



余源婵, 杨茂发, 商胜华, 刘健锋, 于晓飞. 不同昆虫取食对烟草信号分子和防御酶的影响 [J]. 环境昆虫学报, 2021, 43 (4): 967-977.

## 不同昆虫取食对烟草信号分子和防御酶的影响

余源婵<sup>1</sup>, 杨茂发<sup>1,2\*</sup>, 商胜华<sup>3</sup>, 刘健锋<sup>1</sup>, 于晓飞<sup>2</sup>

(1. 贵州大学昆虫研究所/贵州山地农业病虫害重点实验室, 贵阳 550025;

2. 贵州大学烟草学院, 贵阳 550025; 3. 贵州省烟草科学研究院, 贵阳 550081)

**摘要:** 以烟草 *Nicotiana tabacum* L. 品种 ‘MS K326’ 为研究材料, 采用生化分析法研究了 3 种昆虫取食对烟草防御信号分子含量和防御酶活性的影响。结果显示: 棉铃虫 *Helicoverpa armigera* Hübner 取食后, 烟叶中的 JA、NO 含量分别在 48 h、24 h 时达到最高, 为对照的 1.1 倍和 1.35 倍, 斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* Fabricius 和烟蚜 *Myzus persicae* Sulzer 取食后, 烟叶中的 JA、NO 含量分别较对照降低 7.1%、33.33% 和 10.38%、60%; 棉铃虫和斜纹夜蛾取食后 H<sub>2</sub>S 含量均在 6 h 达到最高, 分别较对照增加 25.36% 和 73.7%, 烟蚜取食后 H<sub>2</sub>S 含量则在 48 h 时达到峰值, 较对照增加 77.03%。棉铃虫取食下烟叶内 PAL、PPO 和 POD 均呈先降低后增加的波动性变化, 分别在 72 h、48 h 和 48 h 时较对照显著升高; 斜纹夜蛾取食后, 烟叶内 PAL 和 POD 与棉铃虫取食存在相似变化趋势, 分别在 72 h 和 24 h 时升至峰值, PPO 活性呈持续升高趋势, 12 h 时达到最高; 棉铃虫或斜纹夜蛾取食后, 烟叶内 LOX 活性受到抑制, 分别在 72 h 和 48 h 时降至最低; 烟蚜取食后, 烟叶内 PAL 活性呈先降低后增加的波动性变化, 仅在 48 h 时较对照显著升高, LOX、PPO 和 POD 则均呈先升高后降低的波动趋势, 分别在 6 h、6 h 和 12 h 时较对照显著升高。综上说明, 昆虫取食诱导烟株激活体内生理防御机制差异与昆虫的种类、取食方式及取食时间相关, 该结果为烟草生产中外源诱导增强烟草抗性以及与昆虫相关的化学激发子的开发提供参考。

**关键词:** 不同昆虫; 取食; 烟草; 信号分子; 防御酶

中图分类号: Q965; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2021) 04-0967-11

## Effects of different insects feeding on tobacco signaling molecules and defense enzymes

YU Yuan-Chan<sup>1</sup>, YANG Mao-Fa<sup>1,2\*</sup>, SHANG Sheng-Hua<sup>3</sup>, LIU Jian-Feng<sup>1</sup>, YU Xiao-Fei<sup>2\*</sup>  
(1. Institute of Entomology, Guizhou University; Guizhou Provincial Key Laboratory for Agricultural Pest Management of the Mountainous Region, Guiyang 550025, China; 2. College of Tobacco Science, Guizhou University, Guiyang 550025, China; 3. Guizhou Academy of Tobacco Sciences, Guiyang 550081, China)

**Abstract:** In this paper, tobacco “MS K326” was used as research material. The effects of feeding-modes of different insects on the signal contents and defense enzyme activities in leaves of tobacco were measured by biochemical assays. The results showed that *Helicoverpa armigera* feeding could induce the contents of JA, NO and H<sub>2</sub>S reached the maximum at 48 h, 24 h and 6 h, being 1.1 ~ 1.35 times of the control group; The contents of JA and NO in tobacco leaves fed by *Spodoptera litura* decreased by 7.1% and 33.33%, and by 10.38% and 60% after *Myzus persicae* Sulzer feeding, respectively; After *H.*

基金项目: 中国烟草总公司贵州省公司重大科技专项 (201603, 201752010040001); 贵州省高层次创新型人才培养项目 ([2016]-4022)

作者简介: 余源婵, 女, 硕士研究生, 主要从事农业昆虫与害虫防治研究, E-mail: 2326675321@qq.com

\* 通讯作者 Author for correspondence: 杨茂发, 男, 博士, 教授, 从事昆虫系统分类及农林害虫综合治理研究, E-mail: gdgdly@126.com

收稿日期 Received: 2020-05-11; 接受日期 Accepted: 2020-10-12

*armigera* and *S. litura* feeding, the contents of  $H_2S$  in tobacco leaves reached its highest at 6 h, and increased by 25.36% and 73.7%, respectively. However, after *M. persicae* feeding, the contents of  $H_2S$  reached the maximum at 48 h, increasing by 77.03%; After *H. armigera* feeding, the activities of PAL, PPO and POD decreased at first and then increased, and increased obviously at 72 h, 48 h and 48 h comparing with the control; There were similar changes on activities of PAL and POD in leaves fed by *S. litura*: decreased at first and then increased, peaked at 72 h and 24 h, while the activity of PPO continued to raise and reached the maximum at 12 h; *H. armigera* and *S. litura* feeding caused inhibition of LOX activity, minimized at 72 h and 48 h; After *M. persicae* feeding, the activity of PAL did not significantly changed until it increased obviously at 48 h, and the activity of LOX, PPO and POD increased first and then decreased, which increased obviously at 6 h, 6 h and 12 h, respectively. Taken together, the differences in physiological defense mechanisms of tobacco induced by insect feeding are closely related to types of pests, feeding modes and time, this result provide reference for the development of exogenous inducer to enhance tobacco resistance and develop insect-related chemical elicitors in tobacco production.

**Key words:** Different insect; feeding; tobacco; signal molecules; defense enzymes

烟草 *Nicotiana tabacum* L. 是我国重要的农业经济作物, 随着烟草的规模化种植, 烟草病虫害呈逐年上升趋势 (曾维爱等, 2017), 其中烟蚜 *Myzus persicae* Sulzer、斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* Fabricius 和棉铃虫 *Helicoverpa armigera* Hübner 是烟草种植中常见的 3 种主要害虫, 分属刺吸性和食叶性害虫, 具有分布范围广、为害周期长等特点, 严重危害烟草生产 (郭线茹等, 2006)。目前关于烟草虫害防治方法较多, 然因化学防控具有经济、快速和使用方便等优势仍在多数地区得到广泛应用 (彭孟祥等, 2019), 严重威胁到烟草产品质量安全 (李江舟等, 2018)。目前已知烟蚜、斜纹夜蛾及棉铃虫已对多种常用杀虫剂产生了不同水平的抗性 (刘佳等, 2016; 胡红岩等, 2018; 孟建玉等, 2018)。因此, 通过探究虫害诱导的植物防御机制以寻求合适的方法使植物产生抗虫防御警备, 可大大减少杀虫剂的使用, 已成为当前害虫综合防治的研究热点 (王杰等, 2018)。

植食性昆虫取食植物时, 其口腔分泌物内的激发子可被植物识别从而激活植物体内一系列信号转导途径 (Schuman and Baldwin, 2016)。常见植食性昆虫口器有咀嚼式和刺吸式两类, 前者取食主要诱导激活植物茉莉酸 (jasmonic acid, JA) 途径, 使得植物体内 JA 及其化合物含量发生变化 (顾小辉等, 2017); 后者则通过刺吸植物韧皮部汁液获取植物营养, 同时传播植物病毒, 主要激活植物体内水杨酸 (salicylic acid, SA) 途径 (Leitner *et al.*, 2005)。各种防御信号途径之间可相互影响, 交叉反应, 使植物产生多种抗性机制

(彭金英和黄勇平, 2005)。茉莉酸、一氧化氮 (nitric oxide, NO) 和硫化氢 (hydrogen sulfide,  $H_2S$ ) 是植物体内普遍存在的信号分子, 参与植物体内多种生理活动, 其中 JA 除参与调节植物的生长发育外, 还在昆虫取食和胁迫反应中起到信号传递作用 (蒲恒浒等, 2019), 可诱导增加植物多酚氧化酶 (polyphenol oxidase, PPO)、脂氧合酶 (lipoxygenase, LOX)、过氧化物酶 (peroxidase, POD) 及 SA 信号转导途径的关键限速酶苯丙氨酸解氨酶 (phenylalanine ammonia lyase, PAL) 等多种防御酶的合成直接抵御虫害 (Koramutla *et al.*, 2014; Kanchiswamy *et al.*, 2015)。NO 作为一种重要的信号分子, 不仅参与植物的种子休眠和萌发以及根的形态建成等生长发育过程, 还参与调节植物细胞的气孔运动以及增加植物抗性 (Hasanuzzaman *et al.*, 2018), 其中 NO 依赖 SA 的产生激活或强化植物防御反应, SA 通过改变顺乌头酸酶 (aconitase, ACO)、过氧化氢酶 (catalase, CAT) 和 POD 活性进而参与 NO 合成途径 (彭金英和黄勇平, 2005; 张艳敏, 2017)。有报道发现烟蚜和斜纹夜蛾取食均可诱导烟叶 NO 含量升高 (张艳敏等, 2017)。 $H_2S$  信号分子具有与 NO 类似的功能, 根据两者各自浓度在植物中作为信号或损伤促进剂起协同或拮抗作用 (Corpas *et al.*, 2019)。研究证实 NO 和  $H_2S$  水平的增加及其相互作用, 可增加烟草对极端盐度条件胁迫的耐受性 (Da Silva *et al.*, 2017)。此外,  $H_2S$  作为 JA 信号的下游, 调控拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 子叶的气孔发育 (Deng *et al.*, 2020)。以上研究均证实 JA、

NO 和 H<sub>2</sub>S 等防御信号分子参与了植物抗性的诱导。

植物体通过多种信号途径间通讯, 激活各种防御基因的表达并合成积累相关防御物质, 如 PAL、PPO、POD 和 LOX 等多种防御酶蛋白直接抵御虫害 (林丹, 2018)。植物体内的防御蛋白酶经昆虫摄入后, 可影响害虫肠道内胰蛋白酶、胰凝乳蛋白酶等消化酶活性, 扰乱昆虫原有的肠道环境极其消化吸收功能, 造成虫体发育减缓或死亡 (桂连友等, 2005)。本文以棉铃虫、斜纹夜蛾及烟蚜等 3 种昆虫取食后检测烟草叶片内的防御生理指标变化来探讨不同昆虫取食诱导的烟草抗虫生理机制, 旨在为形成烟草虫害绿色防控综合技术体系, 替代或减少化学农药的使用次数与用量提供理论依据和技术参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料与试验设计

试验于 2019 年 6-9 月在贵州大学昆虫研究所的实验用地及实验室内完成, 实验选用贵州烟区生产上常用的烟草品种“雄性不育 K326 (male sterility K326, MS K326)”为材料, 于实验棚育苗池内进行漂浮育苗, 待盘内幼苗长至 4 片真叶时, 用腐殖土进行单株盆栽培育。将盆栽烟苗移入孔径为 160 目的防虫网笼中, 自然光照, 定期浇灌肥料水, 待烟苗长至 6 片真叶后, 选取长势一致的健康烟苗供试 (Zong and Wang, 2007)。

试验用烟蚜 *M. persicae* 无翅成蚜为实验棚内烟株上笼罩繁殖的自然种群, 采自贵州省遵义市进化镇烟田, 采用李林森法传接蚜虫 (李林森, 1983), 烟蚜饥饿 3 h 后供试。斜纹夜蛾种群为实验室长期建立的稳定实验种群, 用人工饲料连续饲养多代, 饲料配方参照陈其津等 (2000), 略作修改, 饲养条件为温度  $27 \pm 1^\circ\text{C}$ , 相对湿度  $70\% \pm 5\%$ , 光周期 14 L: 10 D; 棉铃虫种群购于科云生物, 饲养条件为温度  $27 \pm 1^\circ\text{C}$ , 相对湿度  $70\% \pm 5\%$ , 光周期 16 L: 8 D。用新鲜烟叶喂食斜纹夜蛾和棉铃虫初孵幼虫, 待虫体长至 3~4 龄时选取大小一致的虫体单头进行饥饿处理 12 h 后供试。

在 6 片真叶期, 选取长势一致的烟苗用于试验。试验设置 6 种处理: (1) 烟蚜取食, 接 15 头饥饿 3 h 后的无翅成年蚜虫至烟苗除心叶外的从上至下数第 1 片完全展开叶背面 (张艳敏等, 2017);

(2) 斜纹夜蛾和棉铃虫取食, 分别接 1 头蜕皮 12 h 内的斜纹夜蛾/棉铃虫 3 龄幼虫至烟苗从上至下数第 1 片完全展开叶, 用纱袋笼罩处理叶, 防止虫体转移取食 (Zong and Wang, 2007); (3) 针刺, 用 PUL-1000 程控水平控制仪拉取的毛细血管细针即显微注射针 5 根一束, 对供试烟苗从上至下数第 1 片完全展开叶进行针刺处理, 针刺 3 次为一组, 分别在 T5 min、T10 min 时进行针刺, 之后开始正式处理计时 (Gosset *et al.*, 2009); (4) 打孔, 用自制打孔器 ( $d=0.3\text{ cm}$ ) 在烟苗除心叶外的从上至下数第 1 片完全展开叶上打孔, 1 次/h, 打孔 3 h 模拟虫体持续取食 (打孔总面积约为斜纹夜蛾、棉铃虫组取食面积); (5) 以同期未受为害的健康烟苗相同位置叶片作为对照 (CK)。将相同处理烟株放入无虫网笼中, 保证不同处理间直线距离不少于 10 m, 所有处理烟苗置于相同实验用地环境。处理 6、12、24、48 和 72 h 后摘取各处理烟苗从上至下数第 2 片完全展开叶组织放入提前准备好的自封袋中封口后立即放入冰盒, 转移至  $-80^\circ\text{C}$  冰箱中保存待测。以上处理重复 3 次, 每次重复各处理烟苗 5 株。

### 1.2 样品处理、生化指标测定与计算方法

#### 1.2.1 样品处理

JA 含量测定: 将叶片叶肉组织加液氮研磨后分别称取 0.1 g 加入 1 mL 预冷 PBS 缓冲液 (购于生工; 0.01 M, pH 7.4), 快速震荡摇匀后对匀浆液进行超声破碎, 按照 Plant JA ELISA KIT 进口试剂盒 (购于上海晶抗生物公司) 说明书要求条件离心 (常温条件下 5 000 r/min 离心 5~10 min), 取上清检测。NO、H<sub>2</sub>S、PAL、PPO、LOX 和 POD 等生理指标测定: 将叶片叶肉组织加液氮研磨后分别称取 0.1 g 加入 1 mL 各测定指标提取液, 快速震荡摇匀后按照一氧化氮 (NO)、硫化氢 (H<sub>2</sub>S) 和 苯丙氨酸解氨酶 (PAL)、脂氧合酶 (LOX)、多酚氧化酶 (PPO)、过氧化物酶 (POD) 各微量法测试盒 (购于苏州科铭生物技术有限公司) 说明书要求进行低温离心 (NO 和 H<sub>2</sub>S 粗样品分别于  $4^\circ\text{C}$ 、10 000 r/min 下离心 15 min 和 10 min; PAL 粗样品于  $4^\circ\text{C}$ 、10 000 r/min 下离心 10 min, LOX 粗样品于  $4^\circ\text{C}$ 、16 000 r/min 下离心 20 min, PPO 和 POD 粗样品于  $4^\circ\text{C}$ 、8 000 r/min 下离心 10 min), 然后取上清置于冰上待测。

### 1.2.2 生化指标测定与计算方法

JA 测定采用酶联免疫分析法 (张兴丽, 2013), 按照 Plant JA ELISA KIT 进口试剂盒说明书进行操作, 测定产物特定波长的吸光值 (JA: 450 nm), 代入测定已知浓度 ( $y$ ) 标准品吸光度值 ( $x$ ) 绘制的直线回归方程 ( $y = 1\,427.4x - 190.09$ ,  $R^2 = 0.9964$ ) 中, 计算出样品浓度 (pmol/L FW)。NO、H<sub>2</sub>S 两种信号分子含量和 PAL、LOX、PPO、POD 等酶活性测定按照对应的各试剂盒说明书进行操作, 测定产物特定波长的吸光值 (NO: 550 nm; H<sub>2</sub>S: 665 nm; PAL: 290 nm; LOX: 280 nm; PPO: 525 nm; POD: 470 nm), 最后根据说明书提供的公式: NO 含量 ( $\mu\text{mol/g FW}$ ) =  $0.25 \times (\Delta A + 0.0103) \div W$ 、H<sub>2</sub>S 含量 (nmol/g FW) =  $681.6 \times \Delta A \div W$ ; PAL (U/g FW) =  $26.6 \times \Delta A \div W$ 、LOX (U/g FW) =  $33.33 \times \Delta A \div W$ 、PPO (U/g FW) =  $120 \times \Delta A \div W$  (注前面公式中  $\Delta A = A_{\text{测定}} - A_{\text{对照}}$ ,  $W$  为样品质量); POD (U/g FW) =  $4\,000 \times \Delta A \div W$  (注  $\Delta A = A_{2\text{min}} - A_{1\text{min}}$ ,  $W$  为样品质量), 计算样品中对应的各信号分子含量和防御酶活性 (温娟等, 2017)。每样品重复检测 2 次。

### 1.3 数据处理

采用 Microsoft Excel 2010 软件对实验数据整

理, 利用 SPSS 18.0 软件对数据进行单因素方差分析 (One-way ANOVA) 检验不同处理间的差异显著性, 利用 GraphPad Prism 7.0 对数据进行绘图。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同昆虫取食对烟草 ‘MS K326’ 叶片中信号分子含量的影响

#### 2.1.1 不同昆虫取食对烟草 ‘MS K326’ 叶片中 JA 含量的影响

棉铃虫取食条件下, 烟叶内 JA 含量呈升高降低趋势, 48 h 时含量显著升高达到峰值, 较对照含量上升了 10.55%, 之后有所降低; 斜纹夜蛾取食下, JA 在 12 h 时含量显著低于对照和打孔含量, 之后回升接近对照。烟蚜取食下, 烟叶内 JA 含量升高总体受到抑制, 24 h 时抑制显著, 含量较对照含量降低了 10.38%, 针刺 JA 含量则逐渐升高, 直到 48 h 时含量回升与对照含量接近。说明不同昆虫取食诱导烟叶内 JA 含量变化存在差异, 棉铃虫取食明显诱导 JA 含量升高, 斜纹夜蛾取食抑制 JA 含量升高, 之后含量回升接近对照, 烟蚜取食则抑制了烟叶内 JA 含量升高 (表 1)。

表 1 不同昆虫取食对烟草 ‘MS K326’ 叶片中信号分子 JA 含量的影响 (单位: pmol/L)

Table 1 Influence of different insects feeding on the content of JA in tobacco ‘MS K326’ leaves

处理类型 Treatment type	处理时间(h) Treatment time				
	6	12	24	48	72
对照 Control	519.11 ± 15.27 a(C)	519.28 ± 7.45 a(C)	558.12 ± 10.09 a(AB)	533.42 ± 19.23 bc(BC)	568.62 ± 23.71 a(A)
打孔 Perforations	503.52 ± 23.46 a(B)	527.25 ± 6.33 a(B)	564.65 ± 11.19 a(A)	588.37 ± 20.74 a(A)	511.43 ± 15.76 b(B)
棉铃虫 <i>H. armigera</i>	500.93 ± 17.30 a(C)	524.17 ± 25.33 a(B)	535.01 ± 8.18 b(B)	589.71 ± 15.54 a(A)	491.63 ± 9.86 b(C)
斜纹夜蛾 <i>S. litura</i>	481.17 ± 35.89 a(C)	482.81 ± 15.96 b(C)	524.96 ± 13.61 b(AB)	544.77 ± 11.76 b(A)	497.46 ± 16.23 b(BC)
烟蚜 <i>M. persicae</i>	522.29 ± 9.07 a(AB)	531.76 ± 13.53 a(A)	500.16 ± 7.21 c(C)	511.74 ± 10.69 bc(BC)	502.70 ± 15.90 b(C)
针刺 Needles	505.48 ± 9.10 a(CD)	525.2 ± 9.19 b(BC)	496.82 ± 14.67 c(C)	558.23 ± 15.05 b(A)	548.38 ± 12.99 b(AB)

注: 图中各数据误差线来源于 SD。同一行数据后的英文大写字母不同表示相同处理不同时间段下在 0.05 水平上差异显著, 同一列英文小写字母不同表示在同一时间不同处理下在 0.05 水平上差异显著。下同。Note: Error lines in the figure were from SD. Different capital letters after the same row indicated a significant difference at the 0.05 level under the same treatment for different time periods, different lowercase letters in the same column indicated a significant difference at the 0.05 level under different treatments at the same time. The same below.

### 2.1.2 不同昆虫取食对烟草 ‘MS K326’ 叶片中 NO 含量的影响

棉铃虫取食后烟叶内 NO 含量呈逐渐升高后持平趋势, 取食 24 h 时, NO 含量升至峰值, 较对照升高 1.48 倍; 斜纹夜蛾取食烟草后烟叶内 NO 含量升高整体受到一定抑制, 处理 12 h 时含量显著低于对照, 较同时段对照含量降低了 33.33%, 处理 72 h 时 NO 含量回升至与对照接近, 打孔 NO 含量在处理 48 h 时达到含量峰值, 以上 3 种处理中

的 NO 峰值出现前后顺序为: 棉铃虫 > 打孔 > 斜纹夜蛾。烟蚜取食后 NO 含量在 6 h 时明显受到抑制, 12 h 时含量升高与对照含量接近, 之后呈逐渐下降趋势, 而针刺 NO 含量在前两个时段中出现一定下降趋势, 之后逐渐升高。实验表明, 棉铃虫取食诱导 NO 升高明显, 斜纹夜蛾取食下 NO 含量受到一定抑制后升高不明显, 烟蚜则是抑制烟叶内 NO 含量升高 (表 2)。

表 2 不同昆虫取食对烟草 ‘MS K326’ 叶片中信号分子 NO 含量的影响 (单位:  $\mu\text{mol/g}$ )  
Table 2 Influence of different insects feeding on the content of NO in tobacco ‘MS K326’ leaves

处理类型 Treatment type	处理时间(h) Treatment time				
	6	12	24	48	72
对照 Control	0.20 ± 0.01 b(A)	0.21 ± 0.01 ab(A)	0.23 ± 0.017 b(A)	0.12 ± 0.00 c(B)	0.20 ± 0.01 b(A)
打孔 Perforations	0.22 ± 0.04 a(A)	0.21 ± 0.04 b(A)	0.19 ± 0.03 bc(A)	0.23 ± 0.02 a(A)	0.21 ± 0.01 b(A)
棉铃虫 <i>H. armigera</i>	0.23 ± 0.01 a(B)	0.25 ± 0.01 a(B)	0.31 ± 0.02 a(A)	0.20 ± 0.02 ab(C)	0.20 ± 0.00 b(C)
斜纹夜蛾 <i>S. litura</i>	0.16 ± 0.02 b(BC)	0.14 ± 0.01 c(C)	0.17 ± 0.01 cd(B)	0.17 ± 0.01 b(B)	0.20 ± 0.00 b(A)
烟蚜 <i>M. persicae</i>	0.14 ± 0.01 b(B)	0.21 ± 0.02 b(A)	0.13 ± 0.01 d(B)	0.12 ± 0.01 c(B)	0.08 ± 0.01 c(C)
针刺 Needles	0.15 ± 0.02 b(CD)	0.14 ± 0.01 c(D)	0.21 ± 0.04 bc(AB)	0.20 ± 0.03 ab(BC)	0.25 ± 0.04 a(A)

### 2.1.3 不同昆虫取食对烟草 ‘MS K326’ 叶片中 H<sub>2</sub>S 含量的影响

不同昆虫取食烟草 ‘MS K326’ 均可诱导烟草内 H<sub>2</sub>S 含量发生显著变化 (表 3)。其中, 斜纹夜蛾幼虫取食 6 h 时烟草内 H<sub>2</sub>S 含量与对照差异显著, 含量高达对照含量的 1.74 倍, 之后烟叶内 H<sub>2</sub>S 含量均呈一定下降趋势, 而棉铃虫取食则是呈持续性下降趋势, 6 h 时达到含量峰值较对照显著

升高。打孔处理下 H<sub>2</sub>S 含量变化呈缓慢升高后降低趋势, 其峰值低于斜纹夜蛾和棉铃虫取食处理组。烟蚜取食下, H<sub>2</sub>S 含量呈逐渐升高后降低趋势, 在处理 48 h 时含量最高, 为对照含量的 1.77 倍, 针刺含量仅在处理 6 h 时显著高于对照。上述结果表明棉铃虫和斜纹夜蛾撕咬取食较烟蚜刺吸取食能较快诱导烟叶内 H<sub>2</sub>S 含量升高。

表 3 不同昆虫取食对烟草 ‘MS K326’ 叶片中信号分子 H<sub>2</sub>S 含量的影响 (单位:  $\text{nmol/g}$ )  
Table 3 Influence of different insects feeding on the content of H<sub>2</sub>S in tobacco ‘MS K326’ leaves

处理类型 Treatment type	处理时间(h) Treatment time				
	6	12	24	48	72
对照 Control	64.07 ± 1.81 c(A)	56.10 ± 1.56 c(B)	61.31 ± 1.29 c(AB)	57.60 ± 4.21 c(AB)	55.63 ± 4.85 b(B)
打孔 Perforations	51.05 ± 7.18 d(D)	65.86 ± 3.20 b(BC)	69.34 ± 2.15 b(AB)	79.01 ± 8.34 b(A)	55.97 ± 3.48 b(CD)
棉铃虫 <i>H. armigera</i>	80.32 ± 4.48 b(A)	78.56 ± 2.01 a(A)	58.70 ± 3.50 cd(B)	46.66 ± 7.28 d(C)	34.65 ± 2.77 d(D)
斜纹夜蛾 <i>S. litura</i>	111.29 ± 3.30 a(A)	74.56 ± 6.66 a(B)	54.62 ± 5.70 d(C)	75.78 ± 3.84 b(B)	71.68 ± 3.48 a(B)
烟蚜 <i>M. persicae</i>	76.27 ± 4.51 b(B)	74.92 ± 1.39 a(B)	98.99 ± 1.16 a(A)	101.97 ± 8.28 a(A)	55.71 ± 8.43 b(C)
针刺 Needles	76.47 ± 4.50 b(A)	44.67 ± 1.23 d(B)	40.32 ± 3.40 e(B)	43.87 ± 1.45 d(B)	44.87 ± 1.25 c(B)

## 2.2 不同昆虫取食对烟草‘MS K326’叶片中防御酶的影响

### 2.2.1 不同昆虫取食对烟草‘MS K326’叶片中 PAL 活性的影响

棉铃虫和斜纹夜蛾取食后叶片内 PAL 活性均在 72 h 时达到峰值, 棉铃虫取食下 PAL 活性开始呈持续上升趋势, 48 h 时活性骤减, 之后迅速升高, 除 48 h 外其余各时段下 PAL 活性均显著高于对照; 斜纹夜蛾取食 6 h 时烟叶内 PAL 活性与对照明显受到抑制, 12 h 时活性有所升高, 24 h 时活性受到抑制, 之后处理时段下逐渐升高; 无

论棉铃虫还是斜纹夜蛾取食后, 叶片内 PAL 活性升幅均高于对照和打孔处理组, 斜纹夜蛾诱导的 PAL 活性峰值高于棉铃虫。烟蚜取食下烟叶内 PAL 活性在 12 h 时明显受到抑制, 之后缓慢升高, 48 h 明显升高后活性与棉铃虫取食株接近, 之后降低, 其活性峰值高于对照和针刺。表明棉铃虫和斜纹夜蛾取食诱导的 PAL 活性较烟蚜高, 打孔的 PAL 活性高于针刺组, 烟蚜处理较针刺组明显诱导 PAL 活性升高, 由此可推测昆虫唾液分子和较大的机械损伤创口更易诱导烟叶内 PAL 活性升高 (图 1)。

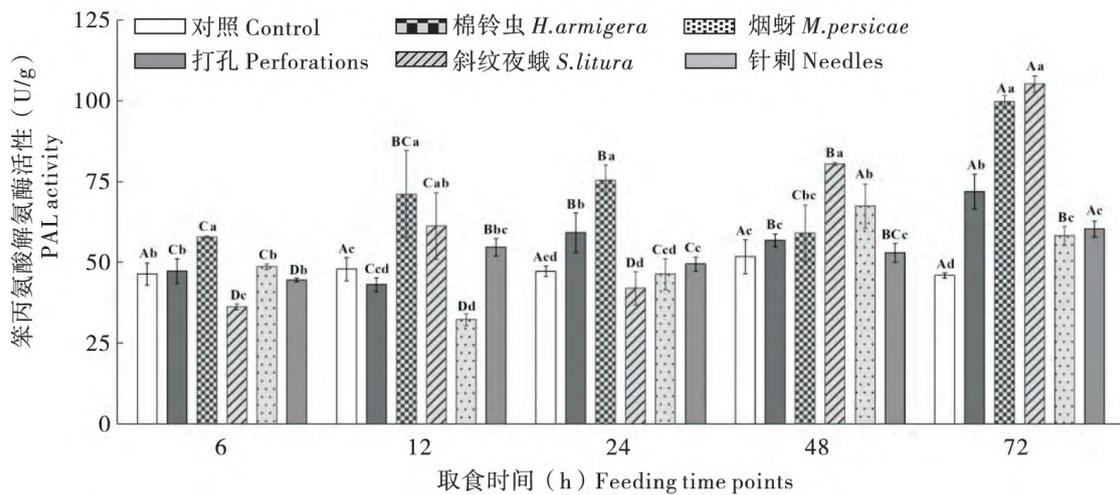


图 1 不同昆虫取食对烟草‘MS K326’叶片中防御酶 PAL 活性的影响

Fig. 1 Dynamics of the PAL activity of tobacco ‘MS K326’ leaves infested by different insects at different feeding time points

注: 图中各数据误差线来源于 SD。不同柱状图上的英文小写字母不同表示在同一时间不同处理下在 0.05 水平上差异显著, 相同柱状图上的英文大写字母不同表示相同处理不同时间段下在 0.05 水平上差异显著。下同。Note: Error lines in the figure were from SD. Different lowercase letters on different bar charts indicated significant differences at the 0.05 level under different treatments at the same time, different uppercase letters on the same histogram indicated significant differences at the level of 0.05 at different time periods of the same treatment. The same below.

### 2.2.2 不同昆虫取食对烟草‘MS K326’叶片中 LOX 活性的影响

棉铃虫处理 24 h 后, 烟叶内 LOX 活性升至峰值 (60.64 U/g) 与对照接近, 之后活性升高受到抑制; 斜纹夜蛾取食后烟叶内 LOX 活性呈现波动性降低升高, 12 h 时 LOX 活性明显受到抑制, 72 h 时活性升至峰值 (63.28 U/g) 与对照接近, 打孔的 LOX 活性在 12 h 明显下降, 之后缓慢升高, 72 h 后活性与对照接近。烟蚜取食 6 h 时快速诱导烟叶内 LOX 活性显著升高达到峰值 (72.40 U/g), 较对照上升了 54.01%, 其余时段内活性接近或略低于对照; 针刺前期烟叶内 LOX 活性与其他处理组相同, 均受到一定抑制, 之后

活性回升。表明棉铃虫和斜纹夜蛾取食下烟叶内 LOX 酶活性在一定时间内较对照明显受到抑制, 而烟蚜取食可快速诱导烟叶内 LOX 活性快速显著升高 (图 2)。

### 2.2.3 不同昆虫取食对烟草‘MS K326’叶片中 PPO 活性的影响

棉铃虫和斜纹夜蛾取食后烟叶内 PPO 活性均升高, 棉铃虫取食后烟叶 PPO 活性在 6 h 时较对照受到明显抑制, 48 h 时出现活性峰值 (190.66 U/g); 斜纹夜蛾取食下 PPO 活性自 6 h 时开始升高, 12 h 时达到峰值 (195.32 U/g), 之后保持稳定; 打孔的烟叶内 PPO 活性在 24 h 升至最高, 其峰值低于咀嚼口器昆虫取食诱导的 PPO 活性。烟

蚜取食烟株后烟叶内 PPO 活性呈现升高 - 降低 - 升高的趋势, 取食 6 h 时, 烟叶内 PPO 活性升至最高 (156.61 U/g), 较同时段对对照明显升高; 针刺诱导烟叶内 PPO 活性变化与烟蚜取食的情况存在一定差异, 但同在处理 6 h 时活性升高且接近烟

蚜组活性 (活性略低于烟蚜取食), 之后变化情况与烟蚜组相似。以上结果说明, 不同昆虫均能引起烟叶内防御酶 PPO 活性升高, 其中斜纹夜蛾诱导的烟株防御酶活性升高最高 (图 3)。

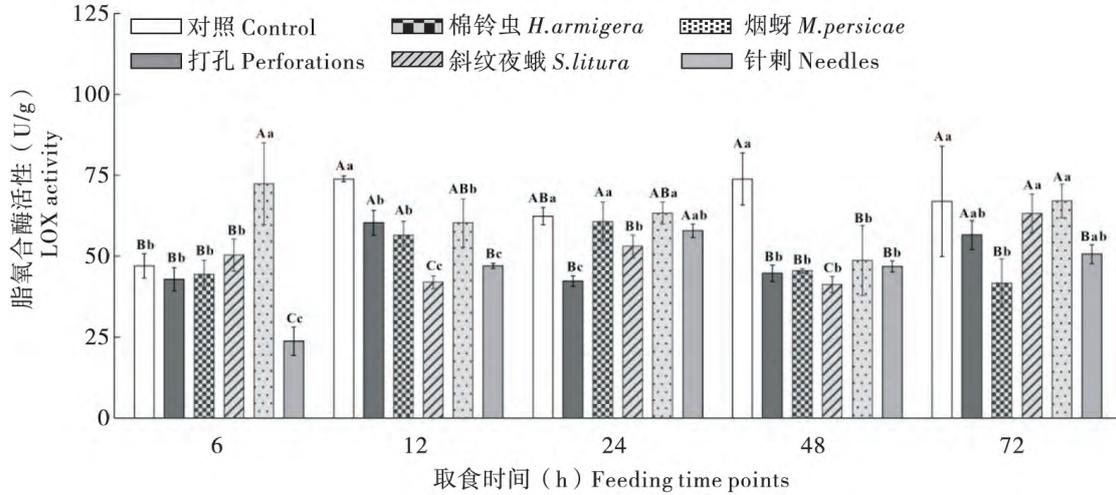


图 2 不同昆虫取食对烟草 ‘MS K326’ 叶片中防御酶 LOX 活性的影响

Fig. 2 Dynamics of the LOX activity of tobacco ‘MS K326’ leaves infested by different insects at different feeding time points

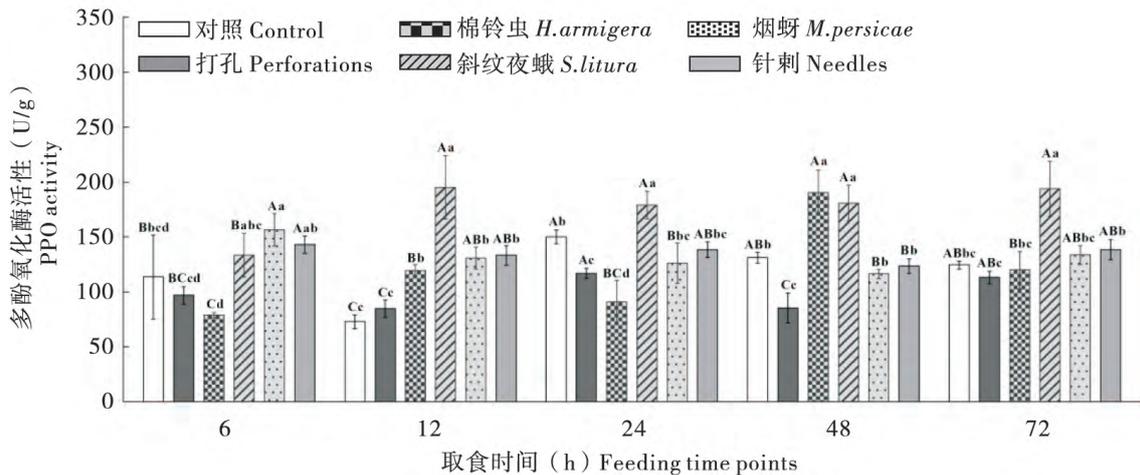


图 3 不同昆虫取食对烟草 ‘MS K326’ 叶片中防御酶 PPO 活性的影响

Fig. 3 Dynamics of the PPO activity of tobacco ‘MS K326’ leaves infested by different insects at different feeding time points

2.2.4 不同昆虫取食对烟草 ‘MS K326’ 叶片中 POD 活性的影响

棉铃虫取食初期烟叶内 POD 活性受到明显抑制, 之后逐渐升高, 48 h 时升至峰值 (99.65 U/g) 接近同时段对照, 斜纹夜蛾取食烟株后烟叶内 POD 活性呈现降低后升高趋势, 24 h 时升至最高 (169.33 U/g), 较对照显著升高 1.11 倍; 打孔烟叶内 POD 酶活性升高, 呈现波动性变化, 活性峰

值介于棉铃虫与斜纹夜蛾之间。烟蚜取食烟株后烟叶内 POD 活性较对照被诱导显著升高, 12 h 时为活性峰值点 (161.48 U/g), 接着活性降低, 之后逐渐升高; 针刺烟叶 POD 活性呈现升高 - 降低 - 升高取食, 其活性峰值较烟蚜处理组滞后。由此可见, 不同昆虫取食均可诱导烟叶内 POD 酶活性升高, 其中斜纹夜蛾取食烟草诱导 POD 酶活性峰值最高 (图 4)。

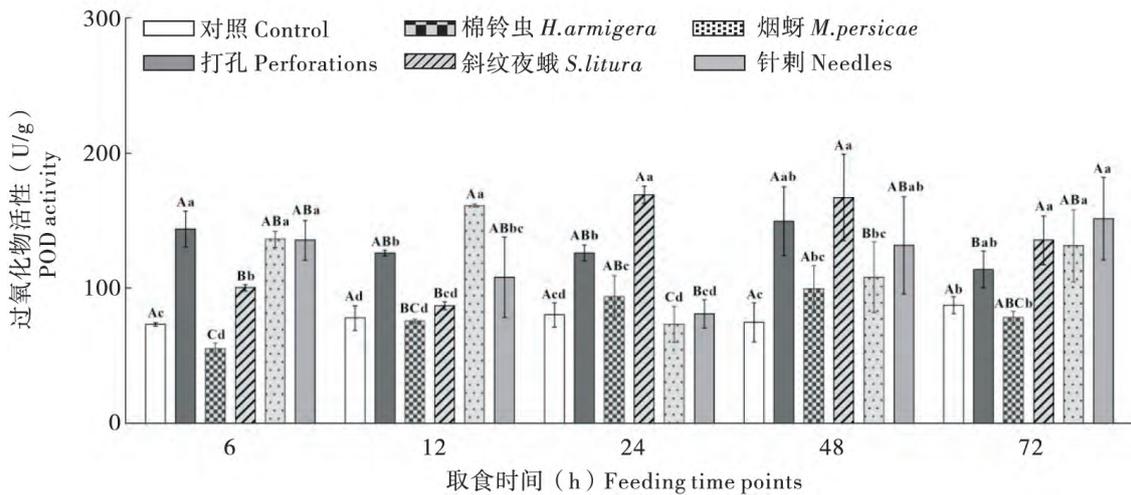


图4 不同昆虫取食对烟草‘MS K326’叶片中防御酶 POD 活性的影响

Fig. 4 Dynamics of the POD activity of tobacco ‘MS K326’ leaves infested by different insects at different feeding time points

### 3 结论与讨论

虫害诱导的寄主植物体内各信号物质变化直接影响到植物防御信号的通路转导及相关防御基因的表达,从而增加植物防御抗性 (Li *et al.*, 2016)。研究不同虫害对烟草信号物质及防御酶活性变化的影响为筛选与昆虫相关的生防化学激发子提供参考依据。本实验采用生化分析法研究了棉铃虫、斜纹夜蛾和烟蚜 3 种虫害对烟草防御信号物质 JA、NO、 $H_2S$  和防御酶 PAL、PPO、LOX、POD 的影响。结果表明,棉铃虫取食可诱导烟草 JA、NO 和  $H_2S$  含量均升高;斜纹夜蛾取食下,烟叶 JA 降低,NO 含量升高不明显, $H_2S$  含量显著升高;烟蚜为害后 JA、NO 含量降低, $H_2S$  含量在 48 h 时升至最高,而棉铃虫和斜纹夜蛾取食下  $H_2S$  含量在 6 h 时迅速升高。说明棉铃虫比斜纹夜蛾和烟蚜更易诱导烟草内各信号分子含量增加,烟草对棉铃虫取食非常敏感,能够对其为害迅速做出反应,而斜纹夜蛾和烟蚜则在一定程度上抑制了烟草防御信号,此外棉铃虫和斜纹夜蛾咀嚼较烟蚜刺吸可快速诱导烟叶内  $H_2S$  迅速响应。这些结论与前人报道的棉铃虫为害烟草后 JA 含量明显升高 (Zong and Wang, 2007),烟粉虱 *Bemisia tabaci* 以 60 头/叶的为害密度刺吸危害辣椒后,叶片内 JA 含量较对照降低,与张海波等 (2018) 等研究结果相似。但张艳敏等 (2017) 在温室大棚条件下研究发现烟蚜和斜纹夜蛾取食下烟叶内信号分

子 JA 和 NO 含量升高后降低,这可能是由于实验环境不同及各类处理烟苗株距导致的诱导效果存在差异。此外本实验发现不同虫害均可诱导  $H_2S$  信号物质发生强烈反应,且反应时间与取食方式密切相关。

植物在受到害虫取食为害时,通过改变其体内 PAL、LOX、POD 和 PPO 等多种防御酶活性从而提高植物抗性 (温娟等, 2017; 郭祖国等, 2018)。前人研究报道了棉铃虫取食诱导棉花叶片内 POD、LOX、PAL 等酶活性升高,烟粉虱为害辣椒和黄瓜后 POD 活性下降 (沙品洁等, 2012; 刘明杨等, 2016)。本实验中,棉铃虫和斜纹夜蛾两者取食烟草诱导的烟草防御存在差异。两者分别取食烟草后,导致烟叶内 JA 途径关键酶 LOX 活性降低, PPO 活性升高 (斜纹夜蛾取食升高明显), SA 途径关键酶 PAL 活性升高,棉铃虫诱导烟叶内 POD 活性降低至与 CK 接近,斜纹夜蛾则诱导 POD 活性增加,其中多数防御酶对斜纹夜蛾的取食防御应答较强。宗娜等 (2004) 研究发现棉铃虫、烟青虫及斜纹夜蛾 3 种咀嚼口器昆虫取食对烟草烟碱的诱导情况存在差异原因在于棉铃虫和烟青虫下唇腺中存在葡萄糖氧化酶可能抑制烟碱的诱导,而斜纹夜蛾取食则促进烟碱的诱导,下唇腺提取液中未检测到该酶活性。因此推测导致该实验结果有可能是因为存在于不同植食性昆虫口腔分泌物中的特异激发子有一定关系 (Singh *et al.*, 2008; 李静等, 2011)。此外,本实验中烟蚜取食后,各防御酶活性均被诱导升高,其中 PAL 活性

在处理 12 h 时受到抑制, 48 h 时活性有所升高, JA 途径关键酶 LOX 和 PPO、POD 活性在取食 6 h 时显著升高, 之后受到不同程度的抑制, POD 活性在 24 h 抑制最为明显后又逐渐升高, 该诱导结果与本实验室之前研究已发表的结果相似。以上结果均说明不同昆虫取食诱导的烟叶内防御信号分子及防御酶活性变化存在显著差异, 烟草对 3 种虫害产生的防御具有专一性。

本研究从虫害对烟草诱导生理防御方面揭示了不同虫害诱导的烟株抗性差异, 为棉铃虫、斜纹夜蛾和烟蚜等对种烟草害虫的暴发、植株本身诱导的防御反应监测提供了有效依据。由于不同昆虫与烟草的相互关系存在差异, 在以烟草诱导防御机制为重点的绿色防控中, 建议应针对性地提出防治措施。同时, 外源  $H_2S$  供体 (NaHS) 可诱导拟南芥 *A. thaliana* 内源  $H_2S$  含量升高增强对假单胞菌 *Pseudomonas syringae* 的抗性 (Shi *et al.*, 2015)。合理喷施外源 JA、NO 和  $H_2S$  等信号物质可提高植株抗性 (李顺欣等, 2017; 彭仁义, 2018), 该实验研究证实虫害可诱导烟叶内源  $H_2S$  含量升高, 因此在烟草虫害防治中, 可考虑合理喷施  $H_2S$  等相关外源信号物质来提高植物抗虫性, 开展相关绿色防控以此降低虫害所造成的损失。

### 参考文献 (References)

- Chen QJ, Li GH, Pang Y. A simple artificial diet for mass rearing of some noctuid species [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2000, 37 (6): 325–327. [陈其津, 李广宏, 庞义. 饲养五种夜蛾科昆虫的一种简易人工饲料 [J]. 昆虫知识, 2000, 37 (6): 325–327]
- Corpas FJ, González - Gordo S, Cañas A, *et al.* Nitric oxide and hydrogen sulfide in plants: Which comes first? [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70 (17): 4391–4404.
- Da Silva CJ, Batista Fontes EP, Modolo LV. Salinity - induced accumulation of endogenous  $H_2S$  and NO is associated with modulation of the antioxidant and redox defense systems in *Nicotiana tabacum* L. cv. Havana [J]. *Plant Science*, 2017, 256: 148–159.
- Deng G, Zhou L, Wang Y, *et al.* Hydrogen sulfide acts downstream of jasmonic acid to inhibit stomatal development in Arabidopsis [J]. *Planta*, 2020, 251 (2): 42.
- Eichenseer H, Mathews MC, Bi JL, *et al.* Salivary glucose oxidase: Multifunctional roles for *Helicoverpa zea*? [J]. *Arch Insect Biochem Physiol.*, 1999, 42 (1): 99–109.
- Gosset V, Harmel N, Göbel C, *et al.* 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]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60 (4): 1231–1240.
- Gu XH, Wei JH, Wang GQ, *et al.* Progresses on the defensive secondary metabolites induced by herbivorous insects in plants [J]. *Life Science Research*, 2017, 21 (5): 458–470. [顾小辉, 魏建和, 王国全, 等. 虫害诱导植物合成防御性次生代谢产物的研究进展 [J]. 生命科学研究, 2017, 21 (5): 458–470]
- Gui LY, Chen ZM, Liu SS. Effect of exogenous mja treatment of tea plants on the growth of geometrid larvae [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, 38 (2): 302–307. [桂连友, 陈宗懋, 刘树生. 外源茉莉酸甲酯处理茶树对茶尺蠖幼虫生长的影响 [J]. 中国农业科学, 2005, 38 (2): 302–307]
- Guo XR, Luo MH, Jiang JW, *et al.* Assortment and characteristics of tobacco insect communities in China [J]. *Entomological Knowledge*, 2006, 43 (3): 304–310. [郭线茹, 罗梅浩, 蒋金炜, 等. 我国烟田昆虫群落的划分及其特征分析 [J]. 昆虫知识, 2006, 43 (3): 304–310]
- Guo ZG, Wang MX, Cui L, *et al.* Research progress on the underlying mechanisms of plant defense enzymes in response to pest stress [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, 29 (12): 4248–4258. [郭祖国, 王梦馨, 崔林, 等. 6 种防御酶调控植物体应答虫害胁迫机制的研究进展 [J]. 应用生态学报, 2018, 29 (12): 4248–4258]
- Hasanuzzaman M, Oku H, Nahar K, *et al.* Nitric oxide - induced salt stress tolerance in plants: ROS metabolism, signaling, and molecular interactions [J]. *Plant Biotechnology Reports*, 2018, 12 (2): 77–92.
- Hu HY, Ren XL, Ma XY, *et al.* Monitoring on resistance of *Helicoverpa armigera* (Hübner) to three in main cotton - growing areas of yellow river region [J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2018, 37 (4): 65–69. [胡红岩, 任相亮, 马小艳, 等. 黄河流域棉区棉铃虫对 3 种杀虫剂的抗性监测 [J]. 华中农业大学学报, 2018, 37 (4): 65–69]
- Kanchiswamy CN, Malnoy M, Maffei ME. Chemical diversity of microbial volatiles and their potential for plant growth and productivity [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 151.
- Koramutla MK, Kaur A, Negi M, *et al.* Elicitation of jasmonate - mediated host defense in *Brassica juncea* (L.) attenuates population growth of mustard aphid *Lipaphis erysimi* (Kalt.) [J]. *Planta*, 2014, 240 (1): 177–194.
- Leitner M, Boland W, Mithöfer A. Direct and indirect defences induced by piercing - sucking and chewing herbivores in *Medicago truncatula* [J]. *The New Phytologist*, 2005, 167 (2): 597–606.
- Li J, Liu S, Wang J, *et al.* Fungal elicitors enhance ginsenosides biosynthesis, expression of functional genes as well as signal molecules accumulation in adventitious roots of *Panax ginseng* C. A. Mey [J]. *Journal of Biotechnology*, 2016, 239: 106–114.
- Li J, Zhang S, Cui JJ. Changes of mRNA expression of five defense genes of cotton response to damages caused by different phytophagous insects [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2011, 44 (21): 4377–4384. [李静, 张帅, 崔金杰. 不同植食性昆

- 虫危害棉花后棉株 5 种防御基因表达变化 [J]. *中国农业科学*, 2011, 44 (21): 4377-4384]
- Li JZ, Yu Q, Ji SG, et al. Integration and applying of green controlling technologies against major insect pests in high quality tobacco area of Yunan Province [J]. *China Plant Protection*, 2018, 38 (5): 77-87. [李江舟, 余清, 计思贵, 等. 云南优质烟区主要害虫绿色防控技术集成与应用 [J]. *中国植保导刊*, 2018, 38 (5): 77-87]
- Li LS. Artificial transfer method of *Myzus persicae* [J]. *Chinese Tobacco Science*, 1983, 1: 25. [李林森. 谈谈蚜虫的人工转移方法 [J]. *中国烟草科学*, 1983, 1: 25]
- Li SX, Zhi JR, Yang GM, et al. Resistance of bean leaves induced by exogenous jasmonic acid and its effects on activities of protective and detoxification enzymes in *Frankliniella occidentalis* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, 28 (9): 2975-2983. [李顺欣, 鄧军锐, 杨广明, 等. 外源茉莉酸诱导的菜豆叶片生化抗性及其对西花蓟马体内保护酶和解毒酶活性的影响 [J]. *应用生态学报*, 2017, 28 (9): 2975-2983]
- Lin D. Effect of Induced Plant Response by Phytophagous Pests on Host Selection Behaviors and Oviposition of Whitefly *Bemisia tabaci* [D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University Master Thesis, 2018. [林丹. 两种植食性害虫对烟粉虱寄主选择和产卵影响机制研究 [D]. 杭州: 浙江农林大学硕士论文, 2018]
- Liu J, Zhou Y, Zhu H, et al. Monitoring of insecticide resistance in *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) and the effect of indoxacarb on its detoxification enzymes [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2016, 59 (11): 1254-1262. [刘佳, 周勇, 朱航, 等. 斜纹夜蛾抗药性监测及印虫威对其解毒代谢酶的影响 [J]. *昆虫学报*, 2016, 59 (11): 1254-1262]
- Liu MY, Lei CY, Li JJ, et al. Differential physiological and biochemical responses of cucumber to the feeding by *Bemisia tabaci* B and Q biotypes [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2016, 49 (13): 2514-2523. [刘明杨, 雷彩燕, 李静静, 等. 黄瓜对 B 型和 Q 型烟粉虱取食的不同生理生化反应 [J]. *中国农业科学*, 2016, 49 (13): 2514-2523]
- Meng JY, Zhang Y, Zhang CY, et al. Resistance of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) populations to acetamiprid, deltamethrin and pirimicarb in tobacco production areas in Guizhou Province, Southwestern China [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2017, 60 (11): 1307-1314. [孟建玉, 张滢, 张长禹, 等. 贵州烟草产区烟蚜种群对啶虫脒、溴氰菊酯和抗蚜威的抗性 [J]. *昆虫学报*, 2017, 60 (11): 1307-1314]
- Peng JY, Huang YP. Changes of mRNA expression of five defense genes of cotton response to damages caused by different phytophagous insects [J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2005, 4: 347-353. [彭金英, 黄勇平. 植物防御反应的两种信号转导途径及其相互作用 [J]. *植物生理与分子生物学报*, 2005, 4: 347-353]
- Peng MX, Wang JW, Li JY, et al. Research progress on control m of main pest in tobacco [J]. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2019, 10 (9): 112-114. [彭孟祥, 王建文, 李建勇, 等. 烟草主要虫害防治措施研究进展 [J]. *现代农业科技*, 2019, 10 (9): 112-114]
- Peng RY. Hydrogen Sulfide Enhances Nitric Oxide - Induced Tolerance of Hypoxia in Maize (*Zea mays* L.) Tip Cells [D]. Lanzhou: Lanzhou University Doctoral Thesis, 2016. [彭仁义. 硫化氢参与一氧化氮诱导的增强玉米根尖细胞水涝耐受性的研究 [D]. 兰州: 兰州大学博士论文, 2016]
- Pu HH, Zhi JR, Zeng G, et al. Effects of different induction treatments on contents of nutrient and activities of defense enzymes in the leaves of tomato plant [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2019, 41 (2): 405-412. [蒲恒浒, 鄧军锐, 曾广, 等. 不同诱导处理对番茄叶片营养物质含量及防御酶活性的影响 [J]. *环境昆虫学报*, 2019, 41 (2): 405-412]
- Schuman MC, Baldwin IT. The layers of plant responses to insect herbivores [J]. *Annual Review of Entomology*, 2016, 61 (1): 373-394.
- Sha PJ, Qi YF, Lv C, et al. The effects of *Helicoverpa armigera* herbivory on the activity of phenylalanine ammonialyase, lipoxygenase and polyphenol oxidase in cotton seedling leaves [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2012, 49 (2): 414-421. [沙品洁, 元永凤, 吕超, 等. 棉铃虫持续取食对棉花三种防御酶活性的作用 [J]. *应用昆虫学报*, 2012, 49 (2): 414-421]
- Shi H, Ye T, Han N, et al. Hydrogen sulfide regulates abiotic stress tolerance and biotic stress resistance in *Arabidopsis* [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2015, 57 (7): 628-640.
- Singh A, Singh IK, Verma PK. Differential transcript accumulation in *Cicer arietinum* L. in response to a chewing insect *Helicoverpa armigera* and defence regulators correlate with reduced insect performance [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59 (9): 2379-2392.
- Wang J, Song YY, Hu L, et al. Plant anti-herbivore defense priming: Concept, mechanisms and application [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, 29 (6): 2068-2078. [王杰, 宋圆圆, 胡林, 等. 植物抗虫“防御警备”: 概念、机理与应用 [J]. *应用生态学报*, 2018, 29 (6): 2068-2078]
- Wen J, Zhi JR, Lü ZY, et al. Effects of *Tetranychus urticae* feeding on the contents of main nutrient and defensive enzymes activities of tomato leaves [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2017, 39: 172-180. [温娟, 鄧军锐, 吕召云, 等. 二斑叶螨为害对番茄叶片主要营养物质和防御酶活性的影响 [J]. *环境昆虫学报*, 2017, 39: 172-180]
- Zeng WA, Tan L, Li M, et al. Situations and countermeasure of industrialization of production for tobacco pest natural enemy insects [J]. *China Plant Protection*, 2017, 37 (3): 69-73. [曾维爱, 谭琳, 李密, 等. 烟草害虫天敌昆虫产品化现状及产业化发展对策探讨 [J]. *中国植保导刊*, 2017, 37 (3): 69-73]
- Zhang HB. Effects of *Bemisia tabaci* (Gennadius) Feeding and Exogenous JA Treatment on Endogenous JA and SA of *Capsicum annuum* L. [D]. Yangzhou: Yangzhou University Master Thesis, 2018. [张海波. 烟粉虱 (*Bemisia tabaci* Gennadius) 取食及外源 JA 处理对辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 内源 JA、SA 的影响 [D]. 扬州: 扬州大学硕士论文, 2018]
- Zhang XL. Studies on Relationships between Wound - Induced Defense

- Response and Agarwood Formation in *Aquilaria sinensis* [D]. Beijing: Beijing Forestry University Doctoral Thesis, 2013. [张兴丽. 伤害诱导的白木香防御反应与沉香形成的关系研究 [D]. 北京: 北京林业大学博士论文, 2013]
- Zhang YM, Bai JB, Liu JJ, et al. Effects of different insect mouthparts feeding on tobacco leaf's signal molecules and secondary metabolite contents [J]. *Tobacco Science & Technology*, 2017, 50 (8): 16 - 22. [张艳敏, 白建保, 刘剑君, 等. 不同口器昆虫取食对烟草信号分子及次生代谢物的影响 [J]. 烟草科技, 2017, 50 (8): 16 - 22]
- Zhang YM. Effects of Different Insect Mouthparts Feeding on Tobacco Leaf's Signal Molecules and Secondary Metabolite Contents [D]. Hefei: University of Science and Technology of China Master Thesis, 2017. [张艳敏. 不同口器昆虫取食对烟草信号分子及次生代谢物的影响 [D]. 合肥: 中国科学技术大学硕士论文, 2017]
- Zong N, Wang CZ. Larval feeding induced defensive responses in tobacco: Comparison of two sibling species of *Helicoverpa* with different diet breadths [J]. *Planta*, 2007, 226 (1): 215 - 224.
- Zong N, Wang CZ. The induction of tobacco nicotine by feeding of three noctuid insects and its relationship with glucose oxidase in labial gland [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2004, 49 (14): 1380 - 1385. [宗娜, 王琛柱. 三种夜蛾科昆虫对烟草烟碱的诱导及其与昆虫下唇腺葡萄糖氧化酶的关系 [J]. 科学通报, 2004, 49 (14): 1380 - 1385]