

乌柏应对多种昆虫取食的次生代谢响应*

曹雪瑶** 宋南黎** 张楚君 孙 晓***

(河南大学生命科学学院, 开封 475004)

摘 要 【目的】明确乌柏 *Triadica sebifera* 的防御物质单宁和类黄酮在应对多种昆虫危害时的响应。【方法】开展野外调查, 记录乌柏所受昆虫取食类型(孔食状、缘食状、卷叶状)及各类型取食率, 检测乌柏叶片和根部单宁与类黄酮的含量变化; 室内控制实验采用单一昆虫(黄刺蛾 *Cnidocampa flavescens*、乌柏卷象 *Heterapoderopsis bicallosiccolli*、红胸律点跳甲 *Bikasha collari*)或多种昆虫(两两组合)对乌柏进行取食诱导, 测定乌柏叶片和根中单宁及类黄酮含量。【结果】野外调查表明, 孔食状取食率($R^2=0.053\ 7$, $P=0.015\ 9$)和缘食状取食率($R^2=0.060\ 6$, $P=0.008\ 9$)增加会显著提高乌柏叶片中的单宁含量, 但对乌柏根中单宁含量无影响($P>0.05$)。缘食状取食率增加会显著提高乌柏叶片($R^2=0.081\ 9$, $P=0.017\ 2$)和根($R^2=0.133\ 4$, $P=0.002\ 8$)中的类黄酮含量。并且缘食状取食对乌柏叶片中单宁含量(贡献率: 8.3%, $R^2=0.134$)和根中类黄酮含量(贡献率: 19.76%, $R^2=0.230$)变化的贡献率最大。室内控制实验的结果表明, 与无昆虫取食对照相比, 跳甲取食($P<0.001$)、黄刺蛾取食($P=0.002$)、卷象取食($P=0.003$)均会显著增加乌柏叶片单宁含量而不会影响乌柏根中的单宁含量($P>0.05$)。黄刺蛾取食($P<0.001$)、卷象取食($P=0.001$)会显著增加乌柏叶片类黄酮的含量, 而跳甲取食($P=0.003$)、黄刺蛾+跳甲取食($P=0.002$)会显著降低乌柏叶片类黄酮含量。仅黄刺蛾+卷象取食($P<0.001$)会显著增加乌柏根中的类黄酮含量。【结论】乌柏受到地上昆虫取食时, 其地上部分和地下部分次生代谢物质呈不对称响应。不同取食类型的昆虫所诱导的次生代谢响应也有所不同, 且两种不同类型的昆虫所诱导的次生代谢响应可能相互拮抗。**关键词** 乌柏; 植物次生代谢; 单宁; 类黄酮; 植食性昆虫; 多重取食

Secondary metabolic responses of *Triadica sebifera* to feeding by multiple herbivores

CAO Xue-Yao** SONG Nan-Li** ZHANG Chu-Jun SUN Xiao***

(School of Life Sciences, Henan University, Kaifeng 475004, China)

Abstract [Aim] To elucidate the defensive substances, specifically tannins and flavonoids, released by *Triadica sebifera* in response to feeding damage inflicted by various herbivores. [Methods] A field survey was conducted to document the types of damage inflicted by herbivores, and the rates of herbivory, on *T. sebifera*. Concentrations of tannins and flavonoids in the leaves and roots of *T. sebifera* were also determined. In a laboratory experiment, a single species of herbivore (either *Cnidocampa flavescens*, *Bikasha collari* or *Heterapoderopsis bicallosiccolli*), or pairs of these species, were allowed to feed on *T. sebifera* plants and changes in the tannins and flavonoids in the leaves and roots of these plants were measured and compared. [Results] The field survey indicated that an increase in the hole feeding rate ($R^2=0.053\ 7$, $P=0.015\ 9$) and in the marginal feeding rate ($R^2=0.060\ 6$, $P=0.008\ 9$) significantly elevated the tannin concentration in leaves, but not in roots ($P>0.05$). An increase in the marginal feeding rate, however, significantly raised the flavonoid concentration in both the leaves ($R^2=0.081\ 9$, $P=0.017\ 2$) and the roots ($R^2=0.133\ 4$, $P=0.002\ 8$). Marginal feeding was the most significant factor driving changes in leaf tannins (contribution rate: 8.3%, $R^2=0.134$) and root flavonoids (contribution rate: 19.76%, $R^2=0.230$). The results of laboratory experiments revealed that feeding by *C. flavescens*, *B. collari* or *H. bicallosiccolli* significantly increased

*资助项目 Supported projects: 河南省优秀青年科学基金(232300421027); 国家自然科学基金面上项目(32371752)

**共同第一作者 Co-first authors, E-mail: caoxueyao2001@163.com; 15638780082@163.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: sunxiao@henu.edu.cn

收稿日期 Received: 2025-02-25; 接受日期 Accepted: 2025-03-28

the tannin concentration in leaves but did not affect that in the roots. Feeding by *C. flavescens* significantly enhanced the flavonoid concentration in the leaves, whereas simultaneous feeding by *C. flavescens* and *H. bicallosiccolli* significantly raised the flavonoid concentration in the roots. **[Conclusion]** Feeding by above-ground herbivores induces different secondary metabolic responses in both the above-ground and below-ground parts of *T. sebifera*. Furthermore, feeding by different herbivores induced different secondary metabolic responses. Notably, when *T. sebifera* is fed upon by two species of herbivores, the induced secondary metabolic responses appear to be antagonistic towards one another.

Key words *Triadica sebifera*; plants' secondary metabolism; tannins; flavonoids; herbivores; multiple herbivory

植物次生代谢产物是由植物次生代谢途径合成的低分子量有机化合物 (Dixon, 2001), 在植物对昆虫的防御与适应中扮演重要角色 (Sorensen *et al.*, 2005; 赖城玲等, 2022; 袁圆等, 2023)。植食性昆虫取食会触发植物的防御反应, 比如遭受昆虫危害的植物可以通过特定化学物质的积累来防御植食性昆虫 (Johnson *et al.*, 2016; Arce *et al.*, 2017)。然而, 不同的昆虫种类和昆虫取食类型会诱导植物不同的防御反应 (Huang *et al.*, 2012; 张苏芳等, 2013), 且这种取食诱导的防御不仅可以在植物受危害部位表达 (局部抗性), 甚至可以在整株植物内进行系统表达 (系统抗性) (Koricheva *et al.*, 2004; Koricheva and Romero, 2012; 郭丽等, 2023)。

单宁类与类黄酮类次生代谢产物是植物防御植食性昆虫的重要组分 (Brown and Neish, 1995; Treutter, 2005)。其中, 单宁类化合物是植物产生的最丰富的次生代谢物之一 (Barbehenn and Peter Constabel, 2011), 会抑制植食性昆虫的消化能力, 进而干扰昆虫的生长发育, 从而降低植食性昆虫对植物的危害 (Forkner *et al.*, 2004)。比如植物在遭受昆虫取食后, 单宁的产生会降低植物组织对昆虫的营养价值 (Perkovich and Ward, 2022)。单宁类化合物可以降低植物氮含量, 抑制昆虫消化酶并防止蛋白质水解 (Kariñho-Betancourt, 2018)。类黄酮类代谢物质主要参与植物抵抗生物应激反应 (如植食性昆虫取食、微生物病原体侵染、线虫侵染等), 同时也可以帮助植物耐受紫外线等非生物胁迫 (Treutter, 2005)。研究表明, 在遭受昆虫取食后, 植物体内的类黄酮会显著积累 (Shen *et al.*, 2022)。比如昆虫取食会触发茶树 *Camellia sinensis* 类黄酮相关基因的激活,

导致类黄酮的积累并启动对绿叶蝉的防御反应 (Zhao *et al.*, 2020), 棉花 *Gossypium hirsutum* 能通过增加类黄酮含量来应对草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 和棉蚜 *Aphis gossypii* 的危害 (Quijano-Medina *et al.*, 2023)。

在自然界中, 植物往往同时遭受多种昆虫危害。防御途径之间的拮抗或协同可以使植物调整防御反应来应对多种植食性昆虫危害 (Erb and Reymond, 2019)。对两种昆虫的研究表明, 植物主要通过茉莉酸 (Jasmonic acid, JA) 途径应对咀嚼式昆虫的取食, 通过水杨酸 (Salicylic acid, SA) 途径应对刺吸式昆虫取食, 并且两种途径受到昆虫取食激发后通常表现出对后续同类型昆虫的抗性 (Züst *et al.*, 2016; Davidson-Lowe *et al.*, 2019)。然而, 防御途径的串扰有可能会对植物产生负面影响。在植物已经启动对昆虫的防御后, 植物激素信号通路 (JA 和 SA) 的串扰可能会削弱其对后续不同昆虫的防御响应 (Moreira *et al.*, 2018)。因此, 在应对多种昆虫取食危害时, 植物可能根据昆虫到达时间调整防御策略 (Mertens *et al.*, 2021)。然而, 近年来相关研究多局限于室内控制实验, 自然条件下植物次生代谢物质对多种昆虫胁迫的响应尚不清楚。

乌柏 *Triadica sebifera*, 大戟科 Euphorbiaceae 乌柏属 *Triadica*, 多年生落叶乔木, 在地上-地下互作领域受到广泛研究 (Huang *et al.*, 2012, 2014; Arce *et al.*, 2017; Sun *et al.*, 2019)。以乌柏为寄主的植食性昆虫种类丰富, 譬如广食性昆虫黄刺蛾 *Cnidocampa flavescens*、专食性昆虫红胸律点跳甲 *Bikasha collaris* 与乌柏卷象 *Heterapoderopsis bicallosiccolli* 等。单宁类与类黄酮类物质在乌柏防御反应中的作用也受到广泛

关注, 研究结果表明其不仅可以防御植食性昆虫, 还介导了乌桕地上-地下昆虫的互作 (Huang *et al.*, 2014)。因此, 本研究以乌桕为对象, 通过野外调查和室内控制实验, 测定乌桕叶部和根部单宁和类黄酮在遭受昆虫取食时的变化, 探究以下问题: (1) 在遭受不同类型昆虫取食时, 乌桕内单宁与类黄酮的响应是否不同?

(2) 在遭受多种昆虫取食时, 乌桕内单宁与类黄酮的响应是否存在协同或拮抗关系? 研究结果可丰富植物应对植食性昆虫取食的次生代谢响应相关理论, 并为地上地下害虫的治理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 野外调查

为了明确在自然条件下乌桕遭受的昆虫取食类型以及昆虫取食对乌桕次生代谢的影响, 连续两年 (2018-2019 年) 在处于同一纬度带 7 个地点开展了野外调查。分别为湖北随州 (31°72' N, 113°37' E)、湖北大悟 (114°09' E, 31°56' N)、湖北罗田 (30°78' N, 115°39' E)、安徽六安 (31°77' N, 116°50' E)、安徽安庆 (31°17' N, 115°46' E)、安徽宣城 (31°95' N, 118°73' E)、河南信阳 (31°52' N, 114°01' E)。每年 7 月至 9 月开展 2 次调查, 每一个调查地点建立 3-5 个样方, 样方大小为 10 m×10 m, 每个样方选取 8-12 棵 1.5-2 m 的乌桕进行调查 (生长期一致, 树龄大致相同), 样方间距均大于 200 m, 海拔均低于 300 m, 且没有明显的大型食草动物和人为引起的破坏。

选取乌桕最开始生长叶片的一层树枝进行取样, 以 120°夹角间隔选取 3 根完整枝条, 采集枝条上的所有叶片包裹于吸水纸中。同时, 沿乌桕主根延伸的方向进行挖掘, 采集乌桕的细根并将细根上附着的大块土抖落。乌桕的叶片和根均置于牛皮纸信封中保存, 并带回实验室进行后续处理。

将采集的叶片使用 Image J 软件进行扫描, 并计算叶片取食率。乌桕叶片遭受的取食危害分为以下 3 种: (1) 孔食状: 多为斑点式无规则

分布, 亦包含一些仅取食了表皮的危害状, 多为刺吸式、锉吸式口器以及个体食量不大的咀嚼式口器植食性昆虫造成; (2) 缘食状: 叶片呈现缺刻、锯齿状或边缘残缺不全, 严重时叶缘被大量啃食, 仅留主脉或网状叶脉, 甚至整叶被吃光, 多由咀嚼式口器昆虫造成; (3) 卷叶状: 叶片卷曲为筒状、苞状或皱缩形态, 严重时整叶枯死或脱落, 多为鳞翅目和鞘翅目中的卷叶昆虫造成。单株乌桕单种取食类型取食率计算公式为: 取食率=Σ(叶片被取食叶面积/总叶面积)/总叶片数×100%。由于卷叶状取食的取食面积难以选取, 其取食率计算公式为: 取食率=取食叶片数/总叶片×100%。

1.2 室内控制实验

1.2.1 供试昆虫与植物材料 本实验在河南省开封市河南大学金明校区的阳光棚内开展 (34°49' N, 114°17' E)。阳光棚四面通风, 棚顶有遮雨措施, 棚外设有防虫网罩。

根据前期野外调查, 供试昆虫选择取食乌桕的优势专食性昆虫红胸律点跳甲 (以下简称跳甲), 乌桕卷象 (以下简称卷象) 和广食性昆虫黄刺蛾。3 种昆虫均从野外人工采集, 分别造成孔食状、缘食状和卷叶状危害。

供试植物乌桕的种子采集于湖北省大悟县。为了保证乌桕种子的发芽率, 育苗前对种子进行预处理。第一步为脱蜡: 将种子浸泡在溶有洗衣粉的温水中, 4 h 后搓洗种子去除其蜡质层; 第二步为种子灭菌: 将脱蜡后的种子置于 2%次氯酸钠溶液中, 消毒 20 min 中后经流水冲洗以去除残余的次氯酸钠溶液; 第三步为沉积: 灭菌后的种子埋入灭菌湿沙中 (含水量约为 50%), 在 4 °C 冷藏条件下沉积 60 d。种子预处理后开始育苗, 育苗基质为营养土, 保持土壤含水量在 80% 左右, 每天检查, 及时浇水。选取大小一致的 4 叶期乌桕幼苗移栽至花盆中 (基质为营养土: 大田土=1:1), 为防止幼苗遭受昆虫取食干扰, 所有花盆均放置在网罩中, 培养 45 d 后用于开展昆虫取食实验。

1.2.2 实验方法 实验过程中为保证昆虫对乌桕叶片的取食, 所有接种植株用纱网笼罩, 昆虫

取食处理时长均为 3 d, 取食面积控制在 25% 左右。共设置 7 种处理: (1) 对照组 (CK): 无昆虫取食; (2) 黄刺蛾取食 (C): 将 2 头 1 龄的黄刺蛾幼虫接于乌柏叶片; (3) 跳甲取食 (B): 由于单头跳甲的危害面积较小, 每株乌柏接种 30 头跳甲; (4) 卷象取食 (H): 由于卷象危害面积与黄刺蛾相近, 接虫方法同黄刺蛾, 每株乌柏接种 2 头卷象; (5) 黄刺蛾+跳甲取食 (C&B): 每株乌柏接种 1 头 1 龄黄刺蛾幼虫与 15 头跳甲; (6) 黄刺蛾+卷象取食 (C&H): 每株乌柏接种 1 头 1 龄黄刺蛾和 1 头卷象; (7) 跳甲+卷象取食 (H&B): 每株乌柏接种 15 头跳甲和 1 头卷象。每种处理 10 个重复, 3 d 之后移除昆虫, 分别收集乌柏的叶和根, 于 40 °C 烘箱中烘干一周。

1.3 单宁与类黄酮的测定

使用球形研磨仪 (Retsch, MM400, 德国莱驰) 将叶和根样品研磨后, 开展次生代谢检测。

单宁测定: 首先进行单宁的提取, 提取液为 50% 甲醇, 称取植物样品 100 mg, 浸泡于 2 mL 提取液中超声 30 min。随后用 0.45 μm 的滤膜进行过滤, 取得滤液用于单宁的检测。检测在高效液相色谱仪 (Agilent, 1260 Infinity II) 中进行。色谱条件设置为: 流动相 A: 甲醇, 流动相 B: 0.1% 磷酸; 梯度洗脱程序 0-7.5 min: A : B=30 : 70, 7.5-17 min: A : B=55 : 45; 流速: 1.0 mL/min; 检测波长: 210 nm。

类黄酮测定: 首先进行类黄酮的提取, 提取液为 48 : 52 的甲醇和 0.4% 磷酸混合液, 称取植物样品 100 mg, 浸泡于 2 mL 提取液中 24 h。随后用 0.22 μm 的滤膜进行过滤, 取得滤液用于类黄酮的检测。检测同样在高效液相色谱仪 (Agilent, 1260 Infinity II) 中进行。色谱条件设置为: 流动相 A: 甲醇, 流动相 B: 0.4% 磷酸; 梯度洗脱程序 0-10 min: A : B=48 : 52, 10-18.5 min: A : B=65 : 35; 流速: 1.0 mL/min; 检测波长: 254 nm。

1.4 数据分析

采用 SPSS R27.0.1.0 软件, 线性回归的方法

分析野外调查中昆虫取食对乌柏单宁与类黄酮的影响; 单因素方差分析探究不同昆虫处理对乌柏单宁与类黄酮的影响, 其中采用 LSD 法和 Duncan 氏检验进行两两比较和显著性标记。采用 R 语言中的 Relaimpo 包分析野外调查中各类型取食危害对乌柏叶片单宁和根类黄酮的贡献。使用 Origin 2021 作图。

2 结果与分析

2.1 昆虫取食类型对乌柏单宁的影响

野外调查中, 孔食状取食率 ($R^2=0.053\ 7$, $P=0.015\ 9$) (图 1: A) 和缘食状取食率 ($R^2=0.060\ 6$, $P=0.008\ 9$) (图 1: B) 的增加会显著提高乌柏叶片中的单宁含量。卷叶状取食率对乌柏叶片单宁含量没有影响 ($P=0.653\ 1$) (图 1: C)。孔食状、缘食状和卷叶状取食均不会影响乌柏根中单宁的含量 (孔食状: $P=0.181\ 4$; 缘食状: $P=0.569\ 2$; 卷叶状: $P=0.632\ 5$) (图 1: D-F)。通过分析 3 种取食类型对叶片单宁变化的贡献发现, 缘食状危害对单宁含量变化的贡献最大 (贡献率 8.3%, $R^2=0.134$) (图 2)。

2.2 昆虫取食类型对乌柏类黄酮的影响

野外调查中, 孔食状取食率 ($P=0.416\ 1$) (图 3: A) 和卷叶状取食率 ($P=0.613\ 4$) (图 3: C) 对乌柏叶片中的类黄酮含量没有影响。缘食状取食率的增加会显著提高乌柏叶片的类黄酮含量 ($R^2=0.081\ 9$, $P=0.017\ 2$) (图 3: B)。乌柏根中类黄酮对昆虫取食的响应与叶片类似, 孔食状取食 ($P=0.305\ 3$) (图 3: D) 和卷叶状取食 ($P=0.443\ 0$) (图 3: F) 对乌柏根中的类黄酮含量没有影响。仅缘食状取食率的增加会显著提高乌柏根中的类黄酮含量 ($R^2=0.133\ 4$, $P=0.002\ 8$) (图 3: E)。由于根中的类黄酮对缘食状取食更敏感, 分析 3 种取食危害对根中类黄酮变化的贡献, 发现缘食状危害对类黄酮含量变化的贡献最大 (贡献率 19.76%, $R^2=0.230$) (图 4)。

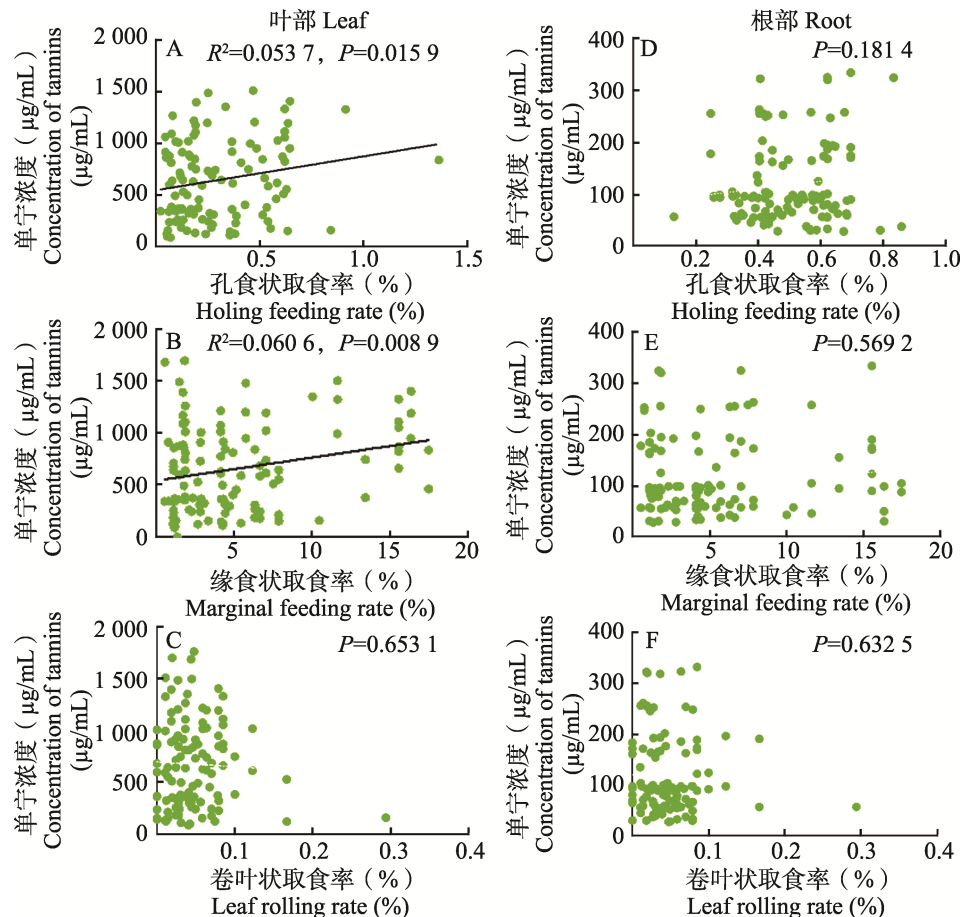


图 1 野外调查中不同类型取食率对乌桕叶片和根中单宁的影响

Fig. 1 Effects of different feeding types on tannin concentration in leaves and roots of *Triadica sebifera*

- A. 孔食状取食率对叶片中单宁的影响; B. 缘食状取食率对叶片中单宁的影响;
C. 卷叶状取食率对叶片中单宁的影响; D. 孔食状取食率对根中单宁的影响;
E. 缘食状取食率对根中单宁的影响; F. 卷叶状取食率对根中单宁的影响。

A. The effect of hole feeding rate on tannin concentration in leaves; B. The effect of marginal feeding rate on tannin concentration in leaves; C. The effect of leaf rolling rate on tannin concentration in leaves;
D. The effect of hole feeding rate on tannin concentration in roots; E. The effect of marginal feeding rate on tannin concentration in roots; F. The effect of leaf rolling rate on tannin concentration in roots.

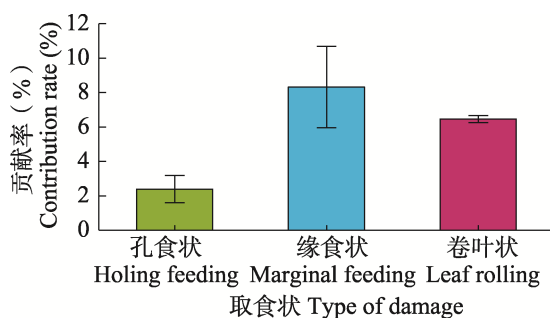


图 2 野外调查中不同类型取食率对乌桕叶片单宁变化的贡献

Fig. 2 Relative importance about effects of different feeding types on tannin concentration in leaves of *Triadica sebifera* in field survey

2.3 单一和多种昆虫取食对乌桕单宁的影响

相较于无昆虫取食对照组, 单一的跳甲取食 ($P<0.001$)、黄刺蛾取食 ($P=0.002$)、卷象取食 ($P=0.003$) 与黄刺蛾+跳甲同时取食 ($P=0.002$)、卷象+跳甲同时取食 ($P=0.002$) 均会显著提高乌桕叶片单宁含量, 但单独添加跳甲处理使叶片中单宁含量提高更加显著 (图 5: A)。而与无昆虫取食对照相比, 仅黄刺蛾+跳甲取食会显著提高乌桕根部单宁含量 ($P=0.001$) (图 5: B)。

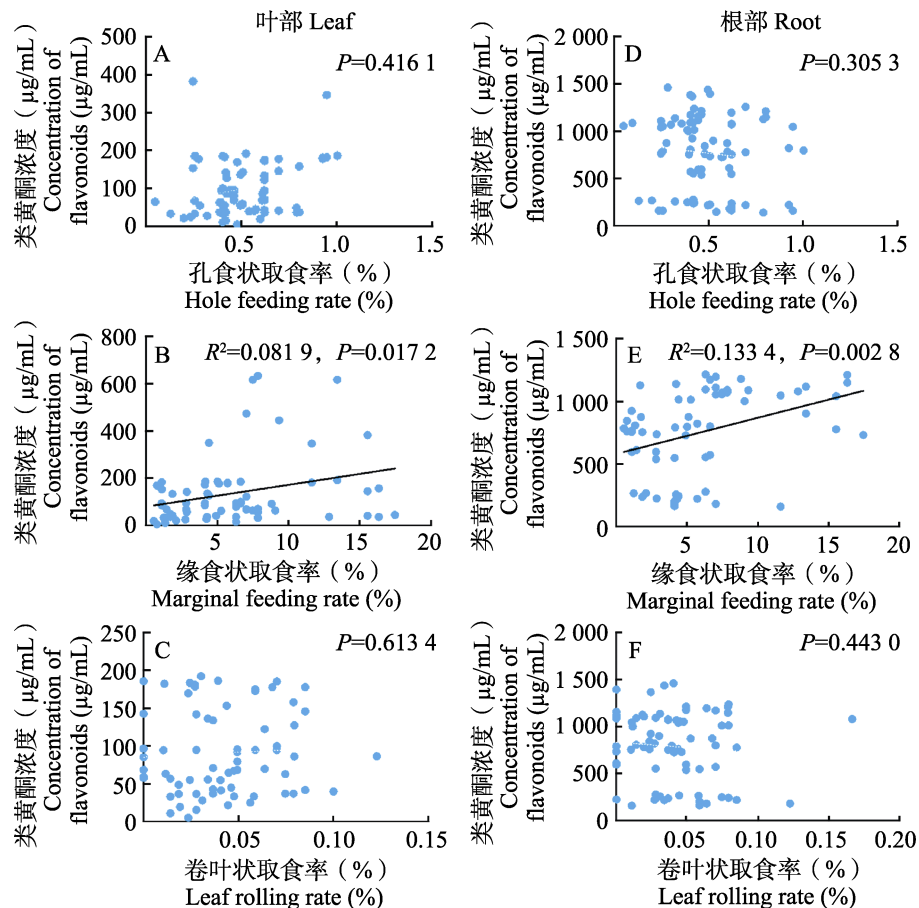


图 3 野外调查中不同类型取食对乌柏叶片和根中类黄酮的影响

Fig. 3 Effects of different feeding types on flavonoid concentration in leaves and roots of *Triadica sebifera*

- A. 孔食状取食率对叶片中类黄酮的影响; B. 缘食状取食率对叶片中类黄酮的影响;
C. 卷叶状取食率对叶片中类黄酮的影响; D. 孔食状取食率对根中类黄酮的影响;
E. 缘食状取食率对根中类黄酮的影响; F. 卷叶状取食率对根中类黄酮的影响。

A. The effect of hole feeding rate on flavonoid concentration in leaves; B. The effect of marginal feeding rate on flavonoid concentration in leaves; C. The effect of leaf rolling rate on flavonoid concentration in leaves; D. The effect of hole feeding rate on flavonoid concentration in roots; E. The effect of marginal feeding rate on flavonoid concentration in roots; F. The effect of leaf rolling rate on flavonoid concentration in roots.

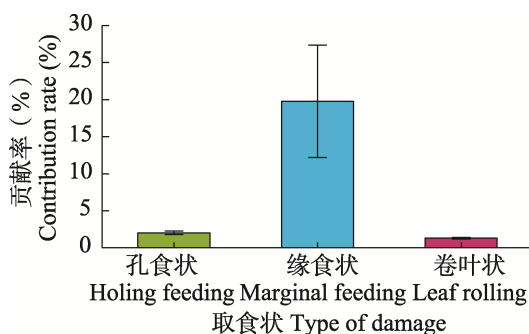


图 4 野外调查中不同类型取食率对
乌柏根中类黄酮变化的贡献

Fig. 4 Relative importance about effects of different feeding types on flavonoid concentration in roots of *Triadica sebifera* in field survey

2.4 单一和多种昆虫取食对乌柏类黄酮的影响

相较于无昆虫取食对照组, 黄刺蛾取食 ($P<0.001$)、卷象取食 ($P=0.001$) 会显著提高乌柏叶片类黄酮的含量, 而跳甲取食 ($P=0.003$)、黄刺蛾+跳甲同时取食 ($P=0.002$) 会显著降低乌柏叶片类黄酮含量 (图 6: A)。仅黄刺蛾+卷象取食会显著提高乌柏根中的类黄酮含量 ($P<0.001$, 图 6: B)。

3 结论与讨论

植物在应对植食性昆虫取食危害时, 其次生

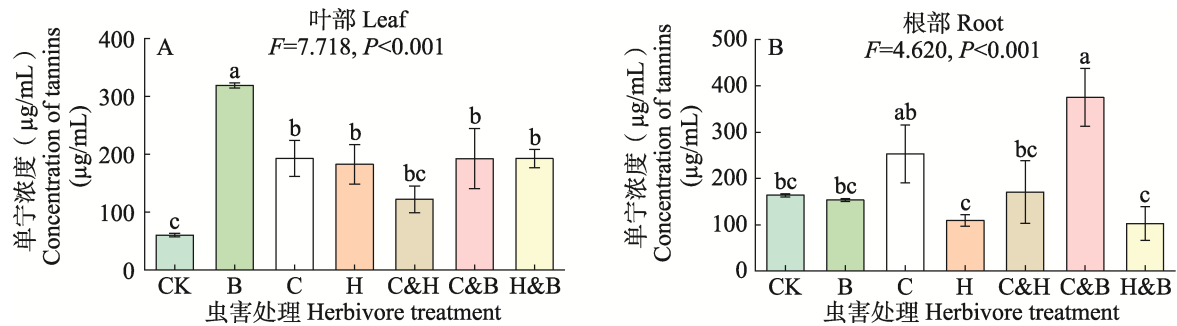


图5 单一和多种昆虫取食处理对乌桕单宁含量的影响

Fig. 5 Effects of single and multiple herbivore treatments on tannin concentration of *Triadica sebifera*

A. 不同昆虫处理对乌桕叶片单宁含量的影响; B. 不同昆虫处理对乌桕根单宁含量的影响。CK: 无昆虫处理; B: 跳甲处理; C: 黄刺蛾处理; H: 卷象处理; C&H: 黄刺蛾+卷象处理; C&B: 黄刺蛾+跳甲处理; H&B: 卷象+跳甲处理。图中数据为平均值±标准误, 柱上不同小写字母表示不同处理间差异显著

($P<0.05$, Duncan 氏多重比较检验)。下图同。

A. The effects of different herbivore treatments on tannin concentration in leaves of *T. sebifera*; B. The effects of different herbivore treatments on tannin concentration in roots of *T. sebifera*. CK: Control group with no herbivore treatment; B: Treatment with *Bikasha collari*; C: Treatment with *Cnidocampa flavescens*; H: Treatment with *Heterapoderopsis bicallosiccoli*; C&H: Combined treatment with *C. flavescens* and *H. bicallosiccoli*; C&B: Combined treatment with *C. flavescens* and *B. collari*; H&B: Combined treatment with *H. bicallosiccoli* and *B. collari*. Data in the figure are mean±SE, histograms with different letters indicate significant difference for the herbivore treatments ($P<0.05$, Duncan's multiple range test). The same below.

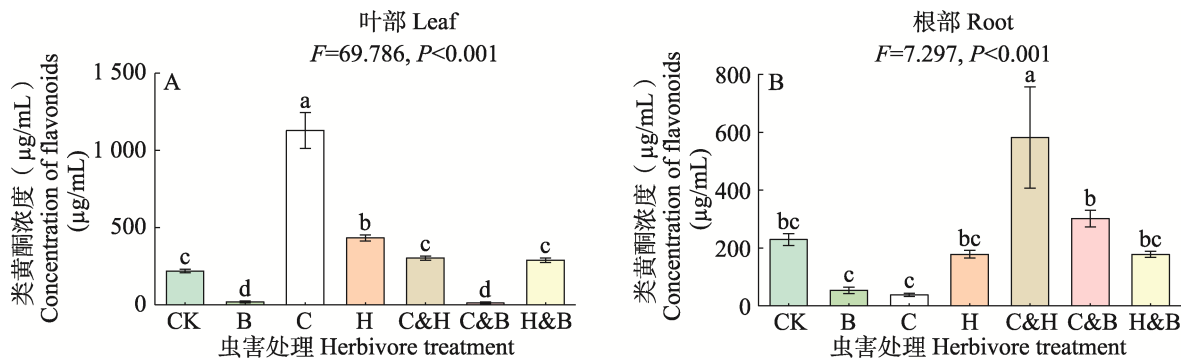


图6 单一和多种昆虫取食处理对乌桕类黄酮含量的影响

Fig. 6 Effects of single and multiple herbivore treatments on flavonoid concentration of *Triadica sebifera*

A. 不同昆虫处理对乌桕叶片类黄酮含量的影响; B. 不同昆虫处理对乌桕根类黄酮含量的影响。
A. The effects of different herbivore treatments on flavonoid concentration in leaves of *T. sebifera*; B. The effects of different herbivore treatments on flavonoid concentration in roots of *T. sebifera*.

代谢物质会因昆虫取食类型的不同而有不同的响应, 且这种响应在植物的根部和叶部也不同。本研究发现, 孔食状和缘食状危害会提高乌桕叶片的单宁含量, 但不会影响乌桕根中的单宁含量。昆虫取食产生的诱导型防御分为原位防御和系统性防御 (Baldwin, 2001), 植物在必要的时间和空间分配能量, 从而达到防御资源利用最大化 (张苏芳等, 2013)。单宁在防御专食性的

昆虫 (如乌桕癭皮夜蛾 *Gadirtha inexacta*、乌桕卷象、红胸律点跳甲等) 中发挥重要作用 (Siemann and Rogers, 2001), 并且以防御地上昆虫为主, 故根中单宁含量对地上昆虫取食的反应不敏感。室内实验的结果也证明了这一点, 昆虫取食处理会诱导乌桕叶片单宁含量增加, 而对根部单宁含量无显著影响。本研究发现缘食状危害对乌桕单宁和类黄酮变化的贡献更高, 可能

与在野外自然环境下乌桕所遭受的缘食状危害占比更大有关。

在室内控制实验中发现, 跳甲处理对乌桕叶部单宁的诱导作用最强, 黄刺蛾处理对叶部类黄酮的诱导作用最强, 而当其他昆虫与其共同危害处理时, 这种诱导作用显著降低。说明多种昆虫的诱导作用并不是叠加的, 也体现了植物在面临多种昆虫威胁时防御反应的复杂性 (Fernández de Bobadilla *et al.*, 2022)。植物应对单种昆虫危害的基因调控网络之间的相互作用会导致植物应对两种昆虫连续或同时危害时的不同反应 (Zhang *et al.*, 2009; Mertens *et al.*, 2021), 并且基因网络直接的交叉拮抗可能会降低植物对单种昆虫的最大抗性 (Caarls *et al.*, 2015; Vos *et al.*, 2015; Proietti *et al.*, 2018)。在本研究中, 只测定了乌桕体内的单宁与类黄酮, 原因有以下两点: ①两者均隶属于酚类, 在植物的防御反应中具有重要作用 (Saini *et al.*, 2024), 并且在乌桕中也受到了广泛研究; ②昆虫涉及专食性与广食性昆虫, 之前对乌桕的研究表明单宁往往响应专食性昆虫取食而类黄酮往往响应广食性昆虫取食, 选择这两类代谢物更加有助于探讨植物在面对多种昆虫时的次生代谢响应 (Huang *et al.*, 2014; 肖轲, 2018)。但是其他类别的次生代谢物质可能也参与了乌桕的诱导防御反应, 未来应该结合代谢组学、基因组学等多种手段对植物应对多种昆虫时的次生代谢响应开展更加深入的研究。

综上, 本研究结果表明在乌桕受到地上昆虫取食时, 其地上部分和地下部分次生代谢物质呈不对称响应。不同取食类型的昆虫所诱导的次生代谢响应也有所不同, 且两种不同类型的昆虫所诱导的次生代谢响应可能相互拮抗。研究结果丰富了植物应对植食性昆虫取食的次生代谢响应相关理论, 为地上地下害虫的治理提供了理论依据。

参考文献 (References)

Arce CCM, Machado RAR, Ribas NS, Cristaldo PF, Ataíde LMS, Pallini Â, Carmo FM, Freitas LG, Lima E, 2017. Nematode root

- herbivory in tomato increases leaf defenses and reduces leaf miner oviposition and performance. *Journal of Chemical Ecology*, 43(2): 120–128.
- Baldwin IT, 2001. An ecologically motivated analysis of plant-herbivore interactions in native tobacco. *Plant Physiology*, 127(4): 1449–1458.
- Barbehenn RV, Peter Constabel C, 2011. Tannins in plant-herbivore interactions. *Phytochemistry*, 72(13): 1551–1565.
- Brown SA, Neish AC, 1955. Shikimic acid as a precursor in lignin biosynthesis. *Nature*, 175(4459): 688–689.
- Caarls L, Pieterse CMJ, Van Wees SCM, 2015. How salicylic acid takes transcriptional control over jasmonic acid signaling. *Frontiers in Plant Science*, 6: 170.
- Davidson-Lowe E, Szendrei Z, Ali JG, 2019. Asymmetric effects of a leaf-chewing herbivore on aphid population growth. *Ecological Entomology*, 44(1): 81–92.
- Dixon RA, 2001. Natural products and plant disease resistance. *Nature*, 411(6839): 843–847.
- Erb M, Reymond P, 2019. Molecular interactions between plants and insect herbivores. *Annual Review of Plant Biology*, 70(1): 527–557.
- Fernández de Bobadilla M, Vitiello A, Erb M, Poelman EH, 2022. Plant defense strategies against attack by multiple herbivores. *Trends in Plant Science*, 27(6): 528–535.
- Forkner RE, Marquis RJ, Lill JT, 2004. Feeny revisited: Condensed tannins as anti-herbivore defences in leaf-chewing herbivore communities of *Quercus*. *Ecological Entomology*, 29(2): 174–187.
- Guo L, Chen HB, Wu CX, Zhang SF, Kong XB, Liu F, Zhang Z, 2023. Advances in the development of oviposition-resistant plants. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 60(2): 463–474. [郭丽, 陈海波, 武承旭, 张苏芳, 孔祥波, 刘福, 张真, 2023. 植食性昆虫产卵诱导寄主植物抗虫机制研究进展. *应用昆虫学报*, 60(2): 463–474.]
- Huang W, Carrillo J, Ding JQ, Siemann E, 2012. Invader partitions ecological and evolutionary responses to above-and belowground herbivory. *Ecology*, 93(11): 2343–2352.
- Huang W, Siemann E, Xiao L, Yang XF, Ding JQ, 2014. Species-specific defence responses facilitate conspecifics and inhibit heterospecifics in above-belowground herbivore interactions. *Nature Communications*, 5: 4851.
- Johnson SN, Erb M, Hartley SE, 2016. Roots under attack: Contrasting plant responses to below- and aboveground insect herbivory. *New Phytologist*, 210(2): 413–418.
- Kariñho-Betancourt E, 2018. Plant-herbivore interactions and

- secondary metabolites of plants: Ecological and evolutionary perspectives. *Botanical Sciences*, 96(1): 35–51.
- Koricheva J, Nykänen H, Gianoli E, 2004. Meta-analysis of trade-offs among plant antiherbivore defenses: Are plants jacks-of-all-trades, masters of all? *The American Naturalist*, 163(4): E64–E75.
- Koricheva J, Romero GQ, 2012. You get what you pay for: Reward-specific trade-offs among direct and ant-mediated defences in plants. *Biology Letters*, 8(4): 628–630.
- Lai CL, Zhang J, Shentu XP, Hao PY, Pang K, Yu XP, 2022. Review of how secondary metabolites defend plants against herbivorous insects. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 59(5): 969–978. [赖城玲, 张珺, 申屠旭萍, 郝培应, 庞琨, 俞晓平, 2022. 植物次生代谢物对植食性昆虫防御作用的研究进展. 应用昆虫学报, 59(5): 969–978.]
- Mertens D, Fernández de Bobadilla M, Rusman Q, Bloem J, Douma JC, Poelman EH, 2021. Plant defence to sequential attack is adapted to prevalent herbivores. *Nature Plants*, 7(10): 1347–1353.
- Moreira X, Abdala-Roberts L, Castagneyrol B, 2018. Interactions between plant defence signalling pathways: Evidence from bioassays with insect herbivores and plant pathogens. *Journal of Ecology*, 106(6): 2353–2364.
- Perkovich C, Ward D, 2022. Differentiated plant defense strategies: Herbivore community dynamics affect plant-herbivore interactions. *Ecosphere*, 13(2): e3935.
- Proietti S, Caarls L, Coolen S, Van Pelt JA, Van Wees SC, Pieterse CM, 2018. Genome-wide association study reveals novel players in defense hormone crosstalk in *Arabidopsis*. *Plant, Cell & Environment*, 41(10): 2342–2356.
- Quijano-Medina T, Interian-Aguinaga J, Solís-Rodríguez U, Mamin M, Clancy M, Ye WF, Bustos-Segura C, Francisco M, Ramos-Zapata JA, Turlings TCJ, Moreira X, Abdala-Roberts L, 2023. Aphid and caterpillar feeding drive similar patterns of induced defences and resistance to subsequent herbivory in wild cotton. *Planta*, 258(6): 113.
- Saini N, Anmol A, Kumar S, Wani AW, Bakshi M, Dhiman Z, 2024. Exploring phenolic compounds as natural stress alleviators in plants—a comprehensive review. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 133: 102383.
- Shen N, Wang TF, Gan Q, Liu SA, Wang L, Jin B, 2022. Plant flavonoids: Classification, distribution, biosynthesis, and antioxidant activity. *Food Chemistry*, 383: 132531.
- Siemann E, Rogers WE, 2001. Genetic differences in growth of an invasive tree species. *Ecology Letters*, 4(6): 514–518.
- Sorensen JS, McLister JD, Dearing MD, 2005. Novel plant secondary metabolites impact dietary specialists more than generalists (*Neotoma* spp.). *Ecology*, 86(1): 140–154.
- Sun X, Siemann E, Liu Z, Wang QY, Wang DL, Huang W, Zhang CJ, Ding JQ, 2019. Root-feeding larvae increase their performance by inducing leaf volatiles that attract above-ground conspecific adults. *Journal of Ecology*, 107(6): 2713–2723.
- Treutter D, 2005. Significance of flavonoids in plant resistance and enhancement of their biosynthesis. *Plant Biology*, 7(6): 581–591.
- Vos IA, Moritz L, Pieterse CMJ, Van Wees SCM, 2015. Impact of hormonal crosstalk on plant resistance and fitness under multi-attacker conditions. *Frontiers in Plant Science*, 6: 639.
- Xiao L, 2018. Responses of invasive plant secondary metabolites to herbivory and environmental factors. Doctor dissertation. Wuhan: Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences. [肖轶, 2018. 入侵植物次生代谢策略对植食性昆虫和环境因子的响应. 博士学位论文. 武汉: 中国科学院武汉植物园.]
- Yuan Y, Jiang JX, Wang JY, 2023. Effects of plant secondary metabolites on apoptosis in *Spodoptera exigua*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 60(5): 1423–1430. [袁圆, 蒋杰贤, 王金彦, 2023. 两种植物次生物对甜菜夜蛾细胞凋亡的影响. 应用昆虫学报, 60(5): 1423–1430.]
- Zhang PJ, Zheng SJ, van Loon JJ, Boland W, David A, Mumm R, Dicke M, 2009. Whiteflies interfere with indirect plant defense against spider mites in Lima bean. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(50): 21202–21207.
- Zhang SF, Kong XB, Wang HB, Zhang Z, 2013. Different strategies of plant resistance to insects and their interactions. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(5): 1428–1437. [张苏芳, 孔祥波, 王鸿斌, 张真, 2013. 植物对昆虫不同防御类型及内在联系. 应用昆虫学报, 50(5): 1428–1437.]
- Zhao XM, Chen S, Wang SS, Shan WN, Wang XX, Lin YZ, Su F, Yang ZB, Yu XM, 2020. Defensive responses of tea plants (*Camellia sinensis*) against tea green leafhopper attack: A multi-omics study. *Frontiers in Plant Science*, 10: 1705.
- Züst T, Agrawal AA, 2016. Mechanisms and evolution of plant resistance to aphids. *Nature Plants*, 2: 15206.