

虫害诱导植物挥发物 (HIPVs): 从诱导到生态功能

蔡晓明, 孙晓玲, 董文霞, 陈宗懋*

(中国农业科学院茶叶研究所, 杭州 310008)

摘要: 植物被植食性昆虫危害后, 其地上和地下部分均能释放虫害诱导植物挥发物 (HIPVs)。HIPVs 不仅能招引植食性昆虫的天敌, 而且还可对植食性昆虫和临近植物产生影响, 从而调节植物、植食性昆虫、天敌三者之间的相互关系。根据最近的研究结果, 主要就 HIPVs 的诱导物类型、虫害后植物体内的早期信号和信号传导、HIPVs 的合成、释放、组成, 以及其生态功能等进行了系统性的综述, 并提出了今后该领域的研究方向。

关键词: 虫害诱导植物挥发物; 诱导物; 早期信号; 信号传导; 合成; 释放; 组成; 生态功能

文章编号: 1000-0933(2008)08-3969-12 中图分类号: Q143, Q968 文献标识码: A

Herbivore-induced plant volatiles: from induction to ecological functions

CAI Xiao-Ming, SUN Xiao-Ling, DONG Wen-Xia, CHEN Zong-Mao*

Tea Research Institute of Chinese Academy of Agricultural Science, Hangzhou 310008, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(8): 3969 ~ 3980.

Abstract: In response to herbivores, leaves and roots of plants could emit herbivore-induced plant volatiles (HIPVs) which could manipulate tritrophic interactions through attracting parasitoids and predators of herbivores, and affecting behavior of herbivores and physiology of neighbouring plants. In the light of recent findings, the elicitor, early signal, signal transduction, biosynthesis, emission, composition and ecological functions of HIPVs were reviewed in this paper. Finally, research directions in this field in the future were suggested.

Key Words: herbivore-induced plant volatiles; elicitors; early signal; signal transduction; biosynthesis; emission; composition; ecological functions

植物可通过多种途径发出信息, 向其周围的生物展示自己, 这其中最为重要就是释放挥发性有机化合物 (VOCs; volatile organic compounds)^[1]。研究表明植物不但可通过释放 VOCs 来表明它们的身份, 还可通过改变其组成或浓度来展示它们的生理状态, 以及它们所遭受到的生存压力^[2]。例如: 当植食性昆虫在植物上取食^[3~5]或产卵后^[6~8], 植物释放的 VOCs 的量会加大, 并且还会释放一些新合成的物质。因此人们将植物遭

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30571255, 30771449); 浙江省重大科技专项资助项目 (2007C12G3020014); 浙江省自然科学基金资助项目 (Z306394); 浙江省科技计划资助项目 (2007C22073); 公益性行业 (农业) 科研专项经费子项目 (nyhyzx07-021-X)

收稿日期: 2008-01-24; **修订日期:** 2008-04-17

作者简介: 蔡晓明 (1979 ~), 男, 河南濮阳人, 博士生, 主要从事昆虫化学生态学研究。E-mail: cxm_d@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zmchen2006@163.com

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30571255, 30771449), Major Science and Technology Project of Zhejiang Province (No. 2007C12G3020014), Natural Science Foundation of Zhejiang Province (No. Z306394), Science and Technology Plan Support Project of Zhejiang Province (No. 2007C22073); Sub-project of Commonweal Industry (Agriculture) Scientific Research Project Funds (No. nyhyzx07-021-X)

Received date: 2008-01-24; **Accepted date:** 2008-04-17

Biography: CAI Xiao-Ming, Ph. D. candidate, mainly engaged in chemical ecology of insects. E-mail: cxm_d@yahoo.com.cn

受到虫害后,释放的 VOCs 称为 HIPVs (herbivore-induced plant volatiles)^[2]。这里需指出,并不是植食性昆虫的取食都能引起植物释放 HIPVs,例如:小麦瘿蚊(*Mayetiola destructor* (Say))的幼虫取食小麦后,并没有改变小麦释放的 VOCs^[9]。

被植食性昆虫危害后,植物能感知由取食或产卵造成的机械损伤和某些来自虫体的诱导物,从而产生信号,这些信号经过一些系列的传导最终激活 HIPVs 的合成。当这些 HIPVs 被植物释放后,势必影响其周围环境中生物,包括植物、植食性昆虫及其天敌等的行为或生理。本文结合国内外该领域中的一些最新研究成果,就 HIPVs 的组成、释放、诱导、合成和生态学功能作一概述,并就今后的该领域的研究方向提出一些看法。

1 HIPVs 的组成及释放

1.1 HIPVs 的组成

HIPVs 的组成十分复杂,包括烷烃类化合物、烯烃类化合物、醇类化合物、醛类化合物、酮类化合物、醚类化合物、酯类化合物、羧酸类化合物等^[2]。Degenhardt 和 Lincoln 通过分析 *Iva frutescens* 的叶片提取物、经茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MEJA)处理过的 *I. frutescens* 释放的挥发物,以及被 *Paria aterrima* 取食过的 *I. frutescens* 释放的挥发物,将 HIPVs 分为 3 类,即:组成型、诱发型、新形成化合物^[10]。

组成型是指那些存在于植物细胞中,当植物细胞遭受到机械损伤后在受损部位能立即释放的物质^[10]。这些物质主要来自两部分。第一部分是植物的绿叶性气味。它们是当植物细胞受到机械损伤后,由质膜上游离到细胞质中的亚油酸和 α -亚麻酸等脂肪酸经脂氧合酶、过氧化物裂解酶等催化的一系列酶促反应而形成的^[11]。例如:(*Z*)-3-己烯醛在拟南芥叶片破损后 20s 就能被检测到^[12];但相对己烯醇、己烯醛,(*Z*)-己烯基乙酸酯的释放放相对较慢,在植物遭到损伤后几个小时才能观察到^[13~15]。第二部分是一些积累在植物细胞、组织或器官中的物质。当植物细胞被破坏后,这些物质可以在受损部位直接释放。Degenhardt 和 Lincoln 利用正戊烷浸提 *I. frutescens* 叶片,从中得到 61 种化合物,其中绝大多数为单萜或倍半萜^[10]。

虫害后,诱发产生的和新形成的 VOCs 都是整株系统性释放的。诱发型化合物是指那些能够被正常植株释放,但经植食性昆虫取食后释放量加大的 VOCs。而新形成化合物是指那些不能被正常植株释放,但经植食性昆虫取食后,诱导产生的新物质^[10]。Paré 和 Tumlinson 利用 $^{13}\text{CO}_2$ -脉冲标记法证明植物在被植食性昆虫取食后,能新合成并释放正常植株不能释放的 VOCs^[16]。这些新形成的 VOCs 主要是单萜或倍半萜^[17],例如:多种植食性昆虫取食后,它们的寄主都能释放(*E*)- β -罗勒烯、(*E*)-4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯(DMNT)、(*E*)- β -石竹烯、(*E*)- β -法尼烯、(*E,E*)-4,8,12-三甲基-1,3,7,11-十三碳四烯(TMTT)等萜类化合物^[18]。

1.2 HIPV 的释放

经昆虫取食或 MEJA 处理后,植物释放 HIPVs 存在明显的昼高夜低现象^[4, 19~21]。例如:当杨树被森林天幕毛虫(*Malacosoma disstria*)危害后,被危害叶和未被危害叶在夜间 HIPVs 的释放量几乎为零^[22]。这可能与光合作用、植食性昆虫的取食习惯或因光照的有无而造成的叶面温度在白天比夜晚高等有关。但无论如何 HIPVs 释放的昼夜节律刚好与害虫天敌的活动规律相吻合,这体现了植物与天敌间的一种协同进化。

大量研究表明植物遭受虫害后,HIPVs 的释放具系统性,即被危害部位和未被危害部位都能释放 HIPVs。例如:仅让棉花下部的叶片被 MEJA 处理或害虫取食后,通过顶空取样能在其上部叶片收集到了顺-3-己烯乙酯、芳樟醇、DMNT、(*E*)- β -罗勒烯、(*E,E*)- α -法尼烯、(*E*)- β -法尼烯、TMTT^[20]。2004 年,Arimura 等人发现杨树被森林天幕毛虫取食后,能启动上部未被受害叶片中编码 *D*-大香叶烯合成酶基因(*PtdTRS1*)的表达,但是未能启动被害叶下部健康叶中的 *PtdTRS1* 表达。这说明在杨树上,森林天幕毛虫取食诱导的系统反应具向顶性,而不具向基性^[22]。

虫害诱导的植物系统反应不仅仅只存在于植物的地上部分,还应包括其地下部分。2005 年,Rasmann 等人发现玉米根部被玉米根萤叶甲(*Diabrotica virgifera virgifera*)危害后,不仅其根部能释放(*E*)- β -石竹烯,吸引昆虫病原线虫 *Heterorhabditis megidis* 寄生玉米根萤叶甲,而且其地上部分也能释放(*E*)- β -石竹烯^[23]。已有研究表明,土壤中的生物,例如:地下害虫、丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi)等,能够影响寄生蜂的行

为^[24~27]。例如:2007年,Soler等人通过室内和半田间试验发现,与同时被菜蛆(*Delia radicum*)和欧洲粉蝶(*Pieris brassicae*)取食的黑芥相比,粉蝶盘绒茧蜂(*Cotesia glomerata*)更趋向于选择仅在地上部分被欧洲粉蝶危害的黑芥。他们通过顶空采样发现,当黑芥的根被菜蛆危害后,其地上部分释放的HIPVs中仅含少量的对粉蝶盘绒茧蜂具引诱作用的物质,其中大部分为硫化物,这些物质对昆虫都是高毒性化合物^[27]。

2 HIPVs的诱导物

植物遭受到植食性昆虫取食后释放的HIPVs与受到机械损伤后释放的挥发物有很大的差别,并且被不同的植食性昆虫取食后,植物释放的HIPVs也不同^[28]。例如:专一性寄生蜂-黑头折脉茧蜂(*Cardiochiles nigriceps*)能够辨别烟草被其寄主美洲棉铃虫(*Helicoverpa zea*)和非寄主烟芽夜蛾(*Heliothis virescens*)危害后释放的HIPVs的不同^[29]。因此来源于昆虫体内的化学诱导物对HIPVs的产生起关键作用。

1997年,Alborn等人从甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*)的反吐物中分离出一种能够诱导植物产生HIPVs的挥发物诱导素(volicitin)-N-(17-羟基亚麻酸氨基)-L-谷氨酰胺(N-(17-hydroxylinolenoyl)-L-glutamine)^[30]。它是脂肪酸和氨基酸的结合物(fatty acid-amino conjugate, FAC),其中脂肪酸部分来源于植物,而谷氨酰胺部分来源于甜菜夜蛾,二者可能是在甜菜夜蛾的中肠中形成挥发物诱导素^[31~33]。将挥发物诱导素涂抹在玉米的机械损伤伤口后,玉米能够释放与遭受昆虫取食后相似的HIPVs^[30]。目前从鳞翅目昆虫的反吐物中分离出与挥发物诱导素具相同功能的物质还包括N-亚麻酸氨基-L-谷氨酰胺(N-linolenoyl-L-glutamine)、N-亚麻酸氨基-L-谷氨酸(N-linolenoyl-L-glutamic acid)^[34,35]。例如:Alborn等人从烟草天蛾(*Manduca sexta*)的反吐物中分离并鉴定出两种具诱导活性的FACs,N-亚麻酸氨基-L-谷氨酰胺、N-亚麻酸氨基-L-谷氨酸,并发现食物来源不影响这两种FACs的诱导活性^[35]。此外,Schmelz等人还从草地贪夜蛾(*Spodoptera frugiperda*)的反吐物中分离出一种缩氨酸(+ICDINGVCVDA-),它是植物叶绿体ATP合成酶的 γ -亚单位在草地贪夜蛾口腔中被消化后形成的一个片断。这个片断同样可激发其寄主豇豆的间接防御反应和直接防御反应^[36]。

植食性昆虫唾液中的水解酶,例如: β -葡萄糖苷酶(β -glucosidase)^[37]、葡萄糖氧化酶(glucose oxidase, GOX)^[38],也具有类似的功能。Mattiacci等人把杏仁 β -葡萄糖苷酶与欧洲粉蝶的唾液分别涂在机械损伤的甘蓝伤口后,两者释放的HIPVs对粉蝶盘绒茧蜂具相似的引诱效果,但单纯的机械损伤不能使甘蓝释放相似的HIPVs^[37]。与此相反,有研究显示GOX可抑制植物的防御反应。Musser等人通过灼伤吐丝器,证明美洲棉铃虫唾液中的GOX可抑制烟草合成烟碱,从而降低了烟草的防御水平^[39];Bede等人发现GOX能抑制萜烯类化合物合成的早期调控基因的转录^[28]。

除了上述化学诱导物外,任何来源于昆虫并且与植物在细胞水平上有接触的物质都可能启动植物的间接防御。例如:将松树叶蜂(*Diprion pini* L.)或榆树象甲(*Xanthogaleruca luteola*)输卵管的分泌物涂抹在机械损伤过的叶片上后,可诱发其寄主植物的间接防御反应^[40,41],其中松树叶蜂输卵管分泌物中具诱导活性的物质可能是一种蛋白或多肽^[42];在几种鳞翅目和非鳞翅目昆虫的卵里检测到了高浓度的茉莉酸或水杨酸,昆虫产卵后植物启动的间接防御反应可能就是这些茉莉酸或水杨酸诱发的,但这些物质是如何通过卵壳和植物表皮进入植物细胞的还不清楚^[43,44]。

3 虫害后植物体内的早期信号和信号传导

植物被植食性昆虫取食后,可在取食部位立刻产生一个动作电位,这个动作电位能在短时间内传遍整株被害植物,并引起膜电位变化。同时在取食部位产生的活性氧(reactive oxygen species)迸发对膜电位去极化起重要作用。随后胞内 Ca^{2+} 浓度增加,蛋白酶激酶(kinase)被激活,并产生与防御反应有关的植物激素,最后由多种信号传导途径及其相互作用调控被害植株的系统防御反应^[45,46]。

3.1 虫害后植物体内的早期信号

在取食部位产生的胞内钙信号和活性氧是植物被植食性昆虫取食后产生的早期虫害信号^[46]。Sathyanarayanan等人发现昆虫的反吐物对植物细胞内 Ca^{2+} 的浓度增加起重要作用^[47]。利马豆遭棉贪夜蛾(*Spodoptera littoralis*)取食后,伤害部位细胞立即产生膜电位的去极化反应,同时胞内 Ca^{2+} 浓度增加;虽然机

机械损伤也能引起膜电位的去极化,但是并不能引起胞内 Ca^{2+} 浓度增加^[48]。但是当利马豆受到持续性的机械损伤后,释放的 HIPVs 与其被棉贪夜蛾取食后释放的 HIPVs 相似。这可能是因为持续的机械损伤能造成利马豆体内活性氧(可作用于离子通道,并改变其活性)不断积累,当活性氧积累到一定的阈值后就能启动植物完整的防御信号传导。因此,由昆虫取食所造成的机械损害程度(与机械损伤的强度和速度有关)和来自昆虫的化学诱导物对植物防御反应的诱导都起着重要作用^[49]。

丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK)是生物体内重要的信号转导系统之一,它在细胞将胞外刺激转化为胞内反应的过程中起关键作用^[50]。例如:烟草在遭受机械损伤后,1min 内就可在受损部位的细胞中检测到编码伤诱导蛋白酶激酶(wound-induced protein kinase, WIPK, MAPK 的一种)基因转录的积累^[51]。这种蛋白酶激酶对茉莉酸(jasmonic acid, JA)的合成以及 JA 所诱导的反应都起重要作用,因为 WIPK 基因沉默的烟草在机械损伤后不能合成 JA 和 MEJA^[52]。2007 年, Wu 等人发现当把烟草天蛾反吐物释加到烟草属植物 *Nicotiana attenuata* 的机械损伤伤口后,与单纯的机械损伤相比,能更大地激活 MAPK,并确定了其中的诱导物为 FAC;同时通过基因沉默,证明 SIPK(salicylic acid-induced protein kinase, MAPK 的一种)和 WIPK 对调节由机械损伤和昆虫反吐物诱导的植物激素(如:JA,水杨酸)反应和与防御反应有关基因的转录起到重要作用^[50]。

MAPK 的激活可能与钙依赖蛋白酶激酶(calcium-dependent protein kinases, CDPK)有关。因为 CDPK 不仅参与了植物体内各种生物和非生物胁迫的信号传导,而且是植物遭受胁迫后细胞内增加的 Ca^{2+} 的主要 Ca^{2+} 感受器^[53]。Ludwin 等人的研究表明在烟草体内 CDPK 和 MAPK 间存在相互联系,并且由两者共同控制各种胁迫信号的传导^[54]。但是其中的机制还不清楚,期待着更深入的研究。

3.2 植物体内虫害信息的传导

最初在对茄属植物的研究中,科学家们认为系统素(一种由 18 个氨基酸组成的多肽,通过十八烷酸途径激活与防御有关基因的表达)是胞间传递信息的信号物^[55]。但后来发现系统素并不是长距离传导的信号物,因为 Lee 和 Howe 发现机械损伤后,番茄突变体 *spr1*(系统素钝感型番茄)能局部和系统地表达由机械损伤诱导的防御基因,并且番茄突变体 *spr1* 和野生型番茄的嫁接试验表明系统素的功能可能是在损伤部位上调十八烷酸途径,增加远距离信号传导分子(如:JA, OPDA(12-oxophytodienoic))的合成^[56]。同样 Li 等人通过野生型番茄和 JA 突变体(包括 *spr-2* 和 *jai-1*, *spr-2* 是由于十八烷酸途径受到破坏而形成的 JA 缺失型突变体,而 *jai-1* 则是 JA 不敏感型突变体)嫁接试验表明 JA 或其它来自十八烷酸途径的化合物可能是植物受伤后的远距离传导的信号分子^[57]。

Taki 等人的研究显示 OPDA 能激活与防御反应有关基因的表达^[58];Schulze 等人发现利马豆被棉卷叶蛾(*Phaseolus lunatus*)取食后,在临近的未受害叶片中 OPDA 的浓度升高,但未发现 JA 的浓度升高^[59]。因此 OPDA 不仅可作为合成 JA 的前体化合物,而且还可作为一个独立于 JA 的信号分子。将烟草属植物 *N. attenuata* 的十八烷酸途径沉默后,植株的抗虫性明显下降^[60],可见十八烷酸途径对植物防御反应的调控起着十分重要的作用。

除了十八烷酸途径外,植物体内还存在多种其它调控防御反应的信号传导途径,如:乙烯途径、水杨酸途径。这些防御信号途径之间既存在协同作用又有拮抗作用,共同组成了一个复杂的防御体系,在一定程度上有效地抵御各种生物胁迫。例如:与单独外源施用顺-3-己烯-1-醇相比,混合施用乙烯和顺-3-己烯-1-醇后,玉米的 HIPVs 释放量能提高 2.5 倍^[61];阻止玉米对乙烯的合成和感知后,能明显减弱植株的间接和直接防御反应^[62, 63];与单独施用 JA 相比,同时对玉米施用乙烯和 JA,能明显提高玉米的 HIPVs 释放量^[64];在拟南芥中转录因子 *EFR1* 和 *AtMYC2* 都可调控 JA 途径和乙烯途径^[65, 66]。此外,某些时候当植物体内水杨酸的含量增加后,植物的抗虫性将下降^[67-70],这可能是因为水杨酸信号传导途径阻碍或干扰了 JA 对植物防御反应的调控。

4 HIPVs 的合成

HIPVs 中不同组分按合成途径的不同可分为萜类化合物,苯丙素类、苯类化合物,脂肪酸衍生物。其中脂

肪酸衍生物包括绿叶气味化合物和 MEJA。MEJA 的合成与绿叶气味化合物相似,先是从细胞膜上释放的 α -亚麻酸经脂氧合酶和过氧化氢酶催化后形成 JA,然后 JA 再在茉莉酸羟基甲基转移酶的作用下生成 MEJA^[55]。

4.1 萜类化合物合成途径

萜类化合物是 HIPVs 中的主要成分,并且在植物的间接防御反应中起到重要作用。其中都包括单萜、倍半萜及其衍生物。这些萜类化合物几乎都是经植物体内的类异戊二烯生物合成途径(isoprenoid biosynthesis pathway)生成的。而类异戊二烯生物合成途径由存在于细胞质中的甲羟戊酸途径(mevalonate pathway, MVA pathway)和存在于质体中的 5-磷酸脱氧木酮糖/2C-甲基 4-磷酸-4D-赤藓糖醇途径(1-deoxy-D-xylulose 5-phosphate/2-C-methyl-D-erythritol 4-phosphate pathway, DOXY/MEP pathway)组成。在 MVA 途径中,异戊烯焦磷酸(isopentenylallyl diphosphate, IPP)及其异构物二甲丙烯焦磷酸(dimethylallyl diphosphate, DMAPP)经法呢基焦磷酸合酶催化形成法呢基焦磷酸(farnesyl diphosphate, FPP);而在 DOXY/MEP 途径中 IPP 和 DMAPP 经香叶基焦磷酸合酶和香叶基香叶基焦磷酸合酶催化分别形成香叶基焦磷酸(geranyl diphosphate, GPP)和香叶基香叶基焦磷酸(geranylgeranyl diphosphate, GGPP)。FPP、GPP 和 GGPP 这 3 种中间体分别再由相应的萜类合成酶(terpene synthase, TPS)催化形成的萜类化合物^[55]。

萜类化合物的合成一般认为是由 TPS 基因转录调控的^[22, 71~73]。但是其调控机制十分复杂,因为 HIPVs 的释放受许多因素的影响,例如:光周期,距被害部位的远近等等^[22, 74]。此外,还有一些萜类化合物(如:芳樟醇)可由葡萄糖基转移酶和细胞色素 P450 表氧化酶(P450)糖基化和氧化形成新的萜类化合物^[55]。例如:被棉贪夜蛾取食后,玉米合成 DMNT 是由(*E*)-橙花叔醇合酶和 P450 共同调控的^[75]。因此,植物遭受虫害后,萜类化合物的合成应该是由 TPS 和一些修饰酶共同调控的。

4.2 苯丙素类和苯类化合物合成途径

苯丙素类和苯类化合物也是 HIPVs 中重要的一部分,如:水杨酸甲酯、苯乙醇、苯甲醛。但是与萜类化合物相比,有关苯丙素类和苯类化合物的生物合成研究相对较少。苯丙素类和苯类化合物都以 *L*-苯丙氨酸作为生物合成的起始分子。首先 *L*-苯丙氨酸经 *L*-苯丙氨酸解氨酶脱氨形成肉桂酸,然后肉桂酸经一系列的羟基化、甲基化等反应形成各种苯丙素类和苯类化合物^[76]。

5 HIPVs 的生态功能

5.1 HIPVs 对三营养级关系的影响

生态系统中,植物-植食者-天敌三者之间通过化学信息相互联系,组成了复杂的食物网络。植物可通过释放 HIPVs 对第三营养层产生影响,进而或直接影响第二营养层。目前已对基于超过 23 种植物的三重营养关系中的化学通讯机制作了研究,从中可看出当昆虫取食植物或产卵于其上后,植物能够释放对其捕食性或寄生性天敌具引诱作用的 HIPVs^[76]。同时,虫害植物释放的 HIPVs 也对植食性昆虫的寄主定位、交配等行为产生着各种影响。因此, HIPVs 对三营养层间相互关系的调节起着重要作用。

5.1.1 对天敌行为的影响

大量的研究表明,被害虫取食后植物所释放的 HIPVs 对天敌有招引作用。这些 HIPVs 中对天敌起引诱作用的主要是单萜或倍半萜烯,例如:芳樟醇,苾烯,月桂烯, (*E*)- β -法尼烯, β -没药烯,此外绿叶气味、MEJA、酚类化合物(例如:水杨酸甲酯)、吲哚等同样对天敌起引诱作用^[18]。这些被吸引来的天敌可的降低被害植株上害虫的数量^[77~79]。

由于植物种类、品种、生育期和部位的特异性,以及植食性昆虫种类、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^[80],因此 HIPVs 具有质和量的多变性。但正是 HIPVs 的多变性,才使得 HIPVs 对天敌的招引具有相对的专一性,这样就保证了天敌能在浩瀚的生态空间中寻觅到合适的食物。例如,当蚕豆分别被两种蚜虫危害后,绒茧蜂 *Aphidius ervi* 明显被其寄主——豆长管蚜(*Acyrtosiphum pisum*)危害后产生的 HIPVs 吸引,而对其非寄主——苜蓿蚜(*Aphis fabae*)危害后产生的 HIPVs

的反应较弱^[81,82]。De Boer 等人发现智利小植绥螨 (*Phytoseiulus persimilis*) 辨别被其寄主——*Tetranychus urticae* 或其非寄主——甜菜夜蛾危害过的利马豆释放的 HIPVs 的能力与 *T. urticae* 的数量有关,只有当利马豆上 *T. urticae* 的数量足够大时,智利小植绥螨才明显趋向于被 *T. urticae* 取食过的利马豆。并且他们发现,此条件下被两种害虫危害的利马豆释放的 HIPVs 的主要差别是其组成成分量的差异,这说明天敌能鉴别出 HIPVs 中不同物质的相对含量的差异^[80]。

HIPVs 还能在地下调节植物-植食者-天敌三者之间的关系^[23,83,84]。例如: von Tol 等人通过填满潮湿沙子的 Y 形管,发现当北美香柏被地下害虫黑葡萄耳喙象 (*Otiorhynchus sulcatus*) 危害后,其根部能释放某些化学物质,吸引昆虫病原线虫 *H. megidis* 寄生黑葡萄耳喙象^[83]。此外植物的根部被害后,还能增加^[85,86] 或减少^[27] 植物地上部释放的 HIPVs 对寄生蜂的吸引。Rasman 和 Turlings 发现,与只被地上害虫-棉贪夜蛾或地下害虫-玉米根萤叶甲单独危害相比,当玉米同时被两种害虫危害后,无论缘腹绒茧蜂 (*Cotesia marginiventris*) 还是昆虫病原线虫 *H. megidis* 对虫害玉米的趋性都明显减弱^[87]。因此, HIPVs 对植物-植食者-天敌三者之间关系的调节不光存在于植物的地上部分,还存在于植物的地下部分,并且这两部分间还能相互影响。

5.1.2 对植食昆虫行为的影响

HIPVs 对植食性昆虫的行为影响比较复杂,有的对其有忌避作用,有的对其有引诱作用。这可能与不同植食性昆虫间的生物学差异,也可能与先前植食性昆虫取食后所诱导防御反应的差异,以及不同天敌间的生物学差异有关。例如:如某些甲虫 (*Leptinotarsa decemlineata*, *Popillia japonica* 和 *Oreina cacaliae*) 能被其为害的寄主释放的 HIPVs 引诱,这种现象可能与其交尾行为有关^[88~90]; 经烟芽夜蛾取食后,烟草释放的 HIPVs 对西花蓟马 (*Frankliniella occidentalis*) 具有忌避作用,这可能与烟芽烟蛾危害后烟草释放的 HIPVs 中含有大量的烟碱有关^[91]; 而被小菜蛾 (*Plutella xylostella*) 危害后的甘蓝则能吸引小菜蛾到其上产卵,这可能与寄生小菜蛾的专一性寄生蜂 *Cotesia plutellae* 的寄生行为有关。研究表明 *C. plutellae* 对不同危害程度的甘蓝的喜好性一样,并且它只将卵产在每株被害植株上的一两只小菜蛾幼虫体内。这样被小菜蛾危害过的植物对于小菜蛾的幼虫是相对较安全的,它将卵产到被害的植物上,有助于提高其后代的存活率^[92,93]。

5.2 HIPVs 在植物间的作用

植物在遭受到昆虫取食后能改变自身的生理代谢,要么产生毒素,直接作用于取食者;要么通过释放“SOS”——HIPVs,吸引天敌保护自己^[94]。可是在与植食昆虫的“战争”中,植物总是在被害后才进行防御的么? 1983 年 Baldwin 和 Schultz 的实验显示,虫害枫树释放的 HIPVs 可被临近的健康枫树“窃听”,从而使临近健康枫树体内的酚类化合物和单宁的含量得到增加^[95]。自那以后,已有大量的证据表明临近植物都能对虫害后植物所释放的 HIPVs 作出反应^[96]。这种现象不仅出现在同种植物间,也能在不同种的植物间发生^[97,98]。

临近植株针对虫害植株释放的 HIPVs 做出的反应主要有两类:通过产生毒素或释放 HIPVs,招引天敌,直接启动防御;不直接进行防御,而是“武装”自己,只有在受到植食性昆虫的攻击后,才会立即加倍地进行直接或间接防御^[96]。

5.2.1 直接启动防御

有关临近植物在接受到虫害植物所释放的 HIPVs 后,直接启动防御的研究报道已有很多。例如:在接触过被 *T. urticae* 危害的利马豆释放的 HIPVs 后,未受害的利马豆叶片中与防御有关的基因的表达量明显增加,它们不但能释放对捕食螨有吸引作用的 HIPVs,而且分泌的蜜露也明显增加,这些蜜露对捕食螨同样具引诱作用。进一步的实验表明向未受害的利马豆叶片传递虫害信息的物质是一些萜类化合物和绿叶性气味^[13,99~102]。此外,在烟草、黑桤木和玉米等植物上也都观察到了类似的现象,健康植株接触过被害植株释放的 HIPVs 后,能启动其自身的间接或直接防御,并证明这些信号物质是 MEJA、乙烯和绿叶性气味化合物^[103~105]。

尽管有关这种“窃听”现象的研究大都着重于植物的地上部分,但是研究表明虫害信息还可通过土壤传

送^[106]。被蚜虫 *Nasonovia ribisnigri* 和叶螨 *T. urticae* 危害过的大麦和利马豆,不但可释放 HIPVs 将虫害信息传递给临近未受害的植株,而且还能通过根部的分泌物传递虫害信息^[107, 108]。更有意思的是让健康蚕豆的根与被豌豆蚜(*Acyrtosiphon pisum*)危害过蚕豆的根际物质接触后,与对照相比能吸引到更多的寄生蜂,但是当仅让健康的蚕豆与被危害的蚕豆释放的 HIPVs 接触时,却没有类似的现象发生^[109]。说明临近植物的地上和地下部分都可从虫害植物那里“窃听”到虫害信息,但是有关植物间虫害信息在土壤中传递的研究相对较贫乏,因此我们应该加强这方面的研究。

临近植物对虫害植物间的“窃听”还在田间得到了证实。Dolch 等人发现桤木在经过人工落叶处理后,临近桤木被 *Agelastica alni* 危害的程度随它们与处理桤木间距离的增大而增加。这是因为临近桤木的叶片对 *Agelastica alni* 的产卵和取食具忌避性^[110]。此外不同种间植物的这种“窃听”现象也在田间得到了证实。生长在被机械损害或虫害过的山艾树周围 0~15cm 的野生烟草,其体内的多功能氧化酶的含量明显比对照高,从而提高了对蝗虫的抗性,遭受了较低的虫害^[97, 111]。

5.2.2 “武装”自己

自 1983 年 Baldwin 和 Schultz 首次报道了 HIPVs 能激发临近植株的抗性后,大量的科学工作者都致力于寻找 HIPVs 中真正起信号传递作用的物质。他们发现 MEJA、乙烯、萜类化合物、绿叶性气味以及一些小的羧基化合物(例如:丙烯醛、丙二醛)等能激发临近植株的防御反应^[11, 61, 99, 101, 112~115]。但是在一些研究中尽管施用了高剂量的这类化合物,但它们引发防御反应的强度,与虫害植株相比,却是相当弱的。因此 HIPVs 能激发临近植株的抗性遭到了人们的怀疑^[94]。

2004 年,Engelberth 等发现被甜菜夜蛾取食后的玉米苗所释放的 HIPVs 不会直接引发临近植株的间接防御。但是当玉米苗在接触过 HIPVs 后,再对其施以机械损伤和甜菜夜蛾的唾液,其 HIPVs 的释放量要比仅被施以机械损伤和甜菜夜蛾的唾液的玉米苗大^[116]。这一实验表明植物远比人们想象的要“聪明”。因为对尚未发生的虫害直接启动防御会造成很大的资源浪费,所以临近植物在接收到虫害信息后,还会采取另外一种防御策略,即“武装”自己,为即将到来的虫害做好防御准备,一旦有害虫在其上取食,他们就可马上启动防御系统,释放更大量的 HIPVs 招引天敌^[116]。这一现象的发现平息了有关 HIPVs 是否能引发临近植株的抗性的争论。

2006 年,Kessler 通过田间和室内实验发现被修剪过的山艾树周围的烟草,在被烟草天蛾取食后,体内的胰蛋白抑制剂的含量与对照相比明显增高^[117]。同一年 Heil 等人在田间发现,暴露于人工组配的 VOCs(与 HIPVs 相似)的利马豆经机械损伤后,分泌的蜜露明显多于对照^[118]。因此,HIPVs 能“武装”临近植物的现象应是广泛存在的。2007 年,Ton 等人又在分子水平上揭示了这一现象,发现在玉米释放的 HIPVs 并没有直接激活健康植株上与防御有关的基因,而是将这些基因的一些亚单位“武装”起来。于是接受到 HIPVs 的玉米能在遭受虫害后迅速的、加量的表达这些与防御有关的基因^[94]。

但是关于 HIPVs 对邻近植物影响的认识还很模糊。因为目前的研究结果仍存在很多矛盾,例如:Kessler 等人^[117]并没有发现烟草在接受到虫害信息后,其体内的多功能氧化酶活力的增强,这与 Karban 等人^[111]的结果相反。这可能是由于是试验方法、试验对象等不同造成,因此有待更深入的研究。

6 结语

无论对于微生物还是哺乳动物,化学信息都是一个主要的信息源,它既可以影响种群动态还可改别食物网的相互关系^[1]。植物被植食性昆虫危害后释放的 HIPVs 就是一种化学信息,它可被天敌、害虫、邻近的植物等所利用,进而直接或间接地调节植物-昆虫群落的内部关系。目前有关 HIPVs 的定性、定量分析,以及其对天敌、害虫的影响已经做了大量的研究。但是对 HIPVs 的诱导机制,植物体内的信号传导,HIPVs 的合成机制,HIPVs 中各组分在调节植物与植物之间和植物与昆虫之间相互关系中的功能、以及自然条件下 HIPVs 对昆虫种群变化的调节还知之甚少。

随着分子生物学技术在该领域的应用,为人们揭开这些谜团提供了强有力的支持。例如:通过转基因或

基因沉没技术,不仅可对 HIPVs 的诱导、合成以及信号传导进行深入的研究,而且也确定 HIPVs 中对植物与植物交流、植物与昆虫交流起调节作用的主要成分提供了新的手段。可喜的是田间应用人工合成的 HIPVs^[119, 120]、JA^[121]、水杨酸甲酯^[122] 引诱天敌获得了肯定的结果,这为研究 HIPVs 对昆虫种群的调控,以及应用 HIPVs 进行害虫防治提供了宝贵的建议和经验。

References:

- [1] Snoeren T A L, de Jong P W, Dicke M. Ecogenomic approach to the role of herbivore-induced plant volatiles in community ecology. *Journal of Ecology*, 2007, 95, 17—26.
- [2] D'Alessandro M, Turlings T C J. Advances and challenges in the identification of volatiles that mediate interactions among plants and arthropods. *The Royal Society of Chemistry*, 2006, 131, 24—32.
- [3] Paré P W, Tumlinson J H. De novo biosynthesis of volatiles induced by insect herbivory in cotton plants. *Plant Physiology*, 1997, 114, 1161—1167.
- [4] Turlings T C J, Lengwiler U B, Bernasconi M L, *et al.* Timing of induced volatile emissions in maize seedlings. *Planta*, 1998, 207, 146—152.
- [5] Turlings T C J, Tumlinson J H, Lewis W J. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science*, 1990, 250, 1251—1253.
- [6] Meiners T, Hilker M. Host location in *Oomyzus gallerucae* (Hymenoptera: Eulophidae), an egg parasitoid of the elm leaf beetle *Xanthogaleruca luteola* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia*, 1997, 112, 87—93.
- [7] Schröder R, Forstreuter M, Hilker M. A plant notices insect egg deposition and changes its rate of photosynthesis. *Plant Physiology*, 2005, 138, 470—477.
- [8] Mumm R, Schrank K, Wegener R, *et al.* Chemical analysis of volatiles emitted by *Pinus sylvestris* after induction by insect oviposition. *Journal of Chemical Ecology*, 2003, 29, 1235—1252.
- [9] Tooker J F, de Moraes C M. Feeding by Hessian fly [*Mayetiola destructor* (Say)] larvae does not induce plant indirect defences. *Ecological Entomology*, 2007, 32, 153—161.
- [10] Degenhardt D C, Lincoln D E. Volatile emissions from an odorous plant in response to herbivory and methyl jasmonate exposure. *Journal of Chemical Ecology*, 2006, 32, 725—743.
- [11] Farag M A, Par P W. C6-Green leaf volatiles trigger local and systemic VOC emissions in tomato. *Phytochemistry*, 2002, 61, 545—554.
- [12] Matsui K, Kurishita S, Hisamitsu A, *et al.* A lipid-hydrolysing activity involved in hexenal formation. *Biochemical Society Transactions*, 2000, 28, 857—860.
- [13] Arimura G, Ozawa R, Shimoda T, *et al.* Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in lima bean leaves. *Nature*, 2000, 406, 512—515.
- [14] Turlings T C J, Loughrin J H, McCall P J, *et al.* How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *Proceedings of National Academy Science of the United States America*, 1995, 92, 4169—4174.
- [15] Röse U S R, Tumlinson J H. Volatiles released from cotton plants in response to *Helicoverpa zea* feeding damage on cotton flower buds. *Planta*, 2004, 824—832.
- [16] Paré P W, Tumlinson J H. Induced synthesis of plant volatiles. *Nature*, 1997, 385:30—31.
- [17] Cheng A X, Lou Y G, Mao B Y, *et al.* Plant Terpenoids: Biosynthesis and Ecological Functions. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2007, 49 (2), 179—186.
- [18] Degenhardt J, Gershenzon J, Baldwin I T, *et al.* Attracting friends to feast on foes: engineering terpene emission to make crop plants more attractive to herbivore enemies. *Plant Biotechnology*, 2003, 14, 169—176.
- [19] Loughrin J H, Manukian A, Heath R R, *et al.* Diurnal cycle of emission of induced volatile terpenoids by herbivore-injured cotton. *Proceedings of National Academy Science of the United States America*, 1994, 91, 11836—11840.
- [20] Rodriguez-Saona C, Crafts-Brandner S J, Par P W, *et al.* Exogenous methyl jasmonate induces volatile emissions in cotton plants. *Journal of Chemical Ecology*, 2001, 22, 679—695.
- [21] Rodriguez-Saona C, Poland T M, Miller J R, *et al.* Behavioral and electrophysiological responses of the emerald ash borer, *Agrilus planipennis*, to induced volatiles of Manchurian ash, *Fraxinus mandshurica*. *Chemoecology*, 2006, 16: 75—86.
- [22] Arimura G, Huber D P W, Bohlmann J. Forest tent caterpillars (*Malacosoma disstria*) induce local and systemic diurnal emissions of terpenoid volatiles in hybrid poplar (*Populus trichocarpa deltoides*): cDNA cloning, functional characterization, and patterns of gene expression of (-)-germacrene D synthase, *PtdTPS1*. *The Plant Journal*, 2004, 37, 603—616.
- [23] Rasmann S, Kllner T G, Degenhardt J, *et al.* Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. *Nature*, 2005, 434,

732—737.

- [24] Guerrieri E, Lingua G, Digilio M C, *et al.* Do interactions between plant roots and the rhizosphere affect parasitoid behaviour? *Ecological Entomology*, 2004, 29, 753—756.
- [25] Gange A C, Brown V K, Aplin D M. Multitrophic links between arbuscular mycorrhizal fungi and insect parasitoids. *Ecology Letters*, 2003, 6, 1051—1055.
- [26] Bezemer T M, Van Dam N M. Linking aboveground and belowground interactions via induced plant defenses. *Trends Ecology & Evolution*, 2005, 20, 617—624.
- [27] Soler R, Harvey J A, Kamp A F D, *et al.* Root herbivores influence the behaviour of an aboveground parasitoid through changes in plant-volatile signals. *Oikos*, 2007, 116, 367—376.
- [28] Bede J C, Musser R O, Felton G W, *et al.* Caterpillar herbivory and salivary enzymes decrease transcript levels of *Medicago truncatula* genes encoding early enzymes in terpenoid biosynthesis. *Plant Molecular Biology*, 2006, 60, 519—531.
- [29] DeMoraes C M, Lewis W J, Par P W, *et al.* Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature*, 1998, 393, 570—573.
- [30] 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—949.
- [31] Lait C G, Alborn H T, Teal P E A, *et al.* Rapid biosynthesis of N-linolenoyl-L-glutamine, an elicitor of plant volatiles, by membrane-associated enzyme(s) in *Manduca sexta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100, 7027—7032.
- [32] Yoshinaga N, Morigaki N, Matsuda F, *et al.* In vitro biosynthesis of volicitin in *Spodoptera litura*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2005, 35, 175—184.
- [33] Yoshinaga N, Aboshi T, Ishikawa C, *et al.* Fatty Acid Amides, Previously Identified in Caterpillars, Found in the Cricket *Teleogryllus taiwanemima* and Fruit Fly *Drosophila melanogaster* Larvae. *Journal of Chemical Ecology*, 2007, 33, 1376—1381.
- [34] 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. *Plant Physiology*, 2001, 125, 711—717.
- [35] Alborn H T, Brennan M M, Tumlinson J H. Differential activity and degradation of plant volatile elicitors in regurgitant of tobacco hornworm (*Manduca sexta*) larvae. *Journal of Chemical Ecology*, 2003, 29, 1357—1372.
- [36] Schmelz E A, Carroll M J, LeClere S, *et al.* Fragments of ATP synthase mediate plant perception of insect attack. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103, 8894—8899.
- [37] Mattiacci I, Dicke M, Posthumus M A. Beta-glucosidase: an elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host-searching parasitic wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1995, 92, 2036—2040.
- [38] Eichenseer H, Mathews M C, Bi J L, *et al.* Salivary glucose oxidase: multifunctional roles for *Helicoverpa zea*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 1999, 42, 99—109.
- [39] Musser R O, Hum-Musser S M, Ervin G, *et al.* Caterpillar saliva beats plant defences. *Nature*, 2002, 416, 599—600.
- [40] Meiners T, Hilker M. Induction of plant synomones by oviposition of a phytophagous insect. *Journal of Chemical Ecology*, 2000, 26, 221—232.
- [41] Hilker M, Kobs C, Varama M, *et al.* Insect egg deposition induces *Pinus sylvestris* to attract egg parasitoids. *Journal Experimental Biology*, 2002, 205, 455—461.
- [42] Hilker M, Stein C, Schröder R, *et al.* Insect egg deposition induced defence response in *Pinus sylvestris*. Characterization of the elicitor. *Journal Experimental Biology*, 2005, 208, 1849—1854.
- [43] Tooker J F, De Moraes C M. Jasmonate in lepidopteran eggs and neonates. *Journal of Chemical Ecology*, 2005, 31, 2753—2759.
- [44] Tooker J F, De Moraes C M. Jasmonate, salicylate, and benzoate in insect eggs. *Journal of Chemical Ecology*, 2007, 33, 331—343.
- [45] Maffei M E, Mithofer A, Boland W. Before gene expression: early events in plant insect interaction. *Trends in Plant Science*, 2007, 12, 310—316.
- [46] Maffei M E, Mithofer A, Boland W. Insects feeding on plants: Rapid signals and responses preceding the induction of phytochemical release. *Phytochemistry*, 2007, 2946—2959.
- [47] Sathyanarayanan P V, Poovaiah B W. Decoding Ca^{2+} signals in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2004, 23, 1—11.
- [48] Maffei M, Bossi S, Spiteller D, *et al.* Effects of feeding *Spodoptera littoralis* on Lima bean leaves I. Membrane potentials, intracellular calcium variations, oral secretions, and regurgitate components. *Plant Physiology*, 2004, 134, 1752—1762.
- [49] Mithofer A, Wanner G, Boland W. Effects of feeding *Spodoptera littoralis* on lima bean leaves II. Continuous mechanical wounding resembling insect feeding is sufficient to elicit herbivory-related volatile emission. *Plant Physiology*, 2005, 137, 1160—1168.
- [50] Wu J, Hettenhausen C, Meldau S, *et al.* Herbivory rapidly activates MAPK signaling in attacked and unattacked leaf regions but not between leaves of *Nicotiana attenuata*. *Plant Cell*, 2007, 19, 1096—1122.

- [51] Seo S, Okamoto M, Seto H, *et al.* Tobacco MAP kinase: a possible mediator in wound signal transduction pathways. *Science*, 1995, 270, 1988 — 1992.
- [52] Kodama H, Nishiuchi T, Seo S, *et al.* Possible involvement of protein phosphorylation in the wound-responsive expression of *Arabidopsis* plastid omega-3 fatty acid desaturase gene. *Plant Science*, 2000, 155, 153 — 160.
- [53] Wei Zh, Hong W. The physiological and molecular mechanisms of calcium uptake, transport, and metabolism in plants. *Chinese Bulletin of Botany*, 2007, 24, 762 — 778.
- [54] Ludwig A A, Saitoh H, Felix G, *et al.* Ethylene-mediated cross-talk between calcium-dependent protein kinase and MAPK signaling controls stress responses in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102, 10736 — 10741.
- [55] Arimura G, Kost C, Boland W. Herbivore-induced, indirect plant defences. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2005, 91 — 111.
- [56] Lee G I, Howe G A. The tomato mutant *spr1* is defective in systemin perception and the production of a systemic wound signal for defense gene expression. *The Plant Journal*, 2003, 33, 567 — 576.
- [57] Li L, Li C, Lee G I, *et al.* Distinct roles for jasmonate synthesis and action in the systemic wound response of tomato. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99, 6416 — 6421.
- [58] Taki N, Sasaki-Sekimoto Y, Obayashi T, *et al.* 12-oxo-phytodienoic acid triggers expression of a distinct set of genes and plays a role in wound-induced gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 2005, 139, 1268 — 1283.
- [59] Schulze B, Dabrowska P, Boland W. Rapid enzymatic isomerization of 12-oxophytodienoic acid in the gut of lepidopteran larvae. *Chembiochem*, 2007, 8, 208 — 216.
- [60] Kessler A, Halitschke R, Baldwin I T. Silencing the jasmonate cascade: induced plant defenses and insect populations. *Science*, 2004, 305, 665 — 668.
- [61] Ruther J, Kleier S. Plant plant signaling: ethylene synergizes volatile emission in *zea mays* induced by exposure to (Z)-3-hexen-1-ol. *Journal of Chemical Ecology*, 31, 2005, 2217 — 2222.
- [62] Harfouche A L, Shivaji R, Stocker R, *et al.* Ethylene signaling mediates a maize defense response to insect herbivory. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2006, 19, 189 — 199.
- [63] Schmelz E A, Alborn H T, Tumlinson J H. Synergistic interactions between volicitin, jasmonic acid and ethylene mediate insect-induced volatile emission in *Zea mays*. *Physiologia Plantarum*, 2003, 117, 403 — 412.
- [64] Schmelz E A, Alborn H T, Banchio E, *et al.* Quantitative relationships between induced jasmonic acid levels and volatile emission in *Zea mays* during *Spodoptera exigua* herbivory. *Planta*, 2003, 216, 665 — 673.
- [65] Lorenzo O, Piqueras R, Sanchez-Serrano J J, *et al.* Ethylene response factor1 integrates signals from ethylene and jasmonate pathways in plant defense. *Plant Cell*, 2003, 15, 165 — 178.
- [66] Lorenzo O, Chico J M, Sanchez-Serrano J J, *et al.* JASMONATE-INSENSITIVE1 encodes a MYC transcription factor essential to discriminate between different jasmonate-regulated defense responses in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2004, 16, 1938 — 1950.
- [67] Thaler J S, Karban R, Ullman D E, *et al.* Cross-talk between jasmonate and salicylate plant defence pathways: effects on several plant parasites. *Oecologia*, 2002, 131, 227 — 235.
- [68] Stotz H U, Koch T, Biedermann A, *et al.* Evidence for regulation of resistance in *Arabidopsis* to Egyptian cotton worm by salicylic and jasmonic acid signaling pathways. *Planta*, 2002, 214, 648 — 652.
- [69] Cipollini D, Enright S, Traw M B, *et al.* Salicylic acid inhibits jasmonic acid-induced resistance of *Arabidopsis thaliana* to *Spodoptera exigua*. *Molecular Ecology*, 2004, 13, 1643 — 1653.
- [70] Cardoza Y J, Tumlinson J H. Compatible and incompatible *Xanthomonas* infections differentially affect herbivore-induced volatile emission by pepper plants. *Journal of Chemical Ecology*, 2006, 32, 1755 — 1768.
- [71] McKay S A B, Hunter W L, Godard K A, *et al.* Insect attack and wounding induce traumatic resin duct development and gene expression of (-)-pinene synthase in *Sitka spruce*. *Plant Physiology*, 2003, 133, 368 — 378.
- [72] Dudareva N, Martin D, Kish C M, *et al.* (E)- β -Ocimene and myrcene synthase genes of floral scent biosynthesis in snapdragon: function and expression of three terpene synthase genes of a new terpene synthase subfamily. *Plant Cell*, 2003, 15, 1227 — 1241.
- [73] Sharon-Asa L, Shalit M, Frydman A, *et al.* Citrus fruit flavor and aroma biosynthesis: isolation, functional characterization, and developmental regulation of *Cstps1*, a key gene in the production of the sesquiterpene aroma compound valencene. *Plant Journal*, 2003, 36, 664 — 674.
- [74] 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 Physiology*, 2005, 137, 369 — 382.
- [75] Degenhardt J, Gershenzon J. Demonstration and characterization of (E)-nerolidol synthase from maize: a herbivore-inducible terpene synthase

- participating in (3E)-4,8-dimethyl-1,3,7-nonatriene biosynthesis. *Planta*, 2000, 210, 815—822.
- [76] Dudareva N, Negre F, Nagegowda D A, *et al.* Plant volatiles: recent advances and future perspectives. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2006, 25, 417—440.
- [77] Hoballah M E F, Turlings T C J. Experimental evidence that plants under caterpillar attack may benefit from attracting parasitoids. *Evolutionary Ecology Research*, 1999, 3, 553—565.
- [78] Kessler A, Baldwin I T. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 2001, 291, 2141—2144.
- [79] van Loon J A, de Boer J G, Dicke M. Parasitoid-plant mutualism: parasitoid attack of herbivore increases plant reproduction. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2000, 97, 219—227.
- [80] De Boer J G, Posthumus M A, Dicke M. Identification of volatiles that are used in discrimination between plants infested with prey or nonprey herbivores by a predatory mite. *Journal of Chemical Ecology*, 2004, 30, 2215—2230.
- [81] Du Y J, Poppy G M, Powell W, *et al.* Identification of semiochemicals released during aphid feeding that attract parasitoid *Aphidius ervi*. *Journal of Chemical Ecology*, 1998, 24, 1355—1368.
- [82] Guerrieri E, Poppy G M, Powell W, *et al.* Induction and systemic release of herbivore-induced plant volatiles mediating in-flight orientation of *Aphidius ervi*. *Journal of Chemical Ecology*, 1999, 25:1247—1261.
- [83] van Tol R W H M, van der Sommen A T C, Boff M I C, *et al.* Plants protect their roots by alerting the enemies of grubs. *Ecology Letters*, 2001, 4, 292—294.
- [84] Boff M I C, van Tol R, Smits P H. Behavioural response of *Heterorhabditis megidis* towards plant roots and insect larvae. *Biocontrol*, 2002, 47, 67—83.
- [85] Masters G J, Jones T H, Rogers M. Host-plant mediated effects of root herbivory on insect seed predators and their parasitoids. *Oecologia*, 2001, 127, 246—250.
- [86] Poveda K, Steffan-Dewenter I, Scheu S, *et al.* Effects of decomposers and herbivores on plant performance and aboveground plant insect interactions. *Oikos*, 2005, 108, 503—510.
- [87] Rasmann S, Turlings T C J. Simultaneous feeding by aboveground and belowground herbivores attenuates plant-mediated attraction of their respective natural enemies. *Ecology Letters*, 2007, 10, 926—936.
- [88] 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. *Journal of Chemical Ecology*, 1997, 23:1003—1023.
- [89] Loughrin J H, Potter D A, Hamilton-Kemp T R, *et al.* Role of feeding-induced plant volatiles in aggregative behavior of the Japanese beetle (Coleoptera: Scarabaeidae). *Environmental Entomology*, 1996, 25, 1188—1191.
- [90] Kalberer N M, Turlings T C J, Rahier M. Attraction of a leaf beetle (*Oreina cacaliae*) to damaged host plants. *Journal of Chemical Ecology*, 2001, 27:647—661.
- [91] Delphia C M, Mescher M C, De Moraes C M. Induction of plant volatiles by herbivores with different feeding habits and the effects of induced defenses on host-Plant selection by thrips. *Journal of Chemical Ecology*, 2007, 33, 997—1012.
- [92] Shiojiri K, Takabayashi J, Yano S, *et al.* Oviposition preferences of herbivores are affected by tritrophic interaction webs. *Ecology Letters*, 2002, 5, 186—192.
- [93] Shiojiri K, Takabayashi J. Effects of specialist parasitoids on oviposition preference of phytophagous insects: encounter dilution effects in a tritrophic interaction. *Ecological Entomology*, 2003, 28, 573—578.
- [94] Ton J, D'Alessandro M, Jourdie V, *et al.* Priming by airborne signals boosts direct and indirect resistance in maize. *Plant Journal*, 2007, 49, 16—26.
- [95] Baldwin I T, Schultz J C. Rapid changes in tree chemistry induced by damage: evidence for communication between plants. *Science*, 1983, 221, 277—279.
- [96] Baldwin I, Halitschke R, Paschold A, *et al.* Volatile signaling in plant-plant interactions: “talking trees” in the genomics era. *Science*, 2006, 311, 812—815.
- [97] Karban R, Baldwin I, Baxter K, *et al.* Communication between plants: induced resistance in wild tobacco plants following clipping of neighboring sagebrush. *Oecologia*, 2000, 125, 66—71.
- [98] Karban R, Maron J. The fitness consequences of interspecific eavesdropping between plants. *Ecology*, 2002, 83, 1209—1213.
- [99] Arimura G I, Tashiro K, Kuhara S, *et al.* Gene responses in bean leaves induced by herbivory and by herbivore-induced volatiles. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2000, 277, 305—310.
- [100] Arimura G I, Ozawa R, Horiuchi J, *et al.* Plant plant interactions mediated by volatiles emitted from plants infested by spider mites. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2001, 29, 1049—1061.

- [101] Arimura G I, Ozawa R, Nishioka T, *et al.* Herbivore-induced volatiles induced the emission of ethylene in neighboring lima bean plants. *Plant Journal*, 2002, 29, 87—98.
- [102] Choh Y, Kugimiya S, Takabayashi J. Induced production of extrafloral nectar in intact lima bean plants in response to volatiles from spider mite-infested conspecific plants as a possible indirect defense against spider mites. *Oecologia*, 2006, 147: 3, 455—460.
- [103] Farmer E E, Ryan C A. Interplant communication airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant-leaves. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1990, 87, 7713—7716.
- [104] Tscharntke T, Thiessen S, Dolch R, *et al.* Herbivory, induced resistance, and interplant signal transfer in *Alnus glutinosa*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2001, 29, 1025—1047.
- [105] Ruther J, Furstenu B. Emission of herbivore-induced volatiles in absence of a herbivore-response of *Zea mays* to green leaf volatiles and terpenoids. *Zeitschrift fur Naturforschung*, 2005, 60, 743—756.
- [106] Putten W H, van der, Vet L E M, *et al.* Linking above- and belowground multitrophic interactions of plants, herbivores, pathogens, and their antagonists. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, 16, 10, 547—554.
- [107] Dicke M, Dijkman H. Within-plant circulation of systemic elicitor of induced defence and release from roots of elicitor that affects neighbouring plants. (Special issue: Chemical information transfer between wounded and unwounded plants.). *Biochemical Systematics and Ecology*, 2001, 29, 1075—1087.
- [108] Chamberlain K, Guerrieri E, Pennacchio F, *et al.* Can aphid-induced plant signals be transmitted aerially and through the rhizosphere? (Special issue: Chemical information transfer between wounded and unwounded plants.). *Biochemical Systematics and Ecology*, 2001, 29, 1063—1074.
- [109] Guerrieri E, Poppy G M, Powell W, *et al.* Plant-to-plant communication mediating in-flight orientation of *Aphidius ervi*. *Journal of Chemical Ecology*, 2002, 28, 1703—1715.
- [110] Dolch R, Tscharntke T. Defoliation of alders (*Alnus glutinosa*) affects herbivory by leaf beetles on undamaged neighbours. *Oecologia*, 2000, 125, 504—511.
- [111] Karban R, Maron J, Felton G W, *et al.* Herbivore damage to sagebrush induces resistance in wild tobacco: evidence for eavesdropping between plants. *Oikos*, 2003, 100, 325—332.
- [112] Almeras E, Stolz S, Vollenweider S, *et al.* Reactive electrophile species activate defense gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Journal*, 2003, 34, 202—216.
- [113] Weber H, Chetelat A, Reymond P, *et al.* Selective and powerful stress gene expression in *Arabidopsis* in response to malondialdehyde. *Plant Journal*, 2004, 37, 877—888.
- [114] Bate N J, Rothstein S J. C6-volatiles derived from the lipoxygenase pathway induce a subset of defense-related genes. *Plant Journal*, 1998, 16, 561—569.
- [115] Yan Z G, Wang C Z. Wound-induced green leaf volatiles cause the release of acetylated derivatives and a terpenoid in maize. *Phytochemistry*, 2006, 67, 34—42.
- [116] Engelberth J, Alborn H T, Schmelz E A, *et al.* Airborne signals prime plants against insect herbivore attack. *Proceedings of National Academy Science of the United States America*, 2004, 101, 1781—1787.
- [117] Kessler A, Halitschke R, Diezel C, *et al.* Priming of plant defense responses in nature by airborne signaling between *Artemisia tridentata* and *Nicotiana attenuata*. *Oecologia*, 2006, 148, 280—292.
- [118] Kost C, Heil M. Priming of indirect defences. *Ecology Letters*, 2006, 9, 813—817.
- [119] James D G. Further field evaluation of synthetic herbivore-induced plant volatiles as attractants for beneficial insect. *Journal of Chemical Ecology*, 2005, 31, 481—495.
- [120] James D G, Grasswitz T R. Synthetic herbivore-induced plant volatiles increase field captures of parasitic wasp. *Biocontrol*, 2005, 50, 871—880.
- [121] Lou Y G, Du M H, Turlings T C J, *et al.* Exogenous application of jasmonic acid induces volatile emission in rice and enhances parasitism of *Nilaparvata lugens* eggs by the parasitoid *Anagrus nilaparvatae*. *Journal of Chemical Ecology*, 2005, 31, 1985—2002.
- [122] James D G, Price T S. Field-testing of methyl salicylate for recruitment and retention of beneficial insects in grapes and hops. *Journal of Chemical Ecology*, 2004, 30, 1613—1628.

参考文献:

- [53] 周卫, 汪洪. 植物钙吸收、转运及代谢的生理和分子机制. *植物学通报*, 2007, 24, 762—778.