

植物对食草动物取食响应的研究进展

秦燕¹, 范波¹, 谷镜²

(1. 兴义民族师范学院生物与化学学院, 贵州兴义 562400; 2. 济南市园林和林业绿化局, 山东济南 250099)

摘要 面对自然界食草动物的取食, 植物已经进化出一套成熟的系统应对挑战。当植物接收到食草动物的物理和化学信号, 如昆虫唾液分泌物的诱导因子和昆虫产卵后产生的化合物, 植物会迅速调整其转录组、蛋白组和代谢组。所有这些食草动物取食诱导的变化均通过复杂的信号网络途径调节, 如受体/感受器、Ca²⁺流、激酶级联反应、活性氧和植物激素信号途径。食草动物诱导的防御反应不仅发生在受损伤的区域, 而且发生在被攻击叶片未受损的区域以及远端的其他叶片(系统性叶片)。综述了植物对食草动物取食和产卵的感知、昆虫取食诱导的早期信号传导及其的生物学功能。

关键词 植物-食草动物互作; 诱导因子; 防御; 信号; 系统性防御

中图分类号 S812 **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2020)08-0011-07

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2020.08.003

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Research Progress on Plant Response to Herbivores

QIN Yan¹, FAN Bo¹, GU Jing² (1. College of Biology and Chemistry, Xingyi Normal University for Nationalities, Xingyi, Guizhou 562400; 2. Jinan City Garden and Forestry Greening Bureau, Jinan, Shandong 250099)

Abstract Plants have evolved elaborated system to cope with the insect herbivores. When plants perceive physical and chemical signals from herbivores, such as insect saliva secretions or compounds in oviposition fluids, plants adjust their transcriptome, proteome and metabolomes dramatically. All of these herbivores changes are regulated by complex signal network pathways such as receptors/sensors, Ca²⁺ influxes, kinase cascades, reactive oxygen species and plant hormone signaling pathways. Furthermore, the defensive response induced by herbivores occurs not only in the wounding regions, but also in the undamaged regions (systemic leaves). In this paper, we reviewed the plant's perception of herbivore feeding and spawning, early signal events and their biological functions.

Key words Plant-herbivore interaction; Inducer; Defense; Signal; Systemic response

地球上大约有 100 万种昆虫, 约有 50% 的昆虫取食植物, 这种植物昆虫之战已经持续了 3.5 亿年^[1]。昆虫在与植物共进化的过程中, 已经进化得能对取食的植物进行定位并能利用来自取食植物的物理或化学信号进行产卵。杂食性植食昆虫可以取食多个种多个科的植物, 而专食性昆虫则只取食一个科内的一种或者几种植物。相应地, 植物也已经进化出复杂的防御系统抵抗昆虫的取食, 如它们配备有物理的防御工具(如刺状物、表皮毛和角质层), 同时, 植物体可以产生许多次生代谢产物作为强大的化学武器。目前已发现植物体中大约有 500 000 种次生代谢产物^[2], 这些次生代谢产物在植物与食草动物互作中具有强大的作用。

植物的防御分为直接防御和间接防御。直接防御包括 glucosinolates、生氰的 glucosides、生物碱酚类化合物和蛋白酶抑制剂(proteinase inhibitors, PI), 这些化合物作为毒素、驱虫剂和抗消化剂进行直接防御。植物的间接防御包括绿色叶片挥发物、挥发器官复合物和花蜜等, 用来吸引植食性动物的天敌(如 parasitoids)。这 2 种防御系统是植物与植食性动物在长期的进化过程中发展出来的^[3]。植物防御有 2 种类型: 不管是否存在虫咬, 植物体内均会产生的物理和化学的防御特征被称为组成型防御, 植物只有在虫咬后才会产生的防御称为诱导性防御。因为合成这些防御化合物需要消耗植物体自身的营养和能量^[4-5], 所以植物会利用其成熟的调

节系统使植物的生长和防御达到动态的平衡。因此, 诱导型防御调节植物的防御系统更灵活、更经济、更和谐。诱导型防御包括感知识别信号、激发下游的调节网络、介导防御代谢物的合成 3 个过程。高度复杂的病原菌识别机制已经在许多植物中鉴定出来, 但有关植物如何识别植食动物来源的信号知之甚少。最近几年的研究中对植物应对植食动物取食反应的网络体系有了一些进展, 对其中的调节元件进行了详细的阐述, 包括 Ca²⁺流、有丝分裂原激活的蛋白激酶(MAPKs)、茉莉酸(JA)、乙烯(ET)和活性氧簇等。笔者总结了植物识别虫咬信号的最新研究进展、虫咬诱导的早期信号系统、虫咬信号的短距离和长距离运输, 进一步又讨论了多种植物对虫咬反应的多样性及这种多样性的遗传基础、生态学和进化意义。

1 植物对于植食动物取食的感知

植物用于防御的成本较高, 所以在植物与植食昆虫斗争的过程中, 能感知随机的机械损伤并提高防御化合物的水平是植物的一项重要技能。虽然植物的机械损伤和虫咬均会导致组织的损伤和丢失, 但是研究表明植物对两者的反应存在巨大的差异^[6]。目前许多种微生物(病原体)相关的分子模式(MAMPs 或 PAMPs)可以被特异受体识别, R-基因介导的防御系统可以感知到病原菌分泌的无毒的 Avr 蛋白并引发超敏反应。相似地, 植食动物的信号可激活虫咬相关的分子机制(HAMPs)^[7], 这些 HAMPs 的功能与植物受到虫咬后自身产生的防御反应是一致的^[8]。

食草动物攻击植物的种类多样, 但目前对食草动物的激发子知之甚少, 只有少数几种激发子被鉴定出来, 并对其化学和生物的特征进行描述。脂肪酸-氨基酸结合体(FACs)

基金项目 兴义民族师范学院博士科研基金项目(18XYBS02); 黔西南州 2019 年州级科技计划自筹资金项目(2019-2-50); 贵州省教育厅青年科技人才成长项目(黔教合 KY 字[2019]221 号)。

作者简介 秦燕(1980—), 女, 山东莱芜人, 副教授, 博士, 从事植物保护研究。

收稿日期 2019-10-15; **修回日期** 2019-11-19

是已知的一类研究比较清楚的激发子。首个被描述的来自食草动物的激发子是 volicitin, 是一种羟基 FAC, [N-(17-hydroxylinolenoyl)-L-谷氨酰胺], 是从一种甜菜蠕虫斜纹叶蛾 (*Spodoptera exigua*) 的唾液分泌物中鉴定出来的^[9], 随后, FACs 又陆续从多种鳞翅类中分离出来^[10]。进一步的研究发现, FACs 不仅存在于毛毛虫, 也存在于蟋蟀 (*Teleogryllus taiwanemima*) 和果蝇 (*Drosophila melanogaster*) 中^[11]。FACs 是由两部分组成的: 脂肪酸部分 (亚油酸或亚麻酸 LA 及其衍生物) 和氨基酸部分 (谷氨酸或谷氨酰胺), 这些脂肪酸和氨基酸分别来源于植物和昆虫, 合成于昆虫的中肠^[12]。最近的研究发现 FACs 在昆虫氮代谢中起非常关键的作用^[13]。试验条件下, volicitin 的使用可以大大增强玉米幼苗释放挥发物来吸引寄生者取食其幼虫^[9]。FACs 的生物学功能已经在一种生活在北美西部的野生烟草中得到深入研究, FACs 的几种形式在烟草天蛾 (*Manduca sexta*) 的唾液分泌物中鉴定出来后, 将其喷洒于野生烟草 (*N. attenuata*) 受伤的叶片可以诱导信号 MAPKs 的激活, JA 和 ET 的合成, 并能调整受伤诱导的叶片的转录组、蛋白组和代谢组, 这些均被认为是直接防御和间接防御的功能^[6]。昆虫取食受伤部位时分泌的 FACs 可以很快被硬脂酸途径中的脂氧化酶代谢成其他有活性的激发子。植物解析 FACs 的分子机制仍未研究清楚。[3H]-L-volicitin 可以快速的、反向的、饱和性的与玉米的细胞膜结合, 并且 Me-JA 处理后这种结合能力显著提高, 这表明 FAC 特异受体参与了此过程, 并且其量的多少依赖于 JA 信号。虽然 OS 可以诱导离子流动和膜的去极化, 但是 FACs 自身不能形成稳定的通道。对几种植物喷洒 volicitin 对 JA 和 ET 的生成没有影响, 因此认为 FACs 不具备形成离子通道的功能^[14]。那么, 植物体中是 FACs 还是唾液分泌物中其他成分形成离子通道呢? 离子流动和膜去极化是否转化成细胞的反应呢? 是如何进行转化的? 这一系列问题都需要进一步研究。

除了 FACs, 昆虫唾液分泌物中还鉴定出了许多种其他类型的激发子。Inceptins 是植物叶绿素 ATP 合成酶 (cAT-PC) γ 亚基蛋白水解的产物。当黏虫 (*Spodoptera frugiperda*) 攻击牛豆植物 (*Vigna unguiculata*) 时, 消化后的 cATPC 在昆虫的中肠里被切割后形成 inceptins, 即使很少量的 inceptins 到达机械损伤的牛豆叶片也会明显地改变 JA、ET 和 SA 的水平^[15-16]。最近一种新的激发子——caeliferins 在美国鸟蝗虫 (*Schistocera americana*) 中被鉴定出来, 与 volicitin 一样, caeliferins 也会刺激玉米的幼苗释放挥发性萜类^[17]。考虑到这些蝗虫很大的活动性, 蝗虫取食玉米后, 玉米释放的挥发物的生态意义仍然未知, 但是释放的挥发物似乎不是一种间接防御。

除了这些小分子的激发子, 大菜粉蝶 (*Pieris brassicae*) 唾液分泌物中含有的 β -葡萄糖苷酶 (β -glucosidase) 可以诱导卷心菜产生诱导天敌的挥发物^[18]。棉铃虫 (*Helicoverpa zea*) 唾液中含有的葡萄糖氧化酶 (GOX) 可以抑制植物的防御反应^[19], 并且甜菜夜蛾 (*S. exigua*) 唾液中的 GOX 可以通过调节 FACs 继而调节 SA 的产生来干扰 JA 信号的作用。

检测不同种属植物对激发子 FACs、inceptin 和 caeliferin 的反应可以更好地阐明植物解析食草动物唾液中含有激发子的多样性^[14]。自然界中没有一种激发子能诱导所有植物的反应, 如 JA 和 ET 的积累, 即使 2 种植物亲缘关系很近, 对于同一种激发子也不会产生相同的反应。

2 特定模式的机械损伤具有虫咬信号的功能

昆虫幼虫的取食行为具有高度的特异性, 食草动物取食植物组织后组织受损的模式、速度、频率可被植物识别为特异的信号。Mithofer 等^[20]用可编程的机械装置模仿虫咬的时速, 发现在立马豆 (*Phaseolus lunatus*) 中计算机控制的机械损伤后释放的挥发性香气的数量类似于毛毛虫 (*Spodoptera littoralis*) 和蜗牛 (*Cepaea hortensis*) 取食后的效果。因此, 解析机械损伤的模式可能也是植物识别食草动物能力的重要组成部分。

2.1 感知产卵 许多成熟的雌性食草昆虫会直接产卵在植物上, 有些植物则会解析昆虫的产卵并能进行直接和间接的防御。如当豌豆象鼻虫 (*Bruchus pisorum* L.) 产卵豌豆 (*Pisum sativum* L.) 后, 豌豆会在产卵的部位形成赘生物^[21], 而后卵会从叶片表面脱落, 如果从被驱逐出境的虫卵方面考虑, 这就是直接防御。水稻中则会产生一种杀卵的物质杀死稻飞虱 (*Sogatella furcifera*) 的卵^[22-23]。科罗拉多马铃薯甲虫 (*Leptinotarsa decemlineata*) 产卵后可导致马铃薯植株产生一种类似于坏死的超敏感的反应, 产卵的位置则变成坏死的区域, 而后虫卵与叶片分离^[24]。有些植物上, 昆虫产卵也可以诱导植物产生挥发性信号吸引昆虫天敌^[25]。

产卵流体中有 2 种物质被认为可以诱发特定寄主植物的防御反应。Bruchins 是豌豆象鼻虫的产卵流体中分离出来的, 它是一种长链的 α, ω -二醇, 其 1 个氧或 2 个氧与 3-乳酸酯化。即使 0.5 pg 的 bruchins 施加到叶片也会导致豌豆莢特定区域赘生物的生长^[21]; 另一种化合物称为苯乙腈, 是从卷心菜大白蛾产卵流体中发现的^[26], 1 ng 的苯乙腈即可在发芽的植物孢子甘蓝 (*Brassica oleracea* var. gemmifera cv. Cyrus) 上引诱到寄生天敌 (*Trichogramma brassicae*), 但是引诱到的寄生天敌能否会大量寄生在卵内仍然未知。

2.2 R 基因介导的食草动物的抗性 蚜虫和粉虱用它们的刺吸式口器从植物韧皮部吸收养分, 虽然它们对植物不会产生实质性的损伤, 但它们也会引起植物信号和次生代谢发生很大的变化^[27]。科学家发现一种 R 基因 *Mi-1* 可以抗蚜虫、粉虱和根结线虫^[28]; 另一种 R 基因 *Bph14* 可以抗水稻的褐飞虱 (*Nilaparvata lugens* Stal), 与番茄中的 *Mi-1* 基因相似, *Bph14* 编码一种由卷曲-卷曲、核酸结合位点和富含亮氨酸重复的 CC-NBS-LRR 蛋白^[29]。蚜虫和褐飞虱都是吸取韧皮部汁液的昆虫, 均诱导 SA 信号, 但是这些 R 基因如何参与抗食草动物的机理仍然不清楚。因为这些韧皮部汁液吸取者是在取食过程中将他们唾液中的酶引入植物体中, 所以研究 R 基因是否参与了识别这些激发子会有很大的实践意义。

3 食草动物诱导的早期信号事件

食草动物的攻击可诱导植物细胞产生一系列的分子事

件,而后引发报警信号,最终导致防御代谢物的积累。虽然目前对植物如何解读食草动物的取食知之甚少,一些小分子蛋白已经被鉴定为复杂识别网络系统的节点,它们可以让植物最优化的分配能量和资源,进行最大限度的防御。

3.1 钙离子流、膜电势和钙感受器 Ca^{2+} 是一种重要的第二信使,参与真核生物多种信号通路。正常条件下,细胞质中的 Ca^{2+} 浓度为 $100 \sim 200 \text{ nmol/L}$,是非原生质体流体中的 10^{-4} ,是细胞器中的 $10^{-4} \sim 10^{-5}$ 倍。 Ca^{2+} 流可以改变细胞质中 Ca^{2+} 浓度,经常参与各种胁迫反应和发育调节,与其他离子流(如 Na^+ 、 K^+ 、 Cl^-)一起,通常会导致细胞膜电势暂时的变化。*S.littoralis* 幼虫取食通常会导导致立马豆叶片上巨大的膜的去极化,这种去极化不仅发生在受损伤的叶片附近,甚至会发生在整个叶片上^[30]。他们用一种 Ca^{2+} 特异的染料染色,发现食草动物引发的损伤可以诱导距离损伤 $30 \sim 200 \mu\text{m}$ 的区域产生很强的 Ca^{2+} 流,而机械损伤诱导的 Ca^{2+} 信号要比虫咬诱导的信号弱很多,表明昆虫唾液分泌物识别机制在激活 Ca^{2+} 流中发挥重要作用^[30]。病原体来源的激发子很可能是与特异受体结合诱导细胞质中 Ca^{2+} 的变化^[31-32],也有可能食草动物来源的激发子与未被鉴定出来的受体结合引发 Ca^{2+} 流的变化。

细胞内 Ca^{2+} 的变化被多种 Ca^{2+} 感知蛋白感知后引发下游的反应^[33]。这些感知蛋白包括钙调蛋白、钙调蛋白结合蛋白、依赖钙的蛋白激酶(CDPKs)、其他含 EF-手模体 Ca^{2+} 结合蛋白和不含 EF-手模体的 Ca^{2+} 结合蛋白。在这些感知蛋白中,CDPKs 是植物特异的钙感受器,含有多种基因成员,其中拟南芥中有 34 个,拟南芥中有些 CDPKs 是参与脱落酸信号来抵抗干旱和盐胁迫的^[34-35];CDPKs 也可被病原体激发子激活抵抗疾病^[36-37]。有研究表明,植物中 Ca^{2+} 与 ROS 和 NO 产物相关,如马铃薯的 NADPH 氧化酶可以依赖 Ca^{2+} 的方式被 CDPKs 磷酸化,而后被激活产生 ROS^[38]。

3.2 MAPK 信号 MAPK 信号系统是真核生物中公认的一种保守代谢系统,调控多种细胞过程。在植物中,特别是烟草和拟南芥中,许多研究表明 MAPKs 在植物抗胁迫特别是病原体胁迫中发挥重要的作用。用病毒诱导的基因沉默(VIGS)的方法,Wu 等^[6]揭示出水杨酸诱导的蛋白激酶(SIPK)和损伤诱导的蛋白激酶(WIPK)在植物对抗食草动物反应中起决定作用。食草动物的虫咬可以快速引发 MAPK 的活性,唾液分泌物引发的 JA、ET 和许多防御相关基因的转录调节均依赖于 MAPK 途径。番茄植物中也发现类似的结果,沉默番茄中 SIPK 和 WIPK 的同源物可抑制虫咬后植物体内 JA 的积累和对烟草天蛾(*M. sexta*)的防御^[39]。在马铃薯中,SIPK 和 WIPK 同源物也参与 Mi-1 介导的对蚜虫的防御^[40]。目前,MAPK 家族已经比较庞大(拟南芥基因组中有 20 个),期望更多的调控植物对抗食草动物的 MAPKs 的成员被发现。

在哺乳动物中,MAPKs 的主要靶位点是转录因子,这些转录因子的磷酸化则会改变蛋白质的稳定性、定位和活性。尽管植物中对于哪种转录因子是 MAPKs 直接磷酸化的靶位

点知之甚少,但是植物体中也支持以上观点^[41-42]。已有研究表明 MAPKs 在调节植物转录组中发挥重要作用^[6],除了转录因子,其他蛋白也可以是 MAPKs 的底物。有研究报道 MPK6(拟南芥 SIPK 同源物)直接磷酸化 2 个 ACSs(ACS2 和 ACS6),使得这 2 个蛋白可以提高病原体激发子诱导的 ET 水平^[43]。烟草中 SIPK 也会以相同的方式调节虫咬诱导的 ET 的合成^[6]。但是目前没有证据证明激酶是如何调控虫咬诱导的 JA 的积累和转录水平的调控等问题。

蛋白磷酸化似乎也与 Ca^{2+} 流相关。水稻中过表达一个电压门控性 Ca^{2+} 通道可增强激发子诱导的 MAPK 活性^[44]。烟草细胞悬浮液培养时,加入氯化钡和钙调蛋白拮抗剂 W7 可抑制病原菌诱导子诱导的 MAPK 的激活^[45]。也有证据表明 Ca^{2+} 流可以调节磷酸化下游的事件,如一种丝氨酸/苏氨酸蛋白酶抑制剂——星孢菌素可以抑制培养的皱叶烟草细胞中激发子隐地蛋白诱导的胞质 Ca^{2+} 浓度的上升^[32]。然而,关于食草动物诱导的激酶信号特别是 MAPK 信号与 Ca^{2+} 流之间的相互关系仍然未知。 Ca^{2+} 特异的荧光染料、 Ca^{2+} 检测发光蛋白和 GFP 的应用都是潜在的探索 Ca^{2+} 流调控的有效工具。

在拟南芥中,完整的 MAPK 途径包括 MEKK1、MEKK4/MEKK5、MPK3/MPK6 和 WRKY22/WRKY29 转录因子已经被鉴定出来,调节下游的 FLS2(鞭毛蛋白受体)^[46]。越来越多的研究揭示出更多的 MAPK 途径的作用元件,尤其是参与植物-病原菌相互作用的元件。目前仍然有许多关于植物与食草动物互作过程中 MAPK 信号的问题需要解决,除了 SIPK 和 WIPK,哪一种 MAPKs 参与植物防御食草动物?哪一种 MAPKKs 和 MAPKKs 是它们上游的激酶?哪一种蛋白或者转录因子是 MAPKs 的直接底物?磷酸化事件怎样改变它们的活性或定位,进而调节转录组的变化呢?这一系列问题都有待于进一步的研究。

3.3 活性氧 超氧化物阴离子(O_2^-),过氧化氢(H_2O_2)、单个氧(O_2)和 OH^- 统称为活性氧。活性氧产生于线粒体、质体、过氧化物酶体及质膜的外表面。ROS 的产生是植物应对胁迫的重要组成部分,尤其是在研究植物-病原体相互作用时,ROS 的生物学功能研究的较多^[47]。有研究表明,ROS 在食草动物诱导的植物反映中发挥作用,用大豆喂养棉铃虫(*Helicoverpa zea*)可产生大量的 ROS^[48];单纯损伤不能诱导蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)产生可检测到的 ROS 的量,单纯食草动物的取食则可以^[49];一种 H_2O_2 敏感染料的研究也表明灰翅夜蛾(*Spodoptera littoralis*)取食立马豆都可导致 ROS 水平的升高^[50]。

病原菌诱导的 ROS 的产生主要依赖于与质膜结合的 NADPH 氧化酶。在拟南芥中,有 2 个 RBOH 基因(*AtrbobD* 和 *AtrbobF*)编码 NADPH 氧化酶的重要亚基,对病原菌诱导的 ROS 的产生是必需的^[51],这 2 个基因对脱落酸处理气孔后 ROS 的产生也有重要作用^[52]。药理学的证据表明 NADPH 氧化酶参与番茄中损伤诱导的 ROS 的产生^[53-54]。番茄中相似的结果也表明在反义链方向表达部分 RBOH 序

列^[55],食草动物诱导的 ROS 水平的提高可能来自 NADPH 氧化酶的激活,这一点仍需进一步证明。

在所有植物的 RBOH 蛋白中存在钙离子结合的 EF 手模体的结构域,表明胁迫诱导的钙离子流调控 NADPH 氧化酶的活性^[56],他们的体外试验表明植物的 NADPH 氧化酶可直接被 Ca^{2+} 激活^[56]。然而 ROS 与钙离子流之间的关系非常复杂, Ca^{2+} 似乎可以上调也可以下调 ROS,二者之间的关系依赖于细胞类型和信号途径^[57]。食草动物诱导的 Ca^{2+} 流对 ROS 的产生是否是必需的目前仍然未知。显然,ROS 的产生还受到其他很多层面的调控。在马铃薯中,StCDPK4 和 StCDPK5 可以将 StRBOHB 的 N 端磷酸化,从而增强 NADPH 氧化酶的活性,进而提高 ROS^[38]。在本生烟草中,SIPK 可以从转录水平调控 RBOHB^[58]。

尽管 ROS 在植物-病原菌互作中的功能已经研究的比较清楚,但是 ROS 在植物抗食草动物中的生物学意义仍然很模糊。在番茄中,药理上抑制 NADPH 氧化酶的活性可以降低防御相关基因如 PIs 和多酚氧化酶的转录水平^[54]。番茄中反义表达 RBOH 基因可以降低损伤诱导的 PIs 转录^[55]。如果想进一步研究这些活性分子是如何参与植物与食草动物之战的,则需要鉴定参与 ROS 合成和调控的基因,研究 ROS 在调控下游反应中的功能以及对改变 ROS 水平的转基因植物进行生物测定等方面的工作。

3.4 茉莉酸(JA) JA 在植物发育和抵抗生物胁迫中的作用已经有许多文献报道^[59]。JA 似乎对植物的营养生长没有那么重要,但是 JA 合成受阻的植物可能因为雄蕊不能成熟或者花粉没有功能而雄性不育。作为植物的免疫系统,JA 对坏死营养型病原菌有抗性^[60]。JA 是一种重要的激素,可以控制植物抵御食草动物的取食。如果植物 JA 的合成受阻,则这种防御会大大降低,这些植物中对应的防御化合物的合成也大大降低^[61]。转录组和微矩阵的分析也表明许多损伤诱导和食草动物诱导的反应都是由 JA 途径介导的^[62]。

JA 的合成是通过脂肪酸途径完成的,先后在叶绿体和过氧化物酶体中合成。JA 合成相关的所有酶已经在拟南芥中鉴定出来。磷脂酶 A 催化叶绿体膜脂的水解从而释放出游离的 LA^[63],LA 再经过一系列叶绿体定位酶(如脂氧合酶 LOX、丙二烯氧化物合成酶 AOS)的催化和丙二烯环氧化酶(AOC)转化成 OPDA,然后 OPDA 被运输到过氧化物酶体,OPDA 在 OPDA 还原酶(OPR)的催化下,经过三步 β -氧化,形成了 JA^[59]。尽管 13-LOXs 可以将 LA 转化成 13-过氧化氢 LA,但是不同的 LOXs 酶可以将这些过氧化氢脂肪酸催化成绿色叶片挥发物或者进入 JA 合成途径。遗传学上也已经鉴定出 JA-Ile 分子,此分子是由 JAZ 酶催化 JA 和 Ile 合成的,它可以激活大部分 JA 诱导的分子反应^[64]。COI1 是一种 F 盒蛋白,作为 JA-Ile 的受体在 JA 信号中发挥重要作用。JAZ 蛋白(茉莉酸酰胺酯 ZIM 结构域)是最近鉴定出来的,可以抑制 JA 诱导的反应,COI1 是 JA-Ile 的受体,这些都增加了对 JA 信号的理解^[65]。JA-Ile 特异性和 COI1 蛋白结合并能促进 COI1 与 JAZs 的相互作用,这种结合促进了 SCFCOI1E3

泛素连接酶对 JAZs 的泛素化,随之引起核糖体上 JAZs 的降解。与 JAZs 结合的 JA 反应的转录因子如 MYC2 和由虫咬、损伤、病原体感染引起的 JAZs 水平的下降,引起 JA 反应的转录因子的释放,从而激活了 JA-Ile 诱导的转录反应。这种 JA 反应的方式与生长素、赤霉素非常相似,生长素和赤霉素分别先与其受体(F 盒蛋白 TIR1 和 GID1)结合,激活了转录抑制因子 Aux/IAA 和 DELLA 的泛素化和随后的降解。JA 可以与很多氨基酸(如亮氨酸、缬氨酸和苯丙氨酸)结合,也可以与乙烯的前身 ACC 结合^[64],但是目前这些复合体的生物功能仍然未知。有些证据表明 JA-Ile 只参与了 JA 诱导反应的很小的一部分,如在拟南芥中,受损伤后的 *jar1* 突变体可以高效地诱导依赖茉莉酸的损伤诱导的基因的表达^[66],而对 JA 合成突变(LOX3)的植物施加 JA-Ile 并不能完全恢复 JA 介导的防御性状^[61]。与此类似的,OPDA 除了作为 JA 的前身,还认为是一种信号分子可以激活损伤和虫咬引起的反应^[67]。

植物受伤或者虫咬后 JA 的产生和信号传导的调控对于植物及时的开启防御反应是非常重要的。JA 的合成一般认为受到底物的限制,目前仍然未知什么信号能触发损伤和虫咬后叶绿体和过氧化物酶体中的合成反应。纤维素合成酶基因的突变体 AtCeSA3 可以导致 JA 和 ET 水平的升高,这表明在拟南芥中,植物细胞壁的合成与 JA 合成的调控是有联系的^[68]。在烟草和番茄中过表达原系统素基因可以将 SIPK 和 WIPK 沉默,也可以减少损伤和虫咬引起的 JA 的积累^[39,61],但是通过瞬时过表达其上游的 MAPK 激酶 MEK2 并不能诱导 JA 的积累^[69]。因此,除了激活 MAPK 以外,由损伤和虫咬引发的其他分子,对于诱导 JA 的产生也是必需的。

在 JA 积累的过程中,MAPKs 的参与机制不太明确。植物中通过化学分析的方法分析 JA 的前体如 SIPK 和 WIPK 缺陷型,发现这 2 种激酶都能以不同的方式介导损伤或 FAC 诱导的 JA 的积累^[63]。目前有关 SA 和 JA 积累的抑制效应已有很多研究,在拟南芥中,NPR1 基因是 SA 信号转导中的关键因子,是 SA 的防御功能必需的^[70];生物化学和遗传学方面的研究表明,生物或者非生物胁迫诱发的高 ET 水平可以消除依赖于 NPR1 的 SA 对 JA 的拮抗^[71-72];在烟草中,NPR1 也可以调整虫咬诱导的 JA 的积累水平,虽然机制未知^[63,73]。JA 信号对于 JA 的积累有反馈调节的作用,如在 COI1 沉默的植物中,可检测到明显的 JA 水平的下降^[74]。

3.5 乙烯(EA) 虽然乙烯分子的结构简单,但是乙烯在植物发育和抗胁迫方面可以调控许多生理过程。ET 的生物合成过程已经研究的比较清楚:甲硫氨酸在 SAM 的催化下形成 S-Ado 甲硫氨酸,继而 ACSs 催化生成 ACC,ACOs 再将 ACC 氧化成乙烯、二氧化碳和氰化物。在这些合成步骤中,ACC 的合成被认为是限速步骤。虫咬后,植物快速激活乙烯的合成,与单纯的机械损伤的植物相比,受伤的野生烟草的叶片涂抹 *M.sexta* 的唾液或 FACs 发现可诱导植物体内的乙烯指数增长^[75]。在其他几种植物中也鉴定出昆虫取食唾液中的诱导子,并能诱导乙烯的快速增长^[14]。在拟南芥中,

MPK6 催化的 ACS2 和 ACS6 的磷酸化可增加这些蛋白的稳定性,从而大大增强乙烯的产生速率^[43]。MPK6-ACS2/6 这个途径可以介导大约 50% 的病原微生物诱发子——鞭毛蛋白诱发的乙烯的产生。Wu 等^[6]用反向遗传学的方法研究发现,将 SIPK 沉默但是不沉默 WIPK 能减少 50% 虫咬引发的 ET 的产生。另有证据表明一种未鉴定的 CDPK 催化的 ACSs 的磷酸化可能负责另外 50% 的乙烯的产生^[76]。由其他虫咬诱发子(如含硫脂肪酸 caeliferins 和 inceptins)诱导的乙烯的产生是否是部分的依赖于 MAPK 信号是值得探索的问题。

拟南芥中 5 种乙烯的受体蛋白(ETR1、ETR2、ERS1、ERS2 和 EIN4)与细菌 2 个组蛋白组分激酶是同源的,参与感知环境的变化^[77]。遗传学证据表明 CTR1 是直接作用于下游的乙烯受体,它反向调节下游的信号反应^[78]。CTR1 编码一种类似于 Raf 的 MAPKKK,但其在乙烯信号中确切的作用模式仍然未知。EIN2 和核定位 EIN3 及其他转录因子依次位于 CTR1 的下游^[79-80]。SCF-E3 泛素连接酶复合物介导的蛋白质的降解也是乙烯信号网络的重要部分,2 个 F 盒蛋白(AteBF1 和 AteBF2)与 EIN3 相互作用来协助将 26S 蛋白酶移走^[81-82]。因此,EIN3 可能是通过快速降解,增强乙烯的水平。最近,拟南芥中一个 MAPKK 称为 MKK9 被发现可以调控 EIN3 的稳定性^[83]。EIN3 和其他 EIN3 类似转录因子结合在转录因子的启动子上,如 ERF1^[84];这些转录因子作为乙烯反应基因进一步的转录激活子和抑制子。

乙烯在植物对抗虫咬中的功能被认为是 JA 诱导反应的主要反应。在番茄中,乙烯促进 JA 诱导 PIs 的积累^[85];用一种合成的乙烯 ethephon 处理拟南芥,可短时提高 JA 和 AOS 的转录水平^[86];用 1-MCP 抑制乙烯可降低虫咬诱导的挥发物的释放,这主要是受 JA 的调控^[87]。Von dahl 等^[75]在植物中敲出 ETR 基因后,乙烯信号可降低尼古丁的水平,但是可以增强虫咬后的可诱导性。乙烯对 JA 诱导反应的拮抗作用也有报道,在烟草 *N. attenuata* 和 *N. sylvestris* 中,乙烯可抑制烟草合成基因 PMT 的转录水平从而负调控 JA 诱导尼古丁的合成,拟南芥中乙烯信号也可以负调控植物对昆虫 *S. litoralis* 的抗性^[88-89]。

3.6 水杨酸(SA) SA 也是植物防御中的重要激素。PAL 和 ICS 是 SA 合成中的 2 个关键酶。有些刺吸式昆虫如蚜虫和烟粉虱取食后,植物产生的反应类似于对植物施加 SA 或受到病原菌体感染^[90]所产生的效应。然而,SA 在防御取食韧皮部昆虫方面具有种属特异性,烟草植物在防御马铃薯蚜虫方面依赖于 SA;蚜虫在表达 NahG 基因的番茄上比在野生型番茄上存活时间长^[40]。与此比较,蚜虫在野生型拟南芥上比在 *npr1* 突变体上生长的更好,*npr1* 突变体中 SA 的诱导反应降低^[91]。咀嚼式昆虫的取食是否会改变植物的 SA 这取决于植物和昆虫的种类以及诱导所产生的乙烯的数量^[71]。SA 在植物防御咀嚼式昆虫中的功能仍然许多未知。

4 小结与展望

目前有关昆虫与植物互作的信号传导方面的研究已经有了诸多的报道,如昆虫对植物的取食和产卵可以引起植物

防御水平的升高,包括直接防御和间接防御;植物感知到昆虫的取食信号后会启动一系列的信号途径如 Ca^{2+} 流、膜的去极化、JA 的积累等,这些成熟的信号调节网络可以根据取食昆虫的种类使植物产生相应的防御反应,其中 JA 途径是所有植物中最保守和最重要的防御反应;植物体内的移动信号可以短距离运输,也可以长距离运输从植物受损伤区域传递到未受损伤的较远区域。然而目前仍然有许多问题需要深入的研究,如植物解析昆虫取食和产卵的机制、组成完整 MAPK 级联反应的蛋白、昆虫取食植物后激活了植物转录因子种类、调节 JA 信号积累的调控因子、昆虫唾液液中可能抑制植物防御的成分等,对这些问题的深入研究将是未来的研究方向。

参考文献

- [1] GATEHOUSE J A. Plant resistance towards insect herbivores: A dynamic interaction[J]. New Phytol, 2002, 156: 145-169.
- [2] MENDELSON R, BALICK M J. The value of undiscovered pharmaceuticals in tropical forests[J]. Econ Bot, 1995, 49: 223-228.
- [3] KESSLER A, BALDWIN I T. Plant responses to insect herbivory: The emerging molecular analysis[J]. Annu Rev Plant Biol, 2002, 53: 299-328.
- [4] BALDWIN I T. Jasmonate-induced responses are costly but benefit plants under attack in native populations[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1998, 95: 8113-8118.
- [5] ZAVALA J A, PATANKAR A G, GASE K, et al. Constitutive and inducible trypsin proteinase inhibitor production incurs large fitness costs in *Nicotiana attenuata*[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2004, 101: 1607-1612.
- [6] 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: 1096-1122.
- [7] MITHOFER A, BOLAND W. Recognition of herbivory-associated molecular patterns[J]. Plant Physiol, 2008, 146: 825-831.
- [8] HEIL M. Damaged-self recognition in plant herbivore defense[J]. Trends Plant Sci, 2009, 14: 356-363.
- [9] ALBORN T, TURLINGS T C J, JONES T H, et al. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion[J]. Science, 1997, 276: 945-949.
- [10] WU J, BALDWIN I T. New insights into plant responses to the attack from insect herbivores[J]. Annu Rev Genet, 2010, 44: 1-24.
- [11] YOSHINAGA N, ABOSHI T, ISHIKAWA C, et al. Fatty acid amides, previously identified in caterpillars, found in the cricket *Teleogryllus taiwanemima* and fruit fly *Drosophila melanogaster* larvae[J]. J Chem Ecol, 2007, 33: 1376-1381.
- [12] PARE P W, ALBORN H T, TUMLINSON J H. Concerted biosynthesis of an insect elicitor of plant volatiles[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1998, 95: 13971-13975.
- [13] YOSHINAGA N, ABOSHI T, ABE H, et al. Active role of fatty acid amino acid conjugates in nitrogen metabolism in *Spodoptera litura* larvae[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2008, 105: 18058-18063.
- [14] SCHMELZ E A, ENGELBERTH J, ALBORN H T, et al. Phytohormone-based activity mapping of insect herbivore-produced elicitors[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2009, 106: 653-657.
- [15] SCHMELZ E A, CARROLL M J, LECLERE S, et al. Fragments of ATP synthase mediate plant perception of insect attack[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2006, 103: 8894-8899.
- [16] SCHMELZ E A, LECLERE S, CARROLL M J, et al. Cowpea chloroplastic ATP synthase is the source of multiple plant defense elicitors during insect herbivory[J]. Plant Physiol, 2007, 144: 793-805.
- [17] ALBORN H T, HANSEN T V, JONES T H, et al. Disulfoxy fatty acids from the American bird grasshopper *Schistocerca americana*, elicitors of plant volatiles[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2007, 104: 12976-12981.
- [18] MATTIACCI L, DICKE M, POSTHUMUS M A. Beta-Glucosidase: An elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host-searching parasitic wasps[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1995, 92: 2036-2040.
- [19] MUSSER R O, CIPOLLINI D F, HUM-MUSSER S M, et al. Evidence that the caterpillar salivary enzyme glucose oxidase provides herbivore offense in solanaceous plants[J]. Archives Insect Biochem Physiol, 2005, 58: 128-137.

- [20] MITHOFER A, WANNER G, BOLAND W. Effects of feeding *Spodoptera littoralis* on lima bean leaves. II. Continuous mechanical wounding resembling insect feeding is sufficient to elicit herbivory-related volatile emission [J]. *Plant Physiol*, 2005, 137: 1160–1168.
- [21] DOSS R P, OLIVER J E, PROEBSTING W M, et al. Bruchins: Insect-derived plant regulators that stimulate neoplasm formation [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97: 6218–6223.
- [22] SEINO Y, SUZUKI Y, SOGAWA K. An ovicidal substance produced by rice plants in response to oviposition by the whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera* (HORVATH) (Homoptera: Delphacidae) [J]. *Appl Entomol Zool*, 1996, 31: 467–473.
- [23] SUZUKI Y, SOGAWA K, SEINO Y. Ovicidal reaction of rice plants against the whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera* HORVATH (Homoptera: Delphacidae) [J]. *Appl Entomol Zool*, 1996, 31: 111–118.
- [24] BALBYSHEV N F, LORENZEN J H. Hypersensitivity and egg drop: A novel mechanism of host plant resistance to Colorado potato beetle (*Coleoptera: Chrysomelidae*) [J]. *J Econ Entomol*, 1997, 90: 652–657.
- [25] MEINERS T, HILKER M. Host location in *Oomyzus gallerucae* (Hymenoptera: Eulophidae), an egg parasitoid of the elm leaf beetle *Xanthogaleruca luteola* (Coleoptera: Chrysomelidae) [J]. *Oecologia*, 1997, 112: 87–93.
- [26] FATOUEOS N E, BROEKGAARDEN C, BUKOVINSZKINE' KISS G, et al. Male-derived butterfly antiaphrodisiac mediates induced indirect plant defense [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 10033–10038.
- [27] WALLING L L. The myriad plant responses to herbivores [J]. *J Plant Growth Regul*, 2000, 19: 195–216.
- [28] KALOSHIAN I. Gene-for-gene disease resistance: Bridging insect pest and pathogen defense [J]. *J Chem Ecol*, 2004, 30: 2419–2438.
- [29] DU B, ZHANG W, LIU B, et al. Identification and characterization of *Bph14*, a gene conferring resistance to brown planthopper in rice [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 22163–22168.
- [30] MAFFEI M, BOSSI S, SPITELLER D, et al. Effects of feeding *Spodoptera littoralis* on lima bean leaves. I. Membrane potentials, intracellular calcium variations, oral secretions, and regurgitate components [J]. *Plant Physiol*, 2004, 134: 1752–1762.
- [31] BLUME B, NURNBERGER T, NASS N, et al. Receptor-mediated increase in cytoplasmic free calcium required for activation of pathogen defense in parsley [J]. *Plant Cell*, 2000, 12: 1425–1440.
- [32] LECOURIEUX D, MAZARS C, PAULY N, et al. Analysis and effects of cytosolic free calcium increases in response to elicitors in *Nicotiana glauca* cells [J]. *Plant Cell*, 2002, 14: 2627–2641.
- [33] LECOURIEUX D, RANJEVA R, PUGIN A. Calcium in plant defense-signaling pathways [J]. *New Phytol*, 2006, 171: 249–269.
- [34] MORI I C, MURATA Y, YANG Y Z, et al. CDPKs CPK6 and CPK3 function in ABA regulation of guard cell S-type anion- and Ca^{2+} -permeable channels and stomatal closure [J]. *PLoS Biol*, 2006, 4: 1749–1762.
- [35] ZHU S Y, YU X C, WANG X J, et al. Two calcium-dependent protein kinases, CPK4 and CPK11, regulate abscisic acid signal transduction in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2007, 19: 3019–3036.
- [36] BOUDSOCQ M, WILLMANN M R, MCCORMACK M, et al. Differential innate immune signalling via Ca^{2+} sensor protein kinases [J]. *Nature*, 2010, 464: 418–422.
- [37] ROMEIS T, LUDWIG A A, MARTIN R, et al. Calcium-dependent protein kinases play an essential role in a plant defense response [J]. *EMBO J*, 2001, 20: 5556–5567.
- [38] KOBAYASHI M, OHURA I, KAWAKITA K, et al. Calcium-dependent protein kinases regulate the production of reactive oxygen species by potato NADPH oxidase [J]. *Plant Cell*, 2007, 19: 1065–1080.
- [39] KANDOTH P K, RANF S, PANCHOLI S S, et al. Tomato MAPKs LeMPK1, LeMPK2, and LeMPK3 function in the systemin-mediated defense response against herbivorous insects [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 12205–12210.
- [40] LI Q, XIE Q G, SMITH-BECKER J, et al. Mi-1-mediated aphid resistance involves salicylic acid and mitogen-activated protein kinase signaling cascades [J]. *Mol Plant-Microbe Interact*, 2006, 19: 655–664.
- [41] DJAMEI A, PITZSCHKE A, NAKAGAMI H, et al. Trojan horse strategy in *Agrobacterium* transformation: Abusing MAPK defense signaling [J]. *Science*, 2007, 318: 453–456.
- [42] MENKE F L, KANG H G, CHEN Z, et al. Tobacco transcription factor WRKY1 is phosphorylated by the MAP kinase SIPK and mediates HR-like cell death in tobacco [J]. *Mol Plant-Microbe Interact*, 2005, 18: 1027–1034.
- [43] LIU Y, ZHANG S. Phosphorylation of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase by MPK6, a stress-responsive mitogen-activated protein kinase, induces ethylene biosynthesis in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2004, 16: 3386–3399.
- [44] KURUSU T, YAGALA T, MIYAO A, et al. Identification of a putative voltage-gated Ca^{2+} channel as a key regulator of elicitor-induced hypersensitive cell death and mitogen-activated protein kinase activation in rice [J]. *Plant J*, 2005, 42: 798–809.
- [45] ROMEIS T, PIEDRAS P, ZHANG S, et al. Rapid Avr9- and Cf-9-dependent activation of MAP kinases in tobacco cell cultures and leaves: Convergence of resistance gene, elicitor, wound, and salicylate responses [J]. *Plant Cell*, 1999, 11: 273–287.
- [46] ASAI T, TENA G, PLOTNIKOVA J, et al. MAP kinase signaling cascade in *Arabidopsis* innate immunity [J]. *Nature*, 2002, 415: 977–983.
- [47] LAMB C, DIXON R A. The oxidative burst in plant disease resistance [J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1997, 48: 251–275.
- [48] BI J L, FELTON G W. Foliar oxidative stress and insect herbivory—primary compounds, secondary metabolites, and reactive oxygen species as components of induced resistance [J]. *J Chem Ecol*, 1995, 21: 1511–1530.
- [49] LEITNER M, BOLAND W, MITHOFER A. Direct and indirect defences induced by piercing-sucking and chewing herbivores in *Medicago truncatula* [J]. *New Phytol*, 2005, 167: 597–606.
- [50] MAFFEI M E, MITHOFER A, ARIMURA G, et al. Effects of feeding *Spodoptera littoralis* on lima bean leaves. III. Membrane depolarization and involvement of hydrogen peroxide [J]. *Plant Physiol*, 2006, 140: 1022–1035.
- [51] TORRES M A, DANGL J L, JONES J D. *Arabidopsis* gp91^{phox} homologues *AtrbohD* and *AtrbohF* are required for accumulation of reactive oxygen intermediates in the plant defense response [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 517–522.
- [52] KWAK J M, MORI I C, PEI Z M, et al. NADPH oxidase *AtrbohD* and *AtrbohF* genes function in ROS-dependent ABA signaling in *Arabidopsis* [J]. *EMBO J*, 2003, 22: 2623–2633.
- [53] OROZCO-CARDENAS M, RYAN C A. Hydrogen peroxide is generated systemically in plant leaves by wounding and systemin via the octadecanoid pathway [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96: 6553–6557.
- [54] OROZCO-CARDENAS M L, NARVAEZ-VASQUEZ J, RYAN C A. Hydrogen peroxide acts as a second messenger for the induction of defense genes in tomato plants in response to wounding, systemin, and methyl jasmonate [J]. *Plant Cell*, 2001, 13: 179–191.
- [55] SAGI M, DAVYDOV O, ORAZOVA S, et al. Plant respiratory burst oxidase homologs impinge on wound responsiveness and development in *Lycopersicon esculentum* [J]. *Plant Cell*, 2004, 16: 616–628.
- [56] KELLER T, DAMUDE H G, WERNER D, et al. A plant homolog of the neutrophil NADPH oxidase gp91^{phox} subunit gene encodes a plasma membrane protein with Ca^{2+} binding motifs [J]. *Plant Cell*, 1998, 10: 255–266.
- [57] PIEDRAS P, HAMMOND-KOSACK K E, HARRISON K, et al. Rapid, Cf-9- and Avr9-dependent production of active oxygen species in tobacco suspension cultures [J]. *Mol Plant-Microbe Interact*, 1998, 11: 1155–1166.
- [58] ASAI S, OHTA K, YOSHIOKA H. MAPK signaling regulates nitric oxide and NADPH oxidase-dependent oxidative bursts in *Nicotiana benthamiana* [J]. *Plant Cell*, 2008, 20: 1390–1406.
- [59] WASTERNAK C. Jasmonates: An update on biosynthesis, signal transduction and action in plant stress response, growth and development [J]. *Ann Bot (Lond)*, 2007, 100: 681–697.
- [60] VIJAYAN P, SHOCKEY J, LEVESQUE C A, et al. A role for jasmonate in pathogen defense of *Arabidopsis* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, 95: 7209–7214.
- [61] WANG L, ALLMANN S, WU J S, et al. Comparisons of LIPOXYGENASE3- and JASMONATE-RESISTANT4/6-silenced plants reveal that jasmonic acid and jasmonic acid-amino acid conjugates play different roles in herbivore resistance of *Nicotiana attenuata* [J]. *Plant Physiol*, 2008, 146: 904–915.
- [62] REYMOND P, WEBER H, DAMOND M, et al. Differential gene expression in response to mechanical wounding and insect feeding in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2000, 12: 707–719.
- [63] KALLENBACH M, ALAGNA F, BALDWIN I T, et al. *Nicotiana attenuata* SIPK, WIPK, NPR1, and fatty acid-amino acid conjugates participate in the induction of jasmonic acid biosynthesis by affecting early enzymatic steps in the pathway [J]. *Plant Physiol*, 2010, 152: 96–106.
- [64] STASWICK P E, TIRYAKI I. The oxylipin signal jasmonic acid is activa-

- ted by an enzyme that conjugates it to isoleucine in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2004, 16: 2117–2127.
- [65] YAN J B, ZHANG C, GU M, et al. The *Arabidopsis* CORONATINE INSENSITIVE1 protein is a jasmonate receptor [J]. *Plant Cell*, 2009, 21: 2220–2236.
 - [66] SUZA W P, STASWICK P E. The role of JAR1 in jasmonoyl-L-isoleucine production during *Arabidopsis* wound response [J]. *Planta*, 2008, 227: 1221–1232.
 - [67] STINTZI A, WEBER H, REYMOND P, et al. Plant defense in the absence of jasmonic acid: The role of cyclopentenones [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98: 12837–12842.
 - [68] ELLIS C, KARAFYLIDIS I, WASTERNAK C, et al. The *Arabidopsis* mutant *cev1* links cell wall signaling to jasmonate and ethylene responses [J]. *Plant Cell*, 2002, 14: 1557–1566.
 - [69] KIM C Y, LIU Y D, THORNE E T, et al. Activation of a stress-responsive mitogen-activated protein kinase cascade induces the biosynthesis of ethylene in plants [J]. *Plant Cell*, 2003, 15: 2707–2718.
 - [70] SPOEL S H, KOORNNEEF A, CLAESSENS S M, et al. NPR1 modulates cross-talk between salicylate- and jasmonate-dependent defense pathways through a novel function in the cytosol [J]. *Plant Cell*, 2003, 15: 760–770.
 - [71] DIEZEL C, VON DAHL C C, GAQUEREL E, et al. Different lepidopteran elicitors account for cross-talk in herbivory-induced phytohormone signaling [J]. *Plant Physiol*, 2009, 150: 1576–1586.
 - [72] LEON-REYES A, SPOEL S H, DE LANGE E S, et al. Ethylene modulates the role of NONEXPRESSOR OF PATHOGENESIS-RELATED GENES1 in cross talk between salicylate and jasmonate signaling [J]. *Plant Physiol*, 2009, 149: 1797–1809.
 - [73] RAYAPURAM C, BALDWIN I T. Increased SA in NPR1-silenced plants antagonizes JA and JA-dependent direct and indirect defenses in herbivore-attacked *Nicotiana attenuata* in nature [J]. *Plant J*, 2007, 52: 700–715.
 - [74] PASCHOLD A, BONAVENTURE G, KANT M R, et al. Jasmonate perception regulates jasmonate biosynthesis and JA-Ile metabolism: The case of COI1 in *Nicotiana attenuata* [J]. *Plant Cell Physiol*, 2008, 49: 1165–1175.
 - [75] VON DAHL C C, WINZ R A, HALITSCHKE R, et al. Tuning the herbivore-induced ethylene burst: The role of transcript accumulation and ethylene perception in *Nicotiana attenuata* [J]. *Plant J*, 2007, 51: 293–307.
 - [76] TATSUKI M, MORI H. Phosphorylation of tomato 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase, LE-ACS2, at the C-terminal region [J]. *J Biol Chem*, 2001, 276: 28051–28057.
 - [77] WANG K L, LI H, ECKER J R. Ethylene biosynthesis and signaling networks [J]. *Plant Cell*, 2002, 14 (Suppl): 131–151.
 - [78] KIEBER J J, ROTHENBERG M, ROMAN G, et al. CTR1, a negative regulator of the ethylene response pathway in *Arabidopsis*, encodes a member of the *raf* family of protein kinases [J]. *Cell*, 1993, 72: 427–441.
 - [79] ALONSO J M, HIRAYAMA T, ROMAN G, et al. *EIN2*, a bifunctional transducer of ethylene and stress responses in *Arabidopsis* [J]. *Science*, 1999, 284: 2148–2152.
 - [80] CHAO Q M, ROTHENBERG M, SOLANO R, et al. Activation of the ethylene gas response pathway in *Arabidopsis* by the nuclear protein ETHYLENE-INSENSITIVE3 and related proteins [J]. *Cell*, 1997, 89: 1133–1144.
 - [81] GUO H, ECKER J R. Plant responses to ethylene gas are mediated by SCF (EBF1/EBF2)-dependent proteolysis of *EIN3* transcription factor [J]. *Cell*, 2003, 115: 667–677.
 - [82] POTUSCHAK T, LECHNER E, PARMENTIER Y, et al. *EIN3*-dependent regulation of plant ethylene hormone signaling by two *Arabidopsis* F box proteins: EBF1 and EBF2 [J]. *Cell*, 2003, 115: 679–689.
 - [83] YOO S D, CHO Y H, TENA G, et al. Dual control of nuclear *EIN3* by bifurcate MAPK cascades in C2H4 signaling [J]. *Nature*, 2008, 451: 789–795.
 - [84] SOLANO R, STEPANOVA A, CHAO Q M, et al. Nuclear events in ethylene signaling: A transcriptional cascade mediated by ETHYLENE-INSENSITIVE3 and ETHYLENE-RESPONSE-FACTOR1 [J]. *Genes Dev*, 1998, 12: 3703–3714.
 - [85] O'DONNELL P J, CALVERT C, ATZORN R, et al. Ethylene as a signal mediating the wound response of tomato plants [J]. *Science*, 1996, 274: 1914–1917.
 - [86] LAUDERT D, WEILER E W. Allene oxide synthase: A major control point in *Arabidopsis thaliana* octadecanoid signaling [J]. *Plant J*, 1998, 15: 675–684.
 - [87] SCHMELZ E A, ALBORN H T, BANCHIO E, et al. Quantitative relationships between induced jasmonic acid levels and volatile emission in *Zea mays* during *Spodoptera exigua* herbivory [J]. *Planta*, 2003, 216: 665–673.
 - [88] SHOJI T, NAKAJIMA K, HASHIMOTO T. Ethylene suppresses jasmonate-induced gene expression in nicotine biosynthesis [J]. *Plant Cell Physiol*, 2000, 41: 1072–1076.
 - [89] WINZ R A, BALDWIN I T. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. IV. Insect-induced ethylene reduces jasmonate-induced nicotine accumulation by regulating putrescine N-methyltransferase transcripts [J]. *Plant Physiol*, 2001, 125: 2189–2202.
 - [90] WALLING L L. The myriad plant responses to herbivores [J]. *J Plant Growth Regul*, 2000, 19: 195–216.
 - [91] MEWIS I, TOKUHISA J G, SCHULTZ J C, et al. Gene expression and glucosinolate accumulation in *Arabidopsis thaliana* in response to generalist and specialist herbivores of different feeding guilds and the role of defense signaling pathways [J]. *Phytochemistry*, 2006, 67: 2450–2462.