



杨浩存, 魏冰冰, 曹帅, 王浩然, 曹震, 刘毅, 牛长纓. 植食性昆虫取食和产卵诱导的植物挥发物研究进展 [J]. 环境昆虫学报, 2026, 48 (2): 419-429. YANG Hao-Cun, WEI Bing-Bing, CAO Shuai, WANG Hao-Ran, CAO Zhen, LIU Yi, NIU Chang-Ying. Research advances in the herbivore induced plant volatiles through feeding and oviposition [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2026, 48 (2): 419-429.

植食性昆虫取食和产卵诱导的植物挥发物研究进展

杨浩存, 魏冰冰, 曹帅, 王浩然, 曹震, 刘毅, 牛长纓*

(华中农业大学植物科学技术学院, 武汉 430070)

摘要: 植食性昆虫通过取食和产卵诱导的植物挥发物 (Herbivore induced plant volatiles, HIPVs) 是植物适应性进化产物, 对植物抵御害虫至关重要。本文系统综述了植物 HIPVs 的成分、产生、作用机制及应用前景。HIPVs 种类繁多, 涵盖萜烯类、绿叶挥发物、芳香族化合物等, 具有独特的合成路径。昆虫诱导植物释放 HIPVs 的机制多样, 如取食和产卵分泌物中的激发子或微生物, 以及取食、产卵行为引发的叶片损伤和卵沉积。植物则借助细胞膜受体识别入侵, 以激活防御早期信号与激素传递, 上调防御基因并最终合成 HIPVs。这些挥发物在直接防御中充当毒素抵御昆虫, 在间接防御中招募天敌并诱导其他植物防御反应。总之, 目前对于 HIPVs 的诱导和防御功能研究较深入, 未来需要利用基因编辑等生物技术推动作物抗虫育种, 并结合其他绿色防控措施促进田间应用。

关键词: 植食性昆虫; 虫害诱导的植物挥发物; 植物防御; 生态功能; 害虫防治

中图分类号: Q968.1

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2026) 02-0419-11

Research advances in the herbivore induced plant volatiles through feeding and oviposition

YANG Hao-Cun, WEI Bing-Bing, CAO Shuai, WANG Hao-Ran, CAO Zhen, LIU Yi, NIU Chang-Ying* (College of Plant Science & Technology, Huazhong Agricultural University, WuHan 430070, China)

Abstract: Herbivore-induced plant volatiles (HIPVs), elicited by insect feeding and oviposition, represent evolutionary adaptations in plants that mediate ecological defenses against insects. Here, we systematically review the components, production, induction mechanism, and application prospects of HIPVs. HIPVs comprise a wide variety of compounds, including terpenoids, green leaf volatiles, and aromatic compounds, which are synthesized via unique biosynthetic pathways. The mechanisms by which insects trigger plants to release HIPVs are varied, such as elicitors or microbes in feeding and oviposition secretions, as well as the related leaf damage and egg deposition. Plants recognize invasions through cell membrane receptors, activate early defense signals and phytohormone transmission, upregulate defense-related genes, and ultimately synthesize HIPVs. These volatiles act as toxins against pests in direct defense, while recruit natural enemies and prime defense responses in neighboring plants in indirect defense. Collectively, while significant progress has been made in basic research related to induced defense mechanisms of plant volatiles, future studies should take advantage of biotechnologies like gene-editing technologies to promote insect-resistant plant breeding, and integrate other green control measures for field applications.

Key words: Herbivorous insects; HIPVs; plant defense; ecological functions; pest control

基金项目: 国家自然科学基金 (32472546, 32272529); 国家重点研发计划 (2023YFD1400700); 国际原子能机构国际合作项目 (28386)

作者简介: 杨浩存, 男, 硕士研究生, 主要从事昆虫生理生化及分子生物学, E-mail: yheb707@163.com

*通讯作者 Author for correspondence: 牛长纓, 博士, 教授, 主要从事昆虫生理生化及分子生物学, E-mail: niuchangying@mail.hzau.edu.cn

收稿日期 Received: 2024-12-27; 修回日期 Revision received: 2025-02-12; 接受日期 Accepted: 2025-02-14

植物在长期的适应性进化中,形成了多种防御策略来抵抗植食性昆虫的为害 (Schuman and Baldwin, 2016; 张海霞等, 2024)。这些策略根据来源可分为组成型防御和诱导型防御 (Mithöfer and Boland, 2012)。组成型防御主要依赖于植物固有的物理与化学特性 (Cribb *et al.*, 2010)。诱导型防御则是植物在昆虫侵袭后激活的防御反应,涉及感知、信号传导与防御物质的合成,并干扰植食性昆虫卵的孵化和取食 (Truitt *et al.*, 2004; Boutrot and Zipfel, 2017)。诱导型防御包括植食性昆虫为害诱导产生的植物挥发物 (HIPVs)、有毒蛋白和次生代谢物 (Howe and Jander, 2008)。其中 HIPVs 种类多样,根据植食性昆虫在寄主植物上的不同行为及为害主要分为取食和产卵诱导的植物挥发物。

植物的诱导型防御又分为直接防御和间接防御,直接防御通过产生有毒物质直接影响昆虫生长发育和卵的孵化,间接防御则是产生挥发物吸引昆虫的天敌 (Dicke and Baldwin, 2010)。而植物诱导型挥发物不仅能够作为植物分泌的有毒物质直接防御害虫及其卵,而且还能作为信号分子,在生态系统中不同营养级间传递信息,从而实现植物的间接防御 (Kessler and Baldwin, 2001)。植物 HIPVs 在植物防御体系中具备功能多样性,可应用于作物抗虫育种及害虫防治,进一步提高农业生产效益。本文综述了国内外有关 HIPVs 的研究进展,包括化学成分、诱导因子、信号传递及其在生产实践中的应用潜力。

1 HIPVs 主要成分

植物产生的 HIPVs 种类丰富,迄今已鉴定的挥发物成分主要有萜烯类化合物,如 β -罗勒烯、(E, E)- α -法尼烯、 β -石竹烯和 (E)-4,8-二甲基壬-1, 3, 7-三烯 (DMNT) 等;绿叶挥发物如 (E)-2-己烯醇、(Z)-3-己烯醇和 (Z)-3-乙酸己烯酯等;芳香族化合物,如吲哚、水杨酸甲酯、二甲苯和甲基丁香酚等 (Turlings and Tumlinson, 1992; Tamiru, 2011)。

萜烯类化合物 (Terpenes) 来源于异戊二烯单元,涵盖单萜、单萜、倍半萜、同型半萜和二萜等,是结构最多样的植物挥发物 (Li *et al.*,

2023)。其主要通过植物细胞质中的甲羟戊酸途径和质体中的 2-C-甲基-d-赤藓糖醇 4-磷酸途径,即图 1 中 MEP 途径进行合成 (Nagegowda and Gupta, 2020)。目前的研究发现部分 HIPVs 大部分都属于萜烯类化合物。如番茄在受到大戟长管蚜 *Macrosiphum euphorbiae* 取食后,会产生 β -罗勒烯进行防御;欧洲赤松叶蜂 *Diprion pini* 在松树上产卵会刺激松树产生 (E)- β -法尼烯 (Coppola *et al.*, 2017; Hundacker *et al.*, 2021)。

绿叶挥发物 (Green leaf volatiles, GLVs) 主要由六碳醛、醇类以及其脂类组成,在维管植物中普遍存在,并响应植物受到的外来胁迫 (Matsui, 2006; Matsui and Engelberth, 2022)。GLVs 通过脂氧合酶途径由游离亚麻酸进行合成,在植物受损时该通路被快速激活,短时间内形成并释放大量的 GLVs (Nakashima *et al.*, 2013) (图 1)。在此过程中,游离的亚麻酸或半乳糖在脂氧合酶的催化下,形成氢过氧化物,随后在过氧化氢裂解酶的作用下生成六碳醛挥发物和十二碳羧酸;而六碳醛可在六烯醛还原酶的作用下转化为六碳醇,并在乙酰转移酶催化下形成相应的乙酰基脂类 (Engelberth *et al.*, 2020)。

植物挥发物中的芳香族化合物主要为吲哚 (Indole) 和水杨酸甲酯 (Methyl salicylate, MeSA)。其在植物防御挥发物中的研究甚广,是植物体内莽草酸途径的衍生物 (Maruri-López *et al.*, 2019)。MeSA 的产生与植物激素有关,水杨酸 (Salicylic acid, SA) 作为重要的植物防御信号分子,在外界胁迫下通过莽草酸途径大量合成,参与植物防御信号传导;同时,在苯甲酸-水杨酸羧基甲基转移酶的作用下,SA 甲基化形成 MeSA。而莽草酸途径产生的前体吲哚-3-甘油磷酸 (Indole-3-glycerol-phosphate, IGP),可在 IGP 裂解酶的作用下,形成挥发物吲哚抵御昆虫侵害 (Engelberth *et al.*, 2024) (图 1)。对于寄主植物而言,利用 HIPVs 合成机制快速大量地合成防御挥发物是一大挑战。大部分研究主要集中于利用基因编辑技术靶向编辑关键基因,然而目前技术对于多基因调控的 HIPVs 合成路径编辑效率不高,需要对这些通路的合成机制进行更深入的研究,并同时靶向多个关键基因。

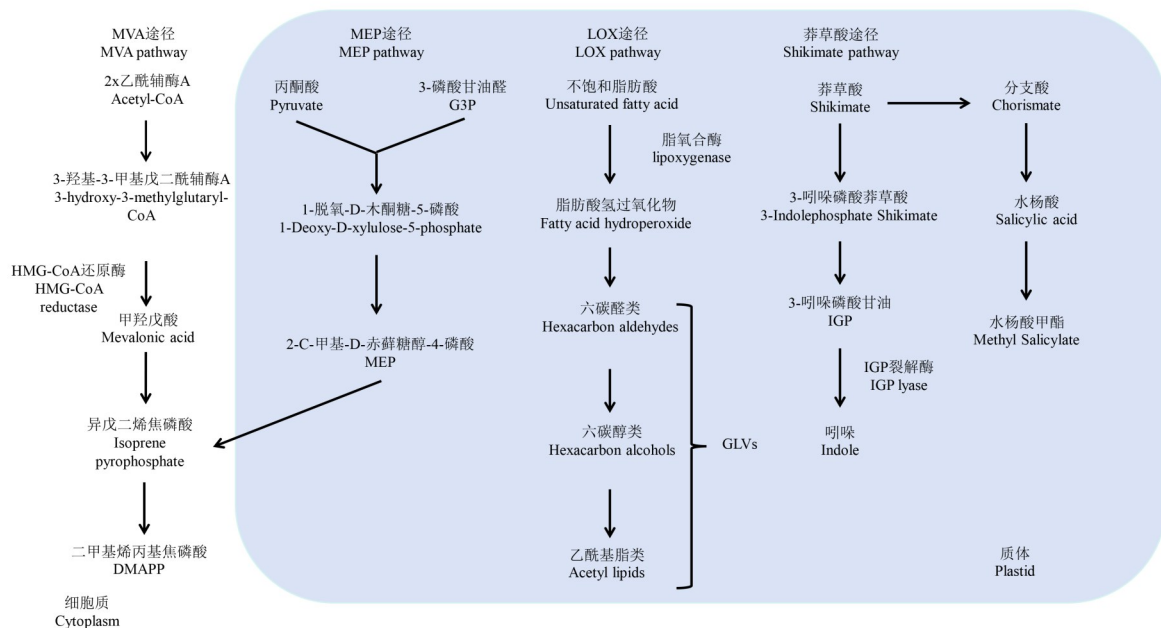


图1 HIPVs主要合成途径

Fig. 1 Main synthesis pathways of HIPVs

2 HIPVs 诱导来源

植食性昆虫在寄主植物上取食和产卵后，能诱导植物产生多种挥发物。但植食性昆虫是如何引起植物释放挥发物从而产生防御？现有研究表明，植食性昆虫在取食或产卵的过程中，其唾液或产卵液中存在多种激活因子，这些激活因子能被植物特异性识别，从而引发植物防御程序。不仅如此，植物在受到咀嚼式口器昆虫取食造成的组织破坏，以及产卵造成的局部沉积，都会引起其免疫反应并释放挥发物质。以下总结几类主要引起植物防御的激活因子。

2.1 植食性昆虫取食或产卵产生的激发子

植物模式识别受体 (Pattern recognition receptors, PRRs) 是植物细胞表面的一类受体，主要负责识别植食性昆虫相关模式分子 (Herbivore-associated molecular pattern, HAMPs) 或损伤相关模式分子 (Damage-associated molecular patterns, DAMPs) 等特定模式分子，从而激活植物的免疫反应。当植物遭受植食性昆虫取食或产卵时，其细胞膜上的 PRRs 会与 HAMPs 和 DAMPs 等结合，进而激活下游植物防御相关通路 (Upson *et al.*, 2018)。这些能激活植物防御的模式分子被统称为激发子 (Elicitor) (Diezel *et al.*, 2009)。

激发子成分主要为脂肪酸衍生物、酶和其他

一些蛋白质 (Bonaventure *et al.*, 2011)。最早被鉴定出来的激发子为脂肪酸-氨基酸共轭物 (Fatty acid-amino acid conjugates, FACs)，是从甜菜夜蛾口腔分泌物 (Oral secretions, OS) 中分离到，能诱导玉米 *Zea mays* 产生挥发物来吸引天敌 (Alborn *et al.*, 1997)。植食性昆虫分泌的蛋白类激发子，其主要通过 OS 进入寄主中，诱导植物免疫反应，如从欧洲粉蝶 *Pieris brassicae* 幼虫中分离得到的 β -葡萄糖苷酶可诱导寄主植物甘蓝 *Brassica oleracea* 释放挥发物吸引天敌捕食 (Morin *et al.*, 2024)。

此外，植食性昆虫产卵分泌物中也存在激发子，如松树叶蜂产卵液中存在一种名为 Diprionin 的分泌蛋白，能激活萜烯合酶基因的表达并诱导植物释放 (E)- β -法尼烯 (Hundacker *et al.*, 2021)。褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 产卵分泌的卵黄原蛋白可作为激发子，诱导植物形成系统性防御，其释放量显著上升 (Zeng *et al.*, 2023)。目前主要针对昆虫唾液腺激发子进行了研究，然而，对于植食性昆虫产卵时诱导植物生态防御的激发子研究较少，在收集样本进行组学分析上并不精准，需要对昆虫卵源激发子的成分与功能进行深入解析。

2.2 与植食性昆虫有关的微生物

植食性昆虫侵染寄主植物引起后者形成间接防御，并不是二者之间的简单互作，而是包含了植食性昆虫-微生物-寄主植物的三者之间的相互

调控。植食性昆虫在寄主植物上取食过程中, 利用唾液中的微生物调控植物防御反应, 如马铃薯蚜虫 *Myzus persicae sulzer* 内共生菌通过三型分泌系统分泌的 GroEL 蛋白, 诱导拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 活性氧的爆发和 HIPVs 的释放 (Chaudhary *et al.*, 2014); 此外, 一些微生物在侵染植物后会诱导植物释放挥发物, 从而吸引植食性昆虫来取食或产卵, 如马铃薯卷叶病毒 (Potato leafroll virus, PLRV) 侵染水稻后, 引起马铃薯叶片挥发物的变化, 吸引桃蚜 *Myzus persicae* 的取食, 从而促进该病毒的传播 (Eigenbrode *et al.*, 2002)。这种微生物通过操纵寄主植物免疫防御, 从而改变植食性昆虫的取食和产卵行为的内在机制, 有待深入研究。

2.3 叶片损伤和产卵沉积

咀嚼式口器昆虫在寄主植物上取食会破坏叶片组织, 植物细胞会释放一些内源性分子如细胞壁片段和蛋白质即 DAMPs。DAMPs 会触发植物模式免疫, 产生防御相关挥发物 (Erb and Reymond, 2019)。植物细胞表面受体激酶 (Receptor kinases, RK) 主要负责对 DAMPs 的识别; RK 通过与 DAMPs 结合, 改变自身结构, 将信号传递至下游并激活一系列防御反应, 由此来监测植物细胞壁的完整性。如一种植物质膜结合受体样激酶 THESEUS1, 不仅可以介导生长中的植物细胞对纤维素合成扰动的反应, 而且充当细胞壁完整性传感器 (Bacete *et al.*, 2022)。

植食性昆虫在寄主植物叶片上产卵时, 其卵块的沉积引起植物过敏样反应 (Hypersensitive-like response, HR) 并释放, 这种反应同样需要植物细胞模式识别受体进行早期识别 (Reymond, 2013; Boutrot *et al.*, 2017)。最早发现与昆虫卵沉积相关的植物受体为拟南芥上发现的一种 L 型凝集素受体激酶 lecRK-I.8, 其存在能识别昆虫卵在拟南芥叶片上的沉积 (Gouhier *et al.*, 2019)。Reymond 等 (2013) 发现不同拟南芥品系对欧洲粉蝶卵提取物处理后的 HR 样反应程度不同, 随后利用全基因组相关联研究 (GWAS) 鉴定出一种 LecRK-1.8 近同源物 LecRK-1.1; 发现由卵提取物诱导 HR 样反应的严重程度变化与 LecRK-1.1 相关遗传变异有一定关联 (Groux *et al.*, 2021)。目前对于植物感知卵沉积的受体研究较少, 后续工作可利用 GWAS 技术鉴定出更多的 LecRK-1.8 近同源物, 并研究更多受体基因家族。

3 HIPVs 产生的信号途径

3.1 植物信号途径

植物细胞膜受体在接受到昆虫胁迫的信号后, 会引发一系列连锁反应, 从而将信号传递至下游, 并做出相应的防御措施。植食性昆虫诱导的植物防御相关信号途径分为早期途径和下游植物激素途径; 前者包括活性氧 (Reactive oxygen species, ROS) 爆发、膜的去极化、钙离子跨膜运输, 以及丝裂原活化蛋白激酶 (MAPK) 活化; 通过 4 种途径的传递, 植物防御信号被植物激素进一步转运, 最终形成植物模式免疫, 产生防御相关挥发物 (Erb and Reymond, 2019)。以下对植物早期和激素信号途径进行阐述 (图 2)。

3.1.1 植物早期信号途径

植物模式识别受体感知到 HAMPs 和植物伤口等因子后, 快速激活保守且功能重要的 MAPK 信号通路 (Howe *et al.*, 2008)。在昆虫胁迫的免疫应答中, MAPKs 活性的上升会调控多种转录因子的表达, 从而进一步引起下游茉莉酸活性形式 JA-Ile 的上调, 研究表明 MAPKs 在烟草中与 JA 的形成和 JA 防御通路有密切联系, MAPKs 家族中的损伤诱导蛋白激酶 (MIPKs) 的编码基因在被沉默后显著抑制烟草中 JA 及其挥发物形式 MEJA 的积累 (Wu *et al.*, 2007)。

早期信号中的胞质内部 Ca^{2+} 上升同样引起下游植物激素级联, 该信号与膜的去极化信号相关; Ca^{2+} 信号的传递依赖多种 Ca^{2+} 传感器, 包括钙调素 (CaM)、钙调素样蛋白 (CMLs) 和钙依赖蛋白激酶 (CDPKs); 由于细胞膜上的呼吸爆发氧化酶 (RBOHs) 活性受到胞质内部 Ca^{2+} 浓度和 CDPKs 的影响, 故植物 Ca^{2+} 信号级联与植物活性氧通路密切相关 (Erb and Reymond, 2019), 例如, 向农杆菌缓冲液中添加 Ca^{2+} 抑制剂 $LaCl_3$ 或 $GdCl_3$, 能抑制由蛋白 Te16 诱导的烟草活性氧的爆发 (Cui *et al.*, 2024)。

3.1.2 植物激素信号网络

茉莉酸 (Jasmonic acid, JA) 信号通路是植物激素介导的下游信号转导中的核心保守通路。早期信号激活后, 促进 JA 前体 JA-Ile 被转运体 JAT1 转运至细胞核, 与含有 JAZ 和 Coronatine Insensitive 1 (COI1) 的核受体蛋白结合, 促进 COI1 与 JAZ 互作, 导致 JAZ 被 26S 蛋白酶体降解,

释放与JAZ相互作用的转录因子, 激活下游防御基因的表达, 从而抵抗昆虫侵害 (Howe *et al.*, 2018; Erb and Reymond, 2019)。植食性昆虫取食寄主植物诱导其产生PTI反应, JA通路在信号传递和放大中起到了重要作用。

与应对取食行为有所不同, 植物在昆虫产卵沉积诱导的PTI中, 存在大量的SA积累。如欧洲粉蝶在产卵时会诱导拟南芥叶片上SA的积累 (Lortzing *et al.*, 2019)。但榆黄毛莹叶甲 *Pyrrhalta maculicollis* 在产卵时, 其寄主叶片中的JA含量和相关基因表达也显著增加 (Hilker *et al.*, 2002); 不同之处在于, 榆黄毛莹叶甲在产卵前会对寄主叶片造成机械损伤, 说明JA信号通路对昆虫产卵造成的植物机械损伤更为敏感, 而SA信号通路则更多针对叶片压力胁迫, 但其差异性机制尚不清楚。

寄主植物对植食性昆虫的免疫反应具有一定的特异性, 如果只是靠单个保守的激素信号途径是无法实现的。因此, 其他植物激素如脱落酸、赤霉素、乙烯等植物激素也参与防御信号转导。这些激素通过调控JA或SA信号通路来影响植物防御信号通路, 构成复杂的植物激素信号网络, 从而将营养物质在植物生长和免疫激活中进行合理分配, 以获得最大效率 (Thaler *et al.*, 2012; Erb and Reymond, 2019)。

3.2 防御相关基因表达

植物在免疫信号级联和释放防御挥发物的过程中, 激活了多种防御相关基因, 形成了复杂的

互作网络。受到昆虫胁迫后, 植物体内编码PRRs的基因表达量会显著上调, 如受体基因PEPR1、PEPR2和PROPEP3在棉叶虫取食后, 表达量显著上调 (Klauser *et al.*, 2015)。在早期信号和植物激素信号级联网络中, 防御相关基因同样起到重要作用, 如Ca²⁺信号传递依赖于相应的阳离子通道, 缺失这些通道基因的突变体会促进植食性昆虫的取食和生长 (Qi *et al.*, 2010)。而对于活性氧早期信号而言, ROS的爆发主要依赖于质膜NADPH氧化酶 (RBOHs), 如拟南芥中 *rbohD* 被沉默后, 拟南芥难以抵抗桃蚜的侵染 (Miller *et al.*, 2009)。

在植物激素级联网络中, 激素的合成需要多种物质参与, 包括一些防御相关的蛋白质和前体物质, 这些物质表达量上升能调控植物激素信号的传递; 如和JA-Ile结合的COI1蛋白 (Monte *et al.*, 2018)。而SA的积累也与一些中枢调控因子的表达有关, 如EDS1和NPR1能够调控油菜中SA通路基因的表达 (Liu *et al.*, 2002)。

转录因子同样发挥着重要作用, 如MAPKs信号激活后, 会触发转录因子WRKYs的表达, 从而在调控下游植物激素信号中发挥重要作用; 在植物激素如JA的积累下, 一些调控下游植物防御挥发物的转录因子的表达也会受到激活, 如转录因子EREB58响应JA信号级联, 直接结合TPS10启动子-300至-200区域内的GCC盒来促进TPS10表达, TPS10进一步诱导玉米挥发物(E)- β -法尼烯和(E)- α -香柑油烯的释放 (Li *et al.*, 2015)。

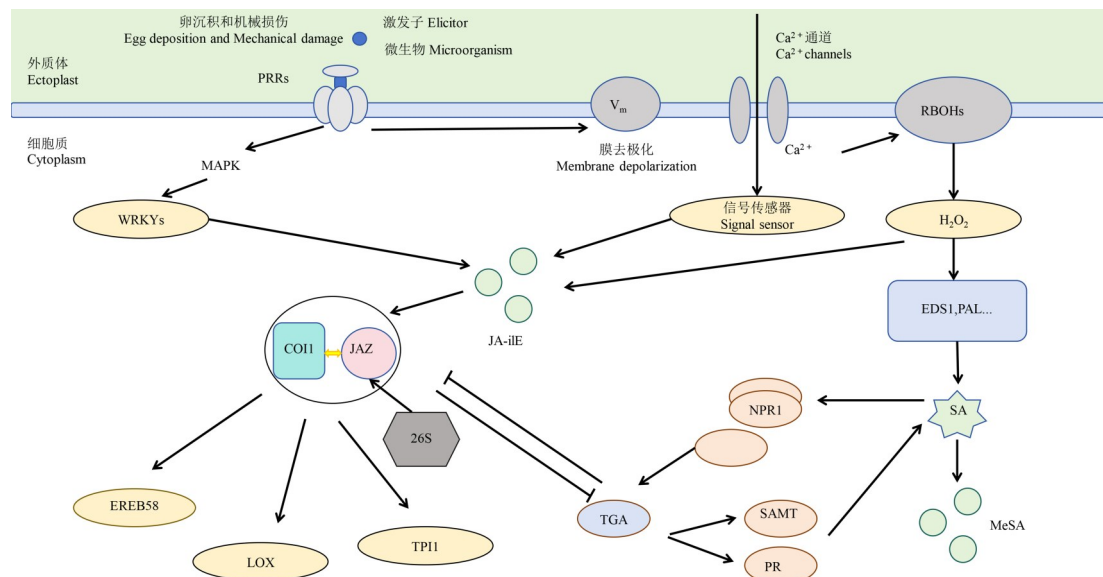


图2 诱导的关键信号途径及植物防御基因的调控模式

Fig. 2 Key induced signaling pathways and regulatory patterns of plant defense genes

4 HIPVs在植物防御中的作用

4.1 招募天敌

HIPVs通过招募昆虫天敌进行捕食或寄生实现间接防御(表1)(Arimura *et al.*, 2005; Hilker *et al.*, 2015)。昆虫侵害会导致植物表面释放的防御挥发物含量和比例发生显著变化,这些变化被昆虫天敌的嗅觉系统感受到后,吸引天敌前往侵染区域。如非洲玉米螟 *Chilo partellus* 在玉米上产卵后,诱导的挥发物会吸引卵寄生蜂,从而抑制寄主昆虫卵的正常发育(Tamiru *et al.*, 2011)。这种防御策略不仅存在于植物地上部,也见于植物地下部,玉米根甲虫 *Diabrotica virgifera* 幼虫取食玉米根部会诱导其释放(E)- β -石竹烯,吸引昆虫病原线虫,从而降低其成虫为害(Rasmann *et al.*, 2005)。另一方面,植物挥发物与昆虫天敌的互作也能促进植物生长,这些挥发物吸引寄生性天敌,以提高植物适应性。如野生型玉米在寄生蜂存在区域的生长情况优于无寄生蜂存在的区域(De *et al.*, 2018)。

HIPVs在植物中的作用并非孤立,昆虫产卵或取食往往会诱导植物产生多种挥发物,如榆树面对昆虫产卵沉积会释放(E, E)- α -法尼烯、 β -石竹烯等多种萜类化合物(Wegener *et al.*, 2001)。针对不同食性昆虫为害,植物释放HIPVs的类型及含量表现出一定的特异性,如专食性昆虫和多食性昆虫为害油菜后,诱导产生的挥发物对寄生蜂的吸引力存在差异(Fatouros *et al.*, 2012; Cusumano *et al.*, 2015)。同时植物产生的挥发物能在多营养级之间进行传递并发挥作用,从而构建复杂的化学信息网络并影响整个群落动态(Sabelis *et al.*, 2007)。然而,昆虫天敌对化学信息网络的响应具有一定的可塑性,昆虫卵沉积时间和寄生蜂的生理状态等都会有影响。如新鲜卵、产卵1 d和产卵3 d卵诱导松针吸引寄生蜂的效率逐步增高;羽化2 d和4 d的赤松叶蜂对HIPVs敏感性高于刚羽化的成虫(Hilker *et al.*, 2002)。这种可塑性原因复杂,内部机制值得探索。

4.2 调控取食和产卵

HIPVs在植物间接防御中发挥作用,也能直接抑制植食性昆虫的取食和卵的活性,如表1所示(Dudareva *et al.*, 2013)。一些挥发物在植物体内存在丰富的合成前体和非免疫诱导的合成酶,在

叶片受损后会迅速合成并积累在叶片表面。如(Z)-3-己烯醛会于受伤的拟南芥叶片中快速产生并在30~45 s时达到峰值,随后形成(Z)-3-己烯-1-醇和Hex-Ac并在约5 min时达到峰值。这种化学成分迅速变化对植食性昆虫具有直接毒性,有效抑制其取食和产卵(D'Auria *et al.*, 2007)。如过表达HIPVs合成关键酶13HP的拟南芥更能影响昆虫的取食,其抗性源于叶片C6醛积累形成的毒性(Kandzia *et al.*, 2003)。萜烯类化合物DMNT能直接破坏小菜蛾 *Plutella xylostella* 中肠围食膜结构,使肠道保护屏障受损、肠道内微生物群落紊乱及幼虫死亡(Chen *et al.*, 2023)。

此外,植物防御挥发物还能调控植食性昆虫取食和产卵选择。植食性昆虫通过嗅觉系统识别植物挥发物,作为选择寄主的依据,而植物防御挥发物可以作为警告或诱导信号,影响昆虫行为(Wang *et al.*, 2024)。如在拟南芥上过表达 *BSMT1* 会造成欧洲粉蝶的产卵驱避,马铃薯的挥发物能够吸引马铃薯甲虫(Bolter *et al.*, 1997; Groux *et al.*, 2014)。

4.3 植物叶片以及相邻植物间的防御信息传递

HIPVs在激活植物系统性防御中也起到关键作用(表1)。这些挥发物以气传方式接触同株或其他植物叶片诱导其产生防御反应,被称为气传性防御(Airborne defense, AD)(Gong *et al.*, 2024)。相邻植物的AD反应主要由HIPVs诱导形成,而HIPVs氧化形成次级有机气溶胶(Secondary organic aerosols, SOA)能诱导远距离植物的AD反应(Yu *et al.*, 2024)。与昆虫唾液和卵源激发子诱导植物防御类似,植物通过识别HIPVs,触发免疫信号级联,通过植物激素信号级联激活防御反应(Loreto and D'Auria, 2021)。目前与植物AD有关的识别受体主要与乙烯信号有关,如在拟南芥中鉴定出一种名为ETR1的基因编码乙烯结合受体(Bleecker and Schaller, 1996)。而与激发子诱导的PTI不同的是,植物细胞膜处的转运体在结合HIPVs中同样发挥重要作用,如烟草中发现的SABP2是一种能够识别空气中MeSA的OBP样受体,通过对矮牵牛三磷酸腺苷结合盒转运蛋白PhABCG1的表征证明,挥发物通过质膜依赖其主动转运(Adebesin *et al.*, 2017; Gong *et al.*, 2023)。尽管如此,关于植物PPRs和转运体在识别昆虫激发子和植物防御挥发物方面的认知仍然有限,需要利用组学和分子生物学技术进一步研究。

HIPVs 也能通过土传的方式在根系中进行传播, 如粗矢车菊 *Centaurea stoebe* 的根系挥发性有机物 (E)- β -石竹烯的排放, 有效促进在同种植物不同部位的发芽和生长 (Gfeller *et al.*, 2019)。在微生物诱导的植物防御中, 局部病原微生物侵染和免疫激活导致整个植物叶片中对微生物的广谱抗性增加, 这种现象被称为植物系统获得性抗性 (Systemic acquired resistance, SAR) (Fu *et al.*, 2013)。叶片上的局部卵沉积同样也能诱导植物

SAR 的产生, 如昆虫卵提取物处理的植物叶片能产生对拟南芥乳霜霉 *Hyaloperonospora arabidopsidis* 和坏死性灰霉病菌 *Botrytis cinerea* 的 SAR, 且周围其他植物同样也会被触发 SAR, 表明植物间能够通过信息交流来调控这种防御反应 (Alfonso *et al.*, 2021; Stahl *et al.*, 2023)。有研究指出, 植物诱导其他植物产生 SAR 的过程中有根系挥发物参与, 但这种传播是否依靠 HIPVs 通过土传方式进行, 有待进一步验证 (Stahl *et al.*, 2016)。

表 1 不同挥发物在直接防御和间接防御中的作用

Table 1 Roles of different volatile compounds in direct and indirect defense

种类 Classification	直接防御功能 Direct defense function	间接防御功能 Indirect defense function
萜烯类化合物 Terpenes	① 驱避害虫或阻碍取食和产卵行为 Repelling or inhibiting feeding and oviposition behaviors	① 多食性天敌对寄主识别 Host recognition by generalist predators
	② 直接毒性抑制取食和产卵 Direct toxicity inhibits feeding and oviposition	② 吸引高等植物天敌 Attraction of natural enemies of higher plants
	③ 调控昆虫翅型分化 Regulation of insect wing dimorphism	③ 害虫诱导预警信号 Provision of pest-induced early warning signals
	④ 抑制昆虫生长发育 Inhibition of insect growth and development	④ 激活邻近植物的防御反应 Activation defense responses in neighboring plants
	⑤ 阻止害虫的定位 Interference with pest localization	
绿叶挥发物 GLVs	① 驱避害虫或阻碍取食和产卵行为 Repelling or inhibiting feeding and oviposition behaviors	① 吸引害虫的天敌 Attraction of natural enemies
	② 直接毒性抑制取食和产卵 Direct toxicity inhibits feeding and oviposition	② 激活邻近植物的防御反应 Activation defense responses in neighboring plants
	③ 激活植物应对病原菌的 SAR 反应 Activation of SAR in plants in response to pathogens	③ 害虫诱导预警信号 Provision of pest-induced early warning signals
	④ 阻止害虫的定位 Interference with pest localization	④ 通过空气传播, 引起植物系统性防御 Airborne dissemination to induce systemic defense in plants
芳香族化合物 Aromaticity	① 驱避害虫或阻碍取食和产卵行为 Repelling or inhibiting feeding and oviposition behaviors	① 吸引害虫的天敌 Attraction of natural enemies
	② 直接毒性抑制取食和产卵 Direct toxicity inhibits feeding and oviposition	② 激活邻近植物的防御反应 Activation defense responses in neighboring plants
	③ 激活植物应对病原菌的 SAR 反应 Activation of SAR in plants in response to pathogens	③ 害虫诱导预警信号 Provision of pest-induced early warning signals
	④ 阻止害虫的定位 Interference with pest localization	④ 通过空气传播, 引起植物系统性防御 Airborne dissemination to induce systemic defense in plants

5 HIPVs 在农业上的应用

随着 HIPVs 研究深入, 如何将其应用于生产

实践是一个重要问题。利用植物防御挥发物调控昆虫行为和激活植物免疫的特性, 能在作物育种、生态调控和化学防治等方面开发新方法、新策略

(Turlings *et al.*, 2018)。在作物育种方面, 可通过研究与HIPVs合成及调控相关的基因来改良作物; 不同作物品种在挥发物释放上的差异会影响其吸引天敌的能力, 杂交品种通常比野生型弱, 这可能是因为近交抑制了防御挥发物合成基因的表达(Gish *et al.*, 2015)。例如, 未受害虫侵染的近交马苎麻比异交植物更易吸引植食性昆虫, 但在受侵染时却吸引较少的天敌(Kariyat *et al.*, 2012)。此外, 商业杂交玉米品种相较于野生型玉米, 往往缺少关键的合成基因, 如 β -石竹烯合成所需的萜烯合酶, 限制了它们吸引病原线虫的能力(Köllner *et al.*, 2008)。利用基因编辑技术, 在农作物上培育过表达植物挥发物相关基因, 使其拥有较强的防御挥发物合成和释放效率, 更好地在生态调控中发挥作用。

此外, HIPVs作为诱导植物间免疫反应的化学激发因子(Peñaflor and Bento, 2013; Turlings and Erb, 2018), 通过体外合成, 将其喷洒在作物叶片上, 可显著提升作物抗虫效果。不仅如此, 可利用作物释放HIPVs调控昆虫及其天敌的寄主选择策略进行防治, 如吸引或驱避作用, 依据此原理可以将植物诱导挥发物应用于农业“推拉策略”, 即合成对害虫有驱避作用的挥发物施用于主要农作物, 而合成对天敌有吸引力的挥发物施用于陷阱植物, 促进害虫的绿色防控(Pickett and Khan, 2016)。

另一方面, HIPVs在农业上的应用需要考虑植物防御与生长之间的平衡。虽然植物间的信息交流可通过连锁防御反应提升作物抗虫性, 但这并不总是对最终产量有益。因此, 在利用植物防御进行害虫防治时, 必须综合考虑。长期释放防御挥发物可能会消耗植物生长所需的能量, 对作物生长产生不利影响(Gish *et al.*, 2013)。此外, 作物区域较为单一的品种释放HIPVs会专一招募周边复杂环境中的天敌, 但驱避剂的使用在减少农田害虫数量的同时, 也影响天敌的捕食行为, 继而影响三级营养关系的建立(Vet *et al.*, 1998)。

6 小结与展望

在植食性昆虫与寄主的协同进化中, 植食性昆虫在寄主植物上取食和产卵, 而植物则通过PRRs识别植食性昆虫留下的各类线索如激发子或

相关微生物等并启动PTI。植物的PTI主要存在两种防御模式, 即直接防御和间接防御。HIPVs作为植物抵抗昆虫取食和产卵的重要化合物, 目前对其种类和产生机制上的研究已受到关注。HIPVs种类繁多, 在识别到植食性昆虫侵害后, 植物会通过早期信号和植物激素级联将防御信号传递并促进各类HIPVs在不同合成途径上大量合成, 产生的挥发物根据自身化学特性参与植物直接防御和间接防御中, 以对抗害虫卵沉积和取食行为。

对于HIPVs未来的研究值得关注以下内容: (1) 相比于植食性昆虫唾液激发子诱导植物挥发物的研究, 卵源激发子的研究相对匮乏, 需要进一步通过组学、RNAi及CRISPR-Cas9等技术解析昆虫卵表成分及激发子的种类及功能。(2) 效应子指昆虫分泌进入植物体内并抑制其防御反应的蛋白质、多肽等物质, 有利于昆虫的生存。目前聚焦于昆虫唾液效应子作用于植物互作蛋白来抑制HIPVs释放, 但昆虫卵源效应子如何调控植物防御知之甚少。(3) CRISPR-Cas9技术靶向编辑HIPVs关键合成基因, 提高其在植物中的合成速率, 同时纳米载体可以提高其在田间的持久性和有效性。然而, 对于减少基因编辑技术的脱靶效应和纳米材料的生产成本仍需探索。(4) 生物农药能够调控昆虫免疫能力, 因此在利用植物挥发物吸引天敌的同时施用生物农药, 可做到对害虫的协同防治。因此, 未来可结合植物防御挥发物及其他害虫绿色防治措施进行深入研究。综上所述, 阐明植食性昆虫与植物之间的适应及内在调控机制, 将为害虫可持续治理以及生物育种提供新见解、新策略。

参考文献 (References)

- Adebesin F, Widhalm JR, Boachon B, *et al.* Emission of volatile organic compounds from petunia flowers is facilitated by an ABC transporter [J]. *Science*, 2017, 356 (6345): 1386–1388.
- Alborn HT, Turlings TCJ, Jones TH. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion [J]. *Science*, 1997, 276 (5314): 945–949.
- Alfonso E, Stahl E, Glauser G, *et al.* Insect eggs trigger systemic acquired resistance against a fungal and an oomycete pathogen [J]. *New Phytologist*, 2021, 232 (6): 2491–2505.
- Arimura G, Kost C, Boland W. Herbivore-induced, indirect plant defences [J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2005, 1734 (2): 91–111.

- Aryal B, Xia J, Hu Z, *et al.* An LRR receptor kinase controls ABC transporter substrate preferences during plant growth–defense decisions [J]. *Current Biology*, 2023, 33 (10): 2008–2023.
- Bacete L, Schulz J, Engelsdorf T, *et al.* THESEUS1 modulates cell wall stiffness and abscisic acid production in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2022, 119(1): e2119258119.
- Bartram S, Jux A, Gleixner G, *et al.* Dynamic pathway allocation in early terpenoid biosynthesis of stress–induced lima bean leaves [J]. *Phytochemistry*, 2006, 67 (15): 1661–1672.
- Bleecker AB, Schaller GE. The mechanism of ethylene perception [J]. *Plant Physiology*, 1996, 111 (3): 653–660.
- Bolton CJ, Dicke M, van Loon JJA, *et al.* Attraction of Colorado potato beetle to herbivore–damaged plants during herbivory and after its termination [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1997, 23 (4): 1003–1023.
- Bonaventure G, VanDoorn A, Baldwin IT. Herbivore–associated elicitors: FAC signaling and metabolism [J]. *Trends in Plant Science*, 2011, 16: 294–299.
- Boutrot F, Zipfel C. Function, discovery, and exploitation of plant pattern recognition receptors for broad–spectrum disease resistance [J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2017, 55: 257–286.
- Chaudhary R, Atamian HS, Shen Z, *et al.* GroEL from the endosymbiont *Buchnera aphidicola* betrays the aphid by triggering plant defense [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111 (24): 8919–8924.
- Chen H, Chen C, Huang S, *et al.* Inactivation of RPX1 in *Arabidopsis confers* resistance to *Plutella xylostella* through the accumulation of the homoterpene DMNT [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2023, 46 (3): 946–961.
- Coppola M, Cascone P, Chiusano ML, *et al.* *Trichoderma harzianum* enhances tomato indirect defense against aphids [J]. *Insect Science*, 2017, 24 (6): 1025–1033.
- Cribb BW, Hanan J, Zalucki MP, *et al.* Effects of plant micro–environment on movement of *Helicoverpa armigera* (Hübner) larvae and the relationship to a hierarchy of stimuli [J]. *Arthropod–Plant Interactions*, 2010, 4 (3): 165–173.
- Cui JR, Zhou B, Tang YJ, *et al.* A new spider mite elicitor triggers plant defence and promotes resistance to herbivores [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2024, 75 (5): 1493–1509.
- Cusumano A, Weldegergis BT, Colazza S, *et al.* Attraction of egg–killing parasitoids toward induced plant volatiles in a multi–herbivore context [J]. *Oecologia*, 2015, 179 (1): 163–174.
- D’Auria JC, Pichersky E, Schaub A, *et al.* Characterization of BAHD acyltransferase responsible for producing the green leaf volatile (Z)–3–hexen–1–yl acetate in *Arabidopsis thaliana* [J]. *The Plant Journal*, 2007, 49: 194–207.
- De LES, Kevin F, Thomas D, *et al.* Parasitic wasps can reduce mortality of teosinte plants infested with fall armyworm: support for a defensive function of herbivore–induced plant volatiles [J]. *Frontiers in Ecology & Evolution*, 2018, 6.
- Dicke M, Baldwin IT. The evolutionary context for herbivore–induced plant volatiles: beyond the ‘cry for help’ [J]. *Trends Plant Science*, 2010, 15 (3): 167–175.
- Dudareva N, Klempien A, Muhlemann JK, *et al.* Biosynthesis, function and metabolic engineering of plant volatile organic compounds [J]. *New Phytologist*, 2013, 198 (1): 16–32.
- Eigenbrode SD, Ding H, Shiel P, *et al.* Volatiles from potato plants infected with potato leafroll virus attract and arrest the virus vector, *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2002, 269 (1490): 455–460.
- Engelberth J, Engelberth M. Variability in the capacity to produce damage–induced aldehyde green leaf volatiles among different plant species provides novel insights into biosynthetic diversity [J]. *Plants*, 2020, 9 (2): 213.
- Engelberth J. Green Leaf Volatiles: A new player in the protection against abiotic stresses? [J] *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, 25 (17): 9471.
- Erb M, Reymond P. Molecular interactions between plants and insect herbivores [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2019, 70: 527–557.
- Fatouros NE, Pineda A, Huigens ME, *et al.* Synergistic effects of direct and indirect defenses on herbivore egg survival in a wild crucifer [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2014, 281 (1789): 20141254.
- Frey M, Spiteller D, Boland W, *et al.* Transcriptional activation of Igl, the gene for indole formation in *Zea mays*: a structure–activity study with elicitor–active N–acyl glutamines from insects [J]. *Phytochemistry*, 2004, 65 (8): 1047–1055.
- Fu ZQ, Dong X. Systemic acquired resistance: turning local infection into global defense [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2013, 64: 839–863.
- Gfeller V, Huber M, Förster C, *et al.* Root volatiles in plant–plant interactions I: High root sesquiterpene release is associated with increased germination and growth of plant neighbors [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2019, 42 (6): 1950–1963.
- Gish M, De Moraes CM, Mescher MC. Herbivore–induced plant volatiles in natural and agricultural ecosystems: open questions and future prospects [J]. *Current Opinion in Insect Science*, 2015, 9: 1–6.
- Gong Q, Wang Y, He L, *et al.* Molecular basis of methyl–salicylate–mediated plant airborne defence [J]. *Nature*, 2023, 622 (7981): 139–148.
- Gong Q, Wang Y, Zhang X, *et al.* Plant airborne defense against insects, viruses, and beyond [J]. *Trends in Plant Science*, 2024, 29 (3): 283–285.
- Gouhier–Darimont C, Stahl E, Glauser G, *et al.* The *Arabidopsis* lectin receptor kinase LecRK–I.8 is involved in insect egg perception [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 623.
- Groux R, Hilfiker O, Gouhier–Darimont C, *et al.* Role of methyl salicylate on oviposition deterrence in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2014, 40 (7): 754–759.

- Groux R, Stahl E, Gouhier-Darimont C, *et al.* *Arabidopsis* natural variation in insect egg-induced cell death reveals a role for lectin receptor KINASE-I. 1 [J]. *Plant Physiology*, 2021, 185 (1): 240–255.
- He Z, Webster S, He SY. Growth-defense trade-offs in plants [J]. *Current Biology*, 2022, 32 (12): R634–R639.
- Hilker M, Fatouros NE. Plant responses to insect egg deposition [J]. *Annual Review of Entomology*, 2015, 60: 493–515.
- Hilker M, Kobs C, Varama M, *et al.* Insect egg deposition induces *Pinus sylvestris* to attract egg parasitoids [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2002, 205 (4): 455–461.
- Howe GA, Jander G. Plant immunity to insect herbivores [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 41–66.
- Howe GA, Major IT, Koo AJ. Modularity in jasmonate signaling for multistress resilience [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2018, 69: 387–415.
- Hundacker J, Bittner N, Weise C, *et al.* Pine defense against eggs of an herbivorous sawfly is elicited by an annexin-like protein present in egg-associated secretion [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2022, 45 (4): 1033–1048.
- Kandzia R, Stumpe M, Berndt E, *et al.* On the specificity of lipid hydroperoxide fragmentation by fatty acid hydroperoxide lyase from *Arabidopsis thaliana* [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2003, 160 (7): 803–809.
- Kariyat RR, Mauck KE, De Moraes CM, *et al.* Inbreeding alters volatile signalling phenotypes and influences tri-trophic interactions in horsenettle (*Solanum carolinense* L.) [J]. *Ecology Letters*, 2012, 15 (4): 301–309.
- Kessler A, Baldwin IT. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature [J]. *Science*, 2001, 291 (5511): 2141–2144.
- Klauser D, Desurmont GA, Glauser G, *et al.* The *Arabidopsis* Pep-PEPR system is induced by herbivore feeding and contributes to JA-mediated plant defense against herbivory [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66 (17): 5327–5336.
- Kollner TG, Held M, Lenk C, *et al.* A maize (E)- β -caryophyllene synthase implicated in indirect defense responses against herbivores is not expressed in most American maize varieties [J]. *The Plant Cell*, 2008, 20 (2): 482–494.
- Li C, Zha W, Li W, *et al.* Advances in the biosynthesis of terpenoids and their ecological functions in plant resistance [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24 (14): 11561.
- Li S, Wang H, Li F, *et al.* The maize transcription factor EREB58 mediates the jasmonate-induced production of sesquiterpene volatiles [J]. *The Plant Journal*, 2015, 84 (2): 296–308.
- Li Y, Yang Y, Hu Y, *et al.* DELLA and EDS1 form a feedback regulatory module to fine-tune plant growth-defense tradeoff in *Arabidopsis* [J]. *Molecular Plant*, 2019, 12 (11): 1485–1498.
- Little D, Gouhier-Darimont C, Bruessow F, *et al.* Oviposition by pierid butterflies triggers defense responses in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2007, 143 (2): 784–800.
- Liu Y, Schiff M, Marathe R, *et al.* Tobacco Rar1, EDS1 and NPR1/NIM1-like genes are required for N-mediated resistance to tobacco mosaic virus [J]. *The Plant Journal*, 2002, 30 (4): 415–429.
- Loreto F, D'Auria S. How do plants sense volatiles sent by other plants? [J] *Trends in Plant Science*, 2022, 27 (1): 29–38.
- Lortzing V, Oberländer J, Lortzing T, *et al.* Insect egg deposition renders plant defense against hatching larvae more effective in a salicylic acid-dependent manner [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2019, 42 (3): 1019–1032.
- Maruri-López I, Aviles-Baltazar NY, Buchala A, *et al.* Intra and extracellular journey of the phytohormone salicylic acid [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 423.
- Matsui K, Engelberth J. Green leaf volatiles: The forefront of plant responses against biotic attack [J]. *Plant Cell Physiology*, 2022, 63 (10): 1378–1390.
- Matsui K. Green leaf volatiles: Hydroperoxide lyase pathway of oxylipin metabolism [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2006, 9 (3): 274–280.
- Mattiacci L, Dicke M, Posthumus MA. β -glucosidase: an elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host-searching parasitic wasps [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1995, 92 (6): 2036–2040.
- Miller G, Schlauch K, Tam R, *et al.* The plant NADPH oxidase RBOHD mediates rapid systemic signaling in response to diverse stimuli [J]. *Science Signaling*, 2009, 2 (84): ra45.
- Mithöfer A, Boland W. Plant defense against herbivores: chemical aspects [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2012, 63 (1): 431–450.
- Monte I, Ishida S, Zamarreño AM, *et al.* Ligand-receptor co-evolution shaped the jasmonate pathway in land plants [J]. *Nature Chemical Biology*, 2018, 14 (5): 480–488.
- Morin S, Atkinson PW, Walling LL. Whitefly-plant interactions: an integrated molecular perspective [J]. *Annual Review Entomology*, 2024, 69: 503–525.
- Nagegowda DA, Gupta P. Advances in biosynthesis, regulation, and metabolic engineering of plant specialized terpenoids [J]. *Plant Science*, 2020, 294: 110457.
- Nakashima A, von Reuss SH, Tasaka H, *et al.* Traumatins- and dinortraumatins-containing galactolipids in *Arabidopsis*: their formation in tissue-disrupted leaves as counterparts of green leaf volatiles [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2013, 288 (36): 26078–26088.
- Peñaflor MF, Bento JM. Herbivore-induced plant volatiles to enhance biological control in agriculture [J]. *Neotropical Entomology*, 2013, 42 (4): 331–343.
- Pickett JA, Khan ZR. Plant volatile-mediated signaling and its application in agriculture: successes and challenges [J]. *New Phytologist*, 2016, 212 (4): 856–870.
- Qi Z, Verma R, Gehring C, *et al.* Ca^{2+} signaling by plant *Arabidopsis thaliana* Pep peptides depends on AtPepR1, a receptor with guanylyl cyclase activity, and cGMP-activated Ca^{2+} channels [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United*

- States of America*, 2010, 107 (49): 21193–21198.
- Rasmann S, Köllner TG, Degenhardt J, *et al.* Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots [J]. *Nature*, 2005, 434 (7034): 732–737.
- Reymond P. Perception, signaling and molecular basis of oviposition-mediated plant responses [J]. *Planta*, 2013, 238 (2): 247–258.
- Rose U, Manukian A, Heath RR, *et al.* Volatile semiochemicals released from undamaged cotton leaves (a systemic response of living plants to caterpillar damage) [J]. *Plant Physiology*, 1996, 111 (2): 487–495.
- Schuman MC, Baldwin IT. The layers of plant responses to insect herbivores [J]. *Annual Review of Entomology*, 2016, 61: 373–394.
- Stahl E, Bellwon P, Huber S, *et al.* Regulatory and functional aspects of indolic metabolism in plant systemic acquired resistance [J]. *Molecular Plant*, 2016, 9 (5): 662–681.
- Stahl E, Maier LP, Reymond P. Insect egg-induced innate immunity: Who benefits? [J]. *PLoS Pathogens*, 2023, 19 (1): e1011072.
- Tamiru A, Bruce TJ, Woodcock CM, *et al.* Maize landraces recruit egg and larval parasitoids in response to egg deposition by a herbivore [J]. *Ecology Letters*, 2011, 14 (11): 1075–1083.
- Thaler JS, Humphrey PT, Whiteman NK. Evolution of jasmonate and salicylate signal crosstalk [J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17: 260–270.
- Truitt CL, Wei HX, Pare PW. A plasma membrane protein from *Zea mays* binds with the herbivore elicitor volicitin [J]. *Plant Cell*, 2004, 16 (2): 523–532.
- 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.
- Turlings TCJ, Tumlinson JH. Systemic release of chemical signals by herbivore-injured corn [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1992, 89 (17): 8399–8402.
- Upson JL, Zess EK, Białas A, *et al.* The coming of age of EvoMPMI: Evolutionary molecular plant–microbe interactions across multiple timescales [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2018, 44: 108–116.
- van Butselaar T, Van den Ackerveken G. Salicylic acid steers the growth–immunity tradeoff [J]. *Trends in Plant Science*, 2020, 25 (6): 566–576.
- Vet LEM, De jong AG, Franchi E, *et al.* The effect of complete versus incomplete information on odor discrimination in a parasitic wasp [J]. *Animal Behaviour*, 1998, 55 (5): 1271–1279.
- Vishwanath KK, Varakumar P, Pamuru RR, *et al.* Plant lipoxygenases and their role in plant physiology [J]. *Journal of Plant Biology*, 2020, 63: 83–95.
- Visser JH, Straten SV, Maarse H. Isolation and identification of volatiles in the foliage of potato, *Solanum tuberosum*, a host plant of the Colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata* [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1979, 5 (1): 13–25.
- Wang B, Jacquín-Joly E, Wang G. The role of (E)- β -Farnesene in tritrophic interactions: biosynthesis, chemoreception, and evolution [J]. *Annual Reviews Entomology*, 2024.
- Wegener R, Schulz S, Meiners T, *et al.* Analysis of volatiles induced by oviposition of elm leaf beetle *Xanthogaleruca luteola* on *Ulmus minor* [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2001, 27 (3): 499–515.
- Wu J, Hettenhausen C, Meldau S, *et al.* Herbivory rapidly activates MAPK signaling in attacked and unattacked leaf regions but not between leaves of *Nicotiana attenuata* [J]. *Plant Cell*, 2007, 19 (3): 1096–1122.
- Yu H, Buchholz A, Pullinen I, *et al.* Biogenic secondary organic aerosol participates in plant interactions and herbivory defense [J]. *Science*, 2024, 6714: 1225–1230.
- Yusuf M, Hasan SA, Ali B, *et al.* Effect of salicylic acid on salinity-induced changes in *Brassica juncea* [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2008, 50 (9): 1096–1102.