

## 专题介绍 Special Topics

## 植食性昆虫诱导的挥发物及其在植物通讯中的作用

彭金英 黄勇平\*

中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所环境生物学和分子生态学实验室, 上海 200032

## The Plant Volatile Induced by Herbivore and Its Function in Plant-plant Communication

PENG Jin-Ying, HUANG Yong-Ping\*

Laboratory of Environmental and Molecular Biology, Institute of Plant Physiology and Ecology, Shanghai Institutes for Biological Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China

**提要** 正常健康植株的挥发物代谢维持在基底水平, 当遭到昆虫取食时, 植物释放出特定的挥发物, 用来招引害虫的天敌, 还能诱导邻近植株产生防御反应。文章就此问题的研究进展作了介绍。

**关键词** 植食性昆虫; 植物挥发物; 诱导性防御反应

植物与植食性昆虫在长期进化过程中不断地相互作用, 彼此间形成了多种互相适应和防御的机制<sup>[1]</sup>。对于植食性昆虫的取食, 植物的防御反应大体上分为直接防御和间接防御。前者可以是组成性的, 即植物本身所固有的, 如对潜在攻击者的物理结构屏障和储存有毒化合物; 后者即为诱导性的防御体系, 如防御蛋白和次生代谢物的合成。诱导性的防御涉及到大量挥发性化合物的合成和释放, 这些挥发物作为引诱剂招引害虫的天敌, 从而减少植食性昆虫的危害<sup>[2]</sup>, 它涉及到植物、植食性昆虫和天敌三者之间复杂的相互关系, 即所谓的三级营养关系。此外, 在植物间的相互通讯中, 植物的间接防御反应也是起作用的<sup>[3]</sup>。

### 1 植食性昆虫诱导的植物挥发物的组成及影响因素

一般而言, 正常健康植株的挥发物代谢均维持在基底水平上, 这些挥发物贮存在特化的腺体或香毛簇(trichomes)中。机械损伤和昆虫取食均会诱导植物主动合成并释放一些新的挥发物组分, 其中主要是萜类化合物, 包括单萜、倍半萜、芳香族化合物、含氮化合物以及绿叶挥发物<sup>[4]</sup>。化合物的这种释放模式已经在多种植物(包括多年生的植物和温室里培养的蔬菜)的分析中得到证

实<sup>[5]</sup>。不同植物-昆虫体系所释放出的挥发物不尽相同, 损伤植株释放的化合物组成成分与植物品种和取食它的昆虫种类有直接关系<sup>[6]</sup>。总体说来, 植食性昆虫诱导的植物挥发物的成分受以下几种情况的影响: (1) 植食性昆虫的种类、口器类型、为害程度及其发育阶段等; (2) 植物种类、基因型、发育阶段、受害部位、受害程度、受害持续时间等; (3) 环境压力如光照度、季节变化、水分等<sup>[7]</sup>。

### 2 来自于昆虫的诱导植物挥发性化合物产生的主要因子

研究发现, 多种因子都能够诱导植物产生挥发性化合物。其中机械损伤、昆虫取食、病原菌侵害是其中的主要因子。但是, 植食性昆虫诱导的挥发物组成和作用效果明显不同于机械损伤诱导的植物挥发物。Bouwmeester等<sup>[8]</sup>发现, 利马豆(lima bean, *Phaseolus lunatus*)的倍半萜合成酶(参与挥发物合成的一种酶)在二点叶螨取食时表达为上调, 但机械损伤不能诱导其上调。同样, Halitschke等<sup>[9]</sup>报道, 反式- $\beta$ -罗勒烯(*trans*- $\beta$ -

收稿 2005-02-01 修定 2005-07-05

资助 中国科学院知识创新工程项目(KSCX1-SW-02-03)。

\*通讯作者(E-mail: yongping@sippe.ac.cn, Tel: 021-54924047)。

ocimene)、顺式- $\alpha$ -香柠檬烯(*cis*- $\alpha$ -bergamotene)、里那醇(linalool)等挥发物的释放,受昆虫取食和其口腔分泌物诱导,但不受机械伤害的诱导。也有一些研究报道,植食性昆虫取食和机械损伤处理诱导的挥发物在组成成分上存在差异<sup>[10]</sup>。另外,尽管机械损伤诱导的挥发物也能影响昆虫的行为,但这些变化持续的时间明显短于植食性昆虫诱导所持续的时间<sup>[11]</sup>。机械损伤的植物和受植食性昆虫危害而产生的植物挥发物在组成和作用效果上产生的差别则是由于昆虫唾液腺和反刍液中诱导物的存在<sup>[12]</sup>,将昆虫的唾液或反刍液涂抹到损伤的植物组织上即会产生与昆虫取食相同的挥发物释放模式<sup>[9]</sup>。迄今为止,已经从两种植食性昆虫的口腔分泌物中分离、鉴定出两种能诱导机械损伤植物释放类似于虫害诱导物的化学诱导物(elicitor)。

**2.1 Volicitin** Volicitin [*N*-(17-hydroxylinolenyl)-*L*-glutamine] 是一种植物挥发物诱导子,是由 Turlings 等<sup>[13]</sup>从甜菜夜蛾幼虫(*Spodoptera exigua*)的口腔分泌物中分离出的一种化合物。它由两个主要功能团组成:亚麻酸部分来自植物,谷氨酰胺部分来自昆虫,最后在昆虫的口腔中合成完整的volicitin。将纯化的volicitin涂抹到玉米植株上诱导释放的挥发物能够吸引寄生蜂(*Cotesia marginiventris*),它与由甜菜夜蛾取食所吸引的寄生蜂种类相同。同时,研究还发现,寄主植物能够识别volicitin,并可以通过引发防御性挥发物的合成对其作出反应,但调节这些途径的信号机制尚不清楚。近来,Shen 等<sup>[14]</sup>从玉米中克隆了一个倍半萜环化酶 *Stc1* 基因,发现它可以被甜菜夜蛾取食,且其唾液可以诱导产生 volicitin。用基因敲除方法进一步证明 *Stc1* 参与倍半萜类挥发物——萜的合成。另外,还确定了一个来自玉米的 volicitin 应答基因 *Igl*,它参与编码一个合成吲哚的酶<sup>[15]</sup>。这两个基因的表达既能为 volicitin 和昆虫取食激活,也能为机械损伤激活。除了作为挥发物的诱导物之外,Paré 和 Tumlinson<sup>[16]</sup>认为 volicitin 在昆虫的生活史中可能还有其它未知的功能。

**2.2  $\beta$ -糖苷酶( $\beta$ -glucosidase)** 在昆虫口腔中得到

鉴定的另一种挥发物诱导因子是来自大菜粉蝶(*Pieris brassicae*)的 $\beta$ -糖苷酶<sup>[17]</sup>。它与 volicitin 的不同之处在于由大菜粉蝶独立合成。当将 $\beta$ -糖苷酶施加到甘蓝叶上时,能够诱导释放出和昆虫本身取食同样的挥发物,两种处理都能够吸引寄生蜂。最近鉴定的一个 $\beta$ -糖苷酶蛋白基因 *SLW3* 也是由昆虫取食所诱导<sup>[18]</sup>,表明植物编码的糖苷酶在这个信号传导过程中可能发挥一定作用。这些实验用的都是大菜粉蝶的反刍液,Felton 和 Eichenseer<sup>[12]</sup>认为,这些反刍液中可能包含正常昆虫取食时并不存在于其唾液中的成分。Spiteller 等<sup>[19]</sup>则认为来自于昆虫的肠道微生物可能参与植物挥发物的诱导物的合成。目前,对植食性昆虫口腔分泌物的成分了解甚少,唾液中是否还存在其它诱导物或对挥发物释放起作用的某些物质尚待研究。

### 3 植食性昆虫诱导的挥发物在植物个体间通讯中的作用

植食性昆虫诱导的挥发物作为植食性昆虫的捕食者和寄生物的引诱剂,具有调节植物-植食性昆虫-天敌三者关系的作用<sup>[20,21]</sup>。此外,植食性昆虫诱导的挥发物还能够诱导邻近植株的叶片产生诱导性防御反应<sup>[2]</sup>。这方面的研究是目前植物防御反应研究领域的一个热点<sup>[22]</sup>。但自从80年代第1个相关报道发表以来,化学信息在受伤和未受伤植物间相互关系中的作用一直存在争议<sup>[23,24]</sup>。有些研究并未发现受伤植物和未受伤植物间有信息传递<sup>[25,26]</sup>,而大量的研究则支持受伤植物和未受伤植物间有信息传递的假说<sup>[27-32]</sup>。多数研究结果表明,无论是在实验室研究还是田间实验中,无论是草本植物还是木本植物,都有防御信息的交流,而这种信息传递的介质则是受伤植物释放出的挥发性化合物。

**3.1 调节植物间通讯的信号化合物** 植物在受到植食性昆虫攻击后会释放出大量的挥发性化合物,目前认为,有两种挥发性信号化合物与植物间的通讯密切相关。

**3.1.1 茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MeJA)** Farmer 和 Ryan<sup>[29]</sup>证明,从修剪的山艾(sagebrush, *Artemisia tridentate*)释放出的 MeJA 在邻近的番茄

中诱导了蛋白酶抑制因子(proteinase inhibitor, PI)的合成,与化学合成的外源 MeJA 有相同的效应。但番茄和山艾在田间并不同时出现,故这项研究尚缺乏生态学意义。但 Karban 等<sup>[32]</sup>在另一项田间实验中同样发现受伤的山艾附近未受伤的野生烟草植株受昆虫的取食明显减少,这表明 MeJA 可能参与了信号的传递过程。阻断两者之间的土壤联系并不影响实验结果,但阻断空气联系则影响实验结果。这证明 MeJA 很可能作为信号物质参与了植物个体间的信息交流。MeJA 是脂肪酸或十八烷在代谢途径中生物合成的产物,可被植食性昆虫取食诱导。反之,茉莉酸(jasmonic acid, JA)和 MeJA 又能在植物体内或者人工培养的组织中诱导各种生物防御反应,且 MeJA 的挥发性能加强其在空气中的传播能力。

**3.1.2 水杨酸甲酯(methyl salicylate, MeSA)** 来自于苯丙氨酸裂解酶(phenylalanine ammonialyase, PAL)途径的 MeSA 是植物内部另外一种胁迫信号分子。最初发现 MeSA 可以阻止蚜虫在植物上繁殖<sup>[33]</sup>,并吸引植食性昆虫和螨的捕食者。研究者推测这种挥发性的甲酯可能对植物的地上部位也有影响。随后的研究证明,MeSA 是植物抗病的一种空气传播信号<sup>[34]</sup>。

由于植物缺少迅速记录刺激信号的神经系统,所以确定从受伤植株释放出的对邻近植物产生影响的挥发物信号有技术上的困难。但昆虫一般能有效地利用外部信号,因此昆虫的神经电生理常被认为是确定通过空气传播植物信号的一种方法<sup>[35]</sup>。有可能昆虫会利用这个优势,借助其能有效利用外部信号的特性来获取植物的状态信息,或者是避免植物受与其竞争的植食性昆虫取食,并寻觅合适的取食环境或发现潜在的危险<sup>[36]</sup>。

**3.2 植物间反应的差异性** 所有植物种类的受伤植株和未受伤植株间是否都有信息传递是一个重要问题。例如,多年生的树木比一年生的草本植物更频繁地暴露给植食性昆虫。因此,有假说认为相对于树木来说,草本植物对邻近植物化学信息的应答表现得更为敏感<sup>[37]</sup>。此外,有关植物与植物间通过化合物进行信息交流的研究常常局限于同一个种间<sup>[32]</sup>。所以,尚缺少充足的理由说明植物不能利用来自异种受伤植物的化学信息。研究发

现,来自于同一个科的两种植物间也存在着防御信息的传递,只是这种传递有种的专一性,即同种植物间的信号强度要比异种植物间大<sup>[38]</sup>。

#### 4 与植食性昆虫诱导的植物挥发物有关的信号途径

调控挥发物合成的信号是非常复杂的。在利马莢中,十八烷途径的早期中间体和晚期中间体都能诱导挥发物的合成,但不同的中间体诱导的挥发物种类不同。早期中间体包括亚麻酸(linolenic acid)和邻苯二胺(12-oxo-phytodienoic acid, OPDA),可诱导双萜类化合物的合成,而 JA 则可诱导单萜和倍半萜的合成<sup>[39]</sup>。Ozawa 等<sup>[40]</sup>报道,将 JA 施加到离体的利马莢叶片上后,散发出的挥发物无论在性质上还是数量上都类似于被甜菜夜蛾和普通夜蛾(*Mythimna seperata*)取食诱导的挥发物,但利马莢在二点叶螨(*Tetranychus urticae*, two-spotted spider mite)取食时产生的挥发物和 JA 诱导产生的挥发物不同,只有施加 MeSA 或者先施加 JA 再施加 MeSA 才能获得昆虫取食诱导的挥发物。研究者认为,利马莢中存在昆虫专一性挥发物的诱导途径,植物对昆虫的反应是通过 JA 代谢的途径调节的;但利马莢对二点叶螨的反应则是由 JA 和 SA 代谢的途径共同调节的<sup>[40]</sup>。另外还有一种可能性,即二点叶螨诱导的挥发物合成是单独由 SA 代谢途径控制的。

昆虫诱导的挥发物信号的复杂性在 Dicke 等<sup>[6]</sup>的研究中得到进一步证实。他们观察到,经外源 JA 处理的利马莢叶片释放出的挥发物能吸引二点叶螨的专一性捕食者。但当让这些捕食者在 JA 诱导的挥发物和二点叶螨诱导的挥发物之间作出选择时,它们明显表现出对二点叶螨为害的植物所释放出的挥发物的偏爱。因此,目前还不能确切说明哪一种途径决定了昆虫诱导的挥发物的释放,很有可能是由一个复杂的信号网络调节的。

Thaler<sup>[41]</sup>在野外实验中发现,番茄叶片施加外源 JA,能够同时诱导对甜菜夜蛾幼虫的直接和间接防御反应。与未施加 JA 的番茄叶片相比,用 JA 处理的植物诱导的直接防御反应表现为一些已知的通过十八烷途径诱导产生的防御蛋白活性的增加以及幼虫发育速率的降低。与那些寄生在未作

处理的植物上的幼虫相比, 寄生在处理过的植物以及邻近植物上的幼虫更容易遭到寄生蜂的攻击。这一实验结果显示JA参与调节直接和间接防御反应。尽管这些试验结果显示了JA作为一种生物控制因子所发挥的作用, 但还不清楚内源性JA在番茄、甜菜夜蛾与棉铃虫之间的三级营养关系的间接防御反应中是否起作用。应用这个体系以及目前已有的JA和SA有缺陷或不敏感的突变体进行研究, 可能有助于为进一步认识这些信号分子在间接防御反应中的价值提供参考。

## 5 结语

虫害诱导植物释放挥发物涉及一个复杂的生理生化过程, 阐明其中的机制需要昆虫学家、植物生理学家和分子生物学家的通力合作。今后, 应进一步研究植食性昆虫的诱导物、植物个体内和个体间的信号传递物以及植物细胞内的信号传递途径。这不仅有助于阐明昆虫与植物的协同进化、深入了解昆虫与植物间相互关系, 还能为治理害虫的工作提供参考。

## 参考文献

- 1 钦俊德, 王琛柱. 论昆虫与植物的相互作用和进化的关系. 昆虫学报, 2001, 44(3): 360~365
- 2 Dicke M. Evolution of induced indirect defense of plants. In: Tollrian R, Harvell C (eds). The Ecology and Evolution of Inducible Defenses. Princeton: Princeton University Press, 1999. 62~68
- 3 Arimura G, Ozawa R, Horiuchi J et al. Plant-plant interactions mediated by volatiles emitted from plants infested by spider mites. Biochem Syst Ecol, 2001, 29: 1049~1061
- 4 Paré PW, Tumlinson JH. *De novo* biosynthesis of volatiles induced by insect herbivory in cotton plants. Plant Physiol, 1997, 114: 1161~1167
- 5 Markovic I, Norris DM, Phillips JK et al. Volatiles involved in the non-host rejection of *Fraxinus pennsylvanica* by *Lymantria dispar* larvae. J Agr Food Chem, 1996, 44: 929~935
- 6 Dicke M, Gols R, Ludeking D et al. Jasmonic acid and herbivory differentially induce carnivore-attracting plant volatiles in lima bean plants. J Chem Ecol, 1999, 25: 1907~1922
- 7 Hartmann T. Diversity and variability of plant secondary metabolism: a mechanistic view. Ent Exp Appl, 1996, 80: 177~188
- 8 Bouwmeester HJ, Verstappen FWA, Posthumus MA et al. Spider mite-induced (3S)-(E)-nerolidol synthase activity in cucumber and lima bean. The first dedicated step in acyclic C11-homoterpene biosynthesis. Plant Physiol, 1999, 121: 173~180
- 9 Halitschke R, Kessler A, Kahl J et al. Ecophysiological comparison of direct and indirect defenses in *Nicotiana attenuata*. Oecologia, 2000, 124: 408~417
- 10 De Moraes CM, Lewis WJ, Paré PW et al. Herbivore infested plants selectively attract parasitoids. Nature, 1998, 393: 570~573
- 11 van Loon JJA, de Vos EW, Dicke M. Orientation behaviour of the predatory hemipteran *Perillus bioculatus* to plant and prey odours. Entomol Exp Appl, 2000, 96: 51~58
- 12 Felton GW, Eichenseer H. Herbivore saliva and its effects on plant defense against herbivores and pathogens. In: Agrawal AA, Tuzun S, Bent E (eds). Induced Plant Defenses Against Pathogens and Herbivores: Biochemistry, Ecology, and Agriculture. St Paul, Minnesota: American Phytopathological Society Press, 1999. 19~36
- 13 Turlings TCJ, Mc Call PJ, Alborn HT et al. An elicitor in caterpillar oral secretions that induces corn seedlings to emit chemical signals attractive to parasitic wasps. J Chem Ecol, 1993, 19: 411~425
- 14 Shen BZ, Zheng ZW, Dooner HK. A maize sesquiterpene cyclase gene induced by insect herbivory and volicitin: Characterization of wild-type and mutant alleles. Proc Natl Acad Sci USA, 2000, 97: 14807~14812
- 15 Frey M, Stettner C, Paré PW et al. An herbivore elicitor activates the gene for indole emission in maize. Proc Natl Acad Sci USA, 2000, 97: 14801~14806
- 16 Paré PW, Tumlinson JH. Plant volatiles as a defense against insect herbivores. Plant Physiol, 1999, 121: 325~332
- 17 Mattiacci L, Dicke M, Posthumus MA.  $\beta$ -glucosidase: an elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host-searching parasitic wasps. Proc Natl Acad Sci USA, 1995, 92: 2036~2040
- 18 van de Ven WTG, LeVesque CS, Perring TM et al. Local and systemic changes in squash gene expression in response to silverleaf whitefly feeding. Plant Cell, 2000, 12: 1409~1424
- 19 Spiteller D, Dettner K, Boland W. Gut bacteria may be involved in interactions between plants, herbivores and their predators: Microbial biosynthesis of *N*-acylglutamine surfactants as elicitors of plant volatiles. Biol Chem, 2000, 381: 755~762
- 20 Dicke M, Takabayashi J, Posthumus MA 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
- 21 Maeda T, Takabayashi J, Yano S et al. Effects of light on the tritrophic interaction between kidney bean plants, two-spotted spider mites and predatory mites, *Amblyseius womersleyi* (Acari Phytoseiidae). *Exp Appl Acarol*, 2000, 24: 415~425
- 22 Mallik AU, Romeo JT. Special issue: allelopathy. *J Chem Ecol*, 2000, 26: 2007~2241
- 23 Baldwin IT, Schultz JC. Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants. *Science*, 1983, 221: 277~279
- 24 Fowler SV, Lawton JH. Rapidly induced defenses and talking trees: the devil's advocate position. *Amer Nat*, 1985, 126: 181~195
- 25 Myers JH, Williams KS. Does tent caterpillar attack reduce the food quality of red alder foliage? *Oecologia*, 1984, 62: 74~79
- 26 Preston CA, Lewandowski C, Enyedi AJ et al. Tobacco mosaic virus inoculation inhibits wound-induced jasmonic acid-mediated responses within but not between plants. *Planta*, 1999, 209: 87~95
- 27 Zeringue Jr HJ. Changes in cotton leaf chemistry induced by volatile elicitors. *Phytochemistry*, 1987, 26: 1357~1360
- 28 Dicke M, Sabelis MW, Takabayashi J et al. Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: prospects for application in pest control. *J Chem Ecol*, 1990, 16: 3091~3118
- 29 Farmer EE, Ryan CA. Interplant communication: airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1990, 87: 7713~7716
- 30 Bruin J, Dicke M, Sabelis M. Plants are better protected against spider-mites after exposure to volatiles from infested conspecifics. *Experientia*, 1992, 48: 525~529
- 31 Dolch R, Tschardt T. Defoliation of alders (*Alnus glutinosa*) affects herbivory by leaf beetles on undamaged neighbours. *Oecologia*, 2000, 125: 504~511
- 32 Karban R, Baldwin IT, Baxter KJ et al. Communication between plants: induced resistance in wild tobacco plants following clipping of neighboring sagebrush. *Oecologia*, 2000, 125: 66~71
- 33 Pettersson J. Winter host component reduces colonization by bird-cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphididae), and other aphids in cereal fields. *J Chem Ecol*, 1994, 20: 2565~2574
- 34 Shulaev V. Airborne signalling by methyl salicylate in plant pathogen resistance. *Nature*, 1997, 385, 718~721
- 35 Chamberlain K. Plant signalling and induced defense in insect attack. *Mol Plant Pathol*, 2000, 1: 67~72
- 36 Li X, Schuler MA, Berenbaum MR. Jasmonate and salicylate induce expression of herbivore cytochrome P450 genes. *Nature*, 2002, 419: 712~715
- 37 Herms DA, Mattson WJ. The dilemma of plants: to grow or to defend. *Quart Rev Biol*, 1992, 67: 283~335
- 38 Peng JY, Li ZH, Xiang H et al. Preliminary studies on differential defense responses induced during plant communication. *Cell Res*, 2005, 13: 187~192
- 39 Koch T, Krumm T, Jung V et al. Differential induction of plant volatile biosynthesis in the lima bean by early and late intermediates of the octadecanoid signaling pathway. *Plant Physiol*, 1999, 121: 153~162
- 40 Ozawa R, Arimura G, Takabayashi J et al. Involvement of jasmonate- and salicylate-related signaling pathways for the production of specific herbivore-induced volatiles in plants. *Plant Cell Physiol*, 2000, 41: 391~398
- 41 Thaler JS. Jasmonate-inducible plant defences causes increased parasitism of herbivores. *Nature*, 1999, 399: 686~688