



王静静, 高庆, 李承哲, 娄永根. 植物与植食性昆虫的分子互作: 基础与应用 [J]. 环境昆虫学报, 2021, 43 (4): 901–908.

植物与植食性昆虫的分子互作: 基础与应用

王静静, 高庆, 李承哲, 娄永根*

(浙江大学昆虫科学研究所, 杭州 310058)

摘要: 植物与植食性昆虫之间存在着复杂的分子互作。首先, 植食性昆虫会利用自身的嗅觉和味觉化学感觉系统, 通过对植物挥发性和非挥发性信息化化合物的编码与解析, 结合对植物颜色、形状等物理信息的感觉与编码, 定位及确定寄主植物。其次, 植物可以通过位于细胞膜的受体识别植食性昆虫相关模式分子和损伤相关模式分子, 启动由早期信号事件和植物激素信号途径介导的防御反应, 并由此而影响植食性昆虫的种群适合度。最后, 为抵御寄主植物的防御反应, 植食性昆虫会通过复杂多样的反防御策略适应或抑制寄主植物的防御反应。本文对如上所述的植物与植食性昆虫分子互作研究进展及由此而开发的一些害虫防控新技术进行了综述。

关键词: 植物与植食性昆虫分子互作; 植物防御反应; 挥发物; 激发子; 害虫防控

中图分类号: Q965; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2021) 04-901-08

Molecular interactions between plants and phytophagous insects: Fundamentals and applications

WANG Jing-Jing, GAO Qing, LI Cheng-Zhe, LOU Yong-Gen* (Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

Abstract: Complex molecular interactions exist between plants and phytophagous insects. First, phytophagous insects locate and accept host plants by encoding and decoding volatile and non-volatile plant infochemicals using olfactory- and gustatory-based chemical sensory systems, integrating with physical information of plants, such as colour and shape, from visual and mechanical sensory channels. Second, plants can recognize herbivore-associated molecular patterns and damage-associated molecular patterns via cell membrane-localized receptors; this process initiates defense responses in plants mediated by early signaling events and phytohormones, which in turn influence the performance of the phytophagous insects. Finally, to resist the defense responses in plants, phytophagous insects have developed various anti-defense strategies. This paper summarizes the main research progresses on molecular interactions between plants and phytophagous insects and on new control measurements for insect pests developed from these knowledgements.

Key words: Molecular interactions between plants and phytophagous insects; plant defense response; volatiles; elicitor; pest control

地球上近有百万种昆虫, 其中有近一半的昆虫以植物为食。植物与植食性昆虫之间的共同进

化已经持续 3.5 亿年 (Gatehouse, 2002; Schuman and Baldwin, 2016)。在这漫长的进化过程中, 植

基金项目: 国家自然科学基金 (31520103912); 现代农业产业技术体系 (CARS-01-40)

作者简介: 王静静, 硕士研究生, 主要研究方向为分子生态与化学生态, E-mail: J.wangjiaea@gmail.com

*通讯作者 Author for correspondence: 娄永根, 博士, 教授, 主要研究方向为化学与分子生态学, E-mail: yglou@zju.edu.cn

收稿日期 Received: 2020-05-18; 接受日期 Accepted: 2020-06-21

物形成了一系列抵御植食性昆虫为害的防御策略。这些防御策略包括植物对植食性昆虫的逃避（包括趋避）、生理毒害以及通过招募植食性昆虫天敌防御植食性昆虫等（Mithöfer and Boland, 2012）。相应地，植食性昆虫也发展了一套反防御措施。一方面，植食性昆虫发展了利用多种感觉系统通过感知寄主植物相关的化学和物理信号，定位到适宜寄主植物的能力（Barton, 1993; Clark and Ray, 2016）；另一方面，则是从行为以及生理生化等方面发展了一系列逃避、适应以及抵御植物防御反应的措施。在植物与植食性昆虫之间的这些相互关系中，都存在着相互间的分子互作，并且很大程度上决定了植物与植食性昆虫之间的这些相互关系。需要强调的是，这里所说的分子互作，除了包括基因层面的分子互作外，还包括化学物质（化学分子）介导的相互作用。本文将从分子互作层面对植物与植食性昆虫之间的相互关系进行阐述。同时，对目前已经研发的基于植物与昆虫分子互作关系的害虫防控新技术作一总结与介绍，并提出今后在该领域的发展趋势。

1 植食性昆虫与植物的分子互作

1.1 植食性昆虫寄主选择过程中的分子互作

植食性昆虫的寄主选择过程是植食性昆虫利用化学（嗅觉、味觉）、视觉、机械感觉等各种感觉系统，通过探测寄主相关的化学（挥发性与非挥发性化合物）与物理（形状、颜色等）信息，从远距离到近距离逐步缩小搜索范围、最终发现并接受寄主植物的系列过程，包括栖境定位、寄主定位以及寄主接受等步骤（Raffa *et al.*, 2016; Pentzold *et al.*, 2017）。在这一过程中，与寄主植物相关的各种挥发性和非挥发性的化合物，通过影响植食性昆虫的嗅觉与味觉编码以及由此而作出的行为反应，发挥着重要作用（Fleischer *et al.*, 2018; Scott, 2018）。一方面，在植食性昆虫接触到寄主植物之前，寄主植物的挥发性有机化合物（Volatile organic compounds）在植食性昆虫寄主植物定位中起着重要导向作用（Kerr *et al.*, 2017; Magalhães *et al.*, 2018）。芸苔二烯（Brassicadiene）属于一种三环二萜碳氢化合物，占花椰菜芸苔变种 *Brassica oleracea* 中所有挥发性化合物含量的 90% 以上，最新研究结果表明芸苔二烯在松蜡 *Bagrada hilaris* 寻找寄主植物的过程中

发挥着重要作用（Arriola *et al.*, 2020）。甲苯（Toluene）和柠檬烯（Limonene）是橄榄的两种主要挥发物组分，二者的释放量与橄榄果蝇 *Bactrocera oleae* 对橄榄的为害程度呈显著的正相关（Malheiro *et al.*, 2016）。茶翅蜡 *Halyomorpha halys* 对新鲜花生种子的觅食嗜好性显著高于被取食过的花生种子，这与新鲜花生种子释放更高含量的己醛有关（Noge, 2019）。另一方面，当植食性昆虫着落到寄主植物上后，会通过接触、刺探、试食等方式，利用味觉等感觉系统探测寄主植物表面和内在的化学物质（信息化合物），并最终决定是否接受该寄主（陆宴辉等, 2008）。植物表面覆盖有由脂肪族化合物组成的蜡质层，这些化合物可以影响植食性昆虫的取食及产卵。如杂草水丁香 *Ludwigia octovalvis* 体表蜡质中的长链烷烃能够刺激大蓝跳甲 *Altica cyanea* 在寄主植物上的产卵行为（Mitra *et al.*, 2017）。Sun 等（2009）发现吲哚族芥子油苷（Indole glucosinolates）能对小菜蛾 *Plutella xylostella* 的产卵选择产生影响：在吲哚芥子油苷含量低的拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 突变体 *cyp79B2* 和 *cyp79B3* 上，小菜蛾的产卵量大大减少。此外，阿魏酸和 *p*-香豆酸也能明显影响菜粉蝶 *Pieris rapae* 对十字花科植物的产卵选择，用上述酚酸处理芸薹属芜菁 *Brassica rapa* 植株后，菜粉蝶产卵数显著增加（Walker *et al.*, 2014）。另有研究表明，蜡质层与芥子油苷协同调控植食性昆虫对十字花科植物的取食及产卵行为。例如，在人工模拟叶片（无蜡质层）上，即使涂抹芥子油苷，甘蓝地种蝇 *Delia radicum* 也不会产卵（Renwick *et al.*, 1992; Städler and Reifensath, 2009）。

1.2 植物响应植食性昆虫为害的分子互作

为应对植食性昆虫的为害，植物在长期进化中逐渐形成了复杂多样的防御体系（Schuman and Baldwin, 2016）。植物的防御涉及到复杂的生理生化过程，包括植物对植食性昆虫的感知、早期信号事件的触发、激素信号转导途径的激活以及防御化合物的合成等（Heidel-Fischer *et al.*, 2014; Hu *et al.*, 2016）。在这一过程中，植食性昆虫与植物之间存在着复杂的分子互作，并决定着植物与植食性昆虫间的相互关系。

一般而言，植物的防御反应起始于植物模式识别受体（Pattern recognition receptor）对植食性昆虫相关模式分子（Herbivore-associated molecular pattern, HAMPs）和损伤相关模式分子（Damage-

associated molecular pattern, DAMPs) 的识别。HAMPs 是指源自植食性昆虫、可被寄主植物感知的一些信号化合物, 而 DAMPs 是指植物在感受到外界损伤或危险时所产生的内源性信号分子, 两者均能被植物受体感知并激活植物防御反应 (Erb and Reymond, 2019)。至今, 已从植食性昆虫的口腔分泌物 (Oral secretions, OS)、产卵液中分离鉴定了几十种 HAMPs (Xu *et al.*, 2015)。其中, 研究最为深入的 HAMPs 是脂肪酸与氨基酸形成的酰胺类化合物 (Fatty acid-amino acid conjugates, FACs): N-(17-羟基亚麻基)-L-谷氨酰胺 (Volicitin)。该化合物由 Alborn 等 (1997) 从甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* OS 中分离得到, 在处理机械损伤的玉米 *Zea mays* 叶片时, 可强烈诱导挥发物的释放。其它报道的 HAMPs 包括脂肪酶 (Lipase)、2-羟基辛烷酸 (2-hydroxy-octadecatrienoic acid) 和 Bruchins 等蛋白和非蛋白类化合物 (Doss *et al.*, 2000; Gaquerel *et al.*, 2009; Schafer *et al.*, 2011)。有意思的是, Helms 等 (2017) 发现金针瘦蝇 *Eurosta solidaginis* 产生的性信息素 *E,S*-conophthorin 也能作为 HAMPs 被植物识别, 并引起植物的防御警备。

植物在识别 HAMPs 后, 会引起细胞膜表面跨膜电势 (V_m) 变化、 Ca^{2+} 内流、促细胞分裂原活化蛋白激酶 (Mitogen-activated protein kinase, MAPK) 活化和活性氧 (Reactive oxygen species, ROS) 爆发等 (Berens *et al.*, 2017)。这些早期信号事件又可以进一步激活植物激素, 如茉莉酸 (Jasmonic acid, JA)、水杨酸 (Salicylic acid, SA) 和乙烯 (Ethylene, ET) 等介导的信号转导途径, 并最终导致防御相关基因转录水平上调以及防御化合物含量的上升 (Erb *et al.*, 2012; Xu *et al.*, 2018)。

植物的防御化合物涉及很多类别, 主要包括萜类化合物、酚类化合物、含氮防御化合物 (生物碱、生氰苷、芥子油苷类等)、防御蛋白、绿叶性气味等等。这些化合物可以通过抑制植食性昆虫体内离子和营养输送、营养吸收、生理代谢、信号转导、破坏激素生理功能或改变植食性昆虫或其天敌的行为反应等方式, 提高植物对植食性昆虫的直接和 (或) 间接抗性 (Mithöfer and Boland, 2012)。如酚类化合物单宁酸 (Tannic acid)、绿原酸 (Chlorogenic acid)、丁香酸 (Syringic acid) 等, 不仅可能因其苦涩味而对昆虫

产生拒食作用, 而且可能与昆虫消化道内蛋白酶结合而抑制昆虫消化, 或者在代谢中产生自由基团损伤昆虫肠道表皮细胞 (Barbehenn and Constabel, 2011; Wang *et al.*, 2018)。植物防御蛋白, 如植物蛋白酶抑制剂可以通过抑制昆虫中肠消化酶的活性而降低昆虫对食物的消化与吸收, 从而影响昆虫的生长、发育和繁殖 (De Moraes *et al.*, 1998; Punithavalli and Jebamalaimary, 2019)。萜类化合物是植物次生代谢物中种类最为丰富的, 除了上面提到的一些挥发性萜类化合物可能影响植食性昆虫的寄主选择行为外, 一些萜类化合物亦可作为毒素对植食性昆虫产生不利的影响。例如, 棉花表皮及色素腺体中广泛存在的倍半萜化合物棉酚, 具有较为广谱的生物毒性, 是棉花防御植食性昆虫和病原微生物的重要植保素 (陈晓亚等, 2015; Chen *et al.*, 2019)。此外, 一些挥发性萜类化合物可以通过引诱植食性昆虫的天敌而起到间接防御的作用, 如金甲豆 *Phaseolus lunatus* 被二斑叶螨 *Tetranychus urticae* 取食后, 可释放反式 β -罗勒烯引诱捕食性天敌智利小植绥螨 *Phytoseiulus persimilis* (Zhang *et al.*, 2009)。

1.3 植食性昆虫反防御过程中的分子互作

为了应对植物的化学防御, 植食性昆虫会通过逃避、解毒以及选贮 (Sequestration) 等多种方法, 提高对寄主植物的适应性。植食性昆虫对某些植物或某些植物部位的取食回避, 主要是由于这些植物或部位的营养不能满足要求或含有较高含量的防御化合物 (Karban and Agrawal, 2002)。如粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* 幼虫选择取食欧洲防风草 *Pastinaca sativa* 维管束之间的叶肉部分, 从而减少次生代谢物呋喃香豆素的摄入 (Zangerl and Bazzaz, 1992)。

昆虫解毒酶 (如组织蛋白酶 (Cathepsins)、羧酸酯酶 (Carboxylesterase) 和昆虫细胞色素 P450 酶系等) 在昆虫对植物次生代谢物的适应过程中起重要作用 (Peng *et al.*, 2010; Bansal and Michel, 2018; Gu *et al.*, 2018; Terra *et al.*, 2018)。例如, 黄粉虫 *Tenebrio molitor* 利用组织蛋白酶减轻植物胰蛋白酶抑制剂 (Trypsin protease inhibitors) 对其消化的不利影响 (Terra *et al.*, 2018); 羧酸酯酶与昆虫的代谢功能有关, 可水解昆虫摄入的酯类防御化合物 (Gu *et al.*, 2018); CYP6B (细胞色素 P450) 解毒酶可协助虎凤蝶

Papilio glaucus 降解线型和角型呋喃香豆素以增强其对寄主植物的适生性 (Wen *et al.*, 2003); 美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea* 可取食上百种寄主植物, 不同的 CYP6B 类解毒酶能够代谢近百种寄主中不同的次生化合物, 如花椒毒素 (Xanthotoxin)、黄酮 (Flavone)、 α -萘黄酮 (α -naphthoflavone)、绿原酸 (Chlorogenic acid)、槲皮素 (Quercetin) 和芸香苷 (Rutin) 等 (Li *et al.*, 2004)。

选贮是植食性昆虫应对植物防御化合物和减少寄生性和捕食性天敌为害的一种有效策略, 指的是植食性昆虫摄入寄主植物产生的有毒次生代谢物后, 将其储存在表皮腺、毛状体、细胞或细胞器中; 当受到天敌攻击或捕食时, 植食性昆虫就能释放这些化合物, 从而增强其对天敌的防御能力 (Opitz and Mueller, 2009)。如 *Euphydryas anicia* 通过选贮光叶吊钟柳 *Penstemon glaber* 的防御化合物—环烯醚萜甙 (Iridoid glycosides) 增强对捕食性蚂蚁的驱避作用 (Kelly and Bowers, 2018)。有意思的是, 有研究结果表明植食性昆虫的选贮策略通常需要付出相应代价 (Carper *et al.*, 2019), 如梓天蛾 *Ceratomia catalpae* 从寄主植物梓树 *Catalpa* spp. 上获得了防御化合物梓醇 (Catalpol), 明显减弱天敌对其的控制作用的同时, 也影响了梓天蛾自身的免疫力 (Lampert, 2020)。

除了逃避、解毒以及选贮等方式外, 植食性昆虫也可以通过分泌效应子 (Effectors), 抑制寄主植物的防御反应 (Erb and Reymond, 2019)。例如美洲棉铃虫唾液腺中的葡萄糖氧化酶 (Glucose oxidase) 能够显著降低烟草 *Nicotiana attenuata* 中重要防御化合物尼古丁的含量 (Musser *et al.*, 2002)。马铃薯长管蚜 *Macrosiphum euphorbiae* OS 中的效应子 *Me10* 和 *Me23* 在本氏烟 *Nicotiana benthamiana* 中瞬时过量表达, 能够显著增强蚜虫的取食活力 (Atamian *et al.*, 2013)。此外, 近期的研究表明, 烟粉虱在刺吸烟草汁液的过程中, 会分泌一种小分子量的唾液蛋白 Bt56, 这个蛋白可以激活烟草的 SA 信号途径, 从而抑制 JA 信号途径介导的烟草对烟粉虱的抗性 (Xu *et al.*, 2019)。褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 取食水稻时, 会分泌唾液蛋白 NISEF1, 该蛋白具有 EF-hand Ca^{2+} 结合活性, 可以通过与水稻胞内 Ca^{2+} 的结合而抑制水稻的防御反应 (Ye *et al.*, 2017)。

此外, 其他相关生物, 如共生菌等产生的一

些化学因子, 也可能提高植食性昆虫对寄主植物的适应性。如山茶象 *Curculio chinensis* 肠胃中共生菌—不动杆菌 *Acinetobacter* 就能降解山茶属植物次生代谢物茶皂苷 (Zhang *et al.*, 2020); 切叶蚂蚁 *Acromyrmex echinator* 共生菌 *Leucocoprinus gongylophorus* 可表达漆酶 (Laccases), 该酶可帮助切叶蚂蚁降解植物酚类物质如单宁酸和类黄酮 (De Fine Licht *et al.*, 2013); 假单胞菌和拉恩氏菌及一些其他肠胃共生菌可协助中欧山松大小蠹 *Dendroctonus ponderosae* 降解松树中的萜烯类物质 (Adams *et al.*, 2013)。

2 基于植物与植食性昆虫分子互作机理的害虫防控新技术

2.1 利用植物挥发物防治害虫

植物挥发物在植物、植食性昆虫及其天敌的三重营养关系中发挥着重要作用。因此, 可以通过利用植物挥发物开发防控植食性昆虫的新技术。目前, 基于植物挥发物开发的植食性昆虫防控技术主要有: 1) 植食性昆虫或其天敌的行为调控剂, 包括引诱剂和驱避剂。如 Uefune 等 (2011) 将乙酸叶醇酯、正庚醛、 α -蒎烯、桉烯按一定比例混合, 田间放置可提高菜蛾盘绒茧蜂 *Cotesia vestalis* 对小菜蛾的寄生率; Vieira 等 (2014) 发现在大豆作物上应用人工合成的 (*E*)-2-己烯醛能显著提高英雄美洲螽 *Euschistus heros* 寄生蜂 *Trissolcus* spp. 的种群数量; Lamy 等 (2018) 分别将甘蓝地种蝇的产卵抑制剂二甲基二硫 (Dimethyl disulfide) 和引诱剂 *Z*-3-己烯基乙酸酯 (*Z*-3-hexenyl acetate) 放置于西兰花田和卷心菜田中, 结果发现西兰花上甘蓝地种蝇的产卵量降低了近 30%, 卷心菜上的产卵量增加了 40%。2) 间作具有引诱或驱避植食性昆虫或其天敌的伴侣植物。番茄 *Solanum lycopersicum* 常受番茄钻蛀性害虫——棉铃虫 *Helicoverpa armiger* 的为害, Abad 等 (2020) 将波斯三叶草 *Trifolium resupinatum* 与番茄间作, 发现波斯三叶草开花可提高田间植食性昆虫天敌的数量, 从而提高对棉铃虫的控制能力; 此外, 三叶草释放的酚类化合物, 还能显著降低间作番茄植株上棉铃虫的产卵量和幼虫的密度。3) 利用“PUSH-PULL”策略防控植食性昆虫。是指联合利用对植食性昆虫具有引诱作用和对植食性昆虫具有驱避作用的植物或挥发物, 以达到目

标作物少受或不受植食性昆虫为害的目的 (Turlings and Erb, 2018)。墨西哥豆瓢虫 *Epilachna varivestis* 是金甲豆上的主要害虫, 孔雀草 *Tagetes patula* 对墨西哥豆瓢虫具有趋避作用 (作为“PUSH”), 而菜豆 *Phaseolus vulgaris* 对墨西哥豆瓢虫具有很强的吸引作用 (作为“PULL”)。基于此, Leslie 等 (2020) 将目标作物金甲豆与驱避植物孔雀草间作, 并将菜豆种植在两间作植物的外围, 结果发现菜豆上的植食性昆虫数量远大于金甲豆和孔雀草上的, 并且也远大于金甲豆单一种植时 (只有“PULL”) 菜豆上的数量; 此外, 与外围作物相比, 内部间作植物上发现了更多的寄生性天敌瓢虫柄腹姬小蜂 *Pediobius foveolatus*。

2.2 应用化学激发子提高植物抗虫性

化学激发子是指本身对病虫害没有直接毒害作用, 但能够诱导植物产生防御反应的一类化学物质 (Kim and Felton, 2013)。随着对植物抗虫机理的深入了解, 一批具有不同诱导机理的化学激发子得到了鉴定。这些化学激发子主要包括植食性昆虫相关分子模式: 微生物相关分子模式, 如细菌鞭毛蛋白, 脂多糖 (Lipopolysaccharides)、肽聚糖 (Peptidoglycan)、真菌几丁质和 β -葡聚糖 (β -glucan); 植物激素及其类似物, 如 JA、SA 及其类似物; 萜类化合物以及一些无机化合物铜、硅等 (Huffaker, 2015; Lou et al., 2015)。这些激发子可以激活植物与防御相关的信号传导途径或提高触发防御反应的敏感性, 从而提高植物抵抗植食性昆虫为害的能力 (Kim and Felton, 2013)。其中, 有一些激发子已经在田间开展了相关的应用试验并取得了一定成效。如在田间喷施茉莉酸甲酯 (Methyl jasmonate) 能够有效降低蚜虫和蓟马的害虫种群密度 (Bayram and Tonča, 2018b); 外施高浓度顺式茉莉酮 (*cis*-jasmonone) 可诱导小麦 *Triticum aestivum* 释放 (*Z*)- β -hexenyl acetate, 从而驱避麦茎蜂 *Wheat stem sawflies* (Bayram and Tonča, 2018a)。外施 β -1,3-glucan laminarin 能够激活茶树 *Camellia sinensis* MAPK 信号级联途径和转录因子 WRKYs, 提高信号分子 H_2O_2 、SA、脱落酸 (Abscisic acid) 以及防御化学物质几丁质酶、苯丙氨酸氨裂合酶、多酚氧化酶、黄酮醇合酶及挥发性化合物的含量, 田间施用能够增强茶树对小贯小绿叶蝉 *Empoasca onukii* Matsuda 的直接和间接抗性 (Xin et al., 2019)。杀菌剂叶枯唑 (Bismethiazol) 处理可上调水稻 JA、茉莉酸-异亮

氨酸 (Jasmonic acid-isoleucine) 和 H_2O_2 含量, 改变水稻挥发物组成相, 从而显著降低白背飞虱 *Sogatella furcifera* 若虫存活率和产卵雌成虫对水稻的取食及产卵嗜好性, 并提高白背飞虱卵的被寄生率 (Zhou 等, 2018)。外施化学激发子 4-氟苯氧乙酸 (4-fluorophenoxyacetic acid) 能诱导水稻细胞中类黄酮聚合物颗粒的沉积, 并由此导致稻飞虱口针难以到达韧皮部而引起死亡; 田间试验表明, 喷洒 4-FPA 水剂能有效降低水稻白背飞虱的种群密度, 并提高水稻的产量 (Wang et al., 2020)。

2.3 利用遗传改良技术培育抗虫品种

通过深入揭示植物的抗虫分子机理, 结合基因编辑、转基因等现代遗传改良技术, 可培育抗虫性品种 (Lou et al., 2015)。至今, 科研人员通过上述途径, 已获得了拟南芥、玉米、水稻、番茄和烟草等植物的很多新品系。大量研究表明, 这些遗传改良新品系能够增强植物对植食性昆虫的直接和 (或) 间接抗性 (Schuman et al., 2012; Xiao et al., 2012)。例如, Lu 等 (2018) 发现沉默 *CYP71A1* 基因的水稻突变体能够通过减少 5-羟色胺的合成而增强对褐飞虱的抗性; 相反, 过量表达 5-羟色胺的水稻突变体对褐飞虱表现为敏感性。沉默 (*E*)- β -石竹烯合成酶基因 *OsCAS* 可引起水稻 (*E*)- β -石竹烯释放量减少, 这会导致褐飞虱对水稻的取食及产卵嗜好性下降, 并使褐飞虱在该水稻上的田间种群数量显著减少 (Xiao et al., 2012)。7-epizingiberene 为野生型番茄植物毛状体中具有毒性和害虫驱避性的萜烯类化合物, 通过转基因技术将 7-epizingiberene 合成酶基因 *ShZIS* 插入到番茄栽培种中, 7-epizingiberene 含量显著增加, 并增强番茄对多种害虫, 如烟草天蛾 *Manduca sexta* 和二斑叶螨等的抗性 (Bleeker et al., 2012)。

3 展望

随着基因组学、蛋白质组学、代谢组学以及遗传学等研究技术的发展, 过去 10 年中植物与植食性昆虫的分子互作机理得到了深入的研究。这些研究结果表明, 植食性昆虫可以利用自身丰富的嗅觉、味觉等化学感觉系统, 通过感知和编码植物挥发性和非挥发性的信息化合物, 最终定位和确定寄主植物; 另一方面, 植物可以通过受体识别 HAMPs 和 DAMPs, 启动响应的防御反应, 从

而抵御植食性昆虫的为害; 最后, 植食性昆虫又能通过逃避、解毒、选贮以及调控等方式适应或降低寄主植物的防御反应。这些结果不仅揭示了影响植物与植食性昆虫之间所展现出来的宏观的互作表型(如取食与被取食、植食性昆虫寄主范围等等)的内在微观机制, 而且为开发作物害虫防控新技术新途径提供了很好的理论与技术基础。然而, 目前对植物与植食性昆虫分子互作的研究还只是一个起步阶段, 还有很多不清楚的地方, 如植物是如何识别 HAMPs 的、识别 HAMPs 后又是如何激活下游防御反应的、植食性昆虫是如何应对防御化合物的等等。因此, 今后应进一步加强这方面的研究, 以在深入阐明植物与植食性昆虫互作机理的基础上, 发掘安全、协调以及高效的害虫防控新技术。

参考文献 (References)

- Abad MKR, Fathi SAA, Nouri-Ganbalani G, et al. Influence of tomato/clover intercropping on the control of *Helicoverpa armigera* (Hübner) [J]. *International Journal of Tropical Insect Science*, 2020, 40: 39–48.
- Adams AS, Aylward FO, Adams SM, et al. Mountain pine beetles colonizing historical and naive host trees are associated with a bacterial community highly enriched in genes contributing to terpene metabolism [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2013, 79: 3468–3475.
- Alborn T, Turlings TCJ, Jones TH, et al. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion [J]. *Science*, 1997, 276: 945–949.
- Arriola K, Guarino S, Schlawis C, et al. Identification of brassicadiene, a diterpene hydrocarbon attractive to the invasive stink bug *Bagrada hilaris*, from volatiles of cauliflower seedlings, *Brassica oleracea* var. *botrytis* [J]. *Organic Letters*, 2020, 22: 2972–2975.
- Atamian HS, Chaudhary R, Cin VD, et al. In planta expression or delivery of potato aphid *Macrosiphum euphorbiae* effectors Me10 and Me23 enhances aphid fecundity [J]. *Molecular Plant–Microbe Interactions*, 2013, 26: 67–74.
- Bansal R, Michel A. Expansion of cytochrome P450 and cathepsin genes in the generalist herbivore brown marmorated stink bug [J]. *BMC Genomics*, 2018, 19: 60.
- Barbehenn RV, Constabel CP. Tannins in plant–herbivore interactions [J]. *Phytochemistry*, 2011, 72: 1551–1565.
- Barton BL. Physiologically induced changes in resource oriented behavior [J]. *Annual Review of Entomology*, 1993, 38: 1–25.
- Bayram A, Tonga A. cis-Jasmone treatments affect pests and beneficial insects of wheat (*Triticum aestivum* L.): The influence of doses and plant growth stages [J]. *Crop Protection*, 2018a, 105: 70–79.
- Bayram A, Tonga A. Methyl jasmonate affects population densities of phytophagous and entomophagous insects in wheat [J]. *Applied Ecology and Environmental Research*, 2018b, 16 (1): 181–198.
- Berens ML, Berry HM, Mine A, et al. Evolution of hormone signaling networks in plant defense [J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2017, 55: 401–425.
- Bleeker PM, Mirabella R, Diergaarde PJ, et al. Improved herbivore resistance in cultivated tomato with the sesquiterpene biosynthetic pathway from a wild relative [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109: 20124–20129.
- Carper AL, Enger M, Bowers MD. Host plant effects on immune response across development of a specialist caterpillar [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2019, 7: 208.
- Chen XY, Wang DD, Fang X, et al. Plant specialized metabolism regulated by jasmonate signaling [J]. *Plant Cell Physiology*, 2019, 60: 2638–2647.
- Chen XY, Wang LJ, Mao YB. Plant terpenoids: Biosynthesis, regulation and plant–insect interactions [J]. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2015, 27 (7): 813–818. [陈晓亚, 王凌健, 毛颖波. 植物萜类生物合成与抗虫反应 [J]. *生命科学*, 2015, 27 (7): 813–818]
- Clark JT, Ray A. Olfactory mechanisms for discovery of odorants to reduce insect–host contact [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2016, 42: 919–930.
- De Fine Licht HH, Schiøtta M, Wrzesinska AR, et al. Laccase detoxification mediates the nutritional alliance between leaf–cutting ants and fungus–garden symbionts [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110 (2): 583–587.
- De Moraes CM, Lewis WJ, Pare PW, et al. Herbivore–infested plants selectively attract parasitoids [J]. *Nature*, 1998, 393: 570–573.
- Doss RP, Oliver JE, Proebsting WM, et al. Bruchins: Insect–derived plant regulators that stimulate neoplasm formation [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, 97 (11): 6218–6223.
- Erb M, Meldau S, Howe GA. Role of phytohormones in insect-specific plant reactions [J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17 (5): 250–259.
- Erb M, Reymond P. Molecular interactions between plants and insect herbivores [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2019, 70 (4): 1–31.
- Fleischer J, Pregitzer P, Breer H, et al. Access to the odor world: Olfactory receptors and their role for signal transduction in insects [J]. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2018, 75: 485–508.
- Gaquerel E, Weinhold A, Baldwin IT. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. VIII. An unbiased GCxGC–ToFMS analysis of the plant’s elicited volatile emissions [J]. *Plant Physiology*, 2009, 149 (3): 1408–1423.
- Gatehouse JA. Plant resistance towards insect herbivores: A dynamic interaction [J]. *New Phytologist*, 2002, 156: 145–169.

- Gu TZ, Zhang CC, Chen CY, et al. Effects of exogenous methyl jasmonate-induced resistance in *Populus × euramericana* 'Nanlin895' on the performance and metabolic enzyme activities of *Clostera anachoreta* [J]. *Arthropod-Plant Interactions*, 2018, 12: 247–255.
- Heidel-Fischer HM, Musser RO, Vogel H. Plant transcriptomic responses to herbivory [J]. *Annual Plant Reviews*, 2014, 140: 155–196.
- Helms AM, De Moraes CM, Troeger A, et al. Identification of an insect-produced olfactory cue that primes plant defenses [J]. *Nature Communications*, 2017, 8: 337.
- Huffaker A. Plant elicitor peptides in induced defense against insects [J]. *Current Opinion in Insect Science*, 2015, 9: 44–50.
- Hu LF, Ye M, Li R, et al. *OsWRKY53*, a versatile switch in regulating herbivore-induced defense responses in rice [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2016, 11 (4): e1169357.
- Karban R, Agrawal AA. Herbivore offense [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 641–664.
- Kelly CA, Bowers MD. Host plant iridoid glycosides mediate herbivore interactions with natural enemies [J]. *Oecologia*, 2018, 188: 491–500.
- Kerr JL, Kelly D, Bader MK, et al. Olfactory cues, visual cues and semiochemical diversity interact during host location by invasive forest beetles [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2017, 43: 17–25.
- Kim J, Felton GW. Priming of antiherbivore defensive responses in plants [J]. *Insect Science*, 2013, 20: 273–285.
- Lampert EC. Relationships among catalpol sequestration, metabolism and nutritional efficiencies of the catalpa sphinx, *Ceratomia catalpae* (Lepidoptera: Sphingidae) [J]. *Entomological Science*, 2020, 23: 196–203.
- Lamy F, Dugravot S, Cortesero AM, et al. One more step toward a push-pull strategy combining both a trap crop and plant volatile organic compounds against the cabbage root fly *Delia radicum* [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, 25: 29868–29879.
- Leslie AW, Hamby KA, McCluen SR, et al. Evaluating a push-pull tactic for management of *Epilachna varivestis* Mulsant and enhancement of beneficial arthropods in *Phaseolus lunatus* L. [J]. *Ecological Engineering*, 2020, 147: 105660.
- Li X, Baudry J, Berenbaum MR, et al. Structural and functional divergence of insect CYP6B proteins: From specialist to generalist cytochrome P450 [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101 (9): 2939–2944.
- Lou YG, Hu LF, Li JC. Herbivore-induced defenses in rice and their potential application in rice planthopper management. In: Heong KL, Cheng JA, Escalada M, eds. *Rice Planthoppers* [C]. Dordrecht: Springer, 2015: 91–115.
- Lu HP, Luo T, Fu HW, et al. Resistance of rice to insect pests mediated by suppression of serotonin biosynthesis [J]. *Nature Plant*, 2018, 4: 338–344.
- Lu YH, Zhang YJ, Wu KM. Host-plant selection mechanisms and behavioural manipulation strategies of phytophagous insects [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28 (10): 5113–5122. [陆宴辉, 张永军, 吴孔明. 植食性昆虫的寄主选择机理及行为调控策略 [J]. *生态学报*, 2008, 28 (10): 5113–5122]
- Magalhães DM, Borges M, Laumann RA, et al. Identification of volatile compounds involved in host location by *Anthonomus grandis* (Coleoptera: Curculionidae) [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2018, 6: 1–12.
- Malheiro R, Casal S, Cunha SC, et al. Identification of leaf volatiles from olive (*Olea europaea*) and their possible role in the ovipositional preferences of olive fly, *Bactrocera oleae* (Rossi) (Diptera: Tephritidae) [J]. *Phytochemistry*, 2016, 121: 11–19.
- Mithöfer A, Boland W. Plant defense against herbivores: Chemical aspects [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2012, 63 (1): 431–450.
- Mitra S, Sarkar N, Barik A. Long-chain alkanes and fatty acids from *Ludwigia octovalvis* weed leaf surface waxes as short-range attractant and ovipositional stimulant to *Altica cyanea* (Weber) (Coleoptera: Chrysomelidae) [J]. *Bulletin of Entomological Research*, 2017, 107: 391–400.
- Musser RO, Hum-Musser SM, Eichenseer H, et al. Herbivory: Caterpillar saliva beats plant defences [J]. *Nature*, 2002, 416: 599–600.
- Noge K. Hexanal, a major volatile found in fresh peanut seed, elicits foraging behavior in the laboratory-reared brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* (Heteroptera: Pentatomidae) [J]. *Journal of Pesticide Science*, 2019, 44: 15–19.
- Opitz SEW, Mueller C. Plant chemistry and insect sequestration [J]. *Chemoecology*, 2009, 19: 117–154.
- Peng L, Yan Y, Liu WX, et al. Anti-defense mechanism of herbivorous insects on plants [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2010, 53 (5): 572–580. [彭露, 严盈, 刘万学, 等. 植食性昆虫对植物的反防御机制 [J]. *昆虫学报*, 2010, 53 (5): 572–580]
- Pentzold S, Burse A, Boland W. Contact chemosensation of phytochemicals by insect herbivores [J]. *Natural Product Reports*, 2017, 34: 478–483.
- Punithavalli M, Jebamalaimary A. Inhibitory activities of proteinase inhibitors on developmental characteristics of sugarcane *Chilo infuscatellus* (Snellen) [J]. *Phytoparasitica*, 2019, 47: 43–53.
- Raffa KF, Andersson MN, Schlyter F. Host selection by bark beetles: Playing the odds in a high-stakes game. In: Tittiger C, Blomquist G, eds. *Advances in Insect Physiology* [C]. Oxford: Academic Press. 2016: 1–74.
- Renwick JAA, Radke CD, Sachdev-Gupta K, et al. Leaf surface chemicals stimulating oviposition by *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae) on cabbage [J]. *Chemoecology*, 1992, 3: 33–38.
- Schafer M, Fischer C, Meldau S, et al. Lipase activity in insect oral secretions mediates defense responses in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2011, 156 (3): 1520–1534.
- Schuman MC, Baldwin IT. The layers of plant responses to insect

- herbivores [J]. *Annual Review of Entomology*, 2016, 61: 373 – 394.
- Schuman MC, Barthel K, Baldwin IT. Herbivory-induced volatiles function as defenses increasing fitness of the native plant *Nicotiana attenuata* in nature [J]. *eLife*, 2012, 1: e00007.
- Scott K. Gustatory processing in *Drosophila melanogaster* [J]. *Annual Review of Entomology*, 2018, 63: 15 – 30.
- Städler E, Reifenhath K. Glucosinolates on the leaf surface perceived by insect herbivores: Review of ambiguous results and new investigations [J]. *Phytochemistry Reviews*, 2009, 8: 207 – 225.
- Sun JY, Sonderby IE, Halkier BA, et al. Non-volatile intact indole glucosinolates are host recognition cues for ovipositing *Plutella xylostella* [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2009, 35: 1427 – 1436.
- Terra WR, Diasl RO, Oliveira PL, et al. Transcriptomic analyses uncover emerging roles of mucins, lysosome/secretory addressing and detoxification pathways in insect midguts [J]. *Current Opinion in Insect Science*, 2018, 29: 34 – 40.
- Turlings TCJ, Erb M. Tritrophic interactions mediated by herbivore-induced plant volatiles: Mechanisms, ecological relevance, and application potential [J]. *Annual Review of Entomology*, 2018, 63: 433 – 452.
- Uefune M, Choh Y, Abe J, et al. Application of synthetic herbivore-induced plant volatiles causes increased parasitism of herbivores in the field [J]. *Journal of Applied Entomology*, 2012, 136: 561 – 567.
- Vieira CR, Blassioli-Moraes MC, Borges M, et al. Field evaluation of (E)-2-hexenal efficacy for behavioral manipulation of egg parasitoids in soybean [J]. *Biocontrol*, 2014, 59: 525 – 537.
- Walker KS, Bray JL, Lehman ME, et al. Effects of host plant phenolic acids and nutrient status on oviposition and feeding of the cabbage white butterfly, *Pieris rapae* [J]. *Bios*, 2014, 85: 95 – 101.
- Wang WW, Zhou PY, Mo XC, et al. Induction of defense in cereals by 4-fluorophenoxyacetic acid suppresses insect pest populations and increases crop yields in the field [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117 (22): 12017 – 12028. <https://doi.org/10.1073/pnas.2003742117>.
- Wang WX, Li YY, Dang PQ, et al. Rice secondary metabolites: Structures, roles, biosynthesis, and metabolic regulation [J]. *Molecules*, 2018, 23: 50.
- Wen Z, Pan L, Berenbaum MR, et al. Metabolism of linear and angular furanocoumarins by *Papilio polyxenes* CYP6B1 co-expressed with NADPH cytochrome P450 reductase [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2003, 33 (9): 937 – 947.
- Xiao YT, Wang Q, Erb M, et al. Specific herbivore-induced volatiles defend plants and determine insect community composition in the field [J]. *Ecology Letters*, 2012, 15: 1130 – 1139.
- Xin ZJ, Cai XM, Chen SL, et al. A disease resistance elicitor laminarin enhances tea defense against a piercing herbivore *Empoasca (Matsumurasca) onukii* Matsuda [J]. *Scientific Reports*, 2019, 9: 814.
- Xu HX, Qian LX, Wang XW, et al. A salivary effector enables whitefly to feed on host plants by eliciting salicylic acid-signaling pathway [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116: 490 – 495.
- Xu LP, Li H, Lou YG. Research progress on early signaling events in plant-herbivore interactions [J]. *Journal of Plant Protection*, 2018, 45 (5): 928 – 936. [徐丽萍, 李恒, 娄永根. 植物-植食性昆虫互作关系中早期信号事件研究进展 [J]. 植物保护学报, 2018, 45 (5): 928 – 936]
- Xu SQ, Zhou WW, Pottinger S, et al. Herbivore associated elicitor-induced defences are highly specific among closely related *Nicotiana* species [J]. *BMC Plant Biology*, 2015, 15: 2.
- Ye WF, Yu HX, Jian YK, et al. A salivary EF-hand calcium-binding protein of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* functions as an effector for defense responses in rice [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 40498.
- Zangerl AR, Bazzaz FA. Theory and pattern in plant defense allocation. In: Fritz RS, Simms EL, eds. *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens: Ecology, Evolution and Genetics* [C]. Chicago: University of Chicago Press. 1992: 363 – 391.
- Zhang PJ, Zheng SJ, Van Loon JJA, et al. Whiteflies interfere with indirect plant defense against spider mites in Lima bean [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106: 21202 – 21207.
- Zhang SK, Shu JP, Xue HJ, et al. The gut microbiota in *Camellia Weevils* are influenced by plant secondary metabolites and contribute to saponin degradation [J]. *Msystems*, 2020, 5 (2): e00692 – 19.
- Zhou PY, Mo XC, Wang WW, et al. The commonly used bactericide bismethiazol promotes rice defenses against herbivores [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19 (5): 1271.