

植物对昆虫不同防御类型及内在联系*

张苏芳 孔祥波 王鸿斌 张真**

(中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所 国家林业局森林保护学重点实验室 北京 100091)

摘要 植物与昆虫在长期的相互作用过程中,形成了复杂的防御体系。这个防御体系在时空方面都涉及多个层次,从而组成多个防御类型。本文首先总结了目前植物防御研究中的热点概念;而后根据文献并综合自己的研究,探讨了不同植物防御类型之间的相互关系,从机理上总结了各种植物防御类型的内在联系;最后,探讨了植物防御研究的发展趋势。本文从不同时空角度探讨了植物防御的概念及其相互关系,以期研究者提供较为全面和深入的理论知识。

关键词 防御类型, 信号通路, 对抗, 平衡

Different strategies of plant resistance to insects and their interactions

ZHANG Su-Fang KONG Xiang-Bo WANG Hong-Bin ZHANG Zhen**

(Key Laboratory of Forest Protection of State Forestry Administration, Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

Abstract Plants have developed sophisticated defense strategies during their long interaction with herbivores. Defense systems evolve at multiple levels in space and time, leading to a variety of defense patterns. Here, we summarize the concepts of different defense patterns. Based on previous research and our work, the mechanisms and interactions between different defense patterns are reviewed. Finally, the trends of plant defense research are discussed. This review comprehensively summarizes current knowledge of plant defenses and may provide useful information for future research.

Key words resistance types, signal pathway, counteract, trade-off

“四月秀萋,五月鸣蜩。八月其获,十月陨箨”,来自《诗经·豳风·七月》的优美诗句,描述了一片虫飞草长、生生不息的自然更替场景,揭示古人对自然的亲近以及对昆虫、植物密切关系的初步认识。而苏轼的“两角徒自长,空飞不负箱。为牛竟何益,利吻穴枯桑”则把天牛对桑树的危害描绘得形象而生动。我国劳动人民在几千年前养蚕伊始既知“养蚕先养桑”,人们对植物和昆虫之间密切关系的关注程度可见一斑。

昆虫和植物都是迄今为止发现的世界上最古老的类群,它们在地球上已经生活了至少3亿多年(Whalley and Jarzembowski, 1981; 钦俊德, 1987)。昆虫数量巨大,约占世界物种总量的60%之多,虽然昆虫纲的29个目中只有9个目以被子

植物为食,但是这9个目包含的物种数量巨大,约有360 000种植食性昆虫,取食一种或者多种植物,占整个昆虫数目的一半;而多达300 000的微管植物,几乎无一例外和昆虫具有相互作用(钦俊德, 1987; Schoonhoven *et al.*, 1998)。在漫长的进化过程当中,这两个类群相互影响、相互适应,形成了复杂的互作关系。

关于昆虫与植物的相互关系,有两种不同的理论。一种理论认为植物能够进行光合作用、自滋营养,昆虫要靠植物提供的生境和食物来存活,因此在植物和昆虫相互作用中,植物占据主导地位,而昆虫是协从者,它们的关系是顺序进化(sequential evolution)(Jermy, 1976, 1993)。然而,更多的研究表明昆虫对植物也具有很大的反作

* 资助项目:中国林科院森林生态环境与保护研究所基本科研业务费专项资金(CAFRIFEEP201102-5)。

**通讯作者, E-mail: zhangzhen@caf.ac.cn

收稿日期:2012-02-11, 接受日期:2012-03-16

用,植物和昆虫之间是相互协调、相互适应,在漫长的历史中共同进化的(co-evolution)(Ehrlich and Raven, 1964; Breedlov and Ehrlich, 1968, 1972; Ehrlich and Ehrlich, 1973; Whitham, 1983; Ehrlich, 1984)。一方面,植物和昆虫是互惠互利的,例如植物为昆虫提供了基本的营养和生存环境,一定程度上对昆虫具有保护作用;而植物无法移动,很多时候靠昆虫来运输种子和传播花粉等(钦俊德和王琛柱,2001;Bronstein *et al.*, 2006)。另外一方面,昆虫取食会对植物生长繁殖造成影响,因此植物在进化过程中形成了多种抗虫机制,而昆虫也会积极地寻求避免受到植物抗性影响的方法(Schoonhoven *et al.*, 1998),“军备竞赛”似的互相对抗,对物种的分化、生物多样性的形成起到了重要的作用(Rausher, 2001),成为共进化的一种强大的驱动力(Ehrlich and Raven, 1964)。

昆虫主要是通过一个开放的、完整的免疫防御体系,用抗菌肽等作为抗性物质来应对植物中的有毒物质(Faye *et al.*, 1975; Edlund *et al.*, 1976),绿色植物所含营养成分大体相近,植食性昆虫的食性取决于对植物次生物质的适应性(Fraenkel, 1959)。而昆虫对植物的为害则是多方面的,按照危害方式不同,可分为咀嚼式昆虫、刺吸式昆虫、潜食性昆虫三类。咀嚼式害虫为害根、茎、叶、花、果,被侵害的部分出现缺刻、穿孔、刺洞等,如小菜蛾 *Plutella xylostella* (Linnaeus)、菜粉蝶 *Pieris rapae* Linne、烟草天蛾 *Protoparce sexta* (Johan.) 等(Neuvonen *et al.*, 1987; Hanhimaki, 1989; Hung *et al.*, 1990; Hanhimaki *et al.*, 1995; Korth and Dixon, 1997; Dowd *et al.*, 1998; Gosset *et al.*, 2009; Park *et al.*, 2009)。刺吸式昆虫用口器刺入植物体内吸取汁液,大多数同翅目昆虫如蚜虫 *Aphis*、白粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) 等能特异性取食韧皮部汁液,故又称为韧皮部取食昆虫(phloem-feeding insects, PFIs)(Thompson and Goggin, 2006),它们能够通过减少光合作用,影响生长和营养分配,受其侵害的茎叶会出现斑点、皱缩、变色等症状;同时,它们也是最流行的植物病毒载体,有时甚至会直接向植物体内注入毒性物质。潜食性昆虫的幼虫直接在寄主叶片内取食和生长,对寄主生长代谢影响很大。主要代表为斑潜蝇、潜叶蛾等(Quiring and Mcneil, 1987; Chandler and Thomas, 1991; Wei *et al.*,

2000)。植物体不能够通过移动来避开植食者的进攻,所以有效的抗虫机制是植物在自然界中能够繁荣昌盛的关键因素之一。进化过程中,植物形成了多种防御方式,既有物理屏障,又有化学因子;既可以靠自身物质对害虫直接造成适应性下降,又可以借助昆虫的天敌来降低昆虫的密度,并且植物防御系统还在随着环境的变化而处于不断进化中(孙玉成等,2011)。本文根据已有文献及自己的研究结果(张苏芳,2010),就植物对昆虫的防御方式进行了知识梳理和总结,并对植物防御研究的发展趋势和一些亟待解决的问题进行展望。

1 植物防御的一些基本概念

组成型防御(constitutive defense):植物没有受到虫害或者其它损伤时就存在可以对植食性昆虫取食或者病原菌侵染等造成阻碍的物理或者化学因子。包括植物形态上的防御,如植物表面的突起、刺、绒毛、植物的蜡质层结构等;还包括一些植物次生化合物,如萜烯类大分子,生物碱等(钦俊德,1987);以及植物始终释放的能够吸引昆虫天敌的挥发性物质。植物的组成型防御一般是在全株表达,并且表达量会随着环境而发生变化(Lombardero *et al.*, 2000),但是始终存在于植株中并发挥抗性作用。

诱导型防御(inducible defense):植物受到外界因子的诱导,如外界损伤、昆虫取食、病菌侵染等以后才开始表达并且对昆虫取食或者病菌侵染形成阻碍的反应(Karban and Myers, 1989; Uknes *et al.*, 1992; Agrawal, 1998)。诱导型防御物质一般是化学因子,包括已有化学物质表达量的升高、挥发性物质的增多;也可产生新的次生物质或者新的挥发物,如影响昆虫取食的蛋白酶抑制剂等。

局部防御(local defense):植物受到外界损伤、昆虫取食或者病原菌侵染后,被取食或者侵染的部位表达次生物质积累、蛋白酶抑制剂合成、挥发物释放等反应叫做局部防御,它是诱导防御的一部分(Vignutelli *et al.*, 1998)。

系统防御(systemic defense):植物抗性的一种特征,指植物被外界损伤后,除了被损害的叶片或者组织会表达抗性物质外,其它未被损害的叶片或者组织也会进行抗性物质的积累,这叫做植物的系统防御(Orians, 2005)。一般来说系统防御的

物质基础和局部防御相似,但是表达量有差异 (Turlings and Tumlinson, 1992; Agrawal, 1998; Vignutelli *et al.*, 1998)。

直接防御(direct defense):指能够对害虫或者病原菌直接造成负面效应的抗性反应。包括物理方式,如植物表面的突起、刺、绒毛;化学方式,如植物毒素、次生化合物和蛋白酶抑制剂等 (Dicke and Poecke, 2002)。

间接防御(indirect defense):植食性昆虫常常有很多天敌,如捕食者和寄生蜂等。植物通过释放挥发性物质吸引植食性昆虫的天敌来“帮助”植物对抗害虫,这种防御方式叫做间接防御 (De Moraes *et al.*, 1998; Arimura *et al.*, 2005; Martin, 2008)。

2 各种植物防御之间的关系

从以上各种植物防御类型的概念可以看出,它们之间存在着错综复杂的关系。关于植物防御的研究已经有很多,尽管不同植物类型、不同生长期、不同环境等条件下的防御反应有很大差异,我们依旧可以根据已有的文献对植物抗性网络做一个简单总结(图1)。需要说明的是,我们主要关注植物和昆虫的相互作用,因此对病害引起的植物防御较少提及。不同植物防御类型之间存在错综复杂的相互联系,有时间上的拉伸、空间上的错落以及防御主体的多样化,在此对不同防御类型之间的关系进行阐述。

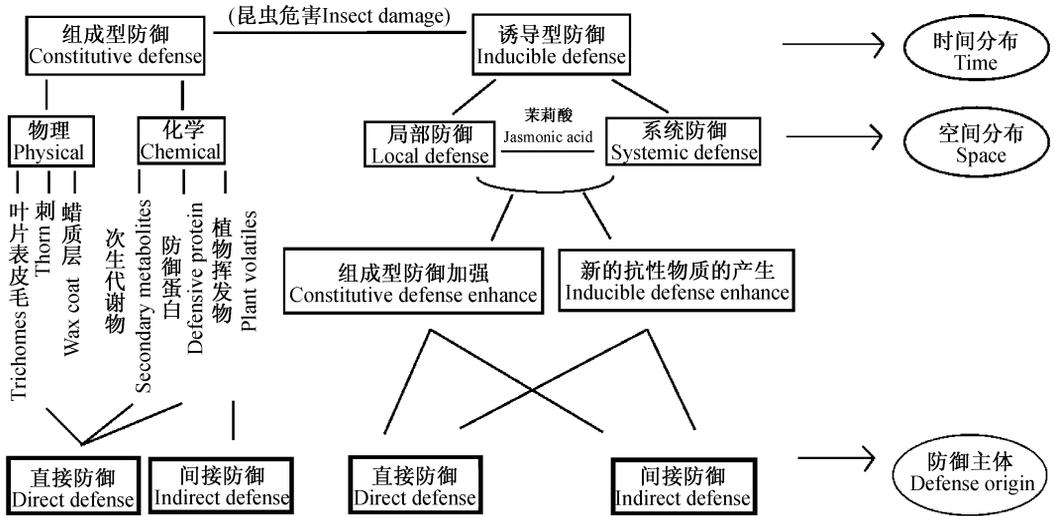


图1 植物防御系统总结
Fig. 1 Plant defense system

2.1 组成型防御和诱导型防御是植物防御在时间分布上的跨越

在植物和昆虫漫长的相互作用中,有很多能够对昆虫造成不利影响的因素在植物中固定下来,时刻防备着外界攻击的发生,这就是植物的组成型防御。组成型抗性是植物对抗外界伤害的第一道关卡,如表皮毛性状是棉花抗虫能力的重要指标(李根源和郭香墨, 1992)。当植物的第一道关卡被突破,受到昆虫取食等伤害时,植物会启动诱导防御机制,对植食性昆虫从食物消化、营养吸收、生长等各个角度来进行防御,从而降低昆虫取

食该种植物的适合度(Agrawal, 1999),是一种类似于免疫反应的抗性现象(Agrawal, 1998)。可见,组成型防御和诱导防御是植物在不同时间启动的两种防御反应。

诱导抗性和组成抗性的防御效果也不一样(Underwood and Rausher, 2002)。诱导防御反应往往能够对昆虫造成较大的伤害,如茄科植物中的蛋白酶抑制剂、葫芦科植物的乳汁等都可以对昆虫的消化系统造成干扰,从而使昆虫无法正常的吸收植物营养,甚至对植物的生长发育造成影响(Carroll and Hoffman, 1980)。虫害后植物还能够

释放大量的挥发物吸引昆虫的天敌,达到很好的间接防御效果(Martin,2008)。诱导防御反应有快有慢,快速的诱导反应可以随着被取食即开始表达;较慢的诱导反应可以预防同种或者异种昆虫随后的袭击,效果慢但是往往有良好的持续性。诱导防御的效果要从它们在植物的整个生活史中对某种昆虫整个类群的死亡率影响上来评价(Karban and Myers,1989)。在抗性的分布上,组成抗性一般是全株性的,而诱导抗性为局部和全株性分布(Baldwin,2001)。

那么,为什么植物要在虫害后才启动诱导型防御反应呢?目前主要有以下三方面的解释。

第一,自毒性和包装问题。有的植物毒素既对病菌和昆虫有害,也对植物自身有毒性(Sirikantaramas *et al.*,2008)。因此在需要的时候才释放,可以减小自毒性。如植物毒素的前体存在于液泡中,只有受伤后,液泡内物外流和细胞中的酶混合,才能产生植物毒素(Duffey and Felton,1989)。

第二,植物的诱导防御使昆虫比较难于形成抗性。一来诱导抗性很快能够产生并应对很多新的变化,不像组成型防御只有在一个进化尺度上才能形成;而且植物的诱导防御使植物处于变化中,昆虫不能够很快形成一个适应机制(Whitham,1983)。

第三,耗能较少。很多研究都表明植物防御是一个非常耗能的过程(Rhoades,1979;Mooney and Gulmon,1982;Coley *et al.*,1985),这种代价在没有植食者的情况下会降低植物适合度(Karban and Myers,1989)。很多工作都集中在对这种抗性代价的检测上,如Mauricio(1998)以拟南芥(*Arabidops thaliana*)微绒毛和芥子油苷的浓度两个性状的诱导为基础,检测到了这种代价。最近有人对有关适合度代价的研究作了全面的分析,发现植物的适合度代价受很多因素的影响,其中基因型和表型上的差异影响最大,其次为营养物质的可利用性和防御物质的类型(Koricheva,2002)。植物必须在必要的时间和空间分配能量,才能达到利益最大化。

综上,有人提出了产生诱导抗性是为了获得最佳防御效果的假说(McKey,1974;Rhoades,1979)。最佳防御理论是在功能水平上分析防御在植物内的分布。该理论认为具有高适合度值的

组织特别是那些对植物适合度具有最大贡献的组织比那些低适合度值的组织会得到更好的防御,同时认为防御所付出的代价很昂贵,因此在防御与其它功能,如生长和繁殖之间存在风险平衡(trade-off)。防御在植物体内的分布是植物各部分相对适合度值和被攻击机率的函数。由于适合度值随植物个体发育而变,因此,防御的分配同样也处于变动之中。关于最佳防御理论已经被不同科学家验证(Zangerl and Rutledge,1996;Ohmmeiss and Baldwin,2000)。

2.2 局部防御和系统防御是植物诱导防御在空间上的跨度

昆虫危害诱导的植物防御可以超越时间,从几分钟到一个进化的时间;也可以超越空间,从一片叶子到整棵树或者整株植物(Turlings and Tumlinson,1992;Divol *et al.*,2005;Rose and Tumlinson,2005)。某一个抗性特征的空间范围可以决定它能不能起到显著的抗性作用,因为如果某种抗性物质只在局部表达,那么这会鼓励昆虫到同株植物的其它地方取食,结果是伤害传播了但是没有减少(Karban and Myers,1989)。

关于系统防御的最早证据来源于Ross和他的同事们(Ross,1961),他们发现烟花草叶病毒侵染烟草植株下半部分叶片之后,上面的叶片同样会增强对病毒感染的抵抗力。接下来Ryan和他的同事们在这个领域作出了重大突破(Green and Ryan,1972),发现昆虫取食番茄叶片以后,被取食的叶片和未被取食的叶片都可以表达重要抗性物质蛋白酶抑制剂。除了蛋白酶抑制剂和抗菌物质这些直接抗性外,能够吸引昆虫天敌从而达到间接抗性的植物挥发物也往往能够在植物中系统挥发(Turlings and Tumlinson,1992)。

目前关于植物系统防御的研究主要集中在植物长程信号转导上,也就是说防御信号是如何从被伤害的叶片传递到其它未受害叶片的。Ryan和他的同事们最早发现了番茄被昆虫咬食后会在咬食部位合成一个短肽,称为系统素,在植物中过表达这个短肽可以引起蛋白酶抑制剂的持续表达(McGurl *et al.*,1994),人们一度不清楚系统素的系统表达是因为它自身是一个系统信号,能够在植物中长距离运输,还是有另外一种系统信号能够引起系统素在植物的各个部位产生。直到2002

年,李传友等科学家才利用遗传学和嫁接实验,证明介导系统抗性的、可以进行长距离运输的信号分子不是系统素而是茉莉酸(Lee and Howe, 2003; Li *et al.*, 2003)。更进一步的实验表明,系统素引起茉莉酸的产生,而茉莉酸作为长程信号来引起系统防御反应(Schillmiller and Howe, 2005; Wasternack *et al.*, 2006)。这一结论从根本上改变长期以来人们在系统防御长程信号上的认识误区,并确立了茉莉酸在调控植物对昆虫抗性反应中的核心地位,对植物抗虫领域十多年的工作模型进行了重大修正(Li *et al.*, 2002),在国际上引起了重大反响(Ryan and Moura, 2002; Stratmann, 2003)。

然而,人们发现那些没有植物微管连接,也就是茉莉酸信号难以被运达的地方,也能够迅速的表达系统防御信号(Kiefer and Slusarenko, 2003),这说明除了体内的长程信号外,应该还有一个系统防御的诱导因子。实际上,植物挥发物能够跨越组织障碍而引起叶片表达抗性物质(Frost *et al.*, 2007; Heil and Silva Bueno, 2007)。

挥发物信号和微管长程信号在系统防御的诱导中各有优势。微管运输长程信号的优势显而易见,因为植物已经在进化中具备了复杂而完善的微管连接系统,茉莉酸等长程信号分子可以通过微管直接运输到植物其它叶片的各个位置,从而为系统防御提供有利的保证。这样看来似乎挥发物作为系统发育长程信号的意义就不大了,实际上,并非如此。首先,昆虫为害植物时,常常从一片叶子转移到相邻的叶子上,而空间上相邻的叶子很少有直接的微管联系;对于大型植物来说,相邻叶片常常来自不同的分支,依赖微管联系更是个问题,而植物挥发物则能够跨越植物本身纵列线的空间障碍(Orians, 2005; Frost *et al.*, 2007)。其次,挥发物能够更快地传递系统信号,这具有很大的优势,因为防御的速度往往决定了防御的效果。挥发物信号和微管长程信号在系统防御中相互补充,从而形成最佳防御模式(Heil and Ton, 2008)。

2.3 植物防御按照起作用主体的不同可以分为直接防御和间接防御

直接防御和间接防御是根据抗虫主体的不同来划分的。直接抗性由被为害的植物本身产生,

对害虫直接产生适合度下降的影响;而间接抗性则是由植物吸引其它的物种,也就是昆虫的天敌来控制害虫。实际上,如图 1 所示,组成型防御、诱导防御(包括局部诱导防御和系统诱导防御)都是由直接防御或者间接防御构成的,只不过是在不同的时间和空间尺度上来表达抗性。因此,直接防御和间接防御是两种基本的植物防御策略。

3 植物防御的信号通路及其相互关系

以上分析表明,不同植物防御类型是植物防御系统在不同背景和时空条件下的不同表现形式,而植物防御系统的启动,尤其是诱导型防御系统的启动,都有赖于植物体内的几条抗性信号通路,分别是茉莉酸(JA)信号通路、水杨酸(SA)信号通路和乙烯(ET)信号通路(Ton *et al.*, 2002)。水杨酸是植物抗病的关键因子(Jones *et al.*, 2007),茉莉酸的抗虫作用在上面已经有比较详尽的叙述,而茉莉酸和乙烯交叉途径在抗真菌方面有决定性作用(Ton *et al.*, 2002)。植物被昆虫危害后,茉莉酸合成往往快速上升,启动诱导性防御,在局部和系统防御中都起到了重要作用,其直接表现就是加强直接防御和间接防御能力(戈峰等, 2011)。水杨酸和乙烯信号通路则和茉莉酸信号通路之间存在着复杂的相互作用,从而增强或者削弱茉莉酸信号通路在植物抗虫防御系统中的作用。协作(synergy)和平衡(trade off)是不同信号通路之间相互作用的两种基本关系(Bostock, 2005)。

3.1 协作

三大植物防御激素(SA、JA、ET)常常可以互相协作而达到功能上的协同。乙烯(ET)和茉莉酸(JA)的协同作用已经在多个物种中被证明。例如拟南芥防御基因 *PDF1.2* 的调动需要茉莉酸和乙烯两个信号共同活动(Penninckx *et al.*, 1998),而烟草中抗菌蛋白 PR 可以在乙烯和茉莉酸信号的共同作用下被上调(Xu *et al.*, 1994)。更加细节的研究表明,乙烯(ET)和茉莉酸(JA)信号所诱导的基因既有重叠的部分,又有各自特异诱导的基因。其中两个植物激素共同诱导的基因是由一个叫做 ERF1 的蛋白共同调控的,野生型的拟南芥中,乙烯和茉莉酸都能够诱导 ERF1 表达,并且引

起下游防御蛋白的表达;但是如果乙烯和茉莉酸中的任何一个信号被突变或者阻断,则另外一个信号不能诱导 ERF1 的表达,说明 ERF1 的诱导需要乙烯和茉莉酸都具有一个基础的含量。

虽然大多数时候茉莉酸(JA)和水杨酸(SA)是相互排斥的,但是植物体内两种激素也能够同时高表达。例如,茉莉酸(JA)和水杨酸(SA)共同上调,能够加强对植物病原细菌 *Pseudomonas syringae* pv. tomato 的抗性,说明茉莉酸和水杨酸存在功能上的协同(van Wees *et al.*, 2000)。植物间接防御过程中,水杨酸和茉莉酸也都具有重要作用。外加茉莉酸能够加强植物吸引寄生蜂的作用,而外加水杨酸却没有这种效果;然而水杨酸信号缺失的拟南芥突变体中,外加茉莉酸的寄生蜂吸引效果减弱,这说明水杨酸在植物的间接防御中虽然不能够直接起作用,却支持了茉莉酸的作用(van Poecke and Dicke, 2002)。目前,关于茉莉酸和水杨酸协同作用的分子机理却还不清楚,这是一个复杂而前沿的问题。

3.2 对抗和平衡

植物抗虫和抗病过程中,茉莉酸和水杨酸介导的信号之间存在平衡(trade-off)。早期的研究集中在基因表达层面,水杨酸(SA)可以抑制机械损伤或者茉莉酸(JA)下游信号的反应。例如番茄中茉莉酸诱导的蛋白酶抑制剂能够被水杨酸所抑制(Doares *et al.*, 1995)。而后,人们发现这种基因层面上的相互抑制也能够抗性表型上体现出来(Thaler *et al.*, 1999)。例如水杨酸诱导烟草系统性抗病反应,但是相应的抗虫能力下降,增加了抗虫方面的风险(Preston *et al.*, 1999)。深入的分子方面的研究证明茉莉酸和水杨酸之间是一种对抗的关系,相互之间存在一个平衡。例如转基因植物研究表明植物抗微生物和抗虫系统防御具有相反的关系(Felton *et al.*, 1999)。然而,大部分的研究都表明水杨酸信号的增强能够抑制茉莉酸信号的作用,而相反方向的作用研究比较少。

水杨酸信号对茉莉酸信号途径的抑制作用和 *NPR1* (*nonexpressor of PR genes1*) 基因有密切的关系。*NPR1* 基因是介导水杨酸依赖的植物系统抗病反应的重要因子,该基因的突变体能够导致植物对水杨酸或者其类似物诱导的系统抗病反应失效。1994 年该基因被发现后(Cao *et al.*, 1994),

人们一直致力于它如何介导水杨酸依赖的植物抗病反应,但是最近人们发现,该基因还介导了植物防御信号的相互作用,尤其是水杨酸信号对茉莉酸信号的抑制作用。拟南芥对 *Pseudomonas syringae* pv. tomato DC3000 (PstDC3000) 的抗性主要依赖水杨酸信号,PstDC3000 侵染会诱导拟南芥中水杨酸及其下游信号的升高;但是,当 *NPR1* 基因被突变后,PstDC3000 不再能够诱导水杨酸信号,但是茉莉酸的合成和信号转导却被调动。这证明自然界中茉莉酸参与了 PstDC3000 的抗性,但是在拟南芥中被水杨酸信号抑制(Spoel *et al.*, 2003)。芯片研究也证明 *NPR1* 基因突变后,SA 诱导的很多基因受到了影响,而其中部分基因的诱导同样需要茉莉酸(Glazebrook *et al.*, 2003);同时,*npr1-3* 突变体仅仅能够诱导水杨酸特异的基因,这些都说明 *NPR1* 在茉莉酸和水杨酸信号相互作用中起到了重要作用。

乙烯(ET)和茉莉酸(JA)之间一般认为是协作关系,但是某些情况下它们也能够相互抑制。例如烟草中的重要直接防御物质尼古丁的合成能够被茉莉酸诱导,而乙烯则能够抑制这个过程,这可能是因为乙烯抑制了尼古丁合成中的限速步骤(Winz and Baldwin, 2001)。

4 展望

4.1 不同植物类型中防御模式的差异及其机理

植物每天要应对不同的取食者和伤害,并因此发展出了多样的防御策略,如直接防御和间接防御。而不同类型的防御策略之间的相互配合对于植物来说也是一个复杂的过程,而最终目的就是达到不同防御的最优化配置,这可能还要取决于植物在实际环境中常常遇到的伤害类型以及害虫天敌出现的频率等。

直接防御和间接防御有时候会相互冲突,并且不同植物类群中,这两种防御策略的侧重点不一样。例如,植物的直接防御可能会干扰昆虫天敌的捕食活动。番茄茎上的分泌腺能够防御昆虫取食,但是天敌捕食昆虫时也可能被这些分泌腺所伤害。以上就是直接防御和间接防御可能冲突的例子。有趣的是,像番茄和甘蓝这样直接防御比较强的植物,它们被昆虫为害时就很少释放新的挥发物;相应的,利马豆或者玉米这样直接防御

不太强的植物,昆虫来袭时释放的新挥发物种类和数量都大大增加。这样看来,直接防御和间接防御在不同的植物类群中具有不同的侧重点,在进化中为什么形成这种格局是一个有意思的问题。

4.2 植物对不同外界损伤的识别

不仅各种的植物防御模式之间存在差异,植物应对不同的攻击者也演化出了不同的防御策略。例如植物防御害虫和病原菌的策略就具有较大区别。植物对不同危害模式的昆虫也具有迥然不同的防御模式。例如,植物对咀嚼式昆虫的抗性和对机械损伤的抗性有时候一样,有的研究又证明不同(Hartley and Lawton, 1987; Neuvonen *et al.*, 1987),这种不同有时候是量的差别,有时候是质的差别;刺吸式昆虫对植物引起的机械性损伤较小,但是危害周期较长,因此植物对这类昆虫呈现轻微但持续性防御(Moran and Thompson, 2001; Thompson and Goggin, 2006),这和植物对咀嚼式昆虫的防御具有明显不同(Kempema *et al.*, 2007; Zheng and Dicke, 2008);另外,潜食性昆虫是一类具有特殊危害模式的昆虫,植物相应的防御模式也和其他昆虫不同,甚至在一定程度上和抗病模式比较相似(Zhang *et al.*, 2012)。植物是如何识别不同的攻击者并启动相应的防御物质还较少有报道,是一个亟待解决的问题。

4.3 3 种植物抗性信号通路之间的相互作用机理

水杨酸、茉莉酸和乙烯 3 大信号通路各自主要对抗不同的危害,抗病和抗虫在表型上的协作或者冲突,实际上是这 3 种信号通路的协同或者相互抑制。众所周知,茉莉酸(JA)和水杨酸(SA)途径在植物体内常常相互拮抗,如番茄中水杨酸会抑制茉莉酸诱导在蛋白酶抑制剂(Doares *et al.*, 1995)。就目前的知识看来,茉莉酸、水杨酸和乙烯三大植物激素在植物体内的信号通路存在交叉,而植物最终的防御表现可能是交叉点开关调节的结果。但是,这 3 种信号通路之间相互作用的分子机理虽然吸引了大批的科学家,但是目前还没有一个比较明晰的相互作用网络图。未来的研究中,三大植物激素信号通路的相互关系可能是一个热点和难点。

参考文献 (References)

- Agrawal AA, 1998. Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science*, 279(5354):1201 – 1202.
- Agrawal AA, 1999. Induced responses to herbivory in wild radish: Effects on several herbivores and plant fitness. *Ecology*, 80(5):1713 – 1723.
- Arimura G, Kost C, Boland W, 2005. Herbivore-induced, indirect plant defences. *BBA-Mol. Cell. Biol. L.*, 1734(2):91 – 111.
- Baldwin IT, 2001. An ecologically motivated analysis of plant-herbivore interactions in native tobacco. *Plant Physiol.*, 127(4):1449 – 1458.
- Bostock RM, 2005. Signal crosstalk and induced resistance: straddling the line between cost and benefit. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 43(1):545 – 580.
- Breedlov DE, Ehrlich PR, 1968. Plant-herbivore coevolution: lupines and lycaenids. *Science*, 162(3854):671 – 672.
- Breedlov DR, Ehrlich PR, 1972. Coevolution-patterns of legume predation by a lycaenid butterfly. *Oecologia*, 10(2):99 – 104.
- Bronstein JL, Alarcon R, Geber M, 2006. The evolution of plant-insect mutualisms. *New Phytol.*, 172(3):412 – 428.
- Cao H, Bowling SA, Gordon AS, Dong X, 1994. Characterization of an *Arabidopsis* mutant that is nonresponsive to inducers of systemic acquired resistance. *Plant Cell*, 6(11):1583 – 1592.
- Carroll CR, Hoffman CA, 1980. Chemical feeding deterrent mobilized in response to insect herbivory and counteradaptation by *Epilachna tredecimnotata*. *Science*, 209(4454):414 – 416.
- Chandler LD, Thomas CE, 1991. Effect of leaf miner feeding-activity on the incidence of *Alternaria* leaf-blight lesions on muskmelon leaves. *Plant Dis.*, 75(9):938 – 940.
- Coley PD, Bryant JP, Chapin FS, 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230(4728):895 – 899.
- De Moraes CM, Lewis WJ, Pare PW, Alborn HT, Tumlinson JH, 1998. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature*, 393(6685):570 – 573.
- Dicke M, Poecke RMPv, 2002. Signaling in plant-insect interactions: signal transduction in direct and indirect plant defence//Scheel D, Wasternack C (eds.). *Plant Signal Transduction*. Oxford University Press. 289 – 316.
- Divol F, Vilaine F, Thibivilliers S, Amselem J, Palauqui JC, Kusiak C, Dinant S, 2005. Systemic response to aphid infestation by *Myzus persicae* in the phloem of *Apium graveolens*. *Plant Mol. Biol.*, 57(4):517 – 540.

- Doares SH, Narvaezvasquez J, Conconi A, Ryan CA, 1995. Salicylic-acid inhibits synthesis of proteinase-inhibitors in tomato leaves induced by systemin and jasmonic acid. *Plant Physiol.*, 108(4):1741–1746.
- Dowd PF, Behle RW, McGuire MR, Nelsen TC, Shasha BS, Simmons FW, Vega FE, 1998. Adherent malathion flour granules as an environmentally selective control for chewing insect pests of dent corn ears: Insect control. *J. Econ. Entomol.*, 91(5):1058–1066.
- Duffey SS, Felton GW, 1989. Role of plant enzymes in resistance to insects//Whittaker JR, Sonnet DE (eds.). *Biocatalysis in Agriculture*. Chemical Society, Washington, DC. 289–331.
- Edlund T, Siden I, Boman HG, 1976. Evidence for 2 immune inhibitors from *Bacillus thuringiensis* interfering with humoral defense system of saturniid pupae. *Infect. Immun.*, 14(4):934–941.
- Ehrlich PR, 1984. The structure and dynamics of butterfly populations // Vane-Wright RI, Ackery PR (eds.). *The Biology of Butterflies*. London Academic Press. 25–40.
- Coevolution -Futuyma, Dj, Slatkin, M. *Evolution*, 38(1): 226–227.
- Ehrlich PR, Ehrlich AH, 1973. Coevolution-heterotypic schooling in caribbean reef fishes. *Am. Nat.*, 107(953): 157–160.
- Ehrlich PR, Raven PH, 1964. Butterflies and plants—a study in coevolution. *Evolution*, 18(4):586–608.
- Faye I, Pye A, Rasmuson T, Boman HG, Boman IA, 1975. Insect immunity II. simultaneous induction of antibacterial activity and selective synthesis of some hemolymph proteins in aiapausing pupae of *Hyalophora cecropia* and *Samia cynthia*. *Infect. Immun.*, 12(6):1426–1438.
- Felton GW, Korth KL, Bi JL, Wesley SV, Huhman DV, Mathews MC, Murphy JB, Lamb C, Dixon RA, 1999. Inverse relationship between systemic resistance of plants to microorganisms and to insect herbivory. *Curr. Biol.*, 9(6):317–320.
- Fraenkel GS, 1959. Raison detre of secondary plant substances. *Science*, 129(3361):1466–1470.
- Frost CJ, Appel HM, Carlson JE, Moraes CMD, Mescher MC, Schultz JC, 2007. Within-plant signalling via volatiles overcomes vascular constraints on systemic signalling and primes responses against herbivores. *Ecol. Lett.*, 10(6): 490–498.
- Glazebrook J, Chen W, Estes B, Chang HS, Nawrath C, Métraux JP, Zhu T, Katagiri F, 2003. Topology of the network integrating salicylate and jasmonate signal transduction derived from global expression phenotyping. *Plant J.*, 34(2):217–228.
- Gosset V, Harmel N, Gobel C, Francis F, Haubruge E, Wathelet JP, du Jardin P, Feussner I, Fauconnier ML, 2009. Attacks by a piercing-sucking insect (*Myzus persicae* Sultzer) or a chewing insect (*Leptinotarsa decemlineata* Say) on potato plants (*Solanum tuberosum* L.) induce differential changes in volatile compound release and oxylipin synthesis. *J. Exp. Bot.*, 60(4):1231–1240.
- Green TR, Ryan CA, 1972. Wound-induced proteinase inhibitor in plant leaves: a possible defense mechanism against insects. *Science*, 175(4023):776–777.
- Hanhimaki S, 1989. Induced resistance in mountain birch—defense against leaf-chewing insect guild and herbivore competition. *Oecologia*, 81(2):242–248.
- Hanhimaki S, Senn J, Haukioja E, 1995. The convergence in growth of foliage-chewing insect species on individual mountain birch trees. *J. Anim. Ecol.*, 64(5):543–552.
- Hartley SE, Lawton JH, 1987. Effects of different types of damage on the chemistry of birch foliage, and the responses of birch feeding insects. *Oecologia*, 74(3):432–437.
- Heil M, Silva Bueno JC, 2007. Within-plant signaling by volatiles leads to induction and priming of an indirect plant defense in nature. *PNAS*, 104(13):5467–5472.
- Heil M, Ton J, 2008. Long-distance signalling in plant defence. *Trends in Plant Science*, 13(6):264–272.
- Hung CF, Kao CH, Liu CC, Lin JG, Sun CN, 1990. Detoxifying enzymes of selected insect species with chewing and sucking habits. *J. Econ. Entomol.*, 83(2):361–365.
- Jermey T, 1976. Insect-host-plant relationships—coevolution or sequential evolution? *Symp. Biol. Hung.*, 16:109–113.
- Jermey T, 1993. Evolution of insect-plant relationships—a devil's advocate approach. *Entomol. Exp. Appl.*, 66(1): 3–12.
- Jones AM, Lindow SE, Wildermuth MC, 2007. Salicylic acid, yersiniabactin, and pyoverdine production by the model phytopathogen *Pseudomonas syringae* pv. tomato DC3000: synthesis, regulation, and impact on tomato and *Arabidopsis* host plants. *J. Bacteriol.*, 189(19):6773–6786.
- Karban R, Myers JH, 1989. Induced plant responses to herbivory. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.*, 20(1):331–348.
- Kempema LA, Cui X, Holzer FM, Walling LL, 2007. *Arabidopsis* transcriptome changes in response to phloem-feeding silverleaf whitefly nymphs: similarities and distinctions in responses to aphids. *Plant Physiol.*, 143

- (2):849–865.
- Kiefer IW, Slusarenko AJ, 2003. The pattern of systemic acquired pesistance induction within the *Arabidopsis* rosette in relation to the pattern of translocation. *Plant Physiol.*, 132(2):840–847.
- Koricheva J, 2002. Meta-analysis of sources of variation in fitness costs of plant antiherbivore defenses. *Ecology*, 83(1):176–190.
- Korth KL, Dixon RA, 1997. Evidence for chewing insect-specific molecular events distinct from a general wound response in leaves. *Plant Physiol.*, 115(4):1299–1305.
- Lee GI, Howe GA, 2003. The tomato mutant *spr1* is defective in systemin perception and the production of a systemic wound signal for defense gene expression. *Plant J.*, 33(3):567–576.
- Li C, Liu G, Xu C, Lee GI, Bauer P, Ling HQ, Ganai MW, Howe GA, 2003. The tomato suppressor of prosystemin-mediated responses 2 gene encodes a fatty acid desaturase required for the biosynthesis of jasmonic acid and the production of a systemic wound signal for defense gene expression. *Plant Cell*, 15(7):1646–1661.
- Li CY, Williams MM, Loh YT, Lee GI, Howe GA, 2002. Resistance of cultivated tomato to cell content-feeding herbivores is regulated by the octadecanoid-signaling pathway. *Plant Physiol.*, 130(1):494–503.
- Lombardero MJ, Ayres MP, Lorio PL, Ruel JJ, 2000. Environmental effects on constitutive and inducible resin defences of *Pinus taeda*. *Ecol. Lett.*, 3(4):329–339.
- Martin H, 2008. Indirect defence via tritrophic interactions. *New Phytol.*, 178(1):41–61.
- Mauricio R, 1998. Costs of resistance to natural enemies in field populations of the annual plant *Arabidopsis thaliana*. *Am. Nat.*, 151(1):20–28.
- Mcgurl B, Orozcoardenas M, Pearce G, Ryan CA, 1994. Overexpression of the prosystemin gene in transgenic tomato plants generates a systemic signal that constitutively induces proteinase-inhibitor synthesis. *PNAS*, 91(21):9799–9802.
- McKey D, 1974. Adaptive patterns in alkaloid physiology. *Am. Nat.*, 108(961):305.
- Mooney HA, Gulmon SL, 1982. Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory. *Bioscience*, 32(3):198–206.
- Moran PJ, Thompson GA, 2001. Molecular responses to aphid feeding in *Arabidopsis* in relation to plant defense pathways. *Plant Physiol.*, 125(2):1074–1085.
- Neuvonen S, Haukioja E, Molarius A, 1987. Delayed inducible resistance against a leaf-chewing insect in 4 deciduous tree species. *Oecologia*, 74(3):363–369.
- Ohnmeiss TE, Baldwin IT, 2000. Optimal defense theory predicts the ontogeny of an induced nicotine defense. *Ecology*, 81(7):1765–1783.
- Orians C, 2005. Herbivores, vascular pathways, and systemic induction: facts and artifacts. *J. Chem. Ecol.*, 31(10):2231–2242.
- Park SH, Doege SJ, Nakata PA, Korth KL, 2009. *Medicago truncatula*-derived calcium oxalate crystals have a negative impact on chewing insect performance via their physical properties. *Entomol. Exp. Appl.*, 131(2):208–215.
- Penninckx IAMA, Thomma BPHJ, Buchala A, Metraux JP, Broekaert WF, 1998. Concomitant activation of jasmonate and ethylene response pathways is required for induction of a plant defensin gene in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 10(12):2103–2114.
- Preston CA, Lewandowski C, Enyedi AJ, Baldwin IT, 1999. Tobacco mosaic virus inoculation inhibits wound-induced jasmonic acid-mediated responses within but not between plants. *Planta*, 209(1):87–95.
- Quiring DT, Mcneil JN, 1987. Daily patterns of abundance and temporal distributions of feeding, mating and oviposition of the dipteran leaf miner, *Agromyza-Frontella*. *Entomol. Exp. Appl.*, 45(1):73–79.
- Rausher MD, 2001. Co-evolution and plant resistance to natural enemies. *Nature*, 411(6839):857–864.
- Rhoades DF, 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores//Rosenthal GA, Janzen DH (eds.). *Herbivores: Their Interaction With Secondary Plant Metabolites*. New York, Academic. 4–54.
- Rose US, Tumlinson JH, 2005. Systemic induction of volatile release in cotton: how specific is the signal to herbivory? *Planta*, 222(2):327–335.
- Ross AF, 1961. Systemic acquired resistance induced by localized virus infections in plants. *Virology*, 14(3):340–358.
- Ryan CA, Moura DS, 2002. Systemic wound signaling in plants: A new perception. *PNAS*, 99(10):6519–6520.
- Schilmiller AL, Howe GA, 2005. Systemic signaling in the wound response. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 8(4):369–377.
- Schoonhoven LM, Jermy T, Loon JJA, 1998. *Insect-plant Biology: from Physiology to Evolution*. London, Chapman & Hall Ltd. 1–409.
- Sirikantaramas S, Yamazaki M, Saito K, 2008. Mechanisms of resistance to self-produced toxic secondary metabolites in

- plants. *Phytochem. Rev.*, 7(3):467–477.
- Spoel SH, Koornneef A, Claessens SMC, Korzelijs JP, Van Pelt JA, Mueller MJ, Buchala AJ, Metraux JP, Brown R, Kazan K, Van Loon LC, Dong X, Pieterse CMJ, 2003. NPR1 modulates cross-talk between salicylate-and jasmonate-dependent defense pathways through a novel function in the cytosol. *Plant Cell*, 15(3):760–770.
- Stratmann JW, 2003. Long distance run in the wound response-jasmonic acid is pulling ahead. *Trends Plant Sci.*, 8(6):247–250.
- Thaler JS, Fidantsef AL, Duffey SS, Bostock RM, 1999. Trade-offs in plant defense against pathogens and herbivores: A field demonstration of chemical elicitors of induced resistance. *J. Chem. Ecol.*, 25(7):1597–1609.
- Thompson GA, Goggin FL, 2006. Transcriptomics and functional genomics of plant defence induction by phloem-feeding insects. *J. Exp. Bot.*, 57(4):755–766.
- Ton J, Van Pelt JA, Van Loon LC, Pieterse CMJ, 2002. Differential effectiveness of salicylate-dependent and jasmonate/ethylene-dependent induced resistance in *Arabidopsis*. *Mol. Plant Microbe In.*, 15(1):27–34.
- Turlings TC, Tumlinson JH, 1992. Systemic release of chemical signals by herbivore-injured corn. *PNAS*, 89(17):8399–8402.
- Uknes S, Mauch-Mani B, Moyer M, Potter S, Williams S, Dincher S, Chandler D, Slusarenko A, Ward E, Ryals J, 1992. Acquired resistance in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 4(6):645–656.
- Underwood N, Rausher M, 2002. Comparing the consequences of induced and constitutive plant resistance for herbivore population dynamics. *Am. Nat.*, 160(1):20–30.
- van Poecke RMP, Dicke M, 2002. Induced parasitoid attraction by *Arabidopsis thaliana*: involvement of the octadecanoid and the salicylic acid pathway. *J. Exp. Bot.*, 53(375):1793–1799.
- van Wees SCM, de Swart EAM, van Pelt JA, van Loon LC, Pieterse CMJ, 2000. Enhancement of induced disease resistance by simultaneous activation of salicylate-and jasmonate-dependent defense pathways in *Arabidopsis thaliana*. *PNAS*, 97(15):8711–8716.
- Vignutelli A, Wasternack C, Apel K, Bohlmann H, 1998. Systemic and local induction of an *Arabidopsis* thionin gene by wounding and pathogens. *Plant J.*, 14(3):285–295.
- Wasternack C, Stenzel I, Hause B, Hause G, Kutter C, Maucher H, Neumerkel J, Feussner I, Miersch O, 2006. The wound response in tomato-Role of jasmonic acid. *J. Plant Physiol.*, 163(3):297–306.
- Wei JN, Zou L, Kuang RP, He LP, 2000. Influence of leaf tissue structure on host feeding selection by pea leaf miner *Liriomyza huidobrensis* (Diptera: Agromyzidae). *Zool. Stud.*, 39(4):295–300.
- Whalley P, Jarzembowski EA, 1981. A new assessment of *Rhyniella*, the earliest known insect, from the Devonian of Rhynie, Scotland. *Nature*, 291(5813):317–317.
- Whitham TG, 1983. Host manipulation of parasites: within-plant variation as a defense against rapidly evolving pests// Denno RF, McClure MS (eds.). *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. New York, Academic. 15–41.
- Winz RA, Baldwin IT, 2001. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. IV. Insect-induced ethylene reduces jasmonate-induced nicotine accumulation by regulating putrescine N-methyltransferase transcripts. *Plant Physiol.*, 125(4):2189–2202.
- Xu Y, Chang P, Liu D, Narasimhan ML, Raghouthama KG, Hasegawa PM, Bressan RA, 1994. Plant defense genes are synergistically induced by ethylene and methyl jasmonate. *Plant Cell*, 6(8):1077–1085.
- Zangerl AR, Rutledge CE, 1996. The probability of attack and patterns of constitutive and induced defense: a test of optimal defense theory. *Am. Nat.*, 147(4):599–608.
- Zhang S, Zhang Z, Kang L, 2012. Transcriptome response analysis of *Arabidopsis thaliana* to leafminer (*Liriomyza huidobrensis*). *BMC Plant Biol.*, 12(234). doi:10.1186/1471-2229-12-234.
- Zheng SJ, Dicke M, 2008. Ecological genomics of plant-insect interactions: from gene to community. *Plant Physiol.*, 146(3):812–817.
- 戈峰, 吴孔明, 陈学新, 2011. 植物-害虫-天敌相互作用机制研究前沿. *应用昆虫学报*, 48(1):1–6.
- 李根源, 郭香墨, 1992. 棉属植物表皮毛性状研究进展. *中国棉花*, 6:5–8.
- 钦俊德, 1987. 昆虫与植物的关系. 北京:科学出版社. 1–227.
- 钦俊德, 王琛柱, 2001. 论昆虫与植物的相互作用和进化的关系. *昆虫学报*, 44(3):6.
- 孙玉成, 郭慧娟, 刘志源, 戈峰, 2011. 大气 CO₂ 浓度升高对植物-植食性昆虫的作用机制. *应用昆虫学报*, 48(5):1123–1129.
- 张苏芳, 2010. 植物对斑潜蝇防御的多层次研究. 博士学位论文. 合肥:中国科学技术大学.