

# 不同水稻品种对虫害胁迫的生理响应

陈 威<sup>1,2</sup>, 周 强<sup>1,\*</sup>, 李 欣<sup>1</sup>, 何国锋<sup>1</sup>

(1. 中山大学生物防治国家重点实验室, 广州 510275; 2. 广东省粮食科学研究所, 广州 510310)

**摘要:**以褐飞虱-水稻为模式, 研究虫害胁迫下植物的化学防御生理生态特征, 测定了可溶性糖含量、叶绿素含量、光合速率、蒸腾速率、气孔导度以及细胞间隙二氧化碳浓度、防御酶的时间变化特征。结果表明, 经虫害诱导, 不同品种水稻可溶性糖含量降低; 同时, 光合速率以及叶绿素含量也相应下降; 蒸腾速率、气孔导度和细胞间隙二氧化碳浓度的变化不显著。虫害对水稻叶片多酚氧化酶、过氧化物酶和脂氧合酶均具有诱导作用。这种诱导作用具有时间效应, 且不同品种诱导作用不一致。

**关键词:**水稻; 化学防御; 虫害胁迫; 生理效应; 时间效应

文章编号: 1000-0933(2006)07-2161-06 中图分类号: Q948 文献标识码: A

## Physiological responses of different rice cultivars under herbivore stress

CHEN Wei<sup>1,2</sup>, ZHOU Qiang<sup>1,\*</sup>, LI Xin<sup>1</sup>, HE Guo-Feng<sup>1</sup> (1. State Key Lab for Biological Control, Sun-Yat University, Guangzhou 510275, China; 2. Guangdong Cereal Science Institute, Guangzhou, 510310, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(7): 2161 ~ 2166.

**Abstract:** The long-term co-evolution of plants and herbivores has lead to intricate chemical relationship within the plant secondary metabolites. When the plants are attacked by herbivores, they trigger specific defensive signals to synthesize a series of defensive substances and releases volatiles, which act directly or indirectly against herbivores. Furthermore, plant defensive substances are mainly derived from secondary metabolites under different biosynthetic pathways. There is a considerable variability and diversity in quantity and quality of these substances synthesized by herbivore damaged plants. This variability and diversity are determined not only by developmental period, organ or part attacked, but also by the period time of attack. It is well known that the substrates of plant secondary metabolites and defensive enzymes are all derived from primary metabolism, such as polyphenol oxidase, peroxidase, lipoxigenase. The allocation of carbohydrates between plant growth and defence may lead to variations in secondary metabolites of different species. Recently, there are many reports about physiological response of rice under adverse stress, especially, some research works have indicated that brown plant hopper and white-back plant hopper elicits rice burst response, but physiological response of different rice cultivars under herbivore stress at different time interval still needs to elucidated.

In this present study, rice-brown plant hopper was used as a model system for the study of plant chemical defense at physiological level in relation to time course changes of soluble sugar and chlorophyll contents, photosynthesis and transpiration rates, stomatal conductance, intercellular carbon dioxide concentration and defense enzymes. The results shows that soluble sugar contents decreased significantly in different rice cultivars infected by herbivore with a corresponding decrease in photosynthesis rate and chlorophyll contents. Non significant changes were observed with respect to transpiration rate, stomatal conductance and intercellular carbon dioxide concentration. Polyphenol oxidase, peroxidase and lipoxidase in the rice plant were induced by herbivore attack. Such induction was found to have time constraint, and were not consistent with different rice cultivars.

**基金项目:**广东省基础研究团队资助项目(E039254);国家自然科学基金资助项目(30000114)

**收稿日期:**2005-03-07; **修订日期:**2006-03-10

**作者简介:**陈威(1979~), 福建上杭人, 硕士, 主要从事化学生态学研究. E-mail: mychenway@yahoo.com.cn

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ls2@zsu.edu.cn

**Foundation item:** The project was supported by the Base Science Foundation of Guangdong Province(No. E039254), The National Natural Science Foundation of China (No. 30000114)

**Received date:** 2005-03-07; **Accepted date:** 2006-03-10

**Biography:** CHEN Wei, Master, mainly engaged in chemical ecology. E-mail: mychenway@yahoo.com.cn

**Key words:** rice; chemical defense; herbivore stress; physiological effect; time effect

植物与昆虫在长期的协同进化过程中,建立了以植物次生代谢物质为媒介的化学联系。当植物遭受害虫攻击时,将激活相应的防御信号,启动一系列防御相关物质的合成以及释放挥发物,形成直接和间接的防御植食性昆虫危害的响应方式<sup>[1-5]</sup>。植物防御物质主要来源于不同生物合成途径的植物次生代谢物质,植物与植食性昆虫相互作用导致虫害诱导的植物防御物质具有多样性和可变性特点。这种多样性和可变性不仅体现在植物防御物质随生育期、器官和为害部位的变化而变化,同时还体现在虫害诱导的植物防御物质随时间变化而变化的特点。而合成次生物质和防御酶等物质的底物均来源于植物的初生代谢,如多酚氧化酶(polyphenol oxidase, PPO)、过氧化物酶(peroxidase, POD)<sup>[6, 7]</sup>、脂氧合酶(lipoxygenase, LOX)<sup>[8, 9]</sup>。通过初生代谢合成的碳水化合物在植物的生长和防御之间不断进行调整<sup>[10]</sup>,可能造成不同植物种类次生代谢产物之间的差异<sup>[11]</sup>。目前,逆境胁迫下水稻的生理响应方面的研究工作有较多积累,有研究表明褐飞虱或白背飞虱能够诱导水稻的应急反应<sup>[12, 13]</sup>,但就虫害胁迫水稻产生生理反应的时间性和品种差异性的研究工作尚有待进一步深入。

本研究以水稻-褐飞虱 *Nilaparvata lugens* Stål 为研究模式,测定虫害诱导后植株的可溶性糖含量、叶绿素含量、光合速率、蒸腾速率、气孔导度和细胞间隙二氧化碳浓度以及防御酶等生理指标,分析水稻不同品种对虫害胁迫的生理响应特征。

## 1 材料与方法

### 1.1 水稻品种

TN1、Mudgo、IR36 和粳籼 89(JX89)。先在室内催芽,然后播于无虫网室的瓷盆内(Φ10cm × 15cm),水稻幼苗长至4叶左右(约15d)供试。

### 1.2 供试昆虫

褐飞虱虫源采自华南农业大学教学农场,以感性水稻品种七袋占系统饲养,繁殖2代后供试。

### 1.3 水稻处理及取样

供试水稻每株接3~4龄大小一致的若虫4~5头,每盆约150~200头,并用尼龙纱罩住;对照不接虫,同样用尼龙纱罩住。处理前取一次样(0h),处理24h后,依次在24、48、72、96h取4次样。剩下的幼苗移栽至大池,继续观察10d左右。

### 1.4 水稻叶片可溶性糖含量测定

称取0.5g水稻叶片,在灭菌烘干的研钵中注入液氮,迅速研磨成粉末,转移到烘干的试管中,加入双蒸水5ml,70℃水浴30min,加入少许的饱和醋酸铅溶液除去混合液中蛋白质,直到不形成白色沉淀为止,定容至10ml。过滤到三角瓶中,瓶中加入0.1g草酸钠,再过滤,取上清液供测定容。采用蒽酮法测定620nm处的吸收值。制作标准曲线:取0~200 μg/ml葡萄糖同法测定。利用标准曲线和测定数值计算可溶性糖含量(mg/g)。

### 1.5 水稻叶片叶绿素含量测定

称取0.5g水稻叶片,在灭菌烘干的研钵中注入液氮,迅速磨成粉末,转移到烘干的试管中,并定容到10ml;取2.5ml于一试管中,加入丙酮10ml,静置10min,取上清液过滤到另一试管中,供测定用。以80%丙酮溶液作为对照,分别在紫外可见光分光光度计(UV-9100,北京瑞利分析仪器公司)测定645nm和663nm下的吸收值。结果计算:总叶绿素含量 =  $0.1 \times (20.2 OD_{645nm} + 8.02 OD_{663nm})$ 。

### 1.6 水稻叶片光合速率、蒸腾速率、气孔导度和细胞间隙二氧化碳浓度测定

采用便携式光合测定仪(型号:C1-310)。

### 1.7 酶活性测定

称取水稻叶片约150mg,注入液氮研磨成粉末,迅速转移至2ml的离心管,加入1.25ml冰浴的0.1mol/L磷

酸钾缓冲液(pH 7),含 7g/100mL 聚乙烯吡咯烷酮(PVPP),然后加入 0.4ml 10% TritonX-100,震荡混合物,10000 × g 离心 10 min,上清液即为测定 PPO、POD、LOX 的粗酶液。以咖啡酸(2.92mmol/L, pH 8 磷酸钾缓冲液)为底物,波长 470nm 测定 PPO 比活性;以愈创木酚(2.92mmol/L, pH 8 磷酸钾缓冲液)为底物,并加 2 $\mu$ l 过氧化氢,波长 470nm 测定 POD 比活性;以亚油酸(0.4mmol/L, pH 7 磷酸钾缓冲液)为底物(含有体积分数为 0.1% 吐温-20),波长 234nm 测定 LOX 比活性。以上吸收值测定在岛津 UV-2201 型紫外/可见光分光光度计上进行,测定时至少 5 min, 30s 读数 1 次,酶活性表示为  $\Delta OD/min/植物组织重(g)$ 。

## 1.8 数据处理

试验测得数据使用 SPSS 11.0 进行 *t*-检验。

## 2 结果

### 2.1 水稻不同品种的可溶性糖含量下降

感性水稻品种 TN1 在虫害诱导后,植株叶片的可溶性糖含量显著下降,抗虫水稻品种 Mudgo、JX89 和 IR36 在虫害诱导后,其植株叶片的可溶性糖含量同样也表现为减少。在虫害诱导 96 h 后, JX89 和 IR36 叶片可溶性糖与对照相比,显著降低,而水稻品种 Mudgo 在虫害诱导 24~96 h 叶片可溶性糖含量并没有显著的减少(表 1)。

表 1 虫害诱导不同水稻品种可溶性糖含量(mg/g  $\pm$  S.D.)

Table 1 Soluble sugar content of different rice cultivars induced by herbivore (mg/g  $\pm$  S.D.)

品种 Cultivars	处理 Treatment	取样时间 Sampling time (h)				
		0	24	48	72	96
TN1	对照 Control	6.73 $\pm$ 0.15	6.74 $\pm$ 0.03	6.78 $\pm$ 0.08	6.81 $\pm$ 0.12	6.84 $\pm$ 0.04
	处理 Treatment	6.69 $\pm$ 0.09	6.67 $\pm$ 0.12	6.62 $\pm$ 0.10*	6.54 $\pm$ 0.05*	6.53 $\pm$ 0.03*
Mudgo	对照 Control	6.55 $\pm$ 0.04	6.60 $\pm$ 0.13	6.62 $\pm$ 0.05	6.64 $\pm$ 0.10	6.63 $\pm$ 0.08
	处理 Treatment	6.58 $\pm$ 0.06	6.58 $\pm$ 0.10	6.55 $\pm$ 0.16	6.51 $\pm$ 0.02	6.43 $\pm$ 0.20
JX89	对照 Control	6.97 $\pm$ 0.22	6.96 $\pm$ 0.06	7.00 $\pm$ 0.08	7.01 $\pm$ 0.12	7.07 $\pm$ 0.10
	处理 Treatment	6.94 $\pm$ 0.18	6.93 $\pm$ 0.12	6.87 $\pm$ 0.07*	6.80 $\pm$ 0.03	6.73 $\pm$ 0.06*
IR36	对照 Control	6.10 $\pm$ 0.08	6.11 $\pm$ 0.16	6.15 $\pm$ 0.12	6.13 $\pm$ 0.06	6.19 $\pm$ 0.11
	处理 Treatment	6.04 $\pm$ 0.20	6.04 $\pm$ 0.12	6.05 $\pm$ 0.06	5.81 $\pm$ 0.13*	5.76 $\pm$ 0.20*

\* 表示对照与处理之间差异显著( $p < 0.05$ , *t*-检验) Significant difference between control and treat groups ( $p < 0.05$ , *t*-test)

### 2.2 水稻不同品种的叶绿素含量下降

虫害诱导水稻品种 TN1 72、96 h 后,叶绿素含量显著减少, Mudgo 品种以及 IR36 品种则分别在诱导 96、72 h 后,叶绿素含量下降明显,而 JX89 在供试时间内(0~96h)并未发现叶片叶绿素含量显著降低(表 2)。

### 2.3 不同水稻品种光合速率、蒸腾速率、气孔导度及细胞间隙二氧化碳浓度变化不显著

虫害诱导水稻 48h 后,水稻品种 TN1 以及 IR36 叶片光合速率明显下降,而 JX89 以及 Mudgo 却不明显降低。蒸腾速率、气孔导度和细胞间隙二氧化碳浓度变化并不显著(表 3)。

表 2 虫害诱导不同水稻品种的叶绿素含量(mg/g  $\pm$  S.D.)

Table 2 Chlorophyll content of different rice cultivars induced by herbivore (mg/g  $\pm$  S.D.)

品种 Cultivars	处理 Treatment	取样时间 Sampling time(h)				
		0	24	48	72	96
TN1	对照 Control	1.54 $\pm$ 0.19	1.46 $\pm$ 0.14	1.63 $\pm$ 0.17	1.70 $\pm$ 0.22	1.78 $\pm$ 0.16
	处理 Treatment	1.48 $\pm$ 0.20	1.32 $\pm$ 0.12*	1.42 $\pm$ 0.08	1.28 $\pm$ 0.10*	1.25 $\pm$ 0.10*
Mudgo	对照 Control	1.38 $\pm$ 0.13	1.32 $\pm$ 0.12	1.42 $\pm$ 0.07	1.38 $\pm$ 0.13	1.41 $\pm$ 0.03
	处理 Treatment	1.29 $\pm$ 0.12	1.24 $\pm$ 0.06	1.34 $\pm$ 0.08*	1.23 $\pm$ 0.08	1.17 $\pm$ 0.05*
JX89	对照 Control	2.01 $\pm$ 0.10	2.02 $\pm$ 0.09	2.10 $\pm$ 0.13	1.88 $\pm$ 0.65	2.19 $\pm$ 0.17
	处理 Treatment	2.00 $\pm$ 0.12	1.99 $\pm$ 0.10	1.91 $\pm$ 0.03	1.87 $\pm$ 0.09	1.85 $\pm$ 0.08
IR36	对照 Control	1.61 $\pm$ 0.11	1.64 $\pm$ 0.16	1.65 $\pm$ 0.10	1.72 $\pm$ 0.08	1.79 $\pm$ 0.13
	处理 Treatment	1.61 $\pm$ 0.13	1.55 $\pm$ 0.06	1.48 $\pm$ 0.05	1.39 $\pm$ 0.05*	1.40 $\pm$ 0.06

\* 表示对照和处理之间差异显著( $p < 0.05$ , *t*-检验) Significant difference between control and treat groups ( $p < 0.05$ , *t*-test)

表 3 虫害诱导不同水稻品种光合速率、蒸腾速率、气孔导度及细胞间隙二氧化碳浓度变化

Table 3 The changes of photosynthesis rate, transpiration rate, stomatal conductance and intercellular carbon dioxide concentration in different rice cultivars induced by herbivore

品种 Cultivars	处理 Treatment	光合速率( $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) Photosynthesis rate	蒸腾速率( $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) Transpiration rate	气孔导度( $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) Stomatal conductance	细胞间隙二氧化碳浓度 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ Intercellular carbon dioxide concentration
TN1	对照 Control	11.4 ± 2.7	0.45 ± 0.07	11.80 ± 2.69	413.05 ± 4.45
	处理 Treatment	5.6 ± 1.0*	0.40 ± 0.00	7.85 ± 0.07	425.05 ± 3.04
Mudgo	对照 Control	6.7 ± 0.8	0.30 ± 0.10	6.93 ± 2.48	423.57 ± 3.02
	处理 Treatment	8.8 ± 3.0	0.33 ± 0.25	7.07 ± 5.06	431.27 ± 2.14
JX89	对照 Control	11.5 ± 4.4	0.85 ± 0.21	19.3 ± 5.23	421.60 ± 0.71
	处理 Treatment	4.0 ± 0.4	0.40 ± 0.14	7.95 ± 2.90	415.15 ± 0.07
IR36	对照 Control	9.4 ± 0.9	0.60 ± 0.00	15.67 ± 1.21	423.13 ± 4.78
	处理 Treatment	5.9 ± 1.3*	0.57 ± 0.21	11.83 ± 3.90	430.20 ± 4.77

\* 表示对照和处理之间差异显著( $p < 0.05$ ,  $t$ -检验) Significant difference between control and treat groups ( $p < 0.05$ ,  $t$ -test)

#### 2.4 虫害对水稻 PPO、POD 及 LOX 具有诱导作用,但具有时间限制而且品种之间不一致

TN1 在虫害诱导后, PPO 比活性在 48h 达到最高, 然后下降, 与对照植株叶片无显著的差异。Mudgo 在虫害诱导 72h, PPO 比活性达到最大。高抗品种 JX89 在虫害诱导后 24h, PPO 比活性即达到最大。而抗性品种 IR36 在虫害诱导后 48h, PPO 比活性显著高于对照植株(表 4)。

表 4 虫害诱导不同水稻品种 PPO、POD、LOX 的比活性( $\Delta\text{OD}/\text{min}/\text{g} \pm \text{S.D.}$ )Table 4 Relative activities of PPO, POD and LOX in different rice cultivars induced by herbivore( $\Delta\text{OD}/\text{min}/\text{g} \pm \text{S.D.}$ )

酶 Enzyme	品种 Cultivars	处理 Treatment	取样时间 Sampling time (h)				
			0	24	48	72	96
PPO	TN1	对照 Control	2.54 ± 0.52	2.52 ± 0.57	3.14 ± 0.24	3.06 ± 0.17	2.29 ± 0.19
		处理 Treatment	2.61 ± 0.76	2.60 ± 0.76	5.66 ± 0.70*	2.74 ± 0.63	2.19 ± 0.12
	Mudgo	对照 Control	6.86 ± 0.72	6.50 ± 0.80	6.45 ± 0.57	6.45 ± 0.58	6.41 ± 0.57
		处理 Treatment	6.78 ± 0.57	6.68 ± 1.34	3.34 ± 0.74*	7.97 ± 2.52	7.01 ± 0.81
	JX89	对照 Control	5.92 ± 0.29	5.67 ± 0.68	5.62 ± 1.26	4.88 ± 0.28	4.72 ± 0.61
		处理 Treatment	5.88 ± 0.44	6.28 ± 1.98	5.42 ± 1.54	4.85 ± 0.50	4.50 ± 0.32
	IR36	对照 Control	2.88 ± 0.15	2.83 ± 0.23	3.46 ± 0.49	3.25 ± 0.27	3.59 ± 0.41
		处理 Treatment	2.64 ± 0.51	2.70 ± 1.41	10.60 ± 2.46*	3.83 ± 0.94	4.38 ± 0.75
POD	TN1	对照 Control	26.53 ± 6.70	23.38 ± 7.52	25.04 ± 7.95	27.14 ± 6.31	28.58 ± 1.54
		处理 Treatment	26.59 ± 6.41	27.38 ± 6.58	27.96 ± 4.49	30.80 ± 3.87	32.30 ± 1.71*
	Mudgo	对照 Control	29.65 ± 1.62	29.35 ± 0.92	31.35 ± 2.41	32.75 ± 1.63	30.69 ± 2.35
		处理 Treatment	29.32 ± 1.81	31.42 ± 1.97	33.34 ± 1.71	34.55 ± 2.16	32.03 ± 2.63
	JX89	对照 Control	32.41 ± 2.19	32.81 ± 2.84	29.58 ± 1.76	30.42 ± 1.54	34.63 ± 1.86
		处理 Treatment	32.34 ± 2.98	36.27 ± 5.63	32.16 ± 7.13	32.83 ± 2.61	31.41 ± 1.64
	IR36	对照 Control	20.59 ± 2.28	20.45 ± 0.74	22.84 ± 1.06	24.47 ± 1.00	23.95 ± 1.42
		处理 Treatment	21.06 ± 1.87	22.01 ± 1.89	30.06 ± 1.55*	30.86 ± 1.96	29.74 ± 1.30*
LOX	TN1	对照 Control	1.02 ± 0.07	1.03 ± 0.08	1.10 ± 0.19	1.10 ± 0.11	1.16 ± 0.12
		处理 Treatment	1.04 ± 0.06	1.53 ± 0.08*	1.43 ± 0.08	1.26 ± 0.20*	1.25 ± 0.12
	Mudgo	对照 Control	1.23 ± 0.07	1.29 ± 0.10	1.23 ± 0.13	1.19 ± 0.18	1.06 ± 0.10
		处理 Treatment	1.18 ± 0.15	2.54 ± 0.06*	2.47 ± 0.14*	2.16 ± 0.20*	1.98 ± 0.26*
	JX89	对照 Control	3.29 ± 0.12	3.47 ± 0.04	3.42 ± 0.33	3.48 ± 0.48	3.30 ± 0.21
		处理 Treatment	3.19 ± 0.14	4.10 ± 0.02*	4.16 ± 0.17*	3.97 ± 0.11	3.76 ± 0.27
	IR36	对照 Control	2.17 ± 0.20	2.35 ± 0.06	2.13 ± 0.19	2.10 ± 0.15	2.29 ± 0.10
		处理 Treatment	2.20 ± 0.11	2.18 ± 0.06	2.17 ± 0.16	2.34 ± 0.19*	2.20 ± 0.18

\* 表示对照和处理之间差异显著( $p < 0.05$ ,  $t$ -检验) Significant difference between control and treat groups ( $p < 0.05$ ,  $t$ -test)

不同水稻品种的过氧化物酶本底水平均高于 20 个比活性单位。感性品种 TN1 植株叶片 POD 比活性在虫害诱导后 96h, 仍具有较高水平的比活性, 与对照植株叶片 POD 活性相比, 差异显著( $p < 0.05$ ,  $t$ -检验)。Mudgo 品种在虫害诱导 72h 后, POD 比活性达到最高。JX89 对照植株叶片 POD 与虫害诱导植株叶片 POD 比

活性均约高过 30 个比活性单位,且虫害诱导植株 24h 后,POD 比活性最大。品种 IR36 在虫害诱导植株叶片(48~96h)的 POD 比活性均明显高于对照植株叶片 POD 比活性(表 4)。

TN1、Mudgo 和 JX89 在虫害诱导 24h 后, LOX 的比活性较对照植株明显升高。Mudgo 品种在虫害诱导 24~96h, LOX 比活性呈下降趋势,但是均显著高于对照植株。JX89 在虫害诱导 48h 后, LOX 比活性达到最大,而 IR36 则在虫害诱导 72h 后, LOX 比活性最高(表 4)。

### 3 讨论

水稻经过虫害诱导后,可溶性含糖量的减少可能与植物启动防御响应密切相关。从昆虫营养角度而言,由于可溶性糖转化为次生物质,降低了植物的适口性,造成营养成分缺少,对昆虫取食起到阻碍作用<sup>[14]</sup>,同时植物释放次生物质应对植食性昆虫攻击。此结果印证了 Hoffland 等在番茄与植食螨间相互关系中的研究工作,即由于合成防御物质的碳源主要由糖类物质提供,植物启动防御反应,可溶性糖可能重新分配<sup>[15]</sup>。由此可见,可溶性总糖含量的减少是植物在遭受生物逆境后,对代谢过程重新调整的结果。

不同水稻品种对虫害诱导的响应是不一致的。如,感性品种 TN1 和抗性品种 JX89 在虫害诱导后含糖量明显下降,感性品种 TN1 叶绿素含量和光合速率显著下降,而抗性品种粳粳 89 叶片叶绿素含量和光合速率并没有显著的变化,这说明抗性品种产生防御物质对可溶性糖的消耗是相当明显的,抗性与感性品种之间的化学防御的生理改变亦有很大差别。这与其他作物如玉米、棉花、番茄、烟草等的研究结果相似<sup>[16]</sup>。

糖类物质的去向也部分反映了虫害诱导化学防御物质的形成特征。本研究采用植物可溶性糖含量作指标,评价植物响应植食性昆虫攻击后的生理变化特征。研究表明,虫害诱导植物后,叶片可溶性含糖量发生了变化,而且这种变化也体现了不同品种在不同诱导时间的变化特征。进一步采用 C/N 比值以及防御物质含量相关分析,反映可利用的氮和结构性碳水化合物的含量,则有望弥补评价的缺陷<sup>[14]</sup>。

直接防御物质同样在虫害诱导的植物化学防御中发挥重要作用。PPO 是一种茉莉酸途径诱导的抗营养蛋白,如在烟草和其他茄科植物<sup>[17]</sup>、番茄<sup>[18, 19]</sup>、马铃薯<sup>[20]</sup>、玉米<sup>[17]</sup>等植物中能产生对一些植食性昆虫攻击的抗性。本研究发现,褐飞虱诱导水稻的 PPO 比活性在一定时间内升高,然后均出现下降。这可能是植物在遭受植食性昆虫攻击时,产生一定的次生物质对植食性昆虫起到取食障碍作用,但由于这些次生物质过高的含量对自身可能产生毒害作用<sup>[14, 16]</sup>,因此经一段时间诱导后出现下降。POD 涉及形成毒性氧化代谢物,促进木质化。当植物遭受生物因子胁迫时,通常激活 POD<sup>[19]</sup>。本研究中高抗品种粳粳 89 在诱导 24h 时 POD 比活性就已经显著的提高,而感性品种 TN1 叶片 POD 活性与抗性品种不同,在虫害诱导后缓慢增加,直到 96h 时,活性最大。这种反应可能是植物抗性机制的直接表现,作为抗性品种有效控制害虫种群的一种方式。LOX 能够催化由于昆虫取食、破坏植物细胞而释放的不饱和脂肪酸形成过氧化中间体、过氧化物和超功能歧化物这些自由基是高活性的,促进木质化,最终成为限制植食性昆虫危害的屏障<sup>[9, 16]</sup>。同时,LOX 也能催化亚麻酸生成茉莉酸,茉莉酸作为信号分子刺激一系列防御相关基因的表达从而启动合成一系列防御物质<sup>[8, 9]</sup>。本研究中,褐飞虱对不同水稻品种 LOX 均有不同程度的诱导作用,与之前有关虫害诱导水稻释放防御性挥发物的研究报告相互衔接<sup>[12]</sup>,这也暗示 LOX 可以作为虫害诱导水稻防御响应的一种指示物质。

虫害对水稻叶片 PPO、POD 和 LOX 均具有诱导作用,抗性水稻品种 Mudgo,粳粳 89 和 IR36 叶片 PPO 和 POD 在褐飞虱诱导后到达最高值的时间基本一致,分别为 72、24h 和 48h。而对于 LOX 的诱导时间却各不相同。由于 LOX 在调节植物生长发育中亦起重要作用<sup>[9]</sup>,因此,虫害诱导水稻 PPO、POD 和 LOX 的防御响应也就是植物在生长和防御之间的相互权衡的表现。出现不同的诱导表型也许是起主导作用的防御物质相互协调的结果,是一种节约能源的表现。

本研究一方面比较了虫害诱导后,不同抗性品种水稻可溶性含糖量的时间变化特征,为进一步了解植物在虫害胁迫下的生理变化特征提供新的依据。同时也进一步明确了虫害同样诱导水稻氧化酶活性上升,不同品种的诱导活性具有时间限制。但由于植物次生性代谢的复杂性以及化学防御的多样性,尚需进一步的研究。只有充分了解植物虫害诱导的时空以及发育的相关关系,才能更好的利用植物与昆虫的相互关系,为保

护作物打下基础。

### References:

- [ 1 ] 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.
- [ 2 ] Vet L E M. From chemical to population ecology: Infochemical use in an evolutionary context. *J. Chem. Ecol.*, 1999, 25: 31 ~ 49.
- [ 3 ] Kessler A, Baldwin I T. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 2001, 291: 2141 ~ 2144.
- [ 4 ] Pare P W, Tumlinson J H. Plant volatiles as a defense against insect herbivores. *Plant Physiol.*, 1999, 121: 325 ~ 331.
- [ 5 ] Lou Y G, Cheng J A. Herbivore-induced plant volatiles: primary characteristics, ecological functions and its release mechanism. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(6): 1097 ~ 1106.
- [ 6 ] Bi J L, Felton G W, Mueller A J. Induced resistance in soybean to *Helicoverpa zea*: the role of plant quality. *J. Chem. Ecol.*, 1994, 20: 183 ~ 198.
- [ 7 ] Baldwin I T. An ecologically motivated analysis of plant-herbivore interactions in native tobacco. *Plant Physiol.*, 2001, 127: 1449 ~ 1458.
- [ 8 ] Leon J, Sanchez-Serrano J J. Molecular biology of jasmonic acid biosynthesis in plants. *Plant Physiol. Biochem.*, 1999, 37(5): 373 ~ 380.
- [ 9 ] Parta H, Rocha-Sosa M. Plant lipoxygenases: physiological and molecular features. *Plant Physiol.*, 2002, 130: 15 ~ 21.
- [ 10 ] Cardoza Y, Alborn H T, Tumlinson J H. In vivo volatile emissions from peanut plants induced by simultaneous fungal infection and insect damage. *J. Chem. Ecol.*, 2002, 28(1): 161 ~ 174.
- [ 11 ] Hoballah M E F, Tamo C, Turlings T C J. Differential attractiveness of induced odors emitted by eight maize varieties for the parasitoid *Cotesia marginiventris*: is quality or quantity important? *J. Chem. Ecol.*, 2002, 28(5): 951 ~ 968.
- [ 12 ] Xu T, Zhou Q, Xia Q, *et al.* Effects of herbivore-induced rice volatiles on the host selection behavior of brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Chinese Science Bulletin*, 2002, 48(18): 1982 ~ 1987.
- [ 13 ] Chen J M, Yu X P, Lu Z X. Tolerance of rice varieties to white backed planthopper *Sogatella furcifera* and variation of nutrient components. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(12): 2246 ~ 2250.
- [ 14 ] Duffey S S, Stout M J. Antinutritive and toxic components of plant defense against insects. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 1996, 32: 3 ~ 37.
- [ 15 ] Hoffland E, Dicke M, Tintelen W V, *et al.* Nitrogen availability and defense of tomato against two-spotted spider mite. *J. Chem. Ecol.*, 2000, 26(12): 2697 ~ 2711.
- [ 16 ] Karban R, Baldwin I T. *Induced responses to herbivory*. Chicago and London: The University of Chicago Press, 1997.
- [ 17 ] Constabel C P, Ryan C A. A survey of wound and methyl jasmonate-induced leaf polyphenol oxidase in crop plants. *Phytochemistry*, 1998, 47: 507-511.
- [ 18 ] Stout M J, Workman K V, Workman J S, *et al.* Temporal and ontogenetic aspects of protein induction in foliage of the tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Biochem. System. Ecol.*, 1996, 24: 611 ~ 625.
- [ 19 ] 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 (10): 1767 ~ 1781.
- [ 20 ] Thipyaong P, Hunt M D, Steffens J C. Systemic wound induction of potato (*Solanum tuberosum*) polyphenol oxidase. *Phytochemistry*, 1995, 40(3): 673 ~ 676.

### 参考文献:

- [ 5 ] 姜永根, 程家安. 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*, 2000, 20(6): 1097 ~ 1106.
- [ 12 ] 陈建明, 俞晓平, 吕仲贤, 等. 水稻品种对白背飞虱的耐虫性反应及稻株营养成分的变化. *应用生态学报*, 2003, 14(12): 2246 ~ 2250.
- [ 13 ] 徐涛, 周强, 夏婧, 等. 虫害诱导的水稻挥发物对褐飞虱寄主选择行为的影响. *科学通报*, 2002, 47: 849 ~ 853.