

跨膜Ca²⁺和H⁺离子流参与里那醇诱导的拟南芥中抗虫防御反应

张瑞鑫^{1,2}, 高海波³, 闫素丽^{1,2}, 张婷^{1,2}, 刘蕾^{1,2}, 沈应柏^{1,2,*}

北京林业大学¹生物科学与技术学院, ²林木育种国家工程实验室, 北京100083; ³临沂大学生命科学学院, 山东临沂276002

摘要: 里那醇可诱导植物产生防御物质从而阻止昆虫及病原菌的伤害。本文以拟南芥植株为材料, 研究了里那醇对小菜蛾取食选择性的影响, 测定了里那醇处理下小菜蛾生长量及存活率。采用非损伤微测技术分别检测了里那醇熏蒸及未熏蒸拟南芥对小菜蛾口腔分泌物及里那醇瞬时处理的植株叶片跨膜Ca²⁺和H⁺流的变化。结果表明, 小菜蛾幼虫对里那醇熏蒸处理的植株选择性较差, 用里那醇熏蒸后的拟南芥植株喂养小菜蛾幼虫, 幼虫的生长量及存活率均低于对照组。小菜蛾口腔分泌物和里那醇熏蒸处理均导致拟南芥叶组织跨膜Ca²⁺和H⁺离子迅速外流, 且小菜蛾口腔分泌物的作用更大。而对照中Ca²⁺和H⁺离子流整体均无明显变化。研究结果证明里那醇作为防御信号参与了拟南芥对昆虫的防御反应, 叶组织跨膜Ca²⁺和H⁺离子流变化可能是拟南芥识别昆虫口腔分泌物与里那醇两种不同刺激的初始信号。

关键词: 里那醇; 离子流; 抗虫性; 小菜蛾

Transmembrane Calcium and Hydrogen Ion Flux Involved in Insect-Resistant Defense Induced by Linalool in *Arabidopsis thaliana* L.

ZHANG Rui-Xin^{1,2}, GAO Hai-Bo³, YAN Su-Li^{1,2}, ZHANG Ting^{1,2}, LIU Lei^{1,2}, SHEN Ying-Bai^{1,2,*}

¹College of Biological Sciences and Technology, ²National Engineering Laboratory for Tree Breeding, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; ³College of Life Sciences, Linyi University, Linyi, Shandong 276002, China

Abstract: It is documented that linalool would induce plants to produce defense substances to prevent the harm from insects and pathogens. To analyze the early events and effects on the performances on herbivorous insects caused by linalool, *Arabidopsis thaliana* and *Plutella xylostella* were used as materials and net ion fluxes of H⁺ and Ca²⁺, as well as selectivity, growth rate, survival rate of *P. xylostella* feeding on *Arabidopsis* seedlings with or without linalool fumigating were analyzed. The results indicated that effluxes of Ca²⁺ and H⁺ were rapidly induced by linalool exposure and insect oral secretions whereas insect oral secretions resulted in stronger effects. Performances of *P. xylostella* were affected by linalool fumigating and lower selection, growth and survival rate were observed on linalool fumigated seedlings. Therefore, linalool might participate in insect resistance as defense substances, Ca²⁺ and H⁺ flux change might be primal signals in the insect-resistant defense induced by linalool in *Arabidopsis*.

Key words: linalool; ion flux; insect resistance; *Plutella xylostella*

陆地植物与昆虫在地球上共存了4亿多年。在这段时期, 它们从生化到基因水平协同进化, 互利共生。昆虫为植物传粉, 植物抵御昆虫取食。根据协同进化理论的研究, 一种植物被至少一种以上昆虫取食的现象非常普遍(Ehrlich和Raven 1964)。故植物如何抵御昆虫取食逐渐成为研究热点。研究表明, 植物采取多种策略避免被昆虫取食, 例如形态特征的改变和防御物质的产生。并通过这些特性的改变, 影响昆虫取食行为(昆虫取食选择性和取食行为等)和昆虫生长特性(生长率和繁殖速率等)(Fürstenberg-Hägg等2013)。Arimura等(2004)对百脉根(*Lotus japonicus*)和De Moraes等

(2001)对烟草(*Nicotiana tabacum*)的研究表明, 植物能够区别昆虫取食与机械损伤, 且昆虫口腔分泌物能够引起比普通机械损伤更为强烈的反应。

里那醇是一种存在于多种植物中、带有芬芳气味的单萜烯醇, 最先从薰衣草和马郁兰散发出的混合气体中分离得到(Raguso和Pichersky 1999)。对拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的研究表明, 拟南芥含有蒎烯、柠檬烯、月桂烯、罗勒烯和里那醇

收稿 2013-12-02 修定 2014-01-24

资助 国家自然科学基金(31270655和30871727)和高等学校博士学科点专项科研基金(20090014110014)。

* 通讯作者(E-mail: ybshen@bjfu.edu.cn; Tel: 010-62336563)。

等挥发物成分(Chen等2003; D'Auria和Gershenzon 2005)。里那醇与其他单萜类物质还广泛存在于真菌、桉柏或刺柏属植物、双子叶植物及单子叶植物中,在花、树皮、叶片等器官中均有分布。里那醇不仅可以吸引昆虫授粉,还可以诱导植株产生防御物质抵御昆虫的取食及病原菌的侵染(Carrau等2005),并作为植株间信号物质参与了植物个体间的信号传递(van Schie等2007; Aharoni等2006)。但里那醇作为信号分子在植物防御反应中的作用机理还缺乏深入研究。

植物被昆虫取食后的早期信号事件包括:细胞质膜电势改变、胞内 Ca^{2+} 浓度改变和 H_2O_2 产生(Mithöfer和Boland 2008)。植物细胞通过膜系统上的各种离子通道、离子载体和离子泵等实现对离子的吸收与运转。实验证明,银杏(*Ginkgo biloba*)通过细胞质膜电位变化和 Ca^{2+} 等早期信号感知虫害(Mohanta等2012)。马铃薯(*Solanum lycopersicon*)对周围环境中挥发物的感知与细胞质膜电位和胞质 Ca^{2+} 流相关(Zebelo等2012)。 Ca^{2+} 通道被证明在高等植物的多种信号传递过程中起重要作用,参与芽的形成、极性生长、气体交换调控、与光和激素调控的生长发育等过程。 Ca^{2+} 作为第二信使分子,参与植物抗逆、抗病及生长发育等多种信号转导过程。胞质内游离 Ca^{2+} 的分布及转移是产生细胞 Ca^{2+} 信号的基础。 Ca^{2+} 从胞外或胞内“钙库”流入细胞质是通过细胞膜系统上多种类型钙通道活性的调控来实现。已经证明蒙古沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*)细胞经MeJA瞬时处理后,胞内 Ca^{2+} 库中 Ca^{2+} 释放和 H^+ 内流是沙冬青细胞产生防御反应的早期信号事件(高海波2012)。 H^+ 转运体是一种在膜上以多种形式存在的转运蛋白,如 Na^+/H^+ 逆向转运体、 H^+ -ATP酶和 $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^+$ 逆向转运体等(黄萍等2007)。对细胞质膜动作电位的产生及其下游信号的激活以及胞内外各离子交换等起着至关重要的作用。这些信号事件通过与下游的激酶及植物激素信号相互作用,调节相应防御基因的表达,最终导致植物产生防御反应(Maffei等2007)。

非损伤微测技术(non-invasive micro-test technique, NMT)是一种可以无损伤实时监测跨膜离子浓度、流速等信息的生物活体检测技术。本实验利用该项技术活体监测了里那醇熏蒸和昆虫口腔分泌物处理后,拟南芥叶片 Ca^{2+} 和 H^+ 流的变化,揭

示了跨膜 Ca^{2+} 和 H^+ 离子流在里那醇诱导的防御反应中的作用。

材料与方 法

1 材料准备

1.1 拟南芥培养

取野生型(Col-0)拟南芥(*Arabidopsis thaliana* L.)种子于离心管中,加入适量水放置于4℃冰箱中萌发春化24 h。将培养土、蛭石、珍珠岩按1:1:1的量混匀,置于高压灭菌锅中,温度为121℃、压力为1 MPa条件下灭菌30 min。把萌发后的种子播种在分装好的培养土中,置于拟南芥培养箱。培养条件为温度18℃、湿度65%、光周期9 h/15 h。培养2周后分株移栽于大花盆中。

1.2 小菜蛾口腔分泌物提取

在冰浴上用毛细管吸取小菜蛾(*Plutella xylostella* L.)口腔分泌物后,于低温高速离心机4℃、560×g条件下离心4 min,离心后取上清液,每10 μL进行分装。分装后的昆虫口腔分泌物保存在-80℃超低温冰箱中待用。

2 实验处理

2.1 拟南芥熏蒸处理

在容积为2 L的玻璃罩中安装一只小风扇,底部扣置于毛玻璃板上。量取16.123 mL里那醇溶解于100 mL酒精,放置于玻璃罩中,终浓度为10 μmol·L⁻¹。打开风扇让其完全挥发,保证玻璃罩内里那醇浓度均一。挑选长势一致的拟南芥10株,放在玻璃罩中,熏蒸处理24 h。

2.2 昆虫选择性实验

实验分为2组,分别剪取3片大小相同的、经里那醇熏蒸的拟南芥叶片,和同样数量的未经那醇熏蒸的拟南芥叶片(对照),交叉对称放置于同一培养皿正中为第1组。为排除里那醇熏蒸的叶片挥发物对小菜蛾幼虫取食行为的影响,另取均未熏蒸的不同对照植株叶片交叉对称放置于另一培养皿正中为第2组。每组5个重复,进行小菜蛾取食选择性试验。

具体方法为在直径为15 cm的培养皿中放2片滤纸,用水将滤纸湿润。将各组拟南芥叶片展开放置于滤纸上。每个培养皿正中放10条小菜蛾幼虫,放置于培养箱中,观察每个叶片上聚集的小菜蛾数量。

3 昆虫生长量、取食量与存活率测定

小菜蛾卵购于河南省济源白云实业有限公司。把虫卵放在洗净晾干后的新鲜结球甘蓝(*Brassica oleracea* L. var. *capitata* L.)叶片上, 放置于昆虫培养箱中[(25±1) °C、湿度80%、光周期10 h/14 h]孵化、培养。分别选取里那醇熏蒸后与未熏蒸(对照)的拟南芥各20棵, 每棵植株放5只刚孵化的幼虫, 饲养7 d。分别称量拟南芥饲养前后、共100只幼虫的体重, 取平均值; 在坐标纸上量取幼虫长度, 取平均值; 统计饲养前后小菜蛾幼虫数量, 计算成活率。

4 离子流测定

用非损伤微测技术(美国杨格公司)测定Ca²⁺和H⁺离子流。在经过硅烷化处理、尖端直径2~4 μm的玻璃微电极(旭月科技有限公司, 北京)尖端灌入约1 mm的相应离子的灌充液(Ca²⁺: 100 mmol·L⁻¹ CaCl₂; H⁺: 15 mmol·L⁻¹ NaCl+40 mmol·L⁻¹ KH₂PO₄, pH 7.0), 然后利用离子选择微电极制作装置在电极尖端灌入相应离子的选择交换剂(Ca²⁺: Sigma-21048; H⁺: Sigma95297); 制作好的电极用氯化银的Ag/AgCl电极固定架与前置放大器连接。测定前先校正电极。Ca²⁺校正液为: 0.05和0.5 mmol·L⁻¹ CaCl₂; H⁺校正液为: pH 5.5和pH 6.5的蒸馏水(用1 mol·L⁻¹ HCl和1 mol·L⁻¹的NaOH调节)。测试液成分均为: 0.5 mmol KCl、0.1 mmol CaCl₂、0.3 mmol MES, pH 6.0。17.92 μL里那醇用100 μL乙醇溶解后, 用测试液稀释为500 μmol·L⁻¹备用。

植物叶组织用胶带固定于塑料培养皿中(直径35 mm, 生友生物技术公司)。加入3 mL测试液平衡30 min后测定。把固好植物材料的培养皿放入非损伤微测系统固定平台, 调节电极与叶肉细胞之间的距离为2~5 μm, 采集频率0.2 Hz。取10 μL小菜蛾口腔分泌物稀释成3 mL备用。首先进行叶肉细胞5 min背景电位测量, 然后分别进行不同处理后, 继续测定30 min。对照组处理为: 加入空白测试液; 250 μmol·L⁻¹里那醇处理组为: 加入3 mL 500 μmol·L⁻¹里那醇, 使测试液中里那醇终浓度为250 μmol·L⁻¹; 昆虫口腔分泌物处理为: 加入3 mL稀释备用的小菜蛾口腔分泌物; 乙醇对照组为: 加入乙醇测试液; 里那醇熏蒸组为: 加入小菜蛾口腔分泌物。除里那醇熏蒸组以里那醇熏蒸处理后的拟南芥叶肉为样品, 其余均以未经熏蒸的野生型拟南芥叶肉细胞为样品。

5 数据分析

数据用美国扬格公司与旭月(北京)科技有限公司联合开发设计的数据分析软件MageFlux进行换算, 然后用Origin Pro软件的积分工具进行整合离子流的计算及统计分析。并计算瞬时处理前后整合离子流差值, 用以反映处理前后整体离子流量变化。

实验结果

1 里那醇熏蒸对小菜蛾取食选择性、生长量、取食量与存活率的影响

将未经任何处理的对照拟南芥叶片分成2组进行小菜蛾取食选择实验, 发现小菜蛾选择率无明显差异。用里那醇熏蒸24 h与对照拟南芥叶片进行选择实验, 发现70%的小菜蛾选择取食未经里那醇熏蒸处理的拟南芥植株, 仅有30%的小菜蛾选择取食里那醇熏蒸处理的植株(图1)。小菜蛾幼虫更偏向取食未经里那醇熏蒸处理的拟南芥植株。

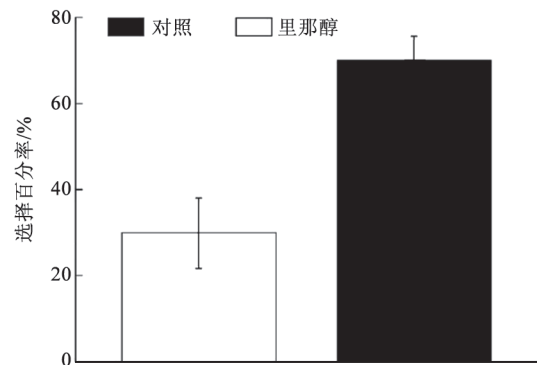


图1 小菜蛾对不同处理拟南芥的取食选择
Fig.1 The feed choice of different treatments of *Arabidopsis* by *P. xylostella*

用各处理拟南芥叶片饲养小菜蛾7 d后发现, 对照拟南芥饲养的小菜蛾幼虫身长和体重的增长率、存活率分别为50.9%、10.3%和93.3%; 而用里那醇熏蒸处理的拟南芥饲养的小菜蛾幼虫各指标依次为16.2%、6.8%和63.3% (图2)。对照组拟南芥饲养的小菜蛾幼虫各指标显著高于里那醇处理组, 差异达到显著水平。

2 里那醇与小菜蛾口腔分泌物对拟南芥叶组织Ca²⁺流的影响

在测试液中加入小菜蛾口腔分泌物, 导致拟

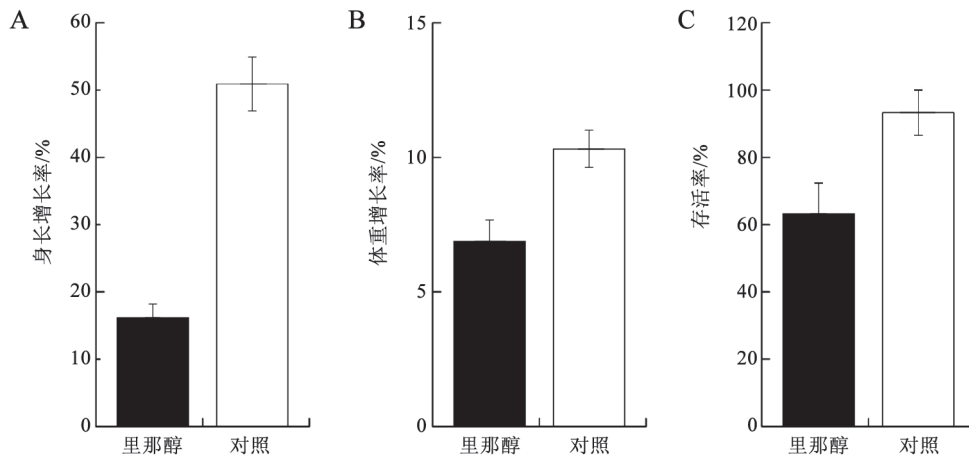
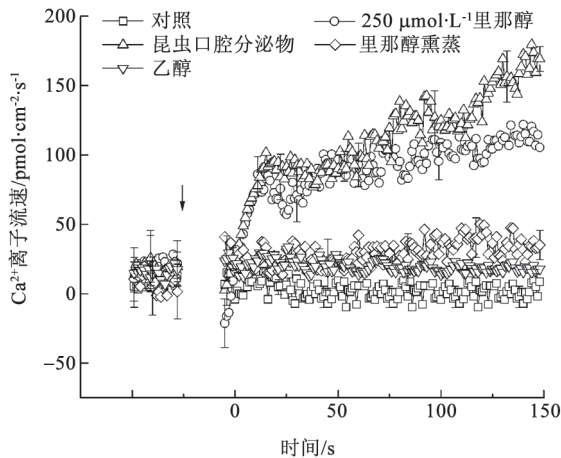


图2 小菜蛾取食里那醇熏蒸植株后的变化

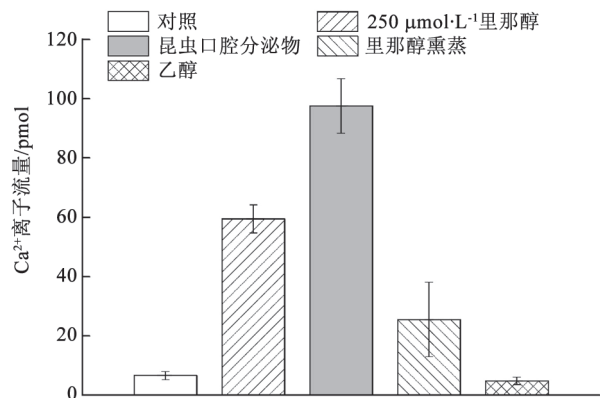
Fig.2 Changes of *P. xylostella* after feeding with different treatments of *Arabidopsis*

南芥叶组织跨膜 Ca^{2+} 流瞬时急剧外流,且流速持续升高(图3)。里那醇熏蒸24 h之后的拟南芥叶组织跨膜 Ca^{2+} 也有一个迅速流外流的过程,但外流速度较昆虫口腔分泌物处理的低。而里那醇熏蒸24 h之后,在测试液中加入昆虫口腔分泌物瞬时处理只引发 Ca^{2+} 轻微外流。对照和加入乙醇测试液的 Ca^{2+} 流均没有显著变化(图3)。

图3 不同处理对拟南芥叶组织 Ca^{2+} 流速的影响Fig.3 Effects of different treatments on transient responses of Ca^{2+} net flux in *Arabidopsis* leaves

箭头指示不同处理试剂加入时间。在所有离子流测量的实验中,离子内流为负值,外流为正值。对照:在未熏蒸拟南芥叶片中加入空白测试液;250 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 里那醇:在未熏蒸拟南芥叶片中加入500 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 里那醇,终浓度为250 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$;昆虫口腔分泌物:在未熏蒸拟南芥叶片中加入小菜蛾口腔分泌物;里那醇熏蒸:在里那醇熏蒸24 h的拟南芥叶片中加入小菜蛾口腔分泌物;乙醇:在未熏蒸拟南芥叶片中加入乙醇测试液。下图同此。

整合离子流也有类似规律(图4),昆虫口腔分泌物处理的 Ca^{2+} 外流量最大,里那醇熏蒸的 Ca^{2+} 外流量次之,里那醇熏蒸24 h后再加入昆虫口腔分泌物处理组 Ca^{2+} 外流量仅高于对照组,对照组和乙醇测试液组 Ca^{2+} 外流量最小。

图4 不同处理对拟南芥叶片 Ca^{2+} 流量的影响Fig.4 Effects of different treatments on integrated flux of Ca^{2+} net flux in *Arabidopsis* leaves

3 里那醇与昆虫口腔分泌物对拟南芥叶肉细胞 H^{+} 流的影响

正常生理条件下,拟南芥叶组织跨膜 H^{+} 流表现为内流。对照和加入乙醇测试液的 H^{+} 流为稳定内流(图5)。其它处理都导致 H^{+} 离子内流速度下降,这可能是各种处理引起 H^{+} 离子不同程度外流,但外流速度没有内流高,总体上表现出 H^{+} 离子内流下降。里那醇熏蒸24 h后,加入昆虫口腔分泌

物, 诱导H⁺瞬时快速外流, 5 s后外流减少, 内流快速增加, 很快达到对照水平。在测试液中加入口腔分泌物, H⁺表现为短时间的的外流增加, 总体表现为内流减少。与加入昆虫口腔分泌物处理的相比, 里那醇熏蒸24 h后, 也导致H⁺离子短暂外流, 总体表现为内流略高(图5)。从H⁺离子整体变化来看, 里那醇及昆虫口腔分泌物均能引起H⁺外流, 昆虫口腔分泌物与里那醇熏蒸共同处理作用最明显。

从整合离子流来看(图6), 4种处理均表现为H⁺内流, 里那醇熏蒸组处理后表现为H⁺轻微外流, 对照组和乙醇测试液组氢离子外流几乎为0, 昆虫口腔分泌物则引起H⁺明显外流。

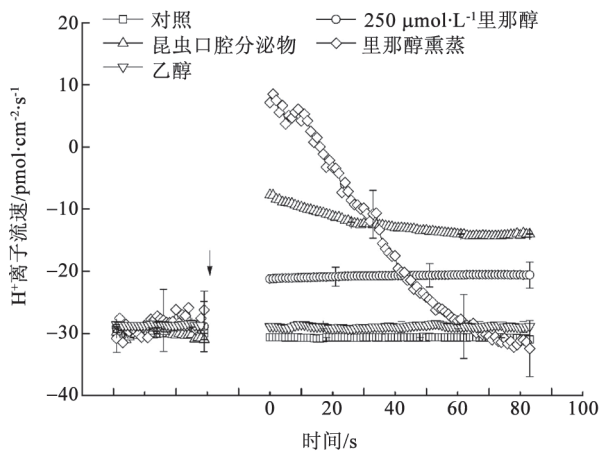


图5 不同处理对拟南芥叶组织H⁺流速的影响

Fig.5 Effects of different treatments on transient responses of H⁺ net flux in *Arabidopsis* leaves

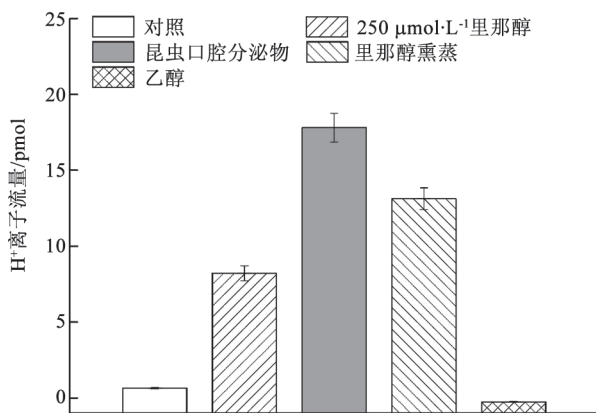


图6 不同处理对拟南芥叶组织H⁺流量的影响

Fig.6 Effects of different treatments on integrated flux of H⁺ net flux in *Arabidopsis* leaves

讨 论

自然界中萜类化合物在植物与环境、植物与植物、植物与昆虫、植物与动物之间的关系中扮演了重要的角色(Pichersky和Gershenson 2002)。植物能够通过识别昆虫口腔分泌物中的激发子成分区分机械损伤和昆虫取食造成的不同损伤, 并释放挥发性有机化合物(volatile organic compounds, VOCs)来实现植物的直接或间接防御(Schmelz等2003)。里那醇作为植物花器官产生的挥发性物质, 具有吸引昆虫传粉的作用。但作为植物体外一种信号物质是否具有诱导植物抗虫的作用, 尚未见报道。本实验表明, 里那醇通过影响昆虫对植物本身取食的选择, “驱逐”昆虫, 从而达到保护自身良好生长的目的。另外, 里那醇还通过降低昆虫的生长速度、提高昆虫死亡率和抑制昆虫体积和体重增长等方式, 抑制天敌生长, 间接减少昆虫对植株本身的损害。里那醇的确可以作为一种昆虫侵害后的防御诱导物质, 参与拟南芥对小菜蛾虫害的防御反应。

植物识别并响应昆虫伤害的能力构成了植物的免疫系统。不同于其它高等生物特异适应性免疫系统, 植物对昆虫的免疫依赖于植物细胞先天的感知“危险”信号的能力, 植物传递危险信号并能够减弱下次伤害(Howe和Jander 2008)。Ca²⁺作为细胞内的第二信使稳定地存在于植物细胞内, 可以传递植物感受到的外界刺激, 并引起下游信号过程的响应, 胞内游离钙离子的增加是植物防御反应的早期关键信号(Lecourieux等2006)。本实验中Ca²⁺在受到昆虫口腔分泌物和里那醇刺激后均表现出短暂迅速内流, 传递给下游信号系统以后外流, 使细胞内外Ca²⁺浓度趋于正常水平, 从而保证细胞正常的生命活性。而经过里那醇提前预处理植株则无明显响应。结果表明, 里那醇预处理后引起植物响应胁迫信号, 已启动植物体内防御反应, 因此当再次受到昆虫口腔分泌物刺激后无明显变化。

H⁺是质膜上多重离子交换通道的离子交换物质, 对维持质膜内正外负的膜电位起至关重要的作用。叶霉菌(*Cladosporium fulvum*)能够增强质膜H⁺-ATPase活性, 依赖于G蛋白介导与质膜结合蛋白的去磷酸化(Xing等1996)。本文实验结果说明,

昆虫口腔分泌物能触发拟南芥叶片细胞产生 H^+ 持续外流,可能对细胞质膜系统上多种离子通道和离子泵的活性产生影响,从而启动下游相关信号系统。然而经过里那醇预处理植株发生了更为迅速的 H^+ 外流和恢复,使内外质子浓度差迅速恢复正常,最终内外 H^+ 流量接近平衡。细胞质膜的去极化与超极化均能激活 Ca^{2+} 离子通道向胞内转运 Ca^{2+} ,通过 Ca^{2+} - H^+ 逆向转运体或 Ca^{2+} -ATPase向胞外转运 Ca^{2+} ,产生细胞内外 Ca^{2+} 浓度差,启动 Ca^{2+} 信号途径(Hetherington和Bravlee 2004),触发下游的防御反应。本实验中,昆虫口腔分泌物刺激和里那醇熏蒸后数秒钟, H^+ 与 Ca^{2+} 流就发生了迅速变化,两种刺激方式 H^+ 和 Ca^{2+} 流反应不同。 H^+ 与 Ca^{2+} 流的快速响应证明跨质膜 H^+ 与 Ca^{2+} 流是拟南芥识别里那醇刺激和启动抗虫防御反应的初始信号。

参考文献

- 高海波(2012). 沙冬青细胞对MeJA处理的初始生理响应. 林业科学, 48 (10): 24~29
- 黄萍, 张富春, 王瑜, 李金耀(2007). 跨膜离子转运蛋白与植物耐盐的分子生物学. 生物技术通报, (2): 1~5
- Aharoni A, Jongsma MA, Tok-Yong Kim, Man-Bok Ri, Giri AP, WVerstappen F, Schwab W, Bouwmeester HJ (2006). Metabolic engineering of terpenoid biosynthesis in plants. *Phytochem Rev*, 5 (1): 49~58
- Arimura G, Ozawa R, Kugimiya S, Takabayashi J, Bohlmann J (2004). Herbivore-induced defense response in a model legume. Two-spotted spider mites induce emission of (E)-beta-ocimene and transcript accumulation of (E)-beta-ocimene synthase in *Lotus japonicus*. *Plant Physiol*, 135 (4): 1976~1983
- Carrau FM, Medina K, Boido E, Farina L, Gaggero C, Dellacassa E, Versini G, Henschke PA (2005). De novo synthesis of monoterpenes by *Saccharomyces cerevisiae* wine yeasts. *FEMS Microbiol Lett*, 243 (1): 107~115
- Chen F, Tholl D, D'Auria JC, Farooq A, Pichersky E, Gershenzon J (2003). Biosynthesis and emission of terpenoid volatiles from *Arabidopsis* flowers. *Plant Cell*, 15 (2): 481~494
- D'Auria JC, Gershenzon J (2005). The secondary metabolism of *Arabidopsis thaliana*: growing like a weed. *Curr Opin Plant Biol*, 8 (3): 308~316
- De Moraes CM, Mescher MC, Tumlinson JH (2001). Caterpillar-induced nocturnal plant volatiles repel conspecific females. *Nature*, 410 (6828): 577~580
- Ehrlich PR, Raven PH (1964). Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18: 586~608
- Fürstenberg-Hägg J, Zagrobelny M, Bak S (2013). Plant defense against insect herbivores. *Int J Mol Sci*, 14: 10242~10297
- Hetherington AM, Brownlee C (2004). The generation of Ca^{2+} signals in plants. *Annu Rev Plant Biol*, 55: 401~427
- Howe GA, Jander G (2008). Plant immunity to insect herbivores. *Annu Rev Plant Biol*, 59: 41~66
- Lecourieux D, Ranjeva R, Pugin A (2006). Calcium in plant defence-signalling pathways. *New Phytol*, 171 (2): 249~269
- Maffei ME, Mithöfer A, Boland W (2007). Before gene expression: early events in plant-insect interaction. *Trends Plant Sci*, 12 (7): 310~316
- Mithöfer A, Boland W (2008). Recognition of herbivory-associated molecular patterns. *Plant Physiol*, 146 (3): 825~831
- Mohanta TK, Occhipinti A, Atsbaha Zebelo S, Foti M, Fliegmann J, Bossi S, Maffei ME, Berteza CM (2012). *Ginkgo biloba* responds to herbivory by activating early signaling and direct defenses. *PLoS One*, 7 (3): e32822
- Pichersky E, Gershenzon J (2002). The formation and function of plant volatiles: perfumes for pollinator attraction and defense. *Curr Opin Plant Biol*, 5 (3): 237~243
- Raguso RA, Pichersky E (1999). A day in the life of a linalool molecule: chemical communication in a plant-pollinator system. Part 1: Linalool biosynthesis in flowering plants. *Plant Species Biol*, 14: 95~120
- Schmelz EA, Engelberth J, Alborn HT, O'Donnell P, Sammons M, Tushima H, Tumlinson JH 3rd. (2003). Simultaneous analysis of phytohormones, phytotoxins, and volatile organic compounds in plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100 (18): 10552~10557
- van Schie CC, Haring MA, Schuurink RC (2007). Tomato linalool synthase is induced in trichomes by jasmonic acid. *Plant Mol Biol*, 64 (3): 251~263
- Xing T, Higgins VJ, Blumwald E (1996). Regulation of plant defense response to fungal pathogens: two types of protein kinases in the reversible phosphorylation of the host plasma membrane H^+ -ATPase. *Plant Cell*, 8 (3): 555~564
- Zebelo SA, Matsui K, Ozawa R, Maffei ME (2012). Plasma membrane potential depolarization and cytosolic calcium flux are early events involved in tomato (*Solanum lycopersicon*) plant-to-plant communication. *Plant Sci*, 196: 93~100