

虫害诱导的植物挥发物：基本特性、生态学功能及释放机制

娄永根, 程家安

(浙江大学应用昆虫学研究所, 杭州 310029, China)

摘要: 植物在遭受植食性昆虫攻击时, 能通过释放挥发物调节植物、植食性昆虫及其天敌三者间的相互关系, 并由此而防御植食性昆虫。主要就虫害诱导的植物挥发物的基本特性、生态学功能及其释放机制进行了系统性综述, 并提出了今后的研究方向。

关键词: 三营养层关系; 虫害诱导的植物挥发物; 释放机制; 生态学功能

Herbivore-induced plant volatiles: primary characteristics, ecological functions and its release mechanism

LOU Yong-Gen, CHENG Jia-An (Institute of Applied Entomology, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China)

Abstract: Plants could defense herbivores through releasing volatiles which can manipulate relationships among plants, herbivores and their natural enemies when they were attacked. In the paper, primary characteristics, ecological functions and its release mechanism of herbivore-induced plant volatiles were reviewed, and research directions in this field in the future were suggested.

Key words: tritrophic interactions; herbivore-induced plant volatiles; release mechanism; ecological functions.

文章编号: 1000-0933(2000)06-1097-10 中图分类号: S433.1 文献标识码: A

植物对植食性昆虫的防御策略可包括两个方面, 一方面是植物的组成抗虫性, 另一方面则是植物的诱导抗虫性^[1]。植物的诱导抗虫性是指植物在遭受植食性昆虫攻击后所表现出来的一种抗虫特性, 它涉及到植物的生理生化以及形态特征等多个方面^[1]。其中, 植物通过释放挥发物调节植物、植食性昆虫及其天敌三者间的相互关系, 从而达到防御植食性昆虫的目的, 是其重要的一个组成部分。目前, 有关这方面的研究已受到各国学者的高度重视, 并且已取得了一些可喜的进展。本研究结合国内外在该领域中的一些最新研究成果, 就植食性昆虫诱导的植物挥发物的基本特性、生态学功能及其释放机制作一系统性概述, 并就今后的研究方向提出一些看法。

1 基本特性

1.1 主要组分

植物在遭受植食性昆虫攻击后, 所释放的挥发物无论是在种类方面还是在数量方面都将发生明显的变化。表 1 是近几年来这方面的一些主要研究结果的汇总表。根据此表, 可将虫害诱导的植物挥发物的主要组分归为下面的四大类。

1.1.1 萜类化合物 植物的挥发性萜类化合物大多是单萜、倍半萜及其衍生物^[2]。由表 1 可知, 在大多虫害诱导的植物挥发物中, 萜类化合物的种类数和相对含量都比在健康植物挥发物中的明显提高, 并且机械损伤

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (39870511)

收稿日期: 1999-11-06 修回日期: 2000-02-16

万方数据

作者简介: 娄永根, (1964~), 男, 浙江省萧山市人, 博士, 副教授。主要从事昆虫化学生态学与水稻害虫综合治理的研究。

不能诱发这些萜类化合物的释放。这说明萜类化合物是植食昆虫诱导的植物挥发物中的一个主要组分。

然而,在一些研究中亦发现植食性昆虫的为害并不导致植物萜类化合物释放量的增加。Turlings 等^[3]发现大豆在遭受甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*)攻击时,并不释放萜类化合物。在研究水稻-褐飞虱-稻虱缨小蜂三者相互关系时,亦发现褐飞虱的为害并不导致水稻释放更多的萜类化合物。这表明植食昆虫为害是否会增加植物萜类化合物的释放,与不同的植物-植食性昆虫组合有关。但从目前研究的总体情况来看,萜类化合物应该是植食昆虫诱导的植物挥发物中的一个极重要组分。

表 1 健康植物与虫害植物的挥发物比较

Table 1 Comparisons of volatiles from healthy plants and herbivore-infected plants

植物 Plant species	处理 Treatments	绿叶性气味 Green leafy odors	萜类 化合物 Terpenoids	含氮 化合物 Nitrides	含硫 化合物 Sulfides	其它 Others	备注 Notes	参考文献 References
黄瓜 Cucumber	健叶 Health leaf	92.5(5)	0.5(2)	—	—	9.4(17)	二点叶螨为害	[5]
	机械损伤叶 Mechanical damage	94.9(7)	tr(1)	—	—	3.2(12)		
	虫害叶 Herbivore damage	2.7(3)	88.9(7)	8.1(6)	—	tr(1)		
玉米 Corn	健叶 Health leaf	48.8(3)	27.7(6)	—	—	23.4(8)	1—2 龄的 <i>Pseudatetia</i> <i>Separata</i> 为害	[6]
	机械损伤叶 Mechanical damage	73.5(6)	19.1(6)	—	—	1.7(6)		
	虫害叶 Herbivore damage	12.1(4)	66.7(12)	6.1(4)	—	8.3(6)		
山楂 Crabapple	健叶 Health leaf	68.7(5)	30.6(3)	—	—	0.73(1)	美国白蛾幼虫 为害, 山楂品种 为 Dolgo	[7]
	机械损伤叶 Mechanical damage	96.3(9)	3.2(3)	—	—	0.53(2)		
	虫害叶 Herbivore damage	31.6(8)	63.0(4)	1.4(1)	—	4.0(4)		
茶树 Tea	健梢 Health tip	1.9(2)	4.7(2)	2.8(1)	—	90.6(6)	4 龄茶尺蠖为害 茶树品种龙井 43。	[8]
	机械损伤梢 Mechanical damage	7.1(3)	1.6(3)	—	—	91.2(6)		
	虫害梢 Herbivore damage	13.2(3)	5.1(4)	tr(1)	—	81.7(7)		
玉米 Corn	健叶 Health leaf	tr(1)	tr(2)	—	—	—	甜菜夜蛾幼虫. 为害	[9]
	虫害叶 Herbivore damage	76.7(4)	21(6)	—	—	2.3(1)		
甘蓝 Cabbage	健叶 Health leaf	24.6(4)	65.4(11)	—	2.5(2)	7.5(4)	1 龄大菜粉蝶为害 甘蓝品种 Titurel.	[10]
	虫害叶 Herbivore damage	44.6(4)	45.8(10)	—	0.2(2)	9.4(6)		
棉花 Cotton	健叶 Health leaf	11.5(2)	55.6(6)	—	—	33.0(1)	甜菜夜蛾幼虫为害 棉花品种 DES119.	[11]
	虫害叶 Herbivore damage	62.1(7)	32.0(9)	—	—	5.9(6)		
葡萄 Grape	健藤 Health vine	47.9(6)	38.4(5)	—	—	13.7(4)	日本丽金龟为害 葡萄品种 Beta	[12]
	虫害藤 Herbivore damage	37.1(9)	54.0(6)	—	—	9.0(4)		
苹果 Apple	健叶 Health leaf	20.9(4)	42.8(7)	—	—	11.9(9)	二点叶螨为害, 苹 果品种 Summer Red	[5]
	虫害叶 Herbivore damage	2.7(6)	90.6(12)	3.4(4)	—	3.9(12)		
苹果 Apple	健果 Health fruit	11.0(1)	72.6(5)	7.1(1)	—	9.3(1)	苹实叶蜂为害 苹果品种 Maiglod.	[13]
	虫害果 Herbivore damage	10.3(1)	65.8(7)	13.0(1)	—	11.9(2)		

* 表内数据为各类化合物的相对含量(%),括号内数据为该类化合物的种类数;tr 表示小于 0.1%。The data in the table represent relative amount of each type of volatile chemical (%), and the data in parentheses are number of each type of volatile chemicals. tr indicates less than 0.1%.

1.1.2 绿叶性气味 植物的绿叶性气味是指植物挥发物中 6 个碳的醛、醇及其酯类。它们是由植物体内的脂肪酸,亚油酸和 α -亚麻酸经脂氧合酶、过氧化物裂解酶等等一系列酶促反应而形成的^[4]。

由表 1 可知,植物在遭受植食性昆虫为害后,绿叶性气味在总挥发物中的相对含量有上升亦有下降,但就种类数而言大多有增加的趋势。因此,绿叶性气味中的一些成分亦应是虫害诱导的植物挥发物中的一个组分。由于机械损伤亦能引起植物绿叶性气味释放量的增加(表 1),因此植食性昆虫导致植物绿叶性气味的释放,可能与其对植物所造成的机械损伤有关。而在不同研究系统(植物-植食性昆虫)间的差异(表 1),则可能与植物的种类、品种、生育期以及植食性昆虫的种类、为害方式和为害程度等等有关。

1.1.3 含氮化合物 植物挥发物中的含氮化合物主要是腈类和脞类。尽管这些化合物在虫害诱导的植物挥发物中的所占比例不高,甚至在一些植物中不存在,但由于这些挥发物在健康的植物中几乎检测不到

(表 1),因此这些物质亦应作为虫害诱导的植物挥发物中的一个组分。

1.1.4 其他的化学物质 这里所指的其他化学物质包括除绿叶性气味以外的醛、醇、酮、酯及一些呋喃衍生物。从表 1 可知,这些化学物质在植食昆虫诱导的植物挥发物中的相对含量大多要低于在健康植物中的,或者在两者间变化不大。但与绿叶性气味一样,这类化学物质在不同的植物间变化趋势并非一致。如在山楂、苹果(品种 Maigold)、甘蓝等植物的虫害诱导挥发物中,不仅这些化合物的比例要比在健康植物中的高,而且种类数亦增多;而在茶树、棉花和品种为 Summer red 的苹果上,尽管比例降低,但种类数仍增多(表 1)。因此,在一些植物的虫害诱导挥发物中,除了前面提到的 3 种可能存在的组分外,亦可能包括这部分组分。

1.2 释放方式

1.2.1 主动释放和被动释放相结合 植食性昆虫对植物的为害,除了象机械损伤一样会导致植物绿叶性气味以及植物中一些贮藏的挥发物组分增加外,还能促使植物合成并释放一些新的挥发物组分,其中最为主要的是一些萜类化合物^[14~16]。如在棉花上的研究表明,一些非环状的萜类化合物,如(E,E)- α -法尼烯,(E)- β -法尼烯,(E)- β -罗勒烯,(E)-4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯,(E,E)-4,8,12-三甲基-1,3,7,11-十三碳四烯,以及吲哚是在昆虫的为害后新合成的^[15]。这说明虫害诱导的植物挥发物的释放,不仅仅是一个由于植食性昆虫所造成的机械损伤而导致的被动释放过程,还同时涉及到植物的一个主动释放过程。

1.2.2 系统性和群体性 系统性^[1,3,16~19]和群体性^[1,17,20~23]是虫害诱导的植物挥发物释放方式的又一特征。系统性是指当植物某一部位遭受植食性昆虫为害时,能导致植物整株系统性地释放类似的挥发物;群体性反映了植物个体间的化学通讯,是指当某一植株遭受植食性昆虫为害时,能释放挥发物告警其邻近的同种个体,从而使这些个体亦释放类似的挥发物。这种系统性和群体性释放的特征,反映了植物对植食性昆虫为害的积极反应过程。

1.2.3 昼夜节律 虫害诱导的植物挥发物具有明显的白天释放量高晚上释放量低的昼夜释放节律。这在棉花和玉米的研究中均得到了证实^[24,25]。植物释放的这种昼夜节律刚好与害虫天敌的活动规律相吻合,体现了植物与天敌间的一种协同进化。

1.3 多样性和可变性

植物的挥发物主要是植物次生代谢的产物,来源于植物的脂肪酸代谢、萜烯代谢、氨基酸代谢和类苯丙烷代谢^[2]。植物的次生代谢是植物与各种环境选择压相互作用的产物,作用的结果造成了植物次生代谢的多样性和可变性^[26]。而正是这种植物次生代谢的多样性和可变性,导致了虫害诱导的植物挥发物的多样性和可变性。

植食昆虫诱导的植物挥发物的多样性和可变性,不仅体现在这些挥发物具有植物种类、品种、生育期和部位的特异性,而且还体现在这些挥发物具有植食性昆虫种类、虫龄、为害程度、为害方式和一些环境因子(如温度、水分、光照、肥力、病原菌等等)的特异性^[6,18,25,27~32]。表 2 是这方面一些有较详细数据资料的研究结果的汇总表。根据此表可以明确,虫害诱导的植物挥发物具有很高的多样性和可变性,并且植物因子比植食性昆虫对植物挥发物的组成有更大的影响。

2 生态学功能

植物周围环境中的任何生物,对植物挥发物都是一个潜在的利用者。因此,当植食性昆虫诱导的植物挥发物进入环境时,势必将对其周围环境中的生物,包括植物、植食性昆虫及其天敌等等的行为或生理产生影响。这种影响将通过生物的食物网和信息化物网,波及到整个生物群落,从而影响到整个群落的结构和组成。根据目前的研究结果,可将植食性昆虫诱导的植物挥发物的生态学功能概括为以下 3 个方面。

2.1 对天敌行为的影响

植食性昆虫诱导的植物挥发物,可作为互益素,引诱植食性昆虫的天敌。这已属于一种比较普遍的现象,迄今为止已在 13 个科的 24 种包括单子叶和双子叶的植物中得到了证实,其中涉及到的植食性昆虫和天敌各为 29 种。数据据 Dicke 等^[17]发现,受二点叶螨(*Tetranychus urticae*)为害后的菜豆比未受害菜豆对捕食螨 *Phytoseiulus persimilis* 具更强的引诱作用。玉米在受甜菜夜蛾攻击后,亦能增强对寄生蜂 *Cotesia*

marginiventris 的引诱作用^[9]。

表 2 影响虫害诱导的植物挥发物组成相的一些因素

Table 2 Some factors influencing herbivore-induced plant volatiles profiles							
因素 Factors		绿叶性气味 Green leafy odors	萜类 化合物 Terpenoid	含氮 化合物 Nitrides	其他 Others	备 注 Comments	参考文献 References
植物种类 Plant species	菜豆 Bean	34. 7(4)	48. 1(6)	—	17. 1(8)	二点叶螨为害	[17]
	黄瓜 Cucumber	6. 7(3)	73. 3(5)	13. 3(4)	6. 7(3)		
作物品种 Crop varieties	Summer red	2. 7(6)	90. 6(12)	3. 4(4)	3. 9(12)	苹果, 二点	[5]
	Cox orange	66. 5(11)	17. 2(10)	2. 6(2)	3. 2(7)	叶螨为害	
	DES119	62. 1(7)	32. 0(9)	—	5. 9(6)	棉花, 甜菜	[11]
	TX2259	28. 5(7)	69. 8(10)	—	1. 7(6)	夜蛾为害	
叶龄 Leaf stage	嫩叶 Young leaf	2. 7(3)	88. 9(7)	8. 1(6)	tr(1)	黄瓜, 二点	[30]
	老叶 Old leaf	1. 6(2)	61. 8(6)	35. 7(4)	1. 0(2)	叶螨为害	
昆虫种类 Insect species	美国白蛾 <i>Hyphantria cunea</i>	31. 6(8)	63. 0(4)	1. 4(1)	4. 0(4)	山楂, 为害	[7]
	日本丽金龟 <i>Popillia japonica</i>	28. 1(8)	62. 7(5)	2. 9(1)	6. 4(4)	16~18h	
	二点叶螨 <i>Tetranychus urticae</i>	2. 7(6)	90. 6(12)	3. 4(4)	3. 9(12)	苹果, 品种为	[5]
	苹红蜘蛛 <i>Panonychus ulmi</i>	7. 9(3)	84. 9(14)	—	7. 8(13)	Summer red	
虫龄 Insect stage	1~2 龄 1st—2nd instar	12. 1(4)	66. 7(12)	6. 1(4)	8. 3(6)	玉米, <i>Pseudatetia</i>	[33]
	3 龄 3rd instar	11. 1(6)	69. 3(11)	2. 3(4)	17. 0(11)	<i>separata</i> 为害。	
为害程度 Damage degree	为害轻 Light	81. 1(6)	17. 3(3)	—	1. 6(2)	山楂, 日本丽金龟	[7]
	为害重 Heavy	28. 1(8)	62. 7(5)	2. 9(1)	6. 4(4)	为害 2h 和 16~18h	
光照强度 Light intensity	强(7000lux) Strong	39. 9(6)	33. 4(6)	—	26. 8(13)	菜豆, 未受虫害	[6]
	弱(2000lux) Weak	39. 0(6)	18. 2(6)	—	23. 6(7)		
水分 Water content	缺水 Lack	10. 9(3)	48. 7(6)	—	40. 4(5)	植物为菜豆,	[6]
	不缺水 Enough	64. 6(5)	10. 5(5)	—	24. 8(9)	未受虫害	

* 表内数据为各类化合物的相对含量(%), 括号内数据为该类化合物的种类数; tr 表示小于 0. 1%。The data in the table represent relative amount of each type of volatile chemical (%), and the data in parentheses are number of each type of volatile chemicals. tr indicates less than 0. 1%.

作为互益素的主要组分,从已有的报道结果来看,主要是植物的萜类化合物和绿叶性气味。如 Dicke 等^[17]在研究二点叶螨诱导的菜豆互益素时,发现在 4 种有效组分中有 3 种是萜类化合物(分别是(E)-4,8-二甲基-1,3(E),7-壬三烯、芳樟醇和(E)- β -罗勒烯),另一种是水杨酸甲酯。Cheng 等^[36]在研究水稻互益素时,亦发现芳樟醇对褐飞虱的卵期寄生蜂,稻虱缨小蜂(*Anagrus nilaparvatae* Pang et Wang)有明显的引诱作用。由棉花释放的 2 种倍半萜化合物, β -bisabolol 和 β -丁子香烯,能明显地激发寄生蜂 *Camptletis sonorensis* 的行为反应^[37,38]。此外,绿叶性气味亦能对天敌产生引诱作用。Whitman^[39]和 Whitman 等^[40]发现棉花的绿叶性气味能激发 *Microplitis croceipes* 的飞行行为。褐飞虱的卵期寄生蜂,稻虱缨小蜂对水稻中的一些绿叶性气味亦有明显的趋性^[36]。

2.2 对邻近植物生理生化影响

通过植物个体间的化学通信,虫害诱导的植物挥发物能对其邻近的同种或异种植物的生理生化产生影响。迄今为止,有关植物种内个体间的化学通信作用已有很多报道(表 3),这在前面已经提到,事实上反映了植物反应的群体性。植物种间的化学通讯也已有几则研究报道。如 Farmer 等^[45]发现北美艾灌丛(*Artemisia tritentata*)挥发物中高浓度含量的茉莉酸甲酯能诱导健康的番茄产生抑制昆虫取食的蛋白酶抑制素。这种影响的结果,将使受害植物周围的其他植物亦产生与受害植物相类似的生理生化变化,包括释放类似的挥发物等等,从而使这些邻近的植物产生与受害植物相同的生态学功能,如引诱天敌、排斥或引诱植食性昆虫等等^[17,21,22]。

至于这些挥发物的化学组分,则很有可能与茉莉酸甲酯和水杨酸甲酯这 2 种挥发物组分有关。茉莉酸甲酯和水杨酸甲酯可由植物中普遍存在的茉莉酸和水杨酸转变而来。当作为气态的这 2 种组分接触到

植物时,可通过植物的气孔或通过扩散作用进入植物细胞,并再转变成茉莉酸和水杨酸^[45~47]。茉莉酸和水杨酸是植物体内的 2 种重要信号物,与植物的病虫抗性有着密切的关系^[48~50]。已有研究报道,茉莉酸能通过激活植物体内相应的防御基因,使植物产生蛋白酶抑制素、植物保卫素、次生化合物(生物碱、类黄酮等),以及释放挥发物等等^[23,45~47,49~51];水杨酸亦在植物病害的系统获得抗性、诱导植物产生病程相关蛋白以及释放挥发物等方面起着重要作用^[47]。

表 3 植物种内个体间化学通讯的一些报道

Table 3 Some reports of intraspecific chemical communications among individuals in plants		
植物种类	损伤类型	参考文献
Plant species	Damage types	References
棉花 Cotton	<i>Aspergillus flavus</i> 为害	[41]
棉花 Cotton	二点叶螨为害	[17, 21]
菜豆 Lima bean	二点叶螨为害	[17]
燕麦 Oats	粟缢管蚜为害	[42]
大麦 Barley	粟缢管蚜为害	[42]
小麦 Wheat	粟缢管蚜为害	[42]
大豆 Soybean	大豆夜蛾为害	[22]
白杨幼株 Seedling of poplar	机械损伤	[43]
糖枫幼株 Seedling of sugar maple	机械损伤	[43]
红桤木 Red alder	加州天幕毛虫为害	[44]
柳树 Willow	<i>Hyphantria cunea</i> 为害	[44]

为(Avoidance behavior)^[17]。受害后的玉米叶片亦能排斥甜菜夜蛾的进一步为害^[56]。对同种个体产生引诱作用的报道更多。如马铃薯甲虫 (*Leptinotarsa decemlineata*)^[52]、日本丽金龟 (*Popillia japonica*)^[7]和鳃金龟 (*Maladera matrida*)^[35]等能被其各自为害诱导的寄主挥发物所引诱。虫害诱导的植物挥发物亦能对异种植食性昆虫的行为产生影响。如甜菜夜蛾诱导的马铃薯气味对马铃薯甲虫具明显的引诱作用^[52]。与健康的寄主(山楂)挥发物相比,日本丽金龟更明显地趋向于受美国白蛾 (*Hyphantria cunea*)为害后的寄主挥发物^[7]。机械损伤的玉米在经棉贪夜蛾 (*Spodoptera littoralis*)的口腔分泌物处理后,能使粟缢管蚜 (*Rhopalosiphum maidis*)产生逃避行为^[57]。

植食性昆虫对虫害诱导的植物挥发物的不同行为反应,可能与植食性昆虫间生物学特性的差异有关,如是否该虫的聚集为害能降低植物的防御能力、是否该虫能有效地防御被植物挥发物所引诱的天敌等等^[52]。这种由挥发物传递的植食性昆虫种内和种间的间接相互作用,将影响到整个群落结构中植食性昆虫的组成。

尽管目前对这方面起作用的化学组分了解得很少,但萜类化合物可能在其中起着重要作用。萜类化合物是植食性昆虫为害诱导的主要挥发物组分(见前),它可作为同种或异种植食性昆虫的指示信号,使植食性昆虫产生逃避或趋向行为。如受损伤的扭叶松对小眼夜蛾产卵的排斥作用,主要是由于受损害植株中单萜组成比例发生了变化^[56]。经棉贪夜蛾口腔分泌物处理后的玉米,会产生(E)- β -法尼烯,它是粟缢管蚜报警信息素的主要组分,从而导致粟缢管蚜的逃避行为^[57]。

3 释放机制

如前所述,虫害诱导的植物挥发物是一个被动释放和主动释放相结合的过程。因此,虫害诱导的植物挥发物的释放也就涉及到被动和主动 2 种途径(图 1)。

被动释放的挥发物主要是由植食性昆虫取食造成的机械损伤引起的。它可以来自 3 个部分,一部分是植物的绿叶,另外两部分是当植物细胞受机械损伤时,由质膜上游离到细胞质中的脂肪酸,亚油酸和 α -亚麻酸经脂氧合酶、过氧化物裂解酶等等一系列酶促反应形成的^[4]。第二部分是积累在植物细胞、组织或者

迄今为止,已有茉莉酸甲酯^[45]和水杨酸甲酯^[47]在植物个体间通讯中起作用的报道,并且已在很多种植物(健康、虫害、病害以及其它处理)挥发物中捕集到了茉莉酸甲酯或水杨酸甲酯,如菜豆、玉米、柳树、银杏^[51]、马铃薯^[52]、梨树^[53]、北美艾蒿^[45]、甘蓝^[54]等等,这为解释植物个体间的化学通讯提供了一些佐证。当然,是否尚存在其它的化学信号物,则尚待进一步研究。

2.3 对植食性昆虫行为的影响

植物挥发物在植食性昆虫的寄主选择中起着重要作用^[55]。植物在遭受植食性昆虫攻击后,会在挥发物的组成方面产生明显的变化(见前),这些变化将影响到植食性昆虫的行为。已有的研究结果表明,虫害诱导的植物挥发物会对同种的植食性昆虫个体产生排斥或引诱作用。如菜豆在遭受二点叶螨严重为害时所释放的挥发物,能导致二点叶螨的逃避行

器官中的挥发物,这部分挥发物当植物受机械损伤时,可以直接释放^[25]。第三部分是积累在植物细胞、组织或器官中的挥发物前体(如一些糖苷),当植物受机械损伤时,由于这些挥发物前体与一些水解酶等的接触而导致挥发物的释放。象生氰糖苷释放 HCN 就是属于这种例子。

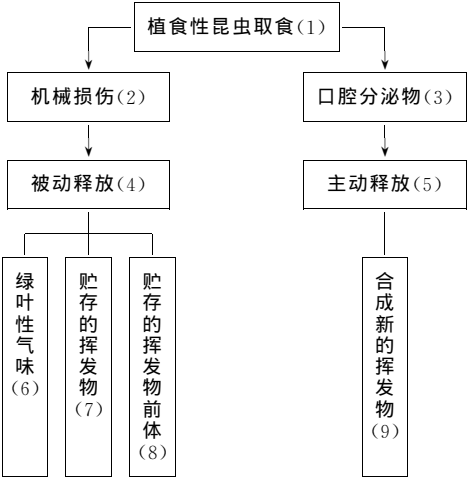


图1 虫害诱导的植物挥发物的释放途径
Fig. 1 Release pathways of herbivore-induced plant volatiles
(1) Herbivore feeding; (2) Mechanical damage; (3) Oral secretion; (4) Passive release; (5) Active release; (6) Green leafy odors; (7) Stored volatiles; (8) Precursors of stored volatiles; (9) New synthetic volatiles.

主动释放的挥发物,涉及到植食性昆虫口腔分泌物中诱导物对植物次生代谢途径的调控,以及植物体内复杂的信号传递途径^[16,51]。目前,对这方面的机制还有很多不明之处,但根据目前已有的一些研究结果,可将其可能的释放机制概括如下:植食性昆虫取食植物并释放诱导物→诱导物和由诱导物诱发的经韧皮部和(或)木质部传送到整株植物的系统信号物与细胞质膜上的跨膜受体结合,激活 G-蛋白→通过胞内信号传递途径,激活脂酶→使亚麻酸从膜上游离至细胞质内→经类十八烷信号传递途径,产生茉莉酸→茉莉酸与大分子受体结合,促使植物挥发物的系统释放→通过植物个体间的化学信使,导致植物挥发物的群体释放。

对上面所描述的一个整体过程,目前在很多方面还只是一种推测,但也有一些环节已被一些研究结果所证实。在此,将对这些已有研究结果的环节作一介绍。

3.1 植食性昆虫的诱导物

至今,已从 2 种植食性昆虫的口腔分泌物中,分离和鉴定了 2 种能诱导机械损伤植物释放类似于虫害诱导挥发物的化学诱导物(Elicitor)。这 2 种诱导物,一种是 β-葡糖苷酶,从大菜粉蝶(*Pieris brassicae*)幼虫的唾液分离获得^[59];另一种是 Volicitin, N-(17-羟基-亚麻酰基)-L-谷氨酰胺,从甜菜夜蛾幼虫的口腔分泌物中分离获得^[60]。已发现 β-葡糖苷酶是在大菜粉蝶幼虫口腔中自身合成的^[59];N-(17-羟基-亚麻酰基)-L-谷氨酰胺的 N-(17-羟基-亚麻酰基)部分来自于植物,L-谷氨酰胺部分来自于甜菜夜蛾,两者在幼虫的口腔中合成整体的 Volicitin^[61]。

3.2 植物体内的系统信号物

由于植食性昆虫对植物某一部位的为害,能导致植物挥发物的系统性释放,因此可以推想在植物体内存在系统性传递信息的信号物。至今,Dicke 等^[62]已从受二点叶螨为害的菜豆叶片中分离到了一种含系统信号物的水溶液。利用该水溶液来浸渍健康菜豆叶片的叶柄,则能使这些健康叶片与受害叶片一样,释放对捕食螨具明显引诱作用的挥发物。然而,到目前为止还不清楚该系统信号物的化学结构。

与此有关的是 Ryan 及其工作组在研究植物蛋白酶抑制素损伤诱导机制时,在蕃茄中发现了系统性传递信息的信号物,一种由 18 个氨基酸组成的多肽,AVQSKPPSKRDPKMQTD, Systemin^[63~65]此外,在马铃薯、辣椒、烟草等植物中亦发现了与蕃茄中类似的多肽系统信号物^[65]。至于植食性昆虫诱导植物系统性释放挥发物的系统信号物是否类似于 Systemin,则尚需作进一步的研究。但根据目前已有的一些初步研究结果,即 Systemin 可以由植食性昆虫取食或机械损伤所诱导,而虫害诱导的植物挥发物不能由机械损伤所诱发,可基本推知二者间可能存在着一定的差异。

3.3 跨膜受体和 G-蛋白

跨膜受体是位于植物细胞质膜上接受细胞外部信号的受体,它与信号物的结合可以激活 G-蛋白。G-蛋白是控制跨膜受体传递途径的分子开关,由它激活 G-蛋白效应器、第二信使和蛋白激酶等^[66]。目前,已在植物体内鉴定了多种跨膜受体、G-蛋白以及由 G-蛋白激活的 G-蛋白效应器、第二信使和蛋白激酶

酶^[66]。然而,在涉及有关植食昆虫诱导植物释放挥发物方面,迄今尚没有这方面内容的报道。

3.4 类十八烷信号传递途径

类十八烷信号传递途径(Octadecanoid signaling pathway)是指由亚麻酸经脂氧合酶、过氧化物脱氢酶等一系列酶促反应生成茉莉酸,再由茉莉酸与大分子受体结合,激活一系列目的基因的表达,生成特异性代谢物的过程^[65,67~69]。

已有研究表明,类十八烷信号传递途径除了与损伤诱导植物产生蛋白酶抑制素有关^[65,67,69]外,还可能与植食昆虫诱导植物释放挥发物有关^[51,60,70]。这方面的一些间接证据是茉莉酸能诱导健康的菜豆和玉米,释放与植食性昆虫诱导的相似的挥发物^[71]。

4 结语

植物在植食性昆虫取食胁迫下,除了能通过改变个体发育、形态特征以及产生一些非挥发性化学物质来防御植食性昆虫外,亦能通过释放挥发物来防御植食性昆虫。植物释放这些挥发物的方式,包括主动和被动 2 种,并同时具有系统性和群体性。这些挥发物的组分涉及到多类化学物质,其中以萜类化合物最为重要,这不仅是由于萜类化合物在大多植物的虫害诱导挥发物中所占比例较高,而且还由于这类化合物大多是调节植物、植物食性昆虫及其天敌三者间相互关系的生物活性物质(见前)。从总体上而言,目前对这些挥发物中各类化学物质的生态学功能还了解得很少,因此今后应加强这方面的研究。

虫害诱导的植物挥发物的释放机制,涉及到一个复杂的生理生化过程。要阐明这方面的机制,必须要有昆虫学家、植物生理学家和化学家的通力合作。就研究内容而言,现阶段应致力于下面 2 个方面:①植食性昆虫的诱导物以及植物个体内和个体间的信号传递物;②植物细胞内的信号传递途径。阐明植食昆虫诱导的植物挥发物的释放机制,以及各种挥发物组分的生态学功能,对于深入了解昆虫与植物间的相互关系以及改善害虫的治理都有重要意义。

参考文献

[1] 姜永根, 程家安. 植物的诱导抗性. 昆虫学报, 1997, **40**(3): 320~331.

[2] Schreier P. ed. *Chromatographic studies of biogenesis of plant volatiles*. New York: Huthig, 1984.

[3] Turlings T C J, Wackers F L, Vet L E M, *et al.* Learning of host-finding cues by Hymenopterous Parasitoids. In: Papaj D. R. and A. C. Lewis. eds. *Insect learning*, New York: Chapman & Hall, 1993. 51~78.

[4] Hatanaka A. The biogenesis of green odour by green leaves. *Phytochemistry*, 1993, **34**(5): 1201~18.

[5] Takabayashi J, Dicke M, Posthumus M A, *et al.* Variation in composition of predator-attracting allelochemicals emitted by herbivore-infested plants: relative influence of plant and herbivore. *Chemoecology*, 1991, **2**: 1~6.

[6] Takabayashi J, Dicke M, Posthumus M A. Volatile herbivore-induced terpenoids in plant-mite interactions: Variation caused by biotic and abiotic factors. *J. Chem. Ecol.*, 1994, **20**(6): 1329~54.

[7] Loughrin J H, Potter D A, Hamilton-Kemp T R, *et al.* Volatile compounds induced by herbivory act as aggregation kairomones for the Japanese beetle (*Popillia japonica* Newman). *J. Chem. Ecol.*, 1995, **21**(10): 1457~1467.

[8] 许宁, 陈宗懋, 游小清. 引诱茶尺蠖天敌寄生蜂的茶树挥发物的分离与鉴定. 昆虫学报, 1999, **42**(2): 126~131.

[9] Turlings T C J, Tumlinson J H, Heath R R, *et al.* Isolation and identification of allelochemicals that attract the larval parasitoid, *Cotesia marginiventris* (Cresson), to the microhabitat of one of its hosts. *J. Chem. Ecol.*, 1991, **17**(11): 2235~2251.

[10] Blaakmeer A, Geervliet J B F, Van Loon J J A, *et al.* Comparative headspace analysis of cabbage plants damaged by two species of *Pieris caterpillars*: Consequences for in-flight host location by *Cotesia* parasitoids. *Ent. Exp. Appl.*, 1994, **73**: 175~182.

[11] Loughrin J H, Manukian A, Heath R R, *et al.* Volatiles emitted by different cotton varieties damaged by feeding beet and grasshopper. *J. Chem. Ecol.*, 1995, **21**(8): 1217~27.

[12] Loughrin J H, Potter D A, Hamilton-Kemp T R, *et al.* Diurnal emission of volatile compounds by Japanese

- beetles-damaged grape leaves. *Phytochemistry*, 1997, **45**(5): 919~923.
- [13] Boeve, J-L, Lengwiler U, Tollsten L, *et al.* Volatiles emitted by-apple fruitlets infested by larvae of the European apple sawfly. *Phytochemistry*, 1996, **42**(2): 373~381.
- [14] Pare P W and Tumlinson J H. Induced synthesis of plant volatiles. *Nature*, 1997, **385**(2): 30~31.
- [15] Pare P W and Tumlinson J H. De novo biosynthesis of volatiles induced by insect herbivory in cotton plants. *Plant Physiol.*, 1997, **114**: 1161~1167.
- [16] Pare P W and Tumlinson J H. Cotton volatiles synthesized and released distal to the site of insect damage. *Phytochemistry*, 1998, **47** (4): 521~526.
- [17] Dicke M, Sabelis M W, Takabayashi J, *et al.* Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals; Prospects for application in pest control. *J. Chem. Ecol.*, 1990, **16**(11): 3091~3118.
- [18] Dicke M. Local and systemic Production of volatile herbivore-induced terpenoids; Their role in plant-carnivore mutualism. *J. Plant Physiol.*, 1994, **143**: 465~472.
- [19] Turlings T C J and Tumlinson J H. Systemic release of chemical signals by herbivore-injured corn. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 1992, **89**: 8399~8402.
- [20] Dicke M, Takabayashi J, Posthumus M, *et al.* Plant-phytoseiid interactions mediated by herbivore-induced plant volatiles; variation in production of cues and in responses of predatory mites. *Experimental & Applied Acarology*, 1998, **22**: 311~333.
- [21] Bruin J, Dicke M and Sabelis M W. Plants are better protected against spider-mites after exposure to volatiles from infested conspecifics. *Experientia*, 1992, **48**: 525~529.
- [22] Bruin J, Sabelis M W and Dicke M. Do plants tap SOS signal from their infested neighbours? *Tree*, 1995, **10** (4): 167~170.
- [23] Shonle I and Bergelson J. Interplant communication revisited. *Ecology*, 1995, **76**: 2660~2663.
- [24] Loughrin J H, Manukian A, Heath R R, *et al.* Diurnal cycle of emission of induced volatile terpenoids by herbivore-injured cotton plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1994, **91**: 11836~11840.
- [25] Turlings T C J, Loughrin J H, McCall P J, *et al.* How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 1995, **92**: 4169~4174.
- [26] Hartmann T. Diversity and variability of plant secondary metabolism; a mechanistic view. *Ent. Exp. Appl.*, 1996, **80**: 177~188.
- [27] 娄永根, 程家安. 他感化合物的进化生态学及其在害虫综合治理中的应用前景. 见: 张芝利, 朴永范, 吴钜文主编. 中国有害生物综合治理论文集. 北京: 中国农业出版社, 1996. 136~143.
- [28] Tumlinson J H, Turlings T C J and Lewis W J. The semiochemical complexes that mediate insect parasitoid foraging. *Agriculture Zoology Reviews.*, 1992, **5**: 221~252.
- [29] Vet L E M and Dicke M. Ecology of infochemicals use by natural enemies in a tritrophic context. *Annu. Rev. Entomol.*, 1992, **37**: 141~72.
- [30] Takabayashi J, Dicke M, Takahashi S, *et al.* leaf age affects composition of herbivore-induced synomones and attraction of predatory mites. *J. Chem. Ecol.*, 1994, **20**(2): 373~386.
- [31] Turlings T C J, Bernasconi M, Bertossa R, *et al.* The induction of volatile emissions in maize by three herbivore species with different feeding habits; possible consequences for their natural enemies. *Biological Control*, 1998, **11**: 122~129.
- [32] Turlings T C J, Lengwiler U, Bernasconi M L, *et al.* Timing of induced volatile emissions in maize seedlings. *Planta*, 1998, **207**: 146~152.
- [33] Takabayashi J, Takahashi S, Dicke M, *et al.* Developmental stage of herbivore *Pseudaletia separata* affects production of herbivore-induced synomone by corn plants. *J. Chem. Ecol.*, 1995, **21**(3): 273~287.
- [34] 娄永根, 程家安. 稻虱缨小蜂对水稻品种挥发物的行为反应. *华东昆虫学报*, 1996, **5**(1): 60~64.
- [35] Dicke M. Indirect plant defense: communication and exploitation in multitrophic context. *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent.*, 1998, **11**: 453~464

- [36] Cheng Jia-an, Lou Yonggen, Ping Xiaofei, *et al.* Isolation and identification of herbivore-induced rice synomone used by the egg parasitoid, *Anagrus nilaparvatae* Pang et Wang, in search for a host. Proceedings of first Asia-Pacific conference on chemical ecology, Shanghai, China. Nov. 1~4, 1999. 127~128.
- [37] Elzen G W, Williams H J, Vinson S B, *et al.* Response by the parasitoid *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera: Tchenumonidae) to Chemicals (synomone) in plants: Implications for host habitat location *J. Entomol. Soc.*, 1983, **12**:1872~1876.
- [38] Elzen G W, Williams H J, Vinson S B, *et al.* Isolation and identification of cotton synomones mediating searching behavior by parasitoid *Campoletis sonorensis*. *J. Chem. Ecol.*, 1984, **10**:1251~1264.
- [39] Whitman D W. Plant natural products as parasitoid Cuing agents. In: Cutler H. ed. *Biologically active natural products-potential use in agriculture*. Washington D C: American Chemical Society. 1988. 386~396.
- [40] Whitman D W and Eller F J. Parasitic Wasps orient to green leaf volatiles. *Chemoeecology*, 1990, **1**: 69~75.
- [41] Zeringue H J and Martin Jr. Changes in cotton leaf chemistry induced by volatile elicitors. *Phytochemistry*, 1987, **26**(5): 1357~1360.
- [42] Pettersson J, Quiroz A and Fahad A E. Aphid antixenosis mediated by volatiles in cereals. *Acta Agric. Scand. Sect. B, Soil and plant Sci.*, 1996, **46**: 135~140.
- [43] Baldwin I T and Schultz J C. Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants. *Science*, 1983, **221**: 277~279.
- [44] Rhoades D F. Responses of alder and willow to attack by tent caterpillars and webworms: evidence for pheromonal sensitivity of willows. In: Hedin P. A. ed. *plant resistance to insects*. Washington D C: American Chemical Society. 1983. 55~68.
- [45] Farmer E E and Ryan C A. Interplant communication; airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1990, **87**: 7713~7716.
- [46] Aerts R, Gisi D, DeCarolis E, *et al.* Methyl jasmonate vapor increases the developmentally controlled synthesis of alkaloids in *Catharanthus* and *Cinchona* seedlings. *Plant Journal*, 1994, **5**: 635~643.
- [47] Shulaev V, Sllverman P and Raskin L. Airborne signalling by methyl salicylate in plant pathogen resistance. *Nature*, 1997, **385** (20): 718~721.
- [48] Ryals J A, Neuenschwander U H, Willits M G, *et al.* Systemic acquired resistance. *Plant Cell*, 1996, **8**: 1809~1819.
- [49] Creedman R A, Mullet J E. Biosynthesis and action of jasmonates in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1997, **48**: 355~381.
- [50] Wasternack C, Miersch O, Kramell R, *et al.* Jasmonic acid: biosynthesis, signal transduction, gene expression. *Fett/Lipid* 1998, 100, Nr. 4~5, S. 139~146.
- [51] Boland W, Hopke J, Donath J, *et al.* Jasmonic acid and coronatin induce odor production in plants. *Angew. Chem. Int. Ed. Engl.*, 1995, **34** (15): 1600~1603.
- [52] Bolter C J, Dicke M, van Loon J J A, *et al.* Attraction of colorado potato beetle to herbivore-damaged plants during herbivory and after its termination. *J. Chem. Ecol.*, 1997, **23**(4): 1003~1023.
- [53] Scutareanu P, Drukker B, Bruin J, *et al.* Volatiles from Psylla-infested pear trees and their possible involvement in attraction of anthocorid predators. *J. Chem. Ecol.*, 1997, **23**(10): 2241~2260.
- [54] Geervliet J B F, Posthumus M A, Vet L E M, *et al.* Comparative analysis of headspace volatiles from different caterpillar-infested or uninfested food plants of *Pieris* species. *J. Chem. Ecol.*, 1997, **23** (12): 2935~2954.
- [55] Visser J H. Host odor perception in phytophagous insects. *Annu. Rev. Entonol.*, 1986, **31**: 121~44.
- [56] Turlings T C J and Tumlinson J H. Do parasitoids use herbivore-induced plant chemical defenses to locate hosts? *Florida Entomologist*, 1991, **74** (1): 42~50.
- [57] Bernasconi M L, Turlings T C J, Ambrosetti L, *et al.* Herbivore-induced emissions of maize volatiles repel the corn leaf miner *Plutella maculipennis* *Ent. Exp. Appl.*, 1998, **87**: 133~142.
- [58] Leather S R, Watt A F, Forrest G I, *et al.* Insect-induced Chemical changes in young lodgepole pine (*Pinus*

- contorta*): the effect of previous defoliation on oviposition, growth and survival of the pine beauty moth, *Panolis flammea*. *Ecol. Entomol.*, 1987, **12**: 275~281.
- [59] Mattiacci L, Dicke M and Posthumus M A. β -glucosidase: an elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host-searching parasitic wasps. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 1995, USA **92**: 2036~2040.
- [60] Alborn H T, Turlings T C J, Jones T H, *et al.* An elicitor of plant Volatiles from beet armyworm oral secretion. *Science*, 1997, **276**: 945.
- [61] Pare P W, Alborn H T and Tumlinson J H. Concerted biosynthesis of an insect elicitor of plant volatiles. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1998, **95**: 13971~13975.
- [62] Dicke M, Baarlen P V, Wessels R, *et al.* Herbivory induces systemic production of plant volatiles that attract predators of the herbivore: Extraction of endogenous elicitor. *J. Chem. Ecol.*, 1993, **19**(3): 581~599.
- [63] Pearce G, Strydom D, Johnson S, *et al.* A polypeptide from tomato leaves induces wound-inducible proteinase inhibitor proteins. *Science*, 1991, **253**: 895~898.
- [64] Bergey D R, Howe G A and Ryan C A. Polypeptide signaling for plant defensive genes exhibits analogies to defense signaling in animals. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1996, **93**: 12053~12058.
- [65] Ryan C A, and Pearce G. Systemin: a polypeptide signal for plant defensive genes. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.*, 1998, **14**: 1~17.
- [66] Yang Z. Signal transducing proteins in plants: an overview. In: Verma D. P. S. ed. *Signal transduction in plant growth and development*. New York; Springer Wien. 1996. 1~37.
- [67] Farmer E E and Ryan C A. Octadecanoid precursors of jasmonic acid activate the synthesis of Wound-inducible proteinase inhibitors. *The plant Cell*, 1992, **4**: 129~134.
- [68] Conconi A, Smerdon M J, Howe G A. The octadecanoid signalling pathway in plants mediates a response to ultraviolet radiation. *Nature*, 1996, **383** (31): 826~829.
- [69] Koiwa H, Bressan R A and Hasegawa P M. Regulation of protease inhibitors and plant defense. *Trends in plant science*, 1997, **2** (10): 379~384.
- [70] Farmer E E. New fatty acid-based signals: A lesson from the plant world. *Science*, 1997, **276**: 912.
- [71] Hopke J, Donath J, Bleichert S, *et al.* Herbivore-induced volatiles: the emission of acyclic homoterpenes from leaves of *Phaseolus lunatus* and *Zea mays* Can be triggered by a beta-glucosidase and jasmonic acid. *FEBS lett*, 1994, **352**(2): 146~150.