

茉莉酸在植物诱导防御中的作用

徐 伟^{1,2}, 严善春^{1*}

(1. 东北林业大学, 哈尔滨 150040; 2. 吉林农业大学, 长春 130118)

摘要:茉莉酸(JA)和茉莉酸甲酯(MeJA)作为与损伤相关的植物激素和信号分子,广泛地存在于植物体中,外源应用能够激发防御植物基因的表达,诱导植物的化学防御,产生与机械损伤和昆虫取食相似的效果。大量研究表明,用茉莉酸类化合物处理植物可系统诱导蛋白酶抑制剂(PI)和多酚氧化酶(PPO),从而影响植食动物对营养物质的吸收,还能增加过氧化物酶、壳聚糖酶和脂氧合酶等防御蛋白的活性水平,导致生物碱和酚酸类次生物质的积累,增加并改变挥发性信号化合物的释放,甚至形成防御结构,如毛状体和树脂导管。经茉莉酸处理的植物提高了植食动物的死亡率,变得更加吸引捕食性和寄生性天敌。挥发性化合物——茉莉酸甲酯可以从植物的气孔进入植物体内,在细胞质中被酯酶水解为茉莉酸,实现长距离的信号传导和植物间的交流,诱导邻近植物产生诱导防御反应。茉莉酸和茉莉酸甲酯分别具有 4 种立体异构,其中具有活性的是顺式结构,但顺式结构不稳定,会差向异构化为反式结构。茉莉酸的代谢物(Z)-茉莉酮(cis-Jasmone)具电生理活性,在植物诱导防御中起作用,并且在防御信号的作用上不同于茉莉酸和茉莉酸甲酯。

关键词:茉莉酸;诱导抗性;植物防御;防御蛋白;次生物质

文章编号:1000-0933(2005)08-2074-09 中图分类号:S436 文献标识码:A

The function of Jasmonic acid in induced plant defence

XU Wei^{1,2}, YAN Shan-Chun^{1*} (1. Northeast Forestry University, Harbin 150040, China; 2. Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(8): 2074~2082.

Abstract: Jasmonic acid (JA) and methyl jasmonate (MeJA) are wound-related hormone and signal molecules found in most plants that, when applied exogenously, can stimulate the defensive genes to increase the chemical levels of induced defenses in the patterns similar to those induced by wounding or insect feeding. Numerous studies show that they can systemically activate the activity of proteinase inhibitors (PI) and polyphenol oxidases (PPO) in the treated plants, which appear to function as an anti-nutritive defense against herbivores. Jasmonic acid and methyl jasmonate can also increase the level of activity of other defensive proteins such as peroxidase (POX), Chitinase and lipoxygenase (LOX), resulting in the accumulation of some secondary metabolites, including alkaloid and phenolic compounds, as well as the emission of volatiles and the formation of defensive structures, such as trichomes and traumatic resin ducts. Thus, the toxic effect of the treated plants increases herbivore mortality while the volatiles attract more parasitoids and herbivore predators than uninduced plants. The airborne phase compound, methyl jasmonate, can realize long-distance signal transportation through hydrolyzing to jasmonic acid, enabling communication among the contiguous plants. Jasmonate consists of a cyclopentane ring with a ketone group. They have four possible stereoisomers respectively since the chiral center can have either an *R* or *S* absolute configuration. The *cis* orientation is more biologically active but less stable, and will epimerize to the more stable *trans* configuration (*Z*)-jasmone, a volatile metabolite of jasmonic acid and electrophysiologically active to insects, while its possible signaling role is qualitatively different from that of the biosynthetically related JA and MeJA.

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30371163);教育部留学回国人员科研启动基金资助项目

收稿日期:2004-12-03;修订日期:2005-05-16

作者简介:徐伟(1971~),女,博士生,主要从事昆虫生态学和昆虫生理生化研究。

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yanshanchun@126.com

Foundation item: The National Natural Science Foundation of China (No. 30371163), The Scientific Research Foundation of The Ministry of Education for Returned Overseas Chinese Scholars

Received date: 2004-12-03; **Accepted date:** 2005-05-16

Biography: XU Wei, Ph. D. candidate, mainly engaged in entomological ecology, physiology and biochemistry.

Key words: jasmonic acid; induced resistance; secondary metabolite; defensive protein

植物在自然界中遭受机械损伤或植食性动物的攻击后,能产生复杂的化学反应,这些反应对攻击者产生直接和间接的防御作用。直接作用包括蛋白质、氨基酸、脂肪酸等营养物质质量的下降,更重要的是产生单宁、酚酸、生物碱等次生代谢物质(secondary metabolite),以及蛋白酶抑制剂,影响植食动物的消化和吸收能力,使其生长速率降低^[1]。间接作用是产生挥发性信号物质吸引寄生性或捕食性天敌,并在植物之间形成化学通讯。研究发现与植物防御相关的信号途径包括乙烯途径、茉莉酸(JA)途径、水杨酸(SA)途径等,涉及的信号分子有茉莉酸、水杨酸、寡聚糖、脱落酸等^[2~4]。其中茉莉酸(JA)作为具有信号分子功能的植物激素首次由 Greelman 报道^[5],大豆胚轴组织损伤后茉莉酸和茉莉酸甲酯(MeJA)水平增高,用茉莉酸甲酯处理的大豆悬浮细胞,增加了与损伤反应相关的 3 种蛋白基因 mRNA 的水平。随后又在多种植物中发现了相同的现象。进一步的研究表明,损伤积累的茉莉酸参与植物体内十八烷酸代谢途径,涉及诱导损伤基因的表达。茉莉酸在植物诱导防御中的作用成为近十年植物化学防御研究的热点。

1 茉莉酸和茉莉酸途径

茉莉酸是一种植物激素^[6,7],普遍存在于植物体中,作用于与生长发育相关的生理过程,如萌发、衰老、果实的成熟、根的生长、孕育花粉和球茎的形成、卷须的缠绕等^[8,9],同时它也是植物抗性诱导剂。茉莉酸对植食动物没有直接影响,用加入茉莉酸和茉莉酸甲酯的人工饲料来饲养粉夜蛾(*Trichoplusia ni*)和烟草天蛾幼虫(*Manduca sexta*),没有影响幼虫的生长^[10]。然而将茉莉酸应用在植物上能诱导植物次生化学物质和系统抗性的产生,这表明茉莉酸的抗虫效果不是直接的而是通过诱导植物产生了化学物质起到毒杀作用。到目前为止已发现 20 多种 JAs 存在于植物界,茉莉酸和茉莉酸甲酯是其主要代表,它们具有环戊烷酮基本结构,合成途径起始于亚麻酸及一些中间代谢产物^[11]。研究表明, α -亚麻酸从植物细胞膜上释放后,在质体中经脂氧合酶途径氧化为 13(S)- α -过氧-亚麻酸,之后在丙二烯氧化合成酶(AOS)和环化酶(AOC)的催化下生成 12-氧-植物二烯酸(12-OPDA)进入细胞质中,经 12-氧-植物二烯酸还原酶(OPR)作用,再进入到过氧化物体中经 3 次 β 氧化形成茉莉酸^[12]。之后,在茉莉酸羧基甲基转移酶(JMT)的作用下生成挥发性化合物茉莉酸甲酯(图 1)。此外,茉莉酸经羟基化、糖基化或与氨基酸结合,可形成茉莉酸的衍生物^[13]。最近的研究表明在损伤信号途径中,茉莉酸是一种关键的信号分子,能诱导 PR-2、PR-3、FPS 和 IPO 等多种防御基因的表达^[14,15],并激发植物体内茉莉酸甲基化为对应的挥发物——茉莉酸甲酯。茉莉酸甲酯可以从植物的气孔进入植物体,在细胞质中被酯酶水解为茉莉酸,实现防御信号的远距离传导^[16],在植物间进行信号交流。

2 诱导防御蛋白的产生

植食性动物危害植物,能够导致内源茉莉酸水平增加^[5]。应用外源茉莉酸于植物体通过激发植物体内脂氧合酶(LOX)的活性,积累内源茉莉酸产生了与植食动物危害相似的诱导模式,能够诱导多酚氧化酶(PPO)、蛋白酶抑制剂(PI)、和过氧化物酶(POD)等防御相关蛋白(图 1)。

2.1 系统诱导多酚氧化酶和蛋白酶抑制剂的产生

多酚氧化酶是主要的抗营养蛋白,该酶氧化酚类化合物,生成活性分子醌,可与多种生物分子相互作用。在昆虫取食过程中,多酚氧化酶与酚类底物混合在一起,导致醌将食物蛋白中的必需氨基酸烷基化,使昆虫不能利用其营养^[16,17]。而蛋白酶抑制剂能与昆虫消化道内的蛋白消化酶相互作用,形成酶抑制剂复合物(EI),削弱或阻断消化酶对食物中的蛋白质的水解消化作用,并刺激昆虫消化酶的过度分泌,使昆虫产生厌食反应。因此,多酚氧化酶与蛋白酶抑制剂结合起来则成为植食动物获取蛋白质难以克服的屏障,可以作为植食动物危害或茉莉酸处理后产生诱导抗性的标记^[19]。

大量研究发现,由于应用外源茉莉酸明显增加了多酚氧化酶和蛋白酶抑制剂的水平,从而抑制了昆虫的生长。马铃薯植株用 MeJA 处理,在叶片中诱导了较高水平的半胱氨酸和天门冬氨酸蛋白酶抑制剂,取食这种叶片的科罗拉多甲虫中肠总蛋白酶活性降低了 42%,体重平均为 132.7mg,比取食对照叶片的甲虫体重平均减轻了 18mg^[20]。Farmer 等^[16]喷施茉莉酸甲酯处理西红柿叶片发现,茉莉酸甲酯强烈地诱导了蛋白酶抑制剂,和对照相比平均增加了 10 倍。Thaler 等^[21]报道用茉莉酸处理的植株蛋白酶抑制剂和多酚氧化酶的活性峰值与对照相比高 2~4 倍。处理 3d 后蛋白酶抑制剂和多酚氧化酶的活性在诱导植物体内增加,并至少保持 3 周。在 3 周的时候,多酚氧化酶活性在不同处理间的差异已经降低,但在统计上仍可区分。用诱导的西红柿叶片饲喂的甜菜粘虫和甘蓝尺蠖存活率降低,体重减轻。而用高浓度茉莉酸处理的叶片饲喂的幼虫几乎没能活到化蛹。田间试验发现,用茉莉酸处理的植株上植食动物丰富度变化较大,蓟马、跳甲和蚜虫都比对照植物上的少。Orozco-Cardenas 等^[22]从另一个角度证实了茉莉酸对防御蛋白的诱导作用,他们让烟草天蛾幼虫(*Manduca sexta*)取食对前周身素(prosysdemin)不敏感的不能通过茉莉酸途径合成蛋白酶抑制剂和多酚氧化酶的转基因西红柿植株,结果在这些转基因植物上取食的烟草天蛾幼虫比在正常植物上取食的幼虫生长速率快。表明缺乏茉莉酸的调解,多酚氧化酶和蛋白酶抑制剂含量降低,有利于昆虫的取食和发育。

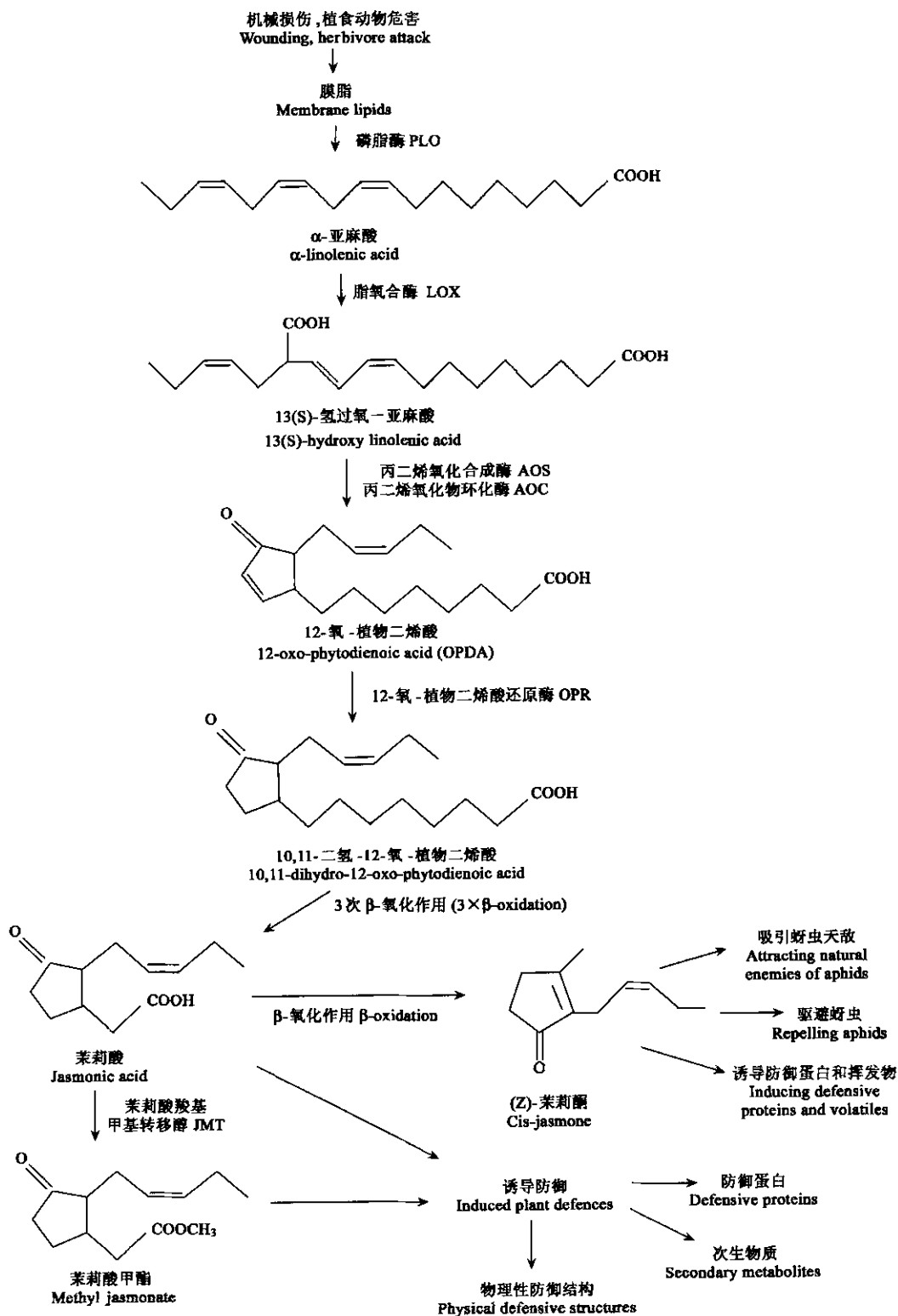


图1 机械损伤和植食动物危害后茉莉酸生物合成途径和其诱导防御作用^[13,63~64]

Fig. 1 Model for the JA biosynthetic pathway and induced defence following wounding or herbivore attack

茉莉酸诱导多酚氧化酶和蛋白酶抑制剂对植食动物产生的防御作用,关键在于产生了系统诱导。Botella 从大豆的胚中分离了3个半胱氨酸蛋白酶抑制剂 pL1、pR1 和 pN2 的 cDNA 克隆体,发现 pL1、pR1 和 pN2 的 mRNA 虽然在不同组织的转录水平存在差异,但以损伤和茉莉酸甲酯处理大豆植株,在处理的和未处理的叶片中 pR1 和 pN2 转录水平平均增加了,只是茉莉酸甲酯在根中诱导 pL1 的能力较弱^[23]。在 Dam 的研究中也发现了蛋白酶抑制剂诱导的系统性和在不同组织诱导的差异性,以茉莉

酸处理根,与对照相比,根的总蛋白酶抑制剂水平增加 6 倍,叶子增加 3.7 倍;以茉莉酸处理叶,则叶片的蛋白酶抑制剂的水平增加 8.2 倍,根的只增加 2.1 倍^[24]。随着茉莉酸甲酯浓度的增加,蛋白酶抑制剂的表达急剧增加^[25],但到花期则失去了对茉莉酸的反应能力^[24]。在诱导多酚氧化酶活性的研究中,防御的系统性表现得更加突出。Constabel 和 Ryan^[26]以损伤或茉莉酸处理西红柿植株下部 3 片叶,在 24h 和 48h 取处理叶片和未处理的上部叶片分析,结果多酚氧化酶的活性在 24h 分别增加了 4~6 倍,在 48h 两种叶片内多酚氧化酶活性的增加都超过了 10 倍。Thaler 等^[21]也发现了茉莉酸诱导几种防御蛋白的系统性,但在植株不同部位诱导量存在差异性。表现为临近诱导效应,处理的叶片以及其临近的未处理的叶片多酚氧化酶活性最强,下部叶片多酚氧化酶活性较弱,上部叶片最弱。反映了两种防御蛋白的可运输性和运输的方向性,并且可能存在两种运输方式,即极性运输和源库运输。以茉莉酸浓度梯度处理植株,随着剂量的增加,处理的和未处理的叶片多酚氧化酶活性和蛋白酶抑制剂的活性都增加了,但是在最高浓度,没有进一步增加,表现出两种防御蛋白在低浓度下对茉莉酸剂量的依赖性。另外,茉莉酸对大多数植物能够诱导蛋白酶抑制剂和多酚氧化酶,但并不存在普遍性,在甜椒(*Capsicum annuum*)和紫花苜蓿(*Medicago sativa*)两种植物中,损伤和茉莉酸甲酯处理前后多酚氧化酶活力没有明显变化,但却明显地诱导了胰蛋白酶抑制剂。同样处理油菜(*Brassica napus*),没有诱导多酚氧化酶,但芥子糖苷水平增加了^[26]。茉莉酸在不同的植物中可能调控着不同的防御应答,以适应特定的生态条件,这也许是植物与昆虫进化和竞争的一个策略。

2.2 诱导脂氧合酶等其他防御蛋白的产生

茉莉酸和茉莉酸甲酯还能诱导脂氧合酶、葡萄糖苷酶、壳多糖酶等其他防御蛋白。Kozlowski^[27]等在研究茉莉酸甲酯对云杉(*Picea abies*)幼苗抗土传病原菌(*Pythium ultimum*)的作用中发现,与对照相比,暴露于茉莉酸甲酯 3d 的幼苗的死亡率下降了 40%~80%。将孢子暴露于茉莉酸甲酯培养处理 3d,观察发现,茉莉酸甲酯对病原菌的(*P. ultimum*)的生长没有直接影响。在研究云杉幼苗对茉莉酸甲酯的反应时发现,茉莉酸甲酯没有影响根的壳聚糖酶的活性,但是茉莉酸甲酯导致处理后子叶最初 2d 的壳聚糖酶活性持续地增加。Buzi^[28]研究也发现,用茉莉酸甲酯处理西瓜幼苗增加了壳聚糖酶的活性,从而增强了对西瓜茎部腐烂病、白粉病和镰刀菌萎蔫病的抗性。Jung^[29]研究了茉莉酸甲酯对抗氧化酶类的作用,以 100 μ M 的茉莉酸甲酯处理发育 3 周的拟南芥幼苗叶片,7d 后过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶、超氧化物歧化酶(SOD)和谷胱甘肽酶(GA)活性都明显增加了,尤其是过氧化物酶增加了 100 倍。这与 Thaler^[21]用茉莉酸处理西红柿的结果存在差异,Thaler 的研究表明过氧化物酶能够被茉莉酸和幼虫取食所诱导,但随后在多酚氧化酶、蛋白酶抑制剂和脂氧合酶被诱导增加的情况下,过氧化物酶缺乏,认为过氧化物酶对损伤和茉莉酸调节的反应与多酚氧化酶等防御蛋白的反应不相似,这也许涉及了独立的信号途径,而不是十八烷酸调控的防御反应。而脂氧合酶是十八烷酸途径的关键酶,随着茉莉酸的浓度增加,活性增强,其对茉莉酸的敏感浓度的范围远大于多酚氧化酶和蛋白酶抑制剂,但却未表现出被系统诱导。这些研究反应了茉莉酸诱导在不同植物、不同部位、不同发育阶段,对不同的化学物质诱导的差异性,这是由于不同种类的植物进化形成了通用的信号途径与专门的信号途径,并由这些信号途径形成错综复杂的信号网络所至。这些信号途径是植物之间能够进行信息交流的基础。茉莉酸途径就是其中的通用途径之一。另外,在单细胞的绿藻(*Dunaliella tertiolecta* D. *salina*)^[30]、裸藻(*Euglena gracilis*)^[31]、红藻(*Gelidium latifolium*)^[32]和原核生物(*Spirulina* sp.)^[33]中也发现有茉莉酸和茉莉酸甲酯存在,证明了茉莉酸途径在植物世界存在的普遍性。

3 诱导生物碱和酚酸的产生

茉莉酸可诱导植物产生尼古丁、芥子油苷、苜蓿碱、异类黄酮等生物碱和酚酸类次生物质^[34]。它们与蛋白质结合,影响营养物质的吸收,并且由于本身或代谢物为有毒的腈、硫氰酸,干扰植食动物的神经信号的传递,阻断电子传递链,对昆虫或病原菌产生毒害作用,延缓其发育。Dam^[35]以茉莉酸甲酯处理西红柿植株,3d 后测定尼古丁含量比对照增加了 2 倍,在上面取食的烟草天蛾(*Manduca sexta*)发育较慢,死亡率较高。在选择性试验中幼虫会迅速从处理的植株移向未处理的对照植株,并且,转移得越早发育得越快。以茉莉酸处理的西红柿的根,尼古丁含量增加了 2.4 倍^[36],这些研究表明茉莉酸对尼古丁的调节作用。茉莉酸对芥子苷诱导效果更加明显^[37,38],以 nmol 的剂量诱导 Brassica 属的几种芥菜,叶片和子叶中吲哚芥子苷含量增加 20 倍,产生了与昆虫取食和机械损伤相同的效果,而以水杨酸(SA)、脱落酸(ABA)、脱乙酰壳多糖等处理,对芥子苷的诱导均无效果。Mahgoob^[39]的研究发现,用 5~10mg/L 的茉莉酸处理接种了线虫的西红柿幼苗,发现用 5mg/L 茉莉酸喷叶和 10mg/L 茉莉酸润湿土壤诱导了对线虫的抗性,雌虫、卵和肿瘤的数量都减少,这些现象与在根部产生了大量的酚酸有关。茉莉酸对酚酸的诱导甚至在低等的藻类也有体现,将美国康涅狄格州埃弗里角 Avery Point (Connecticut, USA) 和特拉华州罗斯福湾 Roosevelt Inlet (Delaware, USA) 的海草(*Fucus vesiculosus*),暴露于浓度范围在 5.42~542 mol/L 茉莉酸甲酯下 10~14d,其根皮单宁(phlorotannin)浓度增加了 16 倍^[40]。以茉莉酸甲酯处理萝芙木(*Rauwolfia canescens*)和花菱草(*Eschscholzia californica*)的细胞,得到类似的结果,诱导产生的生物碱的量远远高于对照组,暴露于茉莉酸甲酯的为 271mg/L,对照为 18mg/L,但是茉莉酸诱导没有表现出对某一类型的次生代谢物的特异性,而是一个宽泛的、包含类黄酮、愈创木内酯和葱醌等各种类型的生物碱^[41]。

4 诱导挥发物的产生

植物在损伤或被植食动物攻击后会释放出大量的挥发性化合物,而且所释放的挥发物无论是在种类方面还是在数量方面都发生了明显的变化。这些化合物成为植食性动物的天敌实现寄生定位的指示物,主要包括萜烯类、含有 6 个碳原子的醇、酮和酯类。利用外源茉莉酸处理也可诱导产生类似的挥发物。Mumm^[42]发现松叶蜂(*Diprion pini*)产卵后的欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)小枝释放的气味比模拟叶蜂产卵进行机械损伤处理所释放的气味更吸引卵寄生蜂(*Chrysonotomyia ruforum*),用茉莉酸处理的小枝对寄生蜂也有明显的吸引作用。用顶空抽样分析发现,产卵小枝和茉莉酸处理的小枝上的挥发物 β -法尼烯含量明显增加,而且茉莉酸处理还明显增加了防御挥发物萜类组分的含量。Thaler 等^[43]从分子生物学的角度,利用野生型西红柿植株和茉莉酸缺乏的基因突变植株,研究植食动物和天敌对寄主的行为选择,发现与突变体植株相比,野生型植株上的甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*)幼虫存活率较低。与未受害的野生型植物相比,被害的野生型植物由于诱导了大量挥发物的产生,更吸引捕食螨,诱导的挥发物质主要是萜烯类,包括 β -石竹烯、 α -蒎烯、 β -蒎烯、2-萘烯、 β -水芹烯和单萜,而被害的突变体植物没有表现出更吸引捕食螨。用外源茉莉酸处理茉莉酸突变体的植株,恢复了其对甜菜夜蛾幼虫的抗性和对捕食螨的吸引。证明茉莉酸是诱导植物防御的必需调节物。但其对植物诱导释放的与植食动物危害释放的挥发物存在差异,Gols^[6]和 Kessler^[44]的研究是此观点的有力佐证。将茉莉酸处理和植食动物危害后植物所释放的挥发物进行比较,90%的挥发物是两种处理都释放的,仅有几种是植食动物危害或茉莉酸处理的叶片所独有的。例如顺式香柠檬烯和 β -衣兰烯只被植食动物危害所诱导,茉莉酸比植食动物多诱导几种酯。但吸引植食动物天敌的(E)-4, 8-二甲基-1, 3, 7-壬三烯、(E)-罗勒烯和里拿醇等在两种处理的叶片上均被检测出,两种处理的相对含量相似或植食动物危害的较高。利用四壁嗅觉仪测定的结果显示茉莉酸处理的叶片明显吸引天敌,吸引率达 75%,高于对照(25%)。捕食率和寄生率也增加。但是捕食者和寄生蜂更喜欢植食动物危害的植株。这表明,两种处理的植物所释放的挥发物在数量和种类上存在高度重叠性,茉莉酸作为诱导物具有高效性。但两者之间的差异给自然状态下的天敌提供了重要线索。研究几种植食动物危害大丁草和西红柿释放的挥发物也发现,不同植食动物危害同一种植物可导致植物释放非常相似的挥发物^[6,45]。这表现出植物被诱导的挥发物在种类和数量上的普遍性,它们绝大部分是通过茉莉酸途径来调节的,因此,对天敌的吸引具有广谱性。在这些挥发性化合物中,由不同损害类型诱导变动最大的是水杨酸甲酯^[46],对水杨酸甲酯诱导的差异性,与植食动物对水杨酸途径是否诱导和诱导的强度相关,也许还涉及了其他转导途径。另外,不同时间植物挥发物的释放量也不同,半夜比早晨和傍晚的要高^[47],茉莉酸处理、植食动物取食或损伤后,植物挥发物的释放也随时间变化,开始增加,12h 后逐渐减少,表现出一定程度的时间特异性和延续性,这有利于植食动物的行为选择和天敌准确定位。

5 诱导防御结构的形成

5.1 诱导树脂导管的形成

茉莉酸不仅诱导植物产生次生代谢物质和挥发性化合物,还能诱导植物生理变化,形成防御性结构,增加植物的物理防御。Martin^[48]和 Miller^[49]等在对云杉创伤树脂导管(TDs)的形成机理及萜类树脂的合成的研究中发现,茉莉酸对杉类树木的防御性结构的形成具有诱导作用。云杉(*Picea* spp.)受到机械损伤、钻蛀性昆虫取食或真菌感染后,在发育的木质部可以观察到干部树脂在皮层轴向树脂道内和轴向导管内持续积累,这是一种防御性反应^[50,51]。Martin^[44]等用非侵入方法,用茉莉酸甲酯诱导 TDs 的形成。用茉莉酸甲酯水溶液喷云杉幼苗,6~9d 后就出现了令人惊奇的形态学变化。靠近形成层的一些木质部细胞与周围的木质部细胞相比,细胞质变浓,细胞壁变薄,在富含萜的小腔周围形成 TDs 初生上皮细胞。处理 15d 后,小腔发育成导管,在木质部最新形成的部分有一个清晰可辨的小环,这时小腔充满了树脂。处理后 2 个月,取样后,以醋酸铜染色,用光学显微镜检查,可以观察到萜类在形成的树脂导管和 TDs 中的积累。在这同一时期,可以观察到树皮中的树脂导管没有被影响。未喷茉莉酸甲酯的幼苗,轴向导管主要被限制在树皮上,都在形成层外面,例如,韧皮部、皮层和周皮上。

5.2 诱导叶表毛状体的形成和降低叶片伸展率

毛状体和棘是防御叶部昆虫危害的结构特征,植物增加或减少这些物理性防御是对植食动物取食产生的压力反应。Traw 和 Bergelson^[4]在 Chien^[52,53]等人研究赤霉素刺激毛状体产生的基础上,利用同样是植物激素的茉莉酸施于拟南芥,发现茉莉酸明显增加了拟南芥叶片毛状体的数量和密度,而叶片的表皮细胞数量没有变化,这表明毛状体的增加是由于表皮细胞转变为毛状体而引起的。另外发现,机械损伤和应用赤霉素也可以增加毛状体的数量,并且毛状体能够分泌次生物质改变叶片表面的化学成分,减少植食动物和病原菌造成的危害^[54]。

植食昆虫取食后诱导过氧化物酶水平升高可减少叶片的伸展率^[55],这是植物对植食动物攻击的另一种生理性防御反应。外源茉莉酸处理可以达到同样的效果。以茉莉酸处理钝叶酸模(*Rumex obtusifolius*)的叶片,两周后叶片表皮细胞的面积减少了近 25%,但表皮细胞数目保持不变。并且叶片上的甲虫(*Gastrophysa viridula*)数量减少了。由此可见,茉莉酸不仅诱导了化学物质的产生,而且,通过激发防御蛋白和氧化性酶类诱导了植物细胞和组织发生变化,茉莉酸诱导物理防御的发现开辟了植物诱导防御新的研究领域。

6 茉莉酸及其衍生物的异构体与生物活性

茉莉酸具有一个环戊烷酮结构,在 3 碳和 7 碳上有两个手性中心,环上还有两个侧链,一个为具双键的戊烷,另一个为乙酸侧链。茉莉酸有 4 种立体异构^[59]。顺式结构具有活性,但不稳定,会差向异构化,转变为稳定的反式结构,最终顺反式的比率接近 7:93^[56]。Preston^[57]通过培养蛇根木(*Rauwolfia serpentina*)细胞,样品处理条件避免极端的 pH 值,诱导后,生物合成的茉莉酸 74% 为(Z)-茉莉酸。而未被诱导的植物细胞或未受害的植物,茉莉酸有两种同分异构体以热力学平衡水平构成差向异构混合物,顺式结构仅占 7%。因此,内源合成茉莉酸的直接产物是(Z)-茉莉酸,它由丙二烯氧化环化酶决定其立体化学结构。在细胞中茉莉酸的差向异构化也许帮助调控活性信号的持续时间(寿命),通过它的翻转和结合改变它的生物活性^[58]。Preston 的进一步研究证实了这一观点。受害的蒿(*Artemisia tridentata*)的挥发物中茉莉酸甲酯的含量比健康的蒿增加了 9.2~12.4 倍,更具生物活性的顺式同分异构体(3R,7S)增加比例较大,增加了 6.5~10.8 倍,反式同分异构体增加了 2.7~1.6 倍。这些变化表明释放的茉莉酸甲酯在量上和同分异构体特性上的变化能帮助邻近的西红柿区分受害的和未受害的蒿,并提供挥发物的信息内容,决定在西红柿植物体中产生诱导抗性与否。这种通过改变挥发物组分立体异构传递信号的方式,可以使植物在不明显增加其挥发物浓度的条件下有效地实现信号通讯,有利于资源的节约。随着另一个涉及植物抗虫的挥发性植物激活剂——(Z)-茉莉酮(*cis*-Jasmone)的发现,这一观点得到进一步确证。

顺式茉莉酮最初是在研究黑醋栗(*Ribes nigrum*)排斥夏型莴苣蚜虫(*Nasonovia ribis-nigri*)的试验中发现的,此后,发现它在害虫与作物之间有更加复杂的作用。顺式茉莉酮是花挥发物的一个成分,也能由损伤的植物组织释放^[59],但健康植物的挥发物中还未发现。顺式茉莉酮是胁迫条件下茉莉酸的代谢物,具有电生理活性,但是以前认为它仅仅是茉莉酸信号途径的一个非生物库^[60]。现在证明它在植物防御中起作用。顺式茉莉酮也可能作为一个外部的信号,当植物被食叶昆虫危害时能警告易感受的临近植物,使它们在昆虫攻击前做好防御准备^[61]。对顺式茉莉酮的实际应用最初集中在对谷子蚜虫(*Sitobion avenae*)和小麦(*Triticum aestivum*)的相互关系的研究中。Birkett^[62]以 GC-EAG 分析莴苣蚜虫夏型对冬寄主黑醋栗挥发性化合物的反应中发现,1,5-甲基糠醛、 β -蒎烯、水杨酸甲酯、(E,E)- α -法尼烯和(Z)-茉莉酮等 8 种化合物引发了 EAG 反应。在一个小峰处 EAG 反应强烈,GC-MS 分析为(Z)-茉莉酮或[2-烯,(Z)-2-(2-戊烯),3-甲基]环戊酮。随后的对莴苣蚜虫单细胞信号记录(SCR)研究显示莴苣蚜虫第十五触角节的嗅觉细胞感受到(Z)-茉莉酮。剂量反应数据表明,嗅觉细胞对(Z)-茉莉酮极敏感,随着浓度的增加,反应加强。但对茉莉酸甲酯在受试水平上却无反应,表明了茉莉酮顺式结构的生物活性。以四壁嗅觉仪和风洞试验发现,该挥发物对蚜虫的天敌七星瓢虫和寄生蜂有吸引活性(图 1)。田间试验显示用顺式茉莉酮处理的植株蚜虫数量减少,发育缓慢,内禀增长率降低^[63]。Yukimune^[64]用(Z)-茉莉酮与茉莉酸甲酯在同样的条件和同样的浓度下处理蚕豆植株(*Vicia faba*), (Z)-茉莉酮处理后导致超过 8d(E)- β -罗勒烯水平明显升高,这种情况持续了 8 d;暴露于茉莉酸甲酯的植物只产生了短期的效果,证明作为气体信号,两种化合物有截然不同的特性,这也许与茉莉酸甲酯顺反立体异构的比例有关。但是茉莉酸和茉莉酸甲酯在紫衫(*Taxus media*)细胞悬浮物中刺激产生如紫杉醇等次生代谢物质,而(Z)-茉莉酮就没有明显效果。表明顺式茉莉酮可能的信号作用在性质上不同于与之生物合成相联系的茉莉酸和茉莉酸甲酯。

(Z)-茉莉酮是一个非常有用的挥发性化合物,在涉及昆虫/植物关系中,它具有诱导基因表达蛋白的功能,该功能最终也许超过了次生代谢的诱导功能。分别以(Z)-茉莉酮和茉莉酸甲酯处理植物,两种处理都能够上调茎部组织 D251 目的序列,而在叶片组织中只有(Z)-茉莉酮上调 D251 目的序列^[62]。说明,两种化合物对植物基因的表达作用不同,对这些信号化合物的反应也许是组织特异性的。对 D251 序列鉴定发现,这种特异性来源于编码 α -微管蛋白同工型基因。(Z)-茉莉酮对 α -微管蛋白特定上调的准确原因还不清楚,然而微管的基本作用是促进植物细胞分裂和形态建成。对(Z)-茉莉酮的研究表明尽管还没有证明其在植物间的信号作用,(Z)-茉莉酮比茉莉酸甲酯挥发性更强,可能是一个更有效的具有生物活性的信号化合物。而且(Z)-茉莉酮在 3 个营养水平(植物、植食动物和天敌)都有活性。

7 结论

茉莉酸及其同系物作为关键的植物激素,负责植物对植食动物和一些病原菌的攻击作出反应。外源应用茉莉酸和茉莉酸甲酯能诱导植物防御相关基因,导致代谢的重新构建,产生防御蛋白和次生物质,甚至诱导形成防御结构,对植物-植食动物-天敌三级营养关系产生影响。植物的多重防御给自身提供了更多的保护。直接防御可以毒杀幼小的植食动物或延缓其发育^[65],而间接防御,通过释放大量挥发性化合物,吸引捕食性和寄生性天敌,使植物能够减少 80% 植食动物^[66]的危害,并且挥发性化合物还可诱导防御基因^[67]。而对于植食动物来说,通过进化产生对付植物防御和抵御天敌的抗性很困难,因为这两者的作用模式截然不同,即使对于专食性昆虫已进化形成耐受次生物质的解毒机制,有趣的是,植物体内的损伤反应也发生了戏剧化的变化,内源茉莉酸增加,但没有诱导次生物质的增加,而是通过与茉莉酸途径相连的乙烯途径增加了萜类和乙烯的释放量,抑制了次生物质的合成,吸引更多的天敌^[68]。因此,在目前环境恶化,频繁使用化学农药和生物农药,造成一些害虫抗性增强,有些害虫甚至恶性猖獗,而天敌的种类和数量下降的情况下,通过植物激素调节植物、植食动物和天敌的关系,从化学生态的角度来调控害

虫的种群密度,有利于保护环境,恢复自然生态平衡,增加生物的多样性。

植物拥有一个有限的用于生长或防御的资源库,任何一个都是以另一个为代价的^[69]。当植物被植食动物攻击或施用外源茉莉酸,在植物组织中茉莉酸产物增加,导致诱导产生各类局部和系统防御化合物。在害虫存在的条件,这种诱导是对植物有益的,但是同时分割了用于生长的资源,这势必会影响植物的生长发育和繁殖。对云杉诱导防御的研究发现高浓度的茉莉酸使针叶脱落,幼苗几乎死亡^[48]。Redman^[70]以不同浓度的茉莉酸处理西红柿幼苗,对果实数量、重量、成熟时间、坐果时间、种子萌发影响的研究也证实了这一点。较高浓度导致较少但较大的果实,成熟时间较长,坐果时间延长,每株植物种子数量较少。较低剂量对繁殖影响减少,但与对照相比,茉莉酸的作用仍然明显。此外,由于生长率的降低,坐果时间的延长,会造成植物不能完成其生活史,在霜降来临之前不能结实或在繁殖前死亡。另外,不同的植物种类、不同的发育时期和不同组织器官,甚至在不同日照条件下^[71],植物对茉莉酸的敏感性都有差异。因此,有必要深入探讨不同植物对茉莉酸的不同诱导水平的反应和成本。

随着对茉莉酸信号途径的深入研究,对茉莉酸不同代谢化合物在细胞内与细胞间的作用,以及它对防御基因的调控过程的认识的不断深入,茉莉酸类植物激素将成为非常有前景的化学生态调控因子,和控制害虫的有效工具^[72]。

References:

- [1] Wang Y, Ge F, Li Z Y. Spatial-temporal trends of induced chemical change in pine *Pinus massoniana*. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21** (4): 1256~1261.
- [2] Pieterse C M J, Loon L C van. Salicylic acid-independent plant defence pathways. *Trends Plant Sci.*, 1999, **4**: 52~58.
- [3] Walling L L. The myriad plant responses to herbivores. *J. Plant Growth Regul.*, 2000, **19**: 195~216.
- [4] Traw M B, Bergelson J. Interactive effects of jasmonic acid, Salicylic Acid, and Gibberellin on Induction of Trichomes in Arabidopsis1. *Plant Physiol.*, 2003, **133**(3): 1367~1375.
- [5] Greelman R A, Tierney M L, Mullet J E. Jasmonic and methyl jasmonate accumulate in wounded soybean and modulate wound gene expression in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 1992, **89**:4938~4941.
- [6] Gols R, Posthumus M A, Dicke M. Jasmonic acid induces the production of gerbera volatiles that attract the biological control agent *Phytoseiulus persimilis*. *Entomol. Expt. Appl.*, 1999, **93**: 77~86.
- [7] Heil M. Induction of two indirect defences benefits Lima bean (*Phaseolus lunatus*, Fabaceae) in nature. *J. Ecol.*, 2004, **92**(3): 527~536.
- [8] Sembdner G, Parthier B. The biochemistry and the physiological and pmolecular actions of jasmonates. *Annu. Rev. Plant Physiol Plant Mol. Biol.*, 1993, **44**: 569~589.
- [9] Creelman R A, Mullet J E. Biosynthesis and action of jasmonates in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1997, **48**: 355~381.
- [10] Avdiushko S A, Brown G C, Dahlman D L, et al. Methyl jasmonate exposure induced insect resistance in cabbage and tobacco. *Environ. Entomol.*, 1997, **26**: 642~654.
- [11] Sun D Y, Guo Y L, Ma L, G et al. *Cellular Signal Transduction*. Third edition. Beijing: Science Press, 2001. 284~285.
- [12] Vick B A, Zimmerman D C. The biosynthesis of jasmonic acid: A physiological role for plant lipoxygenase. *Biochem. Biophys Res. Comm.*, 1983, **111**: 470~477.
- [13] Cheong J J, Choi Y D. Methyl jasmonate as a vital substance in plants. *Trends Genet.*, 2003, **19**(7): 409~413.
- [14] Arimura G I, Ozawa R, Shimoda T, et al. Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in lima bean leaves. *Nature*. 2000, **406**(6795): 512~515.
- [15] Chen Y C, Chang H S, Lai H M, et al. Characterization of the wound-inducible protein ipomoelin from sweet potato. *Plant, Cell Environ.*, 2005, **28**(2): 251~259.
- [16] Farmer E E, Ryan C A. Interplant communication: Airborne methyl-jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 1990, **87**(7): 713~716.
- [17] Duffey S S, Felton G W. Enzymatic antinutritive defences of the tomato plant against insects. In: Hedin P ed. *Naturally Occurring Pest Bioregulators*. Washington DC: American Chemical Society, 1991. 167.
- [18] Felton G W, Donato K K, Broadway R M, et al. Impact of oxidized plant phenolics on the nutritional quality of dietary protein to a noctuid herbivore, *Spodoptera exigua*. *J. Insect Physiol.*, 1992, **38**(4): 277~285.
- [19] Thaler J S. Induced resistance in agricultural crops: effects of jasmonic acid on herbivory and yield in tomato plants. *Environ. Entomol.*, 1999, **28**: 30~37.
- [20] Bolter C J, Jongsma M A. Colorado potato beetles (*Leptinotarsa decemlineata*) adapt to proteinase inhibitors induced in potato leaves by methyl jasmonates. *J. Insect Physiol.*, 1995, **41**(12): 1071~1078.
- [21] Thaler J S, Stout M J, Karban R, et al. Exogenous jasmonates simulate insect wounding in tomato plants, *Lycopersicon esculentum*, in

- the laboratory and field. *J. Chem. Ecol.*, 1996, **22**: 1767~1781.
- [22] Orozco-Cardenas M, McGurl B, Ryan C A. Expression of an antisense prosystemin gene in tomato plants reduces resistance toward *Manduca sexta* larvae. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 1993, **90**: 8273~8276.
- [23] Botella M A, Xu Y, Prabha T N, *et al.* Differential expression of soybean cysteine proteinase inhibitor genes during development and in response to wounding and methyl jasmonate. *Plant Physiol.*, 1996, **112**(3): 1201~1210.
- [24] Dam N M, Horn M, Mares M, *et al.* Ontogeny constrains systemic protease inhibitor response in *Nicotiana attenuata*. *J. Chem. Ecol.*, 2001, **27**(3): 547~586.
- [25] Kreft S, Ravnikar M, Mesko P, *et al.* Jasmonic acid inducible aspartic proteinase inhibitors from potato. *Phytochemistry*, 1997, **44**(6): 1001~1006.
- [26] Constabel C P, Ryan C A. A survey of wound-and methyl jasmonate-induced leaf polyphenol oxidase in crop plants. *Phytochemistry*, 1998, **47**(4): 507~511.
- [27] Kozlowski G, Buchala A, Metraux J P. Methyl jasmonate protects Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seedlings against *Pythium ultimum* Trow. *Physiol. Mol. Plant Pathol.*, 1999, **55**(1): 53~58.
- [28] Buzi A, Chilosi G, Magro P. Induction of resistance in melon seedlings against soil-borne fungal pathogens by gaseous treatments with methyl jasmonate and ethylene. *J. Phytopathol.*, 2004, **152**(8/9): 491~497.
- [29] Jung S. Effect of chlorophyll reduction in *Arabidopsis thaliana* by methyl jasmonate or norflurazon on antioxidant systems. *Plant Physiol. Biochem.*, 2004, **42**(3): 225~231.
- [30] Fujii S, Yamamoto R, Miyamoto K, *et al.* Occurrence of jasmonic acid in *Dunaliella* (Dunalielales, Chlorophyta). *Phycol. Res.*, 1997, **45**: 223~226.
- [31] Ueda J, Miyamoto K, Sato T, *et al.* Identification of jasmonic acid from *Euglena gracilis* Z as a plant growth regulator. *Agric. Biol. Chem.*, 1991, **55**: 275~280.
- [32] Krupina M V & Dathe W. Occurrence of jasmonic acid in the red alga *Gelidium latifolium*. *Zeitschr. Naturforsch.*, 1991, **46**: 1127~1135.
- [33] Ueda J, Miyamoto K, Aoki M, *et al.* Identification of jasmonic acid in *Chlorella* and *Spirulina*. *Bull. Univ. Osaka. Pref. Ser.*, 1991, **43**: 103~108.
- [34] Wasternack C, Parthier B. Jasmonate-signalled plant gene expression. *Trends. Plant Sci.*, 1997, **2**: 302~309.
- [35] Dam N M van, Hadwich K, Baldwin I. Induced responses in *Nicotiana attenuata* affect behaviour and growth of the specialist herbivore *Manduca sexta*. *Oecologia*, 2000, **122**(3): 371~379.
- [36] Saedler R, Baldwin I T. Virus-induced gene silencing of jasmonate-induced direct defences, nicotine and trypsin proteinase-inhibitors in *Nicotiana attenuata*. *J. Exp. Bot.*, 2004, **55**: 395, 151~157.
- [37] Bodnaryk R P. Potent effect of jasmonates on indole glucosinolates in oilseed rape and mustard. *Phytochemistry*, 1994, **35**(2): 301~305.
- [38] Donald F C, Michelle L S. Jasmonic acid treatment and mammalian herbivory differentially affect chemical defenses and growth of wild mustard (*Brassica kaber*). *Chemoecology*, 2001, **11**: 137~143.
- [39] Mahgoob A E A, Zaghlool S A M. Effect of salicylic and jasmonic acids on the response of tomato plants to root knot nematode *Meloidogyne incognita* infection. *Ann. Agric. Sci.*, 2002, **47**(3): 1107~1119.
- [40] Thomas M Arnold, Nancy M Targett, Christopher E Tanner, *et al.* Evidence for methyl jasmonate—induced phlorotannin production in *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae). *J. Phycol.*, 2001, **37**: 1026~1029.
- [41] Gundlach H, Müller M J, Kutchan T M, *et al.* Jasmonic acid is a signal transducer in elicitor-induced plant cell cultures. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 1992, **89**(3): 2389~2393.
- [42] Mumm R, Schrank K, Schulz S, *et al.* Chemical analysis of volatiles emitted by *Pinus sylvestris* after induction by insect oviposition. *J. Chem. Ecol.*, 2003, **29**(5): 1235~1252.
- [43] Thaler J S, Farag M A, Pare P W, *et al.* Jasmonate-deficient plants have reduced direct and indirect defence against herbivores. *Ecol. Lett.*, 2002, **5**: 764~774.
- [44] Kessler A, Baldwin I T. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 2001, **291**(5511): 2141~2144.
- [45] Dicke M, Takabayashi J, Posthumus M A, *et al.* Plant-phytoseiid interactions mediated by herbivore-induced plant volatiles: variation in production of cues and in responses of predatory mites. *Exp. Appl. Acarol.*, 1998, **22**: 311~333.
- [46] Dicke M, Beek T A van, Posthumus M A, *et al.* Isolation and identification of volatile kairomone that affects acarine predator-prey interactions; involvement of host plant in its production. *J. Chem. Ecol.*, 1990, **16**: 381~396.
- [47] Schmez E A, Alborn H T, Tumlinson J H. The influence of intact-plant and excised-leaf bioassay designs on volicitin- and jasmonic acid-induced sesquiterpene volatile release in *Zea mays*. *Planta*, 2001, **214**(2): 171~179.
- [48] Martin D, Dorothea T, Jonathan G, *et al.* Methyl jasmonate induces traumatic resin ducts, terpenoid resin biosynthesis, and terpenoid

accumulation in developing xylem of Norway Spruce stems. *Plant Physiol.*, 2002, **129**(7): 1003~1018.

- [49] Miller B, Madilao L L, Ralph S, *et al.* Insect-induced conifer defense. White pine weevil and methyl jasmonate induce traumatic resinosis, de novo formed volatile emissions, and accumulation of terpenoid synthase and putative octadecanoid pathway transcripts in Sitka spruce. *Plant Physiol.*, 2005, **137**(1): 369~382.
- [50] Alfaro R I. An induced defense reaction in white spruce to attack by the white pine weevil, *Pissodes strobi*. *Can. J. For. Res.*, 1995, **25**: 1725~1730.
- [51] Tomlin E S, Antonejevic E, Alfaro R I, *et al.* Changes in volatile terpene and diterpene resin acid composition of resistant and susceptible white spruce leaders exposed to simulated white pine weevil damage. *Tree Physiol.*, 2000, **20**: 1087~1095.
- [52] Chien J C & Sussex I M. Differential regulation of trichome formation on the adaxial and abaxial leaf surfaces by gibberellins and photoperiod in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Plant Physiol.*, 1996, **111**: 1321~1328.
- [53] Telfer A, Bollman K M, Poethig R S. Phase change and the regulation of trichome distribution in *Arabidopsis thaliana*. *Development*, 1997, **124**: 645~654.
- [54] Roda A L, Oldham N J, Svatos A, *et al.* Allometric analysis of the induced flavonols on the leaf surface of wild tobacco (*Nicotiana attenuata*). *Phytochemistry*, 2003, **62**(3): 527~536.
- [55] Vazquez F F, Carrillo P M, Minero G Y, *et al.* Exogenous jasmonic acid mimics herbivore-induced systemic increase in cell wall bound peroxidase activity and reduction in leaf expansion. *Funct. Ecol.*, 2003, **17**(4): 549~554.
- [56] Beale M H, Ward J L. Jasmonates: key players in the plant defence. *Nat. Prod. Rep.*, 1998, **15**: 533~548.
- [57] Preston C A, Laue G, Baldwin I T. Methyl jasmonate is blowing in the wind, but can it act as a plant-plant airborne signal? *Biochem. Syst. Ecol.*, 2001, **29**: 1007~1023.
- [58] Farmer E E. Fatty acid signaling in plants and their associated microorganisms. *Plant Mol. Biol.*, 1994, **26**: 1423~1437.
- [59] Loughrin J H, Manukian A, Heath R R, *et al.* Volatiles emitted by different cotton varieties damaged by feeding beet armyworm larvae. *J. Chem. Ecol.*, 1995, **21**(8): 1217~1227.
- [60] Koch T, Bandemer K, Boland W. Biosynthesis of cis-Jasmone: a pathway for the inactivation and the disposal of the plant stress hormone jasmonic acid to the gas phase? *Helv. Chim. Acta.*, 1997, **80**(3): 838~850.
- [61] Chamberlain K, Pickett J A, Woodcock C M. Plant signalling and induced defence in insect attack. *Mol. Plant Pathol.*, 2000, **1**: 67~72.
- [62] Birkett M A, Campbell C A M, Chamberlain K, *et al.* New roles for cis-jasmone as an insect semiochemical and in plant defense. *PNAS*, 2000, **97**(16): 9329~9334.
- [63] Bruce T J A, Martin J L, Pickett J A, *et al.* cis-Jasmone treatment induces resistance in wheat plants against the grain aphid, *Sitobion avenae* (Fabricius) (Homoptera: Aphididae). *Pest Manag. Sci.*, 2003, **59**(9): 1031~1036.
- [64] Yukimune Y, Tabata H, Higashi Y, *et al.* Methyl jasmonate-induced overproduction of paclitaxel and baccatin III in *Taxus* cell suspension cultures. *Nat. Biotechnol.*, 1996, **14**: 1129~1132.
- [65] Cornell H V, Hawkins B A, Hochberg M E. Towards an empirically-based theory of herbivore demography. *Ecol. Entomol.*, 1998, **23**: 340~349.
- [66] Hawkins B A, Mills N J, Jarvis M A, *et al.* Is the biological control of insects a natural phenomenon? *Oikos*, 1999, **86**(3): 493~506.
- [67] Thaler J S. Jasmonate-inducible plant defences cause increased parasitism of herbivores. *Nature* 1999, **399**(6737): 686~688.
- [68] Kahl J, Siemans D H, Aerts R J, *et al.* Herbivore-induced ethylene suppresses a direct defense but not a putative indirect defense against an adapted herbivore. *Planta*, 2000, **210**(2): 336~342.
- [69] Coley P D, Bryant J P, Chapin FS III. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 1985, **230**: 895~899.
- [70] Redman A M, Cipollini D F Jr, Schultz J C. Fitness costs of jasmonic acid-induced defense in tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Oecologia*, 2001, **126**: 380~385.
- [71] Doan A T, Ervin G, Felton G. Temporal effects on jasmonate induction of anti-herbivore defense in *Physalis angulata*: seasonal and ontogenetic gradients. *Biochem. Syst. Ecol.*, 2004, **32**: 117~126.
- [72] Farmer E E. Surface-to-air signals. *Nature*, 2001, **411**(6839): 854~856.

参考文献:

- [1] 王燕, 戈峰, 李镇宇. 马尾松诱导化学物质变化的时空动态. *昆虫学报*, 2001, **21**(4): 1256~1261.
- [11] 孙大业, 郭艳林, 马力耕, 等. 细胞信号转导, 第3版. 北京: 科学出版社, 2001. 284~285.