Utilization of Chinese Herbal Medicine, Ministry of Education & National Engineering Laboratory for Breeding of Endangered Medicinal Materials, Institute of Medicinal Plant Development, Chinese Academy of Medical Sciences and Peking Union Medical College, Beijing 100193, China; 3. Hainan Provincial Key Laboratory of Resources Conservation and Development of Southern Medicine & Key Laboratory of State Administration of Traditional Chinese Medicine for Agarwood Sustainable Utilization, Hainan Branch of the Institute of Medicinal Plant Development, Chinese Academy of Medical Sciences and Peking Union Medical College, Haikou 570311, Hainan, China)

Abstract: The insect feeding activity on plants can elicit plant defensive responses, and induce the synthesis of plant secondary metabolites with defensive capabilities by regulating their metabolic network. In recent years, the research of defensive secondary metabolites in plants induced by herbivorous insects has become one of the important issues. Here, the herbivore-induced defensive secondary metabolites, the various types of insect elicitors, plant's recognition of insect elicitors and the next signal transduction processes for the regulation of the secondary metabolite accumulation were reviewed with the aim of providing reference for the mechanism studies of herbivore-induced secondary metabolites and theoretical guidance for the pest control study, as well as the production and utility of plant secondary metabolites.

Key words: herbivorous insects; elicitors; secondary metabolism; signal transduction; defensive response

(*Life Science Research*, 2017, 21(5): 458-465)

植物次生代谢产物(secondary metabolites)是由植物通过次生代谢途径合成的小分子有机化合物。植物次生代谢是其在长期进化中与环境相互作用的结果, 与植物对环境的适应密切相关。

收稿日期: 2017-01-04; 修回日期: 2017-03-12

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(81673545)

作者简介: 顾小辉(1989-), 男, 贵州安顺人, 硕士研究生, E-mail: guxiaohui8@163.com; * 通讯作者: 王国全(1974-), 男, 广西武鸣人, 博士, 广西大学农学院教授, 主要从事蝉系统学及害螨防治研究, E-mail: wangguoquan0@163.com; 高志晖(1981-), 女, 河南安阳人, 博士, 副研究员, 主要从事药用植物次生代谢调控研究, E-mail: huihuigao@163.com。

次生代谢产物在植物对昆虫的适应机制中发挥着重要作用,植物可通过合成和释放防御性次生代谢产物对植食性昆虫进行直接防御(如:大豆可合成黄酮类物质以抑制鳞翅目幼虫的进一步危害)和间接防御(如:黄瓜遭受二斑叶螨危害后可释放萜类物质吸引捕食螨至受害植株进行生物防治)^[1, 2]。

植物在受到外界伤害包括机械伤害、昆虫危害、微生物侵染等时,会产生一系列防御反应^[3]。如:产生局部过敏反应或系统获得抗性;合成有毒物质和防御蛋白;释放挥发性次生代谢产物来吸引捕食性和寄生性天敌等。昆虫的取食行为是植物产生防御应答的一种重要诱因^[4]。昆虫啃食植物时,除了引起机械性伤口,还会从口腔引入

唾液等分泌物^[5]。唾液分泌物中含有能够引起并触发植物特异性防御反应的昆虫特异性激发子,激发子被植物细胞识别并激发特异性的信号网络,诱导植物产生各种防御性次生代谢产物,如棉酚、单宁、挥发性萜类等。植物次生代谢产物也是现代药物、杀虫剂、香料及很多化工原料的重要来源。阐明虫害诱导植物合成防御性次生代谢产物的机制,将对植物抗虫机制的研究提供重要的指导,同时对于指导次生代谢产物的生产和利用具有重要意义。现以近年来国内外研究报道为基础,对虫害诱导的次生代谢产物、昆虫特异性激发子、植物对激发子的识别以及信号转导进行综述。

表1 虫害诱导的植物防御性次生代谢产物

Table 1 Plant defensive secondary metabolites induced by herbivorous insects

| Type of secondary metabolites | Secondary metabolites induced by insects | Plant species | Insect species | References | |
|-------------------------------|--|------------------------------|------------------------------|-----------------------------|--------------------------|
| Terpenes | Monoterpenes | (E)- β -Ocimene | Balsam poplar | <i>Lymantria dispar</i> | [6] |
| | | (Z)-Ocimene | Cucumber | <i>Tetranychus urticae</i> | [2] |
| | | Linalool | Maize | <i>Rhopalosiphum maidis</i> | [8, 11] |
| | | | Cotton | <i>Heliothis virescens</i> | [8] |
| | | Tobacco | <i>Helicoverpa zea</i> | [8] | |
| | | α -Pinene | Cotton | <i>H. virescens</i> | [8] |
| | | | Masson pine | <i>H. zea</i> | [8] |
| | | <i>Dendrolimus punctatus</i> | | [9] | |
| | | Maize | <i>R. maidis</i> | [11] | |
| | | Masson pine | <i>D. punctatus</i> | [9] | |
| | Maize | <i>R. maidis</i> | [11] | | |
| | Sesquiterpenes | (E,E)- α -Farnesene | Balsam poplar | <i>L. dispar</i> | [6] |
| | | | Cucumber | <i>T. urticae</i> | [2] |
| | | (E)- β -Farnesene | Cotton | <i>H. virescens</i> | [8] |
| | | | Maize | <i>H. zea</i> | [8] |
| | | Balsam poplar | <i>Spodoptera littoralis</i> | [10] | |
| | | | <i>R. maidis</i> | [11] | |
| | | Balsam poplar | <i>L. dispar</i> | [6] | |
| | | | Maize | <i>R. maidis</i> | [11] |
| | | Cotton | <i>H. virescens</i> | [8] | |
| Tobacco | | <i>H. zea</i> | [8] | | |
| Masson pine | <i>D. punctatus</i> | [9] | | | |
| Maize | <i>H. virescens</i> | [8] | | | |
| Maize | <i>H. zea</i> | [8] | | | |
| Maize | <i>S. littoralis</i> | [10] | | | |
| Maize | <i>R. maidis</i> | [11] | | | |
| Diterpenes | Abietic acid | Pines | Weevil | [7] | |
| | | Phenolic compounds | Flavone | Soybean | <i>Spodoptera litura</i> |
| Isoflavones | Cotton | | <i>Helicoverpa armigera</i> | [12] | |
| Gossypol | | | | | |
| Tannin | | | | | |
| With nitrogen | Alkaloid | | Tobacco | <i>Manduca sexta</i> | [14] |
| | | | <i>H. armigera</i> | [15] | |
| With sulphur | DIMBOA | Cotton | <i>S. littoralis</i> | [16, 17] | |
| | | DIBOA | Cruciferae | <i>Otiorynchus sulcatus</i> | [19] |
| | Glucosinolate | | | | |
| | Isothiocyanate | <i>Plutella xylostella</i> | | | |
| | | | <i>Trichoplusia ni</i> | [20] | |

注: DIMBOA: 2,4-二羟基-7-甲氧基-1,4-苯并噁嗪-3-酮(丁布); DIBOA: 2,4-二羟基-1,4-苯并噁嗪-3-酮。

Notes: DIMBOA: 2,4-Dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one; DIBOA: 2,4-Dihydroxy-1,4-benzoxazin-3-one.

1 虫害诱导的植物防御性次生代谢产物

植物受到昆虫危害时往往会合成不同的防御性次生代谢产物, 抵御害虫的进一步危害^[6, 7]。植物在受到昆虫危害、机械伤害等伤害后合成的具有防御功能的次生代谢产物可称为诱导型防御性次生代谢产物。植物防御性次生代谢产物主要包括: 萜类化合物、酚类化合物、含氮化合物和含硫化合物^[1, 2, 6-20]。虫害诱导植物合成防御性次生代谢产物的示例见表 1。

萜类化合物是植物防御性次生代谢产物中最丰富的一类。很多研究表明, 虫害诱导的挥发性萜类化合物的种类和相对含量都比健康植物合成的挥发性萜类多^[2, 8-10], 且其中有些萜类化合物是机械伤害不能诱导合成的。如: 棉花被甜菜夜蛾取食后可诱导产生较多的 α -法尼烯(α -farnesene), 而受机械伤害或健康的棉花植株几乎不产生这些物质^[8]。植物产生的很多萜类次生代谢产物可作为昆虫毒素和拒食剂抑制昆虫对植物的取食活动^[7]。如: 甜菜夜蛾取食玉米时释放的挥发性萜类对玉米蚜具有驱避作用^[11]。植物亦可通过挥发性萜类物质的释放, 吸引害虫的天敌, 抑制害虫的进一步危害。如: 黄瓜受二斑叶螨危害后释放的 β -罗勒烯(β -ocimene)能够吸引捕食螨到受害植株对害螨进行捕食^[2]。通过测量不同植食昆虫取食不同植物后植物释放的挥发性成分发现, 植食性昆虫诱导植物释放的挥发性萜类化合物的成分与不同的植物-植食性昆虫组合相关^[8], 表明次生代谢产物具有明显的物种特异性。

酚类化合物主要包括黄酮类、简单酚类、醌类等, 是植物防御植食性昆虫的重要防御性次生代谢产物^[1, 12]。昆虫危害可以诱导植物合成黄酮、单宁等物质。如: 斜纹夜蛾取食可诱导大豆叶片合成异黄酮苷、大豆甾元和芒柄花黄素等黄酮类物质^[1]; 棉铃虫的危害可诱导棉花体内合成单宁、棉酚等物质^[12]。酚类物质对于植物防御害虫具有重要意义。很多酚类物质具有杀虫活性, 如: 大豆黄酮对鳞翅目幼虫具有毒害作用。此外, 大豆异黄酮可作为昆虫拒食剂抑制菜豆莹叶甲对十字花科植物的取食^[13]。

含氮化合物主要包括生物碱、胺类、非蛋白氨基酸和生氰苷等。目前已发现一些含氮化合物对昆虫具有拒食、驱避和毒害作用。如: 烟碱对烟草天蛾具有毒害作用, 丁布(DIMBOA)对海灰翅夜蛾有毒害作用^[14-18]。与昆虫危害相关的含硫化合物

主要有麸胱甘肽、芥子油苷和植物抗毒素等^[19, 20]。一些含硫化合物对植物防御害虫也具有重要作用, 如: 植物通过芥子酶介导的 β -硫代葡萄糖苷水解产物产生的气味可以驱避害虫^[19]; 芥子油苷对十字花科植物抵抗小菜蛾的危害具有重要作用^[20]。

2 昆虫特异性激发子及其识别

植物通过识别昆虫相关的激发子激活体内针对昆虫的防御应答。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。昆虫特异性激发子主要来源于昆虫口腔分泌物(oral secretions)和产卵液(表 2), 其中对口腔分泌物的研究较多。常见植食性昆虫口器多为咀嚼式和刺吸式。咀嚼式昆虫取食时对植物组织撕咬而产生机械损伤, 因此植物对这类昆虫危害的防御应答模式与机械损伤应答模式具有重叠之处^[21]。而刺吸式昆虫取食时几乎不伴随机械损伤, 这类昆虫主要通过刺吸植物韧皮部汁液获取植物营养^[22]。

2.1 口腔分泌物类激发子

表 2 总结了目前发现的几类昆虫激发子。其中, 脂肪酸氨基酸共轭物(fatty acid-amino acid conjugates, FACs)是目前研究最多的昆虫特异性激发子, 主要包括 N-(17-羟基亚麻酰基)-L-谷氨酰胺(N-(17-hydroxylinolenoyl)-L-glutamine, volicitin)和 N-亚麻酰基-谷氨酸(N-linolenoyl-glutamic acid, N-linolenoyl-Glu)两类。第一个被鉴定的植食性昆虫类激发子就是 FACs 类激发子, 为甜菜夜蛾口腔分泌物的 volicitin 激发子^[23], 可以诱导玉米幼苗释放挥发性物质, 吸引寄生蜂对甜菜夜蛾幼虫进行寄生。从蟋蟀、果蝇及其他鳞翅目昆虫也分离得到了 FACs^[24-27], 即第二类 FACs。除 FACs 类外, caeliferins 是从南美沙漠蝗口腔反吐液中鉴定的含硫脂肪酸类激发子, 是一类鉴定于非鳞翅目昆虫的激发子, 其功能与 volicitin 类似, 可以引起玉米产生挥发性萜类物质^[28]。Inceptins 是从草地夜蛾幼虫口腔分泌物分离到的一类含二硫键的多肽类激发子, 是昆虫取食植物组织后, ATP 合酶亚基在昆虫消化道内被酶解所产生^[29]。草地夜蛾取食豆科植物时产生的 inceptins 可促进植物合成乙烯(ethylene, ET), 且 1 fmol inceptins 就可以引起植物体内与防御相关的植物激素茉莉酸(jasmonic acid, JA)、水杨酸(salicylic acid, SA)含量的增加^[29]。 β -葡萄糖苷酶(β -glucosidase)是从欧洲粉蝶口腔反吐液中鉴定到的成分, 分别用 β -葡萄糖苷酶和

欧洲粉蝶口腔分泌物处理卷心菜叶片,发现二者都能使卷心菜释放类似的挥发物,表明 β -葡萄糖苷酶是欧洲粉蝶口腔分泌物激发子^[30]。此外,棉铃虫唾液里的葡萄糖氧化酶(glucose oxidase, GOX)是一类能够抑制植物防御反应的昆虫口腔分泌物类激发子^[31]。由上述总结可知,昆虫口腔分泌物激发子种类繁多,主要包括脂肪酸、多肽、酶类、脂肪酸和氨基酸的共轭物。

2.2 产卵分泌物类激发子

昆虫产卵液也是激发子的重要来源。许多雌性成虫直接在植物上产卵,而植物可以通过感知昆虫的产卵活动来对这类害虫进行直接防御。如: Bruchins 为来自豌豆象产卵液的一种激发子,是含有一个或多个氧原子的被酯化的长链 α 、 ω -二醇-3-羟基丙酸,能引起产卵着生点产生赘生物,阻止幼虫直接进入植物组织,也能使卵粒与植物接触点坏死以致卵粒脱落而降低虫卵的成活率^[32]。此外虫卵中的激发子也可诱导植物合成挥发性化合物,吸引卵寄生。如:菜粉蝶产卵液中含有的苯乙腈(benzyl cyanide)也是一种激发子,用苯乙腈处理甘蓝叶片,可诱导植物化学成分的改变,吸引天敌赤眼蜂至甘蓝进行卵寄生^[33]。

2.3 植物对昆虫激发子的识别

植物与昆虫长期的互作使植物进化出一套能够感知昆虫活动的识别系统。植物可通过受体或感应器与激发子特异性结合而识别昆虫的活动。科研人员普遍认为病原相关的分子模式(microbial-associated molecular patterns, MAMPs)具有特殊的受体识别机制。植食性昆虫相关的分子模式(herbi-

vore-associated molecular patterns, HAMPs)类似于MAMPs,也被认为是具有与特殊受体结合的特异性防御机制^[34]。目前,植物识别昆虫激发子的分子机制尚不清楚。甜菜夜蛾^[3H]-L-volicitin能与玉米细胞质膜迅速、可逆、可饱和的结合,并且用茉莉酸甲酯处理植物可以提升这种结合能力^[35]。这表明植物细胞质膜上包含FACs特异性的受体,其丰度主要取决于JA信号。通过检测不同类型植物对不同种类激发子的响应情况,发现植物对昆虫口腔分泌物类激发子的识别具有多样性。没有一种激发子可以诱导所有植物产生防御应答,另一方面,即使是近缘物种对同一个激发子也可能有不一样的响应^[36]。这些对植物识别昆虫激发子的初步研究显示了这种识别的特异性、多样性和复杂性,这可能也是植物适应于昆虫激发子多样性的结果。

2.4 植物通过R基因对刺吸式昆虫的特异性识别

虽然蚜虫、粉虱等刺吸式昆虫通过刺吸植物韧皮部汁液获取营养,并不对植物造成明显的机械伤口,但是这也能改变植物的代谢方式及次生代谢产物的积累。植物可以通过R基因(resistance genes)对刺吸式昆虫的取食活动进行识别以激发下游的代谢网络,形成对该类害虫的防御应答。番茄和水稻中的R基因Mi-1 (*Meloidogyne incognita*-1)和Bph14 (*the brown planthopper* 14)都编码具有富含亮氨酸重复序列的卷曲螺旋核苷酸结合位点(coiled-coil nucleotide-binding site and leucine-rich repeat, CC-NBS-LRR)结构的蛋白质, Mi-1使番茄具有对蚜虫、粉虱及根结线虫的抗性, Bph 14使水稻具有对褐飞虱的抗性^[37, 38]。目前尚不

表2 诱导植物特异性防御反应的昆虫激发子

Table 2 Insect-associated elicitors that induce specific responses in plants

| Type of elicitors | Elicitors | Insect species | Plant species | References |
|-------------------|---|---------------------------------|--------------------------------|------------|
| FACs | Volicitin | <i>Spodoptera exigua</i> | <i>Zea mays</i> | [23~27] |
| | [N-(17-hydroxylinolenoyl)-L-glutamine] | <i>Manduca sexta</i> | <i>Nicotiana attenuata</i> | |
| | N-linolenoyl-L-Glu | <i>Manduca quinquemaculata</i> | <i>Solanum melongena</i> | |
| | N-linolenoyl-L-Gln | <i>S. litura</i> | <i>Glycine max</i> | |
| | N-hydroxylinolenoyl-L-Glu | <i>Drosophila melanogaster</i> | <i>Eleusine indica</i> | |
| Caeliferins | Fatty acid chains of 15~20 carbons | <i>Schistocerca americana</i> | <i>Z. mays</i> | [28] |
| | | <i>Spodoptera frugiperda</i> | <i>Arabidopsis thaliana</i> | [29] |
| Inceptins | Proteolytic fragments of chloroplastic ATP synthase γ -subunit | <i>Spodoptera frugiperda</i> | <i>Vigna unguiculata</i> | [29] |
| Bruchins | α 、 ω -Diols-o-3-hydroxypropanoic acid | <i>Bruchus pisorum</i> | <i>Pisum sativum</i> | [32] |
| Others | β -Glucosidase | <i>Callosobruchus maculatus</i> | | |
| | | <i>Pieris brassicae</i> | <i>Brassica oleracea</i> | [30] |
| | Glucose oxidase | <i>H. zea</i> | <i>Lycopersicon esculentum</i> | [31] |
| | | <i>Spodoptera exigua</i> | <i>N. tabacum</i> | |
| | | <i>H. armigera</i> | <i>Medicago truncatula</i> | |
| | Benzyl cyanide | <i>Pieris brassicae</i> | <i>Brassica oleracea</i> | [33] |

清楚 R 基因参与植物针对植食行为的防御调控机制。由于这些刺吸式昆虫取食时会引入其唾液中的酶, R 基因是否参与识别这些潜在的激发子值得进一步研究。根据植食昆虫的多样性及植物对昆虫取食的不同适应结果, 可以推测, 就像参与植物-微生物互作的 R 蛋白一样, 植物在应对植食性昆虫危害时也需要多样的受体和感应器以形成复杂的监控系统。

3 虫害相关的信号转导

3.1 早期的信号转导

昆虫激发子被识别后引起植物细胞产生一系列的分子反应, 激活下游信号转导网络, 最终导致植物防御性次生代谢产物的积累。虽然植物识别植食昆虫的机制尚不清楚, 但许多植物响应昆虫危害的生物分子如钙调蛋白、促分裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK)、活性氧(reactive oxygen species, ROS)等已被鉴定为复杂的调控网络的重要信号分子, 能使植物优化资源分配, 部署相应的防御。

3.1.1 膜电位及 Ca^{2+} 信号

Ca^{2+} 作为真核生物重要的第二信使参与许多信号转导。昆虫取食植物早期可引起细胞质膜电位的改变, 膜电位的迅速改变和电信号的诱导与 Ca^{2+} 浓度的改变有关^[39]。灰翅夜蛾取食青豆叶片可使细胞膜去极化, 这样的去极化可以贯穿整个叶片而不仅仅是伤害组织周围, 并且可以在啃食伤口 30~200 μm 的区域诱导 Ca^{2+} 流入细胞质。与虫害相比机械伤害诱导的 Ca^{2+} 信号要弱得多, 表明口腔分泌物识别机制参与了 Ca^{2+} 流入的激活^[40]。细胞内 Ca^{2+} 的变化进一步被多种 Ca^{2+} 感应蛋白转化为下游的反应。 Ca^{2+} 感应蛋白包括钙调蛋白、钙结合蛋白和钙依赖性蛋白激酶(calcium-dependent protein kinases, CDPKs)等, 都是植物特有的。昆虫取食植物后可以诱导 Ca^{2+} 流入细胞质, 然后激活 CDPKs^[41]。CDPKs 对于植物防御病原菌和昆虫的危害具有重要作用, 如: 烟草受到病原侵染时, NtCDPK2 参与了 ET、JA 生物合成的调控, 并对伤害诱导的蛋白激酶(wound-induced protein kinase, WIPK)和 SA 诱导的蛋白激酶(salicylic acid-induced protein kinase, SIPK)信号产生影响; 拟南芥受昆虫危害后, CPK3 和 CPK13 激活防御基因 *PDF1.2* (*plant defensin 1.2*)的转录^[41]。病原体相关的激发子必须与其特异性受体结合以诱导 Ca^{2+} 流入细胞

质^[35, 39]。昆虫激发子可能也必须与特异性受体结合从而激发 Ca^{2+} 流入细胞质, 但尚未有鉴定到受体的报道。上述研究表明, 昆虫的危害可以引起植物 Ca^{2+} 信号的改变, Ca^{2+} 信号的改变可进一步对植物激素(如 ET、JA)进行调控, 从而影响植物的防御应答反应。需要指出的是, 目前仍缺乏证据表明 Ca^{2+} 信号的改变与植物合成次生代谢产物有直接关系。

3.1.2 MAPK 信号

MAPK 级联是受体和感应蛋白下游的重要信号通路, 在真核生物中调控响应内外源刺激的细胞反应。植食昆虫的危害可以高度激发植物 MAPK 的活性, 并且昆虫口腔分泌物诱导的 JA、ET 等植物激素的积累以及许多防御相关基因的转录调控都依赖于 MAPK 途径。SIPK 和 WIPK 是两个重要的 MAPK, 在植物响应植食昆虫危害中发挥着重要作用。在烟草中 SIPK 可调控烟草天蛾诱导 ET 的生物合成^[42]。SIPK 和 WIPK 基因的沉默可以抑制虫害侵袭番茄中 JA 的积累^[43]。此外, 马铃薯中 SIPK 和 WIPK 也参与 *Mi-1* 介导的蚜虫抗性^[44]。现阶段, 越来越多的研究揭示, 植物抵御病原菌及植食昆虫的危害与 MAPK 途径有关。由于烟草受到烟草天蛾危害后可诱导烟草合成生物碱等次生代谢产物^[44], 所以 MAPK 途径也可能参与了烟草天蛾诱导的烟草次生代谢产物合成。但是, 目前尚无 MAPK 途径参与调控虫害相关次生代谢产物合成的直接证据。

3.1.3 活性氧

ROS 主要包括超氧阴离子、过氧化氢、单态氧及羟基自由基, 产生于线粒体、叶绿体、过氧化物酶体以及原生质膜, 是植物胁迫应答反应的重要部分^[45, 46]。ROS 也参与植食昆虫诱导的植物防御应答。美洲棉铃虫取食大豆导致大豆细胞 ROS 水平的明显升高^[47]。灰翅夜蛾和二斑叶螨取食苜蓿叶片 48 h 后, 用含碘淀粉染色观察法检测到植物叶片含有 ROS, 而机械伤口处理未见 ROS 的产生^[22]。此外, 有研究借助过氧化氢敏感染料的亚细胞定位展开研究, 发现灰翅夜蛾危害青豆后 ROS 水平亦有升高^[48]。这些研究表明虫害可以诱导 ROS 的产生, 其作用可能强于机械伤害。病原体诱导植物产生的 ROS 主要依赖于质膜上的 NADPH 氧化酶。植食性昆虫诱导植物细胞内 ROS 水平的升高可能也是由 NADPH 氧化酶激活所引起。虽然已有研究证明 ROS 参与植食昆虫诱导的植物

防御应答,但是 ROS 在虫害诱导次生代谢产物合成中的具体作用机制尚未见报道。

3.2 虫害诱导的植物激素的积累与信号转导

昆虫诱导植物产生早期的信号事件之后,高度互联的植物激素网络随之产生变化。特别是以 JA、SA、ET 等激素系统组成的复杂调控网络,使得植物可以针对不同病原或昆虫进行精确调控,产生特异性应答反应。

3.2.1 茉莉酸类物质

JAs 包括 JA 及其前体化合物(如: 12-oxophytodienoic acid, OPDA)或衍生物(如: jasmonic acid-isoleucine, JA-Ile), 是参与植物对昆虫防御应答的主要植物激素^[48, 49]。咀嚼式昆虫对植物组织的伤害可引起植物 JA 信号途径的激活。在昆虫取食植物过程中,植物体内包括 JA、OPDA 等 JAs 会发生明显的变化^[48-50]。许多实验表明, JAs 生物合成受损或感知缺陷型的植物,其防御性次生代谢产物的积累受到严重影响,因此严重减弱了这类植物对植食昆虫的抵抗力^[48, 51],表明 JAs 可调控虫害诱导次生代谢产物的合成。*JAR* (jasmonate-resistant)是调控 JA-Ile 合成的关键基因, *jar4* 及 *jar6* 基因沉默的烟草更容易受到昆虫的危害; 分别用 JA 与不同氨基酸的共轭衍生物 JA-Ile、JA-Leu、JA-Val 处理 *jar4/6* 基因沉默的烟草后,只有 JA-Ile 的处理可以恢复 *jar4/6* 基因沉默植株的抗虫性,说明不是 JA-Leu 和 JA-Val 而是 JA-Ile 具有调控植物抗虫特性的功能^[52]。JA-Ile 可引起 JA 通路抑制蛋白 JAZ (jasmonate-ZIM-domain)的降解,释放并激活 JA-Ile 下游反应所需的转录因子^[53]。然而一些证据表明,由植食昆虫诱导的 JA 调控的相关应答反应的信号分子不仅有 JA-Ile, 还有其他未知的 JAs。如在拟南芥中, JA 相关的伤害应答基因在 *jar1* 突变体植株中也能被诱导; 且用 JA-Ile 处理 JA 生物合成受损的烟草并不能完全恢复 JA 调控的植株防御功能^[52, 54]。此外,有实验表明 JA 的前体如 OPDA 也是激活一些伤害或虫害应答的信号分子^[50]。这些研究表明,可能有多种 JA 和 JA 相关物质参与植物虫害防御,特别是防御性次生代谢产物的诱导。

3.2.2 乙烯

ET 对植物抵御生物胁迫起到广泛的调控作用^[55]。其生物合成是植物对植食昆虫的另一种早期应答模式,昆虫危害植物后可迅速地激发植物体内 ET 的生物合成。Von Dahl 等^[56]用烟草天蛾

口腔分泌物或 FACs 处理烟草的机械伤口,发现这些处理诱导烟草产生的 ET 量远大于单一的机械伤害处理后的诱导量。ET 对植物防御虫害的功能还体现在对 JA 诱导的应答进行调控。如: 在番茄中,相关伤害应答基因编码的蛋白酶抑制子可抑制昆虫的取食,而 ET 可加强 JA 诱导的蛋白酶抑制子积累^[54],且用 ET 抑制剂和 ET 合成缺陷型植株进行实验,发现 ET 对于诱导蛋白酶抑制子 mRNA 是不可缺少的^[57, 58]。以上研究结果表明,ET 可参与某些植物的虫害防御反应。烟草天蛾危害不但可诱导 ET 合成,亦可同时诱导烟草合成更多的生物碱等次生代谢产物^[14],所以虽然尚未有直接证据,但 ET 可能参与了生物碱等防御性次生代谢产物的合成。

3.2.3 水杨酸

SA 是植物防御反应的重要激素之一^[59]。有研究表明,蚜虫和烟粉虱等刺吸式昆虫诱导的植物转录应答与 SA 处理或病原体侵染的应答模式相似^[60, 61]。也有报道指出,蚜虫在 SA 合成缺陷型番茄上比在野生型植株上存活更久,但其繁殖未受影响^[44]。进一步证据显示,虽然含抗蚜虫基因 *Mi-1* 的番茄具有对马铃薯蚜虫的抗性,但是含 *Mi-1* 基因的 SA 合成缺陷型番茄则完全失去了对蚜虫的抗性; 而且使用可激活 SA 下游信号途径的 SA 同源物处理后又成功恢复这种抗性,表明 SA 是 *Mi-1* 调控番茄对蚜虫抗性的重要途径^[44]。这些都为 SA 参与植物对刺吸式昆虫的抗性提供了证据。但也有研究显示,与 SA 应答缺陷型突变体相比,蚜虫在野生型拟南芥上生长得更好^[60],表明 SA 对刺吸式昆虫的影响可能具有物种特异性。对于咀嚼式昆虫,烟草天蛾只诱导烟草中少量 SA 的积累,甜菜夜蛾则能诱导烟草产生大量的 SA,表明咀嚼式昆虫的危害是否改变植物的 SA 水平可能也取决于植物和昆虫的种类^[62]。综上所述,SA 可能参与了某些虫害应答反应,但和 ET 一样,尚未有证据表明 SA 直接调控虫害诱导的次生代谢产物合成。

3.2.4 虫害相关的植物体内激素系统网络

JA、ET、SA 等激素及其相互作用调控了植物对植食昆虫及病原体的防御应答。目前认为 SA 可诱导植物对活体营养型病原体及部分刺吸式昆虫的抗性,JA 可诱导植物对死体营养型病原体及部分刺吸式昆虫和咀嚼式昆虫的抗性,而且 SA 与 JA 存在相互拮抗的作用^[63]。在拟南芥中,SA 通过部分

依赖于 NPR1 (non-expressor of pathogenesis-related protein 1)、SSI2 (suppressor of SA insensitive 2)、WRKY 转录因子及 MPK4 的通路来减弱 JA 的作用。这种 SA-JA 通路的互作, 部分是通过细胞氧化还原状态的瞬时改变而产生的。植物激素间的另一种互作是基于其信号转导通路中的共用组分。例如: JA、ET 共有一种保守的识别机制, 该机制基于泛素连接酶复合体对转录因子的泛素化和泛素蛋白酶对蛋白的降解^[64]。因此, 由昆虫取食引起的一些共用组分的改变最终可能会同时影响多种植物激素的识别和信号转导(图 1)。

由上述研究可知, 虫害应答信号通路已有较多的研究基础, 但与虫害防御性次生代谢产物产生相关的信号通路研究十分缺乏, 仅 JA 被证明参与防御性次生代谢产物的合成。虽然这些研究已为虫害防控提供了一定的理论基础, 但对可利用的, 特别是有经济价值的次生代谢产物的生产指导仍然十分有限。ET、SA 等逆境激素, 乃至钙信号、ROS、MAPK 等早期信号在诱导防御性次生代谢产物中的作用亟待阐明。这些信号功能的挖掘, 将为植物次生代谢产物生产提供有力的理论支撑。

4 结论与展望

在植物的生长过程中, 次生代谢产物对维持有机体的基本生命过程无直接关系, 并非生命活动所必须。但次生代谢产物对于植物抵御外界不良因子如病虫害、非生物胁迫, 提高植物对外界环境的适应能力, 促进生存繁衍能力起到重要作用。当植物受到外界的胁迫时, 可以通过改变自身的代谢网络合成多种防御性次生代谢产物, 以提高自身的生存能力。现代药理学研究表明, 药用植物的药理作用与植物的次生代谢产物紧密相关, 次生代谢产物的积累直接关系到药用植物的药效品质^[65]。而次生代谢产物的积累又与外界因子的胁迫紧密相关。因此研究植物合成防御性次生代谢产物的机制, 次生代谢产物与外界环境的关系, 对于人工生产大量优质的药用次生代谢产物具有重要指导意义。

近年来的研究加深了我们对植物识别植食昆虫危害并部署防御应答的理解。植物对咀嚼式昆虫危害的识别, 除了机械伤害信号, 还有特异性的昆虫激发子激活的信号, 特异性信号的改变最终也会导致植物合成新的次生代谢产物。植物对刺吸式昆虫危害的识别机理则可能类似于植物对

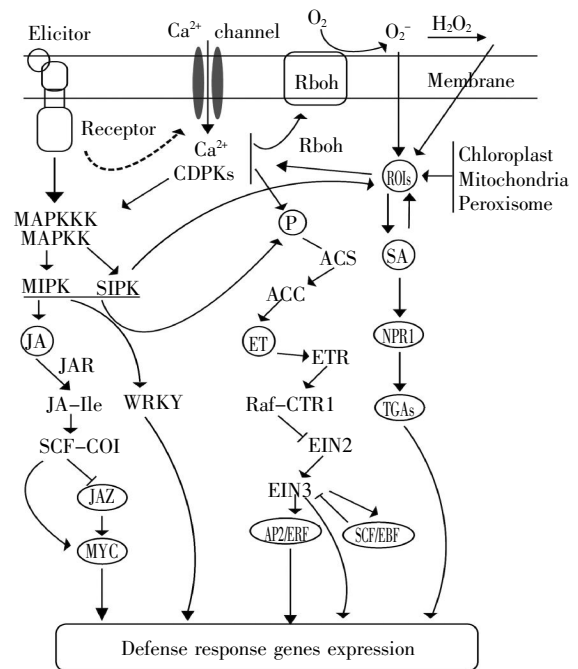


图 1 植食性昆虫危害诱导的植物信号转导网络^[2]

Rboh: NADPH 氧化酶, 又称植物呼吸爆发氧化酶; ROIs: 活性氧中间体; MAPKK: 促分裂原活化蛋白激酶激酶; MAPKKK: MAPKK 激酶; WIPK: 伤害诱导的蛋白激酶; SIPK: SA 诱导的蛋白激酶; NPR1: 病程相关基因非表达子 1; CDPKs: 钙依赖性蛋白激酶。

Fig.1 Plant signaling transduction networks induced by herbivore-attack^[2]

Rboh: Respiratory burst oxidase homologs; ROIs: Reactive oxygen intermediates; MAPKK: Mitogen-activated protein kinase kinase; MAPKKK: MAPKK kinase; WIPK: Wound-induced protein kinase; SIPK: SA-induced protein kinase; NPR1: Non-expressor of pathogenesis-related protein 1; CDPKs: Calcium-dependent protein kinases.

病原体的识别, 如 R 基因的识别, 能引起植物产生特异性的免疫应答, 最终导致植物合成新的诱导型次生代谢产物。这些诱导型次生代谢产物往往具有抑菌或杀虫活性等生理功能, 对于研究新型药物、杀虫剂等具有重要意义。尽管如此, 目前仍有很多关键问题需要解决, 如还有哪些未发现的昆虫激发子? 植物感知昆虫激发子的受体或者结合蛋白究竟是什么? 早期信号分子是如何被激发的? 还有哪些信号分子及激素系统参与了不同植物应对各种虫害的防御反应? 其作用机制又是什么? 哪些信号分子参与了虫害相关次生代谢产物的诱导以及如何诱导的? 等等。随着功能基因组学、蛋白质组学、代谢组学的发展, 越来越多的技术和工具可以运用于次生代谢产物的研究, 这将推进虫害相关的防御性次生代谢产物合成机制的研究, 加速对上述问题的解答, 促进目标代谢物质的生产和利用。

参考文献(References):

- [1] Murakami S, Nakata R, Aboshi T, *et al.* Insect-induced daidzein, formononetin and their conjugates in soybean leaves[J]. *Metabolites*, 2014, 4(3): 532–546.
- [2] Takabayashi J, Dicke M, Takahashi S. Leaf age affects composition of herbivore-induced synomones and attraction of predatory mites[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1994, 20(2): 373–386.
- [3] Martínez-Medina A, Flors V, Heil M, *et al.* Recognizing plant defense priming[J]. *Trends in Plant Science*, 2016, 21(10): 818–822.
- [4] Bonaventure G. Plants Recognize Herbivorous Insects by Complex Signalling Networks[C]//Voelckel C, Jander G. *Annual Plant Reviews volume 47: Insect-Plant Interactions*. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd, 2014: 1–35.
- [5] VanDoom A, Baldwin I T, Bonaventure G. Lipoxygenase-mediated modification of insect elicitors: generating chemical diversity on the leaf wound surface[J]. *Plant Signaling and Behavior*, 2010, 5(12): 1674–1676.
- [6] Irmisch S, Jiang Y, Chen F, *et al.* Terpene synthases and their contribution to herbivore-induced volatile emission in western balsam poplar (*Populus trichocarpa*) [J]. *BioMed Central Plant Biology*, 2014, 14: 270.
- [7] Mazid M, Khan T, Mohammad F. Role of secondary metabolites in defense mechanisms of plants[J]. *Biology and Medicine*, 2011, 3(2): 232–249.
- [8] De Moraes C M, Lewis W J, Pare P W, *et al.* Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids[J]. *Nature*, 1998, 393: 570–573.
- [9] Su J W, Zeng J P, Qin X W, *et al.* Effect of needle damage on the release rate of Masson pine (*Pinus massoniana*) volatiles[J]. *Journal of Plant Research*, 2009, 122: 193.
- [10] Erb M, Veyrat N, Robert C A M, *et al.* Indole is an essential herbivore-induced volatile priming signal in maize[J]. *Nature Communications*, 2015, 6: 6273.
- [11] Bernasconi M L, Turlings T C J, Ambrosetti L, *et al.* Herbivore-induced emissions of maize volatiles repel the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis* [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1998, 87(2): 133–142.
- [12] Ti X N, Zhang Q C. Advances in research of induced resistance to insects in cotton[J]. *Frontiers of Biology in China*, 2009, 4(3): 289–297.
- [13] Fischer D C, Kogan M, Paxton J D. Effect of glyceollin, soybean phytoalexin, on feeding by three phytophagous beetles: dose versus response[J]. *Environmental Entomology*, 1990, 19(5): 1278–1282.
- [14] Baldwin I T. The alkaloidal responses of wild tobacco to real and simulated herbivory[J]. *Oecologia*, 1988, 77(3): 378–381.
- [15] Marlin D, Nicolson S W, Yusuf A A, *et al.* The only African wild tobacco, *Nicotiana africana*: alkaloid content and the effect of herbivory[J]. *PLoS One*, 2014, 9(7): e102661.
- [16] Marti G, Erb M, Bocard J, *et al.* Metabolomics reveals herbivore-induced metabolites of resistance and susceptibility in maize leaves and root[J]. *Plant Cell and Environment*, 2013, 36(3): 621–639.
- [17] Maag D, Kohler A, Robert C A M, *et al.* Highly localized and persistent induction of *Bx1*-dependent herbivore resistance factors in maize[J]. *The Plant Journal*, 2016, 88(6): 976–991.
- [18] Glauser G, Marti G, Villard N, *et al.* Induction and detoxification of maize 1,4-benzoxazin-3-ones by insect herbivores[J]. *The Plant Journal*, 2011, 68(5): 901–911.
- [19] Pedras M S C, Nycholat C M, Montaut S, *et al.* Chemical defenses of crucifers: elicitation and metabolism of phytoalexins and indole-3-acetonitrile in brown mustard and turnip[J]. *Phytochemistry*, 2002, 59(6): 611–625.
- [20] Clauss M J, Dietel S, Schubert G, *et al.* Glucosinolate and trichome defenses in a natural *Arabidopsis lyrata* population[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2006, 32(11): 2351–2373.
- [21] Reymond P, Weber H, Damond M, *et al.* Differential gene expression in response to mechanical wounding and insect feeding in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2000, 12(5): 707–719.
- [22] Leitner M, Boland W, Mithofer A. Direct and indirect defences induced by piercing-sucking and chewing herbivores in *Medicago truncatula* [J]. *New Phytologist*, 2005, 167(2): 597–606.
- [23] Alborn H T, Turlings T C J, Jones T H, *et al.* An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion[J]. *Science*, 1997, 276(5314): 945–949.
- [24] Halitschke R, Schittko U, Pohnert G, *et al.* Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. III. Fatty acid-amino acid conjugates in herbivore oral secretions are necessary and sufficient for herbivore specific plant responses[J]. *Plant Physiology*, 2001, 125(2): 711–717.
- [25] Pohnert G, Jung V, Haukioja E, *et al.* New fatty acid amides from regurgitant of Lepidopteran (Noctuidae, Geometridae) caterpillars[J]. *Tetrahedron*, 1999, 55(37): 11275–11280.
- [26] Yoshinaga N, Aboshi T, Ishikawa C, *et al.* Fatty acid amides, previously identified in caterpillars, found in the cricket *Teleogryllus taivanemma* and fruit fly *Drosophila melanogaster* larvae[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2007, 33(7): 1376–1381.
- [27] Yoshinaga N, Aboshi T, Abe H, *et al.* Active role of fatty acid amino acid conjugates in nitrogen metabolism in *Spodoptera litura* larvae[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2008, 105(46): 18058–18063.
- [28] Alborn H T, Hansen T V, Jones T H, *et al.* Disulfoxy fatty acids from the American bird grasshopper *Schistocerca americana*, elicitors of plant volatiles[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2007, 104(32): 12976–12981.
- [29] Schmelz E A, Carroll M J, Leclere S, *et al.* Fragments of ATP synthase mediate plant perception of insect attack[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2006, 103(23): 8894–8899.
- [30] Mattiacci L, Dicke M, Posthumus M A. β -Glucosidase: an elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host-searching parasitic wasps[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 1995, 92(6): 2036–2040.
- [31] Musser R O, Cipollini D F, Hum-Musser S M, *et al.* Evidence that the caterpillar salivary enzyme glucose oxidase provides herbivore offense in solanaceous plants[J]. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 2005, 58(2): 128–137.
- [32] Doss R P, Oliver J E, Proebsting W M, *et al.* Bruchins: insect-derived plant regulators that stimulate neoplasm formation[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2000, 97(11): 6218–6223.
- [33] Fatouros N E, Broekgaarden C, Bukovinszky G, *et al.* Male-derived butterfly anti-aphrodisiac mediates induced indirect plant defense[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2008, 105(29): 10033–10038.
- [34] Heil M. Damaged-self recognition in plant herbivore defense[J]. *Trends in Plant Science*, 2009, 14(3): 56–63.
- [35] Truitt C L, Wei H X, Pare P W. A plasma membrane protein from *Zea mays* binds with the herbivore elicitor volicitin[J]. *The Plant Cell*, 2004, 16(2): 523–532.
- [36] Schmelz E A, Engelberth J, Alborn H T, *et al.* Phytohormone-based activity mapping of insect herbivore-produced elicitors[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2009, 106(2): 653–657.
- [37] Vos P, Simons G, Jesse T, *et al.* The tomato *Mi-1* gene confers resistance to both root-knot nematodes and potato aphids[J]. *Nature Biotechnology*, 1998, 16(13): 1365–1369.
- [38] Du B, Zhang W, Liu B, *et al.* Identification and characterization of *Bph14*, a gene conferring resistance to brown planthopper in rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2009, 106(52): 22163–22168.
- [39] Maffei M E, Mithofer A, Boland W. Before gene expression: early events in plant-insect interaction[J]. *Trends in Plant Science*, 2007, 12(7): 310–316.
- [40] Maffei M, Bossi S, Spitteller D, *et al.* Effects of feeding *Spodoptera littoralis* on lima bean leaves. I. Membrane potentials, intracellular calcium variations, oral secretions, and regurgitate components[J]. *Plant Physiology*, 2004, 134(4): 1752–1762.
- [41] Arimura G, Maffei M E. Calcium and secondary CPK signalling in plants in response to herbivore attack[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2010, 400(4): 455–460.

- [18] Guo W, Li P, Zhao G, *et al.* Glucocorticoid receptor mediates the effect of progesterone on uterine natural killer cells[J]. *American Journal of Reproductive Immunology*, 2012, 67(6): 463–473.
- [19] Henderson T A, Saunders P T K, Moffett-King A, *et al.* Steroid receptor expression in uterine natural killer cells[J]. *The Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism*, 2003, 88(1): 440–449.
- [20] Manaster I, Mizrahi S, Goldman-Wohl D, *et al.* Endometrial NK cells are special immature cells that await pregnancy[J]. *The Journal of Immunology*, 2008, 181(3): 1869–1876.
- [21] Chegini N, Ma C, Roberts M, *et al.* Differential expression of interleukins (IL) IL-13 and IL-15 throughout the menstrual cycle in endometrium of normal fertile women and women with recurrent spontaneous abortion[J]. *Journal of Reproductive Immunology*, 2002, 56(1–2): 93–110.
- [22] Matson B C, Caron K M. Uterine natural killer cells as modulators of the maternal-fetal vasculature[J]. *The International Journal of Developmental Biology*, 2014, 58(2–3–4): 199–204.
- [23] Chen Z, Zhang J, Hatta K, *et al.* DBA-lectin reactivity defines mouse uterine natural killer cell subsets with biased gene expression[J]. *Biology of Reproduction*, 2012, 87(4): 81.
- [24] Kerage D, Brindley D N, Hemmings D G. Review: novel insights into the regulation of vascular tone by sphingosine 1-phosphate[J]. *Placenta*, 2014, 35(suppl.): S86–S92.
- [25] Zhang J, Dunk C E, Lye S J. Sphingosine signalling regulates decidual NK cell angiogenic phenotype and trophoblast migration[J]. *Human Reproduction*, 2013, 28(11): 3026–3037.
- [26] Kim M, Park H J, Seol J W, *et al.* VEGF-A regulated by progesterone governs uterine angiogenesis and vascular remodelling during pregnancy[J]. *EMBO Molecular Medicine*, 2013, 5(9): 1415–1430.

(上接第 465 页)

- [42] Wu J Q, Hettenhausen C, Meldau S, *et al.* Herbivory rapidly activates MAPK signalling in attacked and unattacked leaf regions but not between leaves of *Nicotiana attenuata*[J]. *The Plant Cell*, 2007, 19(3): 1096–1122.
- [43] Kandoth P K, Ranf S, Pancholi S S, *et al.* Tomato MAPKs LeMPK1, LeMPK2, and LeMPK3 function in the systemin-mediated defense response against herbivorous insects[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2007, 104(29): 12205–12210.
- [44] Li Q, Xie Q G, Smith-Becker J, *et al.* *Mi-1*-mediated aphid resistance involves salicylic acid and mitogen-activated protein kinase signaling cascades[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2006, 19(6): 655–664.
- [45] Maffei M E, Mithofer A, Arimura G I, *et al.* Effects of feeding *Spodoptera littoralis* on lima bean leaves. III. Membrane depolarization and involvement of hydrogen peroxide[J]. *Plant Physiology*, 2006, 140(3): 1022–1035.
- [46] Dietz K J, Mittler R, Noctor G. Recent progress in understanding the role of reactive oxygen species in plant cell signaling[J]. *Plant Physiology*, 2016, 171(3): 1535–1539.
- [47] Bi J L, Felton G W. Foliar oxidative stress and insect herbivory—primary compounds, secondary metabolites, and reactive oxygen species as components of induced resistance[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1995, 21(10): 1511–1530.
- [48] Turner J G, Ellis C, Devoto A. The jasmonate signal pathway[J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(suppl.): S153–S164.
- [49] Mao Y B, Liu Y Q, Chen D Y, *et al.* Jasmonate response decay and defense metabolite accumulation contributes to age-regulated dynamics of plant insect resistance[J]. *Nature Communications*, 2017, 8: 13925.
- [50] Stintzi A, Weber H, Reymond P, *et al.* Plant defense in the absence of jasmonic acid: the role of cyclopentenones[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2001, 98(22): 12837–12842.
- [51] Kessler A, Halitschke R, Baldwin I T. Silencing the jasmonate cascade: induced plant defences and insect populations[J]. *Science*, 2004, 305(5684): 665–668.
- [52] Wang L, Allmann S, Wu J, *et al.* Comparisons of LIPOXYGENASE3- and JASMONATE-RESISTANT4/6-silenced plants reveal that jasmonic acid and jasmonic acid-amino acid conjugates play different roles in herbivore resistance of *Nicotiana attenuata*[J]. *Plant Physiology*, 2008, 146(3): 904–915.
- [53] Thines B, Katsir L, Melotto M, *et al.* JAZ repressor proteins are targets of the SCF^{COI1} complex during jasmonate signalling[J]. *Nature*, 2007, 448: 661–665.
- [54] Suza W P, Staswick P E. The role of JAR1 in jasmonoyl-L-isoleucine production during *Arabidopsis* wound response[J]. *Planta*, 2008, 227(6): 1221–1232.
- [55] 刘元凤, 李晓方, 李玲. 乙烯受体与信号转导成员的研究进展[J]. *生命科学研究*(Liu Yuan-feng, Li Xiao-fang, Li Ling. Research advances of ethylene receptors and components of the ethylene signal transduction pathway[J]. *Life Science Research*), 2003, 7(suppl.): 70–74.
- [56] Von Dahl C C, Wenz R A, Halitschke R, *et al.* Tuning the herbivore induced ethylene burst: the role of transcript accumulation and ethylene perception in *Nicotiana attenuata*[J]. *The Plant Journal*, 2007, 51(2): 293–307.
- [57] Donnell P J O, Calvert C, Atzorn R, *et al.* Ethylene as a signal mediating the wound response of tomato plants[J]. *Science*, 1996, 274: 1914–1917.
- [58] Schweighofer A, Kazanaviciute V, Scheikl E, *et al.* The PP2C-type phosphatase AP2C1, which negatively regulates MPK4 and MPK6, modulates innate immunity, jasmonic acid, and ethylene levels in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2007, 19(7): 2213–2224.
- [59] 张春光, 荆红梅, 郑海雷, 等. 水杨酸诱导植物抗性的研究进展[J]. *生命科学研究*(Zhang Chun-guang, Jing Hong-mei, Zheng Hai-lei, *et al.* Progress in plant resistance induced by salicylic acid[J]. *Life Science Research*), 2001, 5(suppl.): 185–189.
- [60] De Vos M, Jander G. *Myzus persicae* (green peach aphid) salivary components induce defence responses in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2009, 32(11): 1548–1560.
- [61] Thaler J S, Agrawal A A, Halitschke R. Salicylate-mediated interactions between pathogens and herbivores[J]. *Ecology*, 2010, 91(4): 1075–1082.
- [62] Diezel C, Von Dahl C C, Gaquerel E, *et al.* Different Lepidopteran elicitors account for cross-talk in herbivory-induced phytohormone signalling[J]. *Plant Physiology*, 2009, 150(3): 1576–1586.
- [63] Jennifer S T, Parris T H, Noah K W. Evolution of jasmonate and salicylate signal crosstalk[J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17(5): 260–270.
- [64] Dreher K, Callis J. Ubiquitin, hormones and biotic stress in plants[J]. *Annals of Botany*, 2007, 99: 787–822.
- [65] 郭巧生. 药用植物种植[M]. 北京: 高等教育出版社(Guo Qiao-sheng. *Medicinal Plant Cultivation*[M]. Beijing: Higher Education Press), 2004.